

















Университет  
Д-ръ Л. Йостъ,  
профессоръ Страсбургскаго Университета.

---

# ФИЗИОЛОГІЯ РАСТЕНІЙ.

ЛЕКЦІИ, ЧИТАНЫЯ ВЪ СТРАСБУРГСКОМЪ  
УНИВЕРСИТЕТЪ.

Переводъ, съ разрѣшенія автора, съ 3-го нѣмецкаго изданія  
приватъ-доцента С.-Петербуркскаго Университета.

**А. А. Рихтера.**

Съ 194 рисунками въ текстѣ и 2 таблицами въ краскахъ.



С.-ПЕТЕРБУРГЪ.  
Изданіе А. Ф. Девріена.  
1914.



Физиология растений

Учебник для студентов биологических факультетов

А. А. Риктер



8735

СЕНАТСКАЯ ТИПОГРАФИЯ.



## Предисловіе къ первому нѣмецкому изданію.

Физиологіи растений особенно посчастливилось въ эти послѣдніе годы. Наряду съ Handbuch'омъ Пфеффера,—основнымъ для современной физиологіи растений сводомъ—вышло въ свѣтъ и нѣсколько болѣе короткихъ курсовъ, вкрапленныхъ въ учебники общей ботаники; укажемъ хотя бы на учебники Нолля и Визнера. Но средина между этими двумя крайностями еще не заполнена: нѣтъ учебника растительной физиологіи средняго объема.

Предлагаемая книга задумана мною съ цѣлью ввести въ физиологію растений лицъ, уже хорошо знакомыхъ съ основами естественно-историческихъ дисциплинъ. А такъ какъ цѣль эта совпадаетъ съ основною задачей моихъ университетскихъ лекцій, съ которыми генетически и связана эта книга, я и далъ ей названіе „Лекціи по физиологіи растений“.

Каждый новый учебникъ можетъ теперь отличаться отъ предшествовавшихъ, помимо изложенія, лишь выборомъ и распределеніемъ научнаго матеріала. Тѣ, которымъ знакомы другіе курсы, безъ труда отмѣтятъ, конечно, характерныя черты моей книги. Я не буду, поэтому, касаться здѣсь основнаго ея плана да, кромѣ того, стоитъ лишь бросить, бѣглый взглядъ на оглавленіе, чтобы выяснитъ его себѣ. Едва ли нужно также, думается мнѣ, обосновывать его такъ или иначе; такія мотивировки основной идеи въ краткомъ предисловіи кажутся мнѣ совершенно излишними. Поэтому я и ограничусь лишь нѣсколькими словами о литературныхъ источникахъ и рисункахъ.

Въ концѣ каждой лекціи помѣщенъ сводъ относящихся къ ней литературныхъ источниковъ. На ряду съ основными по своей важности въ данной области изслѣдованіями мною указывается, по большей части, и много спеціальныхъ работъ, которыми я воспользовался въ качествѣ фактическаго матеріала или сводокъ теоретическихъ представленій. Выборъ литературы въ этомъ отношеніи, конечно, всегда болѣе или менѣе произволенъ; по поводу каждаго слова всегда можно, въ концѣ концовъ,

цитировать или одного, или нѣсколькихъ авторовъ. Въ связи со значеніемъ, которое принадлежитъ Handbuch'у Пфеффера въ современной литературѣ, его пришлось бы цитировать почти на каждой страницѣ; вмѣсто этого мы ограничимся общимъ указаніемъ на эту книгу. Тамъ же, гдѣ приведены ссылки на нее, она обозначается, по большей части, сокращенно: Pfeffer, *Physiol.* Остальныя работы отмѣчаются въ текстѣ лишь фамиліей автора и годомъ выхода въ свѣтъ. Эти даты служатъ лишь указаніемъ на приведенную въ концѣ книги литературу и не должны быть принимаемы за историческія даты, отмѣчающія времени открытія того или иного факта или обоснованія той или иной теоріи. На первомъ планѣ всюду стоитъ новая и новѣйшая литература; это принято не потому, что новѣйшія изслѣдованія расцѣпываются мною особенно высоко, а лишь въ виду того, что по нимъ легко отыскать и всю предшествовавшую литературу. Экскурсіи въ сторону исторіи нашей науки пришлось дѣлать лишь въ видѣ исключеній, по поводу вопросовъ, выдающихся по своему основному значенію.

Среди рисунковъ оригинальныхъ немного. Большинство ихъ представляетъ собой копии, позаимствованныя изъ спеціальныхъ изслѣдованій и учебниковъ; за изготовленіе ихъ я глубоко благодаренъ г-жѣ А. Виннеке. Кромѣ того пѣлый рядъ клише было взято изъ книгъ Детмера, Фишера, Гебеля, Клебса, Кюстера, Страсбургера и Ферворна, а въ особенности изъ „Боннскаго учебника“ (Страсбургеръ, Нолль, Шенкъ и Шимперъ).

Всѣмъ этимъ авторамъ за позволеніе воспользоваться рисунками мое сердечное спасибо.

Страсбургъ, Ноябрь 1903.

*А. Иостъ.*

### Предисловіе къ третьему нѣмецкому изданію.

Задачи книги остались тѣ же и въ третьемъ ея изданіи. Въ связи съ этимъ не измѣнилось ни въ чемъ и расположеніе матеріала, сравнительно со вторымъ изданіемъ, вышедшимъ въ концѣ 1907 года. Но такъ какъ съ тѣхъ поръ литература по Физиологіи растений возрасла необычайно сильно, мнѣ уже не удалось остаться при прежнемъ объемѣ книги, хотя я и старался,



Предисловіе автора къ русскому изданію. Предисловіе переводчика. V

введя петить въ первомъ ея отдѣлѣ, сохранить по возможности прежніе размѣры.

Въ отличіе отъ перваго и втораго изданія литература приведена теперь уже непосредственно подъ текстомъ. Она использована до Января 1913 года. Работы, вышедшія позднѣе, цитируются лишь въ видѣ исключенія [въ прямыхъ скобкахъ]. На стр. XX помѣщенъ указатель сокращеній наиболѣе часто цитируемыхъ изданій.

Считаю долгомъ выразить свою благодарность студенту-естественнику Эрнсту Фогту за постоянную помощь въ чтеніи корректуръ и за составленіе указателя.

Хотѣлось бы думать, что въ новомъ своемъ видѣ книга эта не разочаруетъ своихъ старыхъ друзей и найдетъ себѣ новыхъ!

Страсбургъ, Іюль 1913.

*Л. Юстъ.*

---

**Предисловіе автора къ русскому изданію.**

Съ большимъ удовольствіемъ беру съ перо, чтобы набросать нѣсколько словъ для предисловія къ русскому переводу моихъ „Лекцій по физиологіи растений“. Прежде всего считаю своей обязанностью высказать сердечную благодарность Прив.-Доц. А. А. Рихтеру, взявшему на себя нелегкій трудъ перевода на русскій языкъ моего учебника. Мнѣ хотѣлось бы надѣяться, что, благодаря его работѣ, книга моя станетъ доступной широкимъ кругамъ русскихъ учащихся и дастъ новый толчекъ къ изученію нашей науки въ той странѣ, которая выдвинула уже столько выдающихся изслѣдователей въ области физиологіи растений.

Страсбургъ, Августъ, 1913.

*Л. Юстъ.*

---

**Предисловіе переводчика.**

Задачей своей я поставилъ возможно близкую передачу вдумчивой книги проф. Юста на русскій языкъ, воздерживаясь отъ внесенія какихъ либо передѣлокъ и дополненій; лишь въ 2—3 мѣстахъ читатель найдетъ отмѣченныя звѣздочками примѣчанія. Мнѣ думается, что прекрасному курсу проф. Юста суждено

сыграть не малую роль въ научномъ образованіи нашихъ русскихъ начинающихъ естествоиспытателей; далекое отъ догматизма и эфемерныхъ увлеченій, строго критическое изложеніе основной ботанической доктрины даетъ твердую почву фактическому знанію и вмѣстѣ съ тѣмъ будить мысль изслѣдователя, намѣчая пути къ разработкѣ новыхъ научныхъ проблемъ.

Да будетъ позволено мнѣ высказать мою живѣйшую и почтительнѣйшую благодарность проф. Л. Юсту за его любезность и отзывчивость, которыми мнѣ приходилось пользоваться въ теченіе моей работы; книгоиздательству А. Ф. Девриена обязаны мы прекрасной внѣшностью изданія.

*А. Рихтеръ.*



Предисловіе автора на русскомъ языкѣ.

Въ настоящее время въ Россіи наблюдается большое вниманіе къ ботанической науке. Это объясняется тѣмъ, что ботаника является одной изъ основъ естествознанія, а потому она занимаетъ важное мѣсто въ образованіи молодежи. Въ связи съ этимъ увеличивается число студентовъ, обучающихся въ высшихъ учебныхъ заведеніяхъ по специальности ботаники. Это требуетъ отъ насъ, преподавателей, все болѣе тщательнаго и всесторонняго подхода къ преподаванію этой науки. Мы стремимся къ тому, чтобы наши студенты не только получили основныя свѣдѣнія о строеніи и жизни растений, но и развили въ себѣ интересъ къ этой науке, который послужитъ основой для ихъ будущей научной работы.

Предисловіе переводчика.

Въ настоящее время въ Россіи наблюдается большое вниманіе къ ботанической науке. Это объясняется тѣмъ, что ботаника является одной изъ основъ естествознанія, а потому она занимаетъ важное мѣсто въ образованіи молодежи. Въ связи съ этимъ увеличивается число студентовъ, обучающихся въ высшихъ учебныхъ заведеніяхъ по специальности ботаники. Это требуетъ отъ насъ, преподавателей, все болѣе тщательнаго и всесторонняго подхода къ преподаванію этой науки. Мы стремимся къ тому, чтобы наши студенты не только получили основныя свѣдѣнія о строеніи и жизни растений, но и развили въ себѣ интересъ къ этой науке, который послужитъ основой для ихъ будущей научной работы.



# О Г Л А В Л Е Н І Е.

Предисловіе къ первому нѣмецкому изданію III. Предисловіе къ третьему нѣмецкому изданію IV. Предисловіе автора къ русскому изданію V. Предисловіе переводчика V. Перечень новѣйшихъ научныхъ періодическихъ изданій, ссылки на которыя сдѣланы въ сокращенномъ видѣ XX. Опечатки XX.

## Введеніе.

Задачи Физиологіи растений 1. Методы Физиологіи растений 2.

### ЧАСТЬ ПЕРВАЯ.

## Обмѣнъ веществъ.

### I. Химическій составъ и строеніе тѣла растений.

Химическій анализъ 4.

Микроскопическій анализъ 8. Строеніе клѣтки 9. Химизмъ клѣтки, въ особенности протоплазмы 10. Структура протоплазмы 13. Коллоидальныя свойства протоплазмы 14. Ультрамикроскопическія изслѣдованія 15. Заключение 16.

### II. Общія основы поступленія веществъ въ растеніе.

Диффузія 17. Осмосъ сквозь полупроницаемыя перепонки 18. Осмотическое давленіе 20.

Осмотическія свойства клѣтки 21. Плазмолизъ 22. Кинетическая теорія растворовъ 25. Осмотическое давленіе въ клѣткахъ 28. Тургоръ 29.

Воспріятіе веществъ. Доказательство его путемъ деплазмолизированія 30, путемъ выпаденія веществъ въ осадокъ 32, путемъ полученія окрасокъ 32, путемъ хемотаксиса клѣточного ядра 35. Воспріятіе питательныхъ веществъ 34.

Регулировка проницаемости протоплазмы 35. Теорія строенія плазматической перепонки 37.

Значеніе клѣточной оболочки 39.

### III. Поступленіе веществъ въ растеніе каждаго въ отдѣльности. Переработка воспріятыхъ веществъ.

#### Вода.

1. Значеніе воды 40.

2. Поступленіе воды:

Черезъ корни. Свойства почвы 42. Свойства корня 44. Различныя типы корневой системы 44. Корневые волоски 48. Насасывающая дѣятельность корней 51. Вышнія воздѣйствія 52.

Черезъ надземные органы 55.

## 3. Отдача воды.

Испарение. Доказательство его 58. Вышнія въздѣйствія 61. Устьяца 63. Кутикулярное и stomатарное испарение 65. Регулировка ширины щели устьяца 67. Вышнія въздѣйствія 70. Защита отъ испарения 73. Усиление испарения 76. Значение испарения 77.

Отдача капельножидкой воды 93 (см. ниже 4).

## 4. Проведение воды.

Пути проведения. Кѣтки 79. Сосуды 82. Наполнение сосудовъ водою 84.

Плачь растений 86. Условія его 91.

Выдѣленіе воды гидатодами 93.

Причины выдѣленія капельножидкой воды 96. Значение процесса 100.

Причины проведения воды.

Количественный вопросъ въ процессы проведения воды 102.

Корневое давление, какъ причина проведения воды 105.

Сосание листьевъ, какъ причина проведения воды 106.

Физическія законности 108. Строение сосудовъ 110. Сопротивленія въ древесинѣ 113. Силы сосанія въ древесинѣ 115. Содержимое сосудовъ 116.

Отрицательное давление 117. Воздѣйствіе живыхъ кѣтокъ 120.

### Зольныя вещества.

1. Происхождение золь 123. Составъ ея и количество 124. Зависимость золь отъ состава почвы 126.

2. Значение золь 127.

Доказательство необходимости опредѣленныхъ элементовъ, въ особенности при помощи водныхъ культуръ 128. Значение необходимыхъ элементовъ 133.

Ненужность остальныхъ элементовъ 138. Вредные элементы 140. Стимуляторы 141.

3. Зольныя вещества почвы.

Почва. Ея образование 142. Содержаніе въ почвѣ питательныхъ солей 145. Абсорбціонныя свойства 147.

Растворение почвы растениями 150.

4. Почва и распределение растений.

Физико-химическія причины распределения растений 155. Солончаковыя растения 155. Известкофобія 156. Известколюбія 156. Роль конкуренціи 159. Историческіе факторы 160.

5. Почва и сельское хозяйство 161.

### Углеродъ и Азотъ.

#### А. Ассимиляция у автотрофовъ.

а) Ассимиляция углекислоты.

1. Основные факты.

Доказательства разложения  $\text{CO}_2$ . Методъ пузырьковъ 165. Методъ газоваго анализа 167. Другіе методы 168.



Значеніе хлорофилла 169. Химическія и физическія свойства хлорофилла 171.

Работа солнечнаго луча 176.

Продукты ассимиляціи. Углеводы 177. Формалдегидъ 180. Количество ассимилятовъ 182.

## 2. Вліяніе ви́шнихъ факторовъ на ассимиляцію $\text{CO}_2$ .

Воздѣйствіе  $\text{CO}_2$ .  $\text{CO}_2$  въ воздухѣ, почвѣ и водѣ 187. Вліяніе концентрации ея 190. Прониканіе  $\text{CO}_2$  въ растеніе, роль устьиць 191.

Воздѣйствіе ви́шнихъ факторовъ.

а) Непрямое, путемъ измѣненія самого растенія 196.

б) Прямое воздѣйствіе кислорода 197, температуры 199, свѣта 201.

Интенсивность свѣта 202. Длина волны луча 203. Ассимиляція и абсорбція 207. Роль хлорофилла 210.

## 3. Историческій очеркъ изученія процесса ассимиляціи $\text{CO}_2$ 213.

### б) Ассимиляція азота.

Источники азота 213. Прибыль и расходъ соединеній азота въ природѣ 218.

Воспріятіе соединеній азота въ природѣ 221.

Ассимиляція азота. Химизмъ бѣлковыхъ веществъ 224. Ассимиляція азотной кислоты 227, амміака 229. Образованіе аминокислотъ и бѣлка 229. Питаніе растенія аминокислотами 231. Алкалоиды 233.

Ассимиляція сѣры и фосфора 234. Лецитины 235.

Выводы 236.

### в) Утилизация ассимилятовъ. Общій обзоръ 237.

#### 1. Раствореніе запасовъ.

а) У сѣмянъ 238.

Крахмаль и діастазъ 240.

Энзимы 246. Катализаторы 247. Значеніе энзимъ 249. Регулировки 251.

Раствореніе крахмала въ сѣмени 252.

Целлюлеза 254.

Жиры 256.

Бѣлки 258.

б) У многолѣтниковъ 262.

в) У деревьевъ 264.

г) У зеленыхъ листьевъ 265.

#### 2. Передвиженіе растворенныхъ запасовъ.

Выхожденіе изъ зеленого листа 268.

Причины передвиженія. Диффузія 270. Регулировка проницаемости плазмы 273. Ускоряющіе факторы 275.

Пути передвиженія. Паренхима 276. Ситовидныя трубки 277. Сосуды 277.

Конечныя цѣли передвиженія запасовъ 280.

#### 3. Переработка передвигающихся веществъ.

На постройку 280.

Образованіе запасныхъ матеріаловъ. Углеводы 282. Бѣлки 282. Жиры 285.

Образованіе отбросовъ 287.

*В. Ассимиляція у гетеротрофовъ.*

## а) Сапрофиты 289.

## 1. Добыча углерода.

Питательная цѣнность различныхъ источниковъ углерода 290.  
 Всеядные и специалисты 293. Избирательная способность 294.

## 2. Добыча азота 295. Сочетаніе источниковъ азота и углерода 298.

## 3. Сапрофиты въ природѣ 299.

Отмершіе остатки, гумусъ 299. Выдѣленіе энзимъ 300.

## b) Насѣкомоядныя растенія 302.

## c) Паразиты 306.

## d) Обмѣнъ веществъ у гетеротрофовъ 310.

*С. Диссимиляція у авто- и гетеротрофовъ.*

## а) Дыханіе.

Паденіе сухого вѣса 312. Экономическій коэффициентъ 313.

Распространенность дыханія. Методика изслѣдованій 314.

Интенсивность 315. Дыханіе зеленыхъ клѣтокъ 318. Добыча кислорода 320.

Дыхательный матеріаль. Углеводы: полное ихъ спораніе 321.

Образованіе кислотъ у грибовъ 323. То же у суккулентовъ 326.

Жиры 328. Бѣлковыя вещества 329.

Зависимость процессовъ дыханія отъ вѣшнихъ условий. Свѣтъ и температура 330. Воздѣйствіе различныхъ веществъ 332.

Интрамолекулярное дыханіе 333.

Добыча энергіи въ процессѣ дыханія 335. [Причины дыханія 349].

Историческія замѣтки 336.

## b) Броженіе.

## 1) Спиртовое броженіе, главнымъ образомъ у дрожжей 338.

Сбраживаемыя вещества 339.

Продукты броженія 342.

Агенты броженія : зимаза 343. Побочные продукты броженія 345.

Зависимость броженій отъ кислорода. Аэробы и анаэробы 346.

Біологическое значеніе броженій 348.

## 2. Причины дыханія 349. Дыхательныя энзимы 351.

## 3. Бутиловое броженіе 354. Вліяніе кислорода 355. Маслянокислое броженіе 356.

## 4. Процессы возстановленія 358.

## 5. Сбраживаніе спирта въ уксусную и угольную кислоты 360.

## 6. Сбраживаніе целлюлозы 363, и пектина 365.

## 7. Переработка продуктовъ броженія другими организмами 365.

## 8. Сбраживаніе азотъ-содержащихъ веществъ.

Мочевина 366. Бѣлковыя вещества 367.

*Д. Свообразныя процессы диссимиляціи и ассимиляціи.*

## а) Окисленіе неорганическихъ веществъ.

## 1. Сѣробактеріи.



Veggiatoa, окисление сероводорода 369. Ассимиляция углекислоты 372. Другія безцвѣтныя формы 373.

Пурпурныя серобактеріи 374.

2. Нитробактеріи.

Окисление амміака 376. Нитратные и нитритные организмы 379. Ассимиляция углекислоты 380.

Отношение къ органическимъ веществамъ 382. Распространение въ природѣ 384.

3. Желѣзобактеріи 384.

4. Бактеріи, окисляющія водородъ и метанъ 385.

b) Ассимиляция газообразнаго азота.

1. Clostridium Pasteurianum 387.

2. Другіе микроорганизмы, связывающіе азотъ 390.

3. Бобовыя растения 391.

4. Мареновыя и мирзиновыя 397.

c) Симбіозъ и метабіозъ.

1. Случаи симбіоза, близкія къ типу бобовыхъ 398.

2. Микоризы.

Эндотрофныя 399. Экотрофныя 402.

3. Лишайники 405.

4. Метабіозъ 406. Круговоротъ углерода и азота въ организмахъ 406.

## Превращение энергии.

Источники энергии въ организмѣ 408.

Формы энергии въ растеніи:

1. Телота 409.

Выделение тепла 410. Зависимость процесса отъ стадій развитія и внѣшнихъ факторовъ 411. Связь съ дыханіемъ 413. Причины 414. Значеніе 414.

2. Свѣтъ 415.

3. Электричество 416.

4. Механическая энергія 418.

Источники ея 419.

## ЧАСТЬ ВТОРАЯ.

### Превращенія формы.

Общій обзоръ 421. Вещество и форма 422.

#### I. Ростъ и формообразование при постоянствѣ внѣшнихъ воздѣйствій.

a) Ростъ кѣтки.

1. Ростъ и формообразование 423.

2. Ростъ протоплазмы 425.

3. Ростъ и формообразование оболочки.

- Новообразование оболочек 426.  
 Ростъ въ поверхности 427.  
 Ростъ въ толщину 436.  
 Прекращение роста 438.
4. Дѣленіе кѣтокъ.  
 Дѣленіе ядеръ (митозы) 439.  
 Образование оболочки 439. Ориентировка перегородокъ 441. Значеніе въ процессѣ ядра 443.
- б) Ростъ цѣлаго растенія.
1. Эмбриональный ростъ.  
 Соматофиты, асоматофиты 445.  
 Положеніе и дѣятельность точекъ роста 446.  
 Развѣтвленіе 446. Симметрия 447. Форма точки роста 451. Листъ 452.  
 Корень 453.  
 Строеіе точки роста.  
 Простѣйшіе случаи 455. Распределение кѣтокъ въ конусѣ наростанія 456, при образованіи листа 457, корня 458.  
 Придаточныя точки роста 459.  
 Періоды роста 461.
2. Вытягиваніе органовъ въ длину 462.  
 Ростъ въ длину. Измѣреніе прироста 464. Распределение роста (корень 465, стебель 469, листъ 473). Скорость роста 475. Продолжительность роста 476.  
 Ростъ въ толщину 477.
3. Внутренняя дифференцировка.  
 Форма кѣтокъ 481. Напряженіе тканей 482.  
 Оболочка. Поры 486. Плазмодесмы 486. Сліянія кѣтокъ 487.  
 Содержимое кѣтокъ 487.  
 Ткани 488.
4. Приспособленіе къ функціи 489, къ окружающимъ условіямъ 490.
- с) Механистическое объясненіе явленій жизни 493.

## II. Вліяніе внѣшней среды на ростъ и формообразование.

### *А. Неживые агенты.*

- Прямые воздѣйствія и раздраженія 497.
- а) Температура 498.  
 Измѣненіе скорости роста. Кардинальныя температурныя точки 498. Ультраматималныя температурныя точки 500. Инфраматималныя температурныя точки 501. Формативныя измѣненія, вызываемыя температурными воздѣйствіями 503.
- б) Свѣтъ. Потребленіе свѣта; кардинальныя свѣтоточныя точки 504.
1. Значеніе интенсивности свѣта.  
 Воздѣйствіе свѣта на скорость роста 508.



Формативныя въздѣйствія свѣта. Этиологованіе 511. Причины его 514. Значеніе его 515. Иныя примѣры формативныхъ въздѣйствій на внѣшнюю форму и строеніе 517. Зависимость окраски растений отъ свѣта 518.

2. Значеніе направленія свѣта для полярности и симметріи органовъ 519.
3. Значеніе качественного состава свѣта 521.

- с) Сила тяжести 523.
- д) Другія механическія въздѣйствія 526.
- е) Химическія въздѣйствія 530.

Недостатокъ питательныхъ матеріаловъ 530. Кислородъ 531. Лды 533. Химическіе раздражители 533. Вода 536.

- г) Комбинаціи различныхъ факторовъ 540.

### *В. Живые агенты—организмы.*

Конкуренція 540.

Паразиты. Грибные галлы 541. Галлы, вызываемые насѣкомыми 543. Симбіозъ 548.

### **III. Внутренніе факторы роста и формообразованія.**

Корреляціи 549.

- а) Доказательства наличности корреляцій путемъ удаленія частей тѣла растенія.

Изолированіе клѣтокъ; реституція 551. Выдѣленіе болѣе крупныхъ комплексовъ 551. Ближайшія слѣдствія пораненій. Заживленіе ранъ 552.

- б) Угнетеніе функцій органа и передача функцій другому органу 560.

- с) Трансплантація 563.

Трансплантація въ нормальномъ положеніи 563; въ обратномъ положеніи 563; на другія мѣста 564.

Трансплантація на другіе виды 565.

Причины корреляцій 568.

- д) Корреляціи въ нормальномъ организмѣ: въ точкѣ роста 569 (Механическая теорія листорасположенія 570). Корреляціи во внутреннемъ строеніи растенія 572.

Заключеніе. Внутренніе факторы роста и специфическая структура 573.

### **IV. Развитіе растенія подъ въздѣйствіемъ внѣшнихъ и внутреннихъ факторовъ.**

Развитіе вегетативныхъ органовъ.

- а) Развитіе. У аполарныхъ растений 576. Полярная дифференцировка 578.
- б) Облиственный побѣгъ.

Періодичность въ разростаніи 580. Періоды покоя 582. [Періодичность въ разростаніи корней 585]. Періодичность въ развитіи травянистыхъ многолѣтниковъ 585. Причины періодичности 586.

- Сбрасывание листьев (листопадъ) 589.  
 Периодичность въ ростъ въ длину 590.
- с) **Метаморфозъ побѣга.**  
 Низовые листья 591. Первичные листья 593. Гетерофилия 593. Симметрия бокового побѣга 594. Корневища 594.  
 Образование клубней 595. Измѣненіе дифференцировки уже развитыхъ органовъ 597.
- д) **Годичныя кольца древесины 597.**  
 Причины развитія 599.

### Развитіе органовъ размноженія.

- Понятіе размноженія 601. Размноженіе вошеріи 603. Размноженіе сапролегни 604.
- а) **Причины размноженія у низшихъ растений 606.**
- б) **Размноженіе у высшихъ растений 611.**
1. Ростъ и размноженіе.  
 Непрерывный вегетативный ростъ 611. Причины образованія цвѣтовъ 613.
  2. Смысль оплодотворенія 622.  
 Устраненіе путемъ оплодотворенія задерживающихъ факторовъ 622. Недостаточное число хромозомъ 623. Импульсъ къ развитію путемъ раздраженія 624.  
 Оплодотвореніе, какъ амфимиксисъ 626.
  3. Постфлоральные процессы 627.
  4. Сѣмена и ихъ проростаніе 629.
  5. Добавочные органы размноженія 631.
- с) **Смысль размноженія 631.**
- д) **Цикль развитія растенія въ цѣломъ 632.**

### Образованіе помѣсей и наслѣдственность.

- Наслѣдственность 634. Зачатки наслѣдуемыхъ признаковъ 635.
- а) **Помѣси 636.**  
 Моногибриды 637. Расщепленіе ихъ 637. Доминирующіе признаки 642. Дигибриды 643. Полигибриды 644.
- б) **Законы наслѣдственности 645.** Новыя формы, полученныя путемъ скрещиванія 646. Обратное скрещиваніе 648. Опредѣленіе пола 649.
- с) **Видовыя помѣси 649.**
- д) **Помѣси, получающіяся путемъ прививки 651.**

### Измѣнчивость и видообразованіе.

- а) **Типы измѣнчивости.**  
 Модификаціи 658. Кривыя Гальтона 660. Другія кривыя 663. Причины модификацій 664. Наслѣдованіе ихъ 665. Селекція 666.



Комбинаціи 668.

Мутаціи 669.

- b) Видообразование 673. Элементарные виды и чистые линии 675. Значение модификацій (676), мутаций (677) и комбинацій (678) в процессѣ видообразования.

## ЧАСТЬ ТРЕТЬЯ.

### Явленія движеній.

Обзоръ различныхъ категорій движеній 680.

#### I. Движенія гигроскопическія.

- a) Движенія, въ основѣ которыхъ лежитъ разбуханіе 682.

1. Разбуханіе 682.

2. Движенія путемъ разбуханія и сжатія при высыханіи 688.

Изгибы, получающіеся путемъ неравнобѣрнаго набуханія частей 689, обусловленные специфическимъ расположеніемъ клѣтокъ 689, слоистостью оболочки 690, полосатостью оболочки 691.

Явленія завиванія 692. Явленія закручиванія 694.

Біологическое значеніе этихъ движеній 696.

- b) Движенія, обусловленныя силою сѣвленія воды, наполняющей клѣтки.

Спорангіи папоротниковъ 697. Пыльники 699. Волоски бромеліевыхъ 701.

#### II. Движенія варіаціонныя и нутаціонныя.

Осмотическое давленіе: его величина 703. Его регулировка 704. Воздѣйствіе на оболочку, тургорное напряженіе 706. Движенія, вызываемыя осмотическимъ давленіемъ 708.

Ростъ, какъ причина двигательныхъ явленій 710.

Работа, выполняемая организмомъ при такихъ движеніяхъ 710.

#### Движенія метательнаго типа.

Примѣры метательныхъ движеній 711.

Напряженія въ клѣткѣ 712, въ тканяхъ 714.

Значеніе виѣшняго импульса въ видѣ прикосновенія 717.

Автономныя и паратоническія движенія 718.

Catasetum 718.

Хоризмы 721.

Движенія въ отвѣтъ на раздраженіе и ихъ подраздѣленіе 722.

## Паратоническія движенія.

## А. Тропизмы (Орієнтировочныя движенія).

## а) Геотропизмъ 723.

## 1. Ортоетропные органы.

Констатированіе геотропизма 724. Замѣна силы тяжести центробѣжной силой 725. Распространенность явленій геотропизма 727.

Геотропическіе изгибы. Корень 728. Стебель 731. Явленія автоетропизма 729 и 731. Изгибы, выполняемые органами, переставшими расти въ длину 732.

Механизмъ изгиба 732.

Роль силы тяжести. Дѣйствіе раздраженія 736. Время воспріятія раздраженія 737. Прерывистыя раздраженія 738. Законъ количества раздраженія 740. Законъ синусовъ 741. Теорія клиностата 744.

Процессъ раздраженія. Воспріятіе, возбужденіе и реакція 745. Проведеніе раздраженія 746. Гипотезы, объясняющія процессъ воспріятія (Поля 750, Немеца и Габерландта 751). Химическіе процессы, связанные съ раздраженіемъ 753.

## 2. Плагіотропные органы.

Органы съ радіальной структурой 755.

Корневища и боковыя корни 755.

Измѣненіе настроенія подъ вліяніемъ внутреннихъ импульсовъ 757.

Измѣненіе настроенія подъ вліяніемъ вѣшнихъ импульсовъ 760.

Органы съ дорзивентральной структурой 762.

Листья 762. Боковыя вѣтви 764. Цвѣты 765.

Явленія автоетропизма и эпинастїи 767.

Движенія ваціаціоннаго типа 763.

Вьющіяся растенія 770.

Движенія по кругу 771. Завиваніе 773.

## б) Фототропизмъ.

Основныя черты процесса 775.

## 1. Фототропическая реакція 778.

Ортоетропные органы 779.

Плагіотропные органы 779. Ростовыя движенія 780. Движенія вариационныя 781. Эйфотометрическіе и панфотометрическіе листья 782. Другіе дорзивентральные органы 784.

## 2. Фототропизмъ какъ явленіе раздраженія 785.

Расчлененіе воспринимающей и реагирующей зонъ 786. Злаки 786. Мальвовыя 790.

Процессъ воспріятія при фототропизмѣ 791.

Химическія явленія 791.

Воспріятіе свѣта вообще и фототропическое воспріятіе въ частности 792.

Представленія Габерландта 793.

## 3. Зависимость фототропизма отъ вѣшнихъ факторовъ.

Количество свѣта 794. Законъ количества раздраженія 796. Законъ Тальбота 796.

Измѣненіе фототропнаго настроенія 797.



Значеніе направленія свѣта 800.  
 Значеніе качества свѣта 801.  
 Другіе факторы 802.

с) Совмѣстное вліяніе гео- и фототропизма 802.

д) Другіе тропизмы 803.

1. Термотропизмъ 803.
2. Электро- и гальванотропизмъ 807.
3. Хемотропизмъ у грибовъ 809. (Законъ Вебера 812), у пыльцевыхъ трубокъ 813. Гидротропизмъ 815.
4. Травматотропизмъ 818.
5. Реотропизмъ 818.

### В. Настіи.

а) Гаптотропизмъ (переходъ отъ тропизмовъ къ настіямъ).

1. Усики 821.

Роль кратковременнаго прикосновенія 822.  
 Усики гаптотропно чувствительные съ одной или со всѣхъ сторонъ 824.  
 Ближайшее опредѣленіе раздраженія прикосновеніемъ 825.  
 Другія раздраженія 827.  
 Воспроизведеніе изгиба 828.  
 Охватываніе усикомъ опоры.  
 Образованіе постоянныхъ завивовъ 831. Дальнѣйшія явленія 832.

2. Растенія, лазающія при помощи листьевъ и корней, *Cuscuta* 833—4.
3. *Drosera* 835.
4. Температурныя раздраженія у гаптотропныхъ органовъ 837.

б) Никтинастическія движенія.

1. Движенія паратоническія 841.

Движенія ростаго типа.  
 Цвѣточные органы, реагирующіе на смѣну температурныхъ (842) и свѣтовыхъ (845) импульсовъ. Зеленые листья 845.  
 Движенія варіаціоннаго типа 847.  
 Ихъ механизмъ 850. Дневной сонъ 854. Роль силы тяжести 854.

2. Движенія періодическія 855.

Движенія, связанныя съ послѣдствіемъ 856.  
 Прекращеніе движеній при постоянномъ освѣщеніи 856. Реагированіе листьевъ на затѣненіе 857. Представленіе Пфеффера о паратоническомъ воздѣйствіи смѣны свѣта и темноты и происхожденіи періодическихъ движеній 857. Другія воззрѣнія 859. Автономная періодичность 861.

Биологическое значеніе никтинастическихъ движеній 862.

с) Движенія въ отвѣтъ на раздраженіе ударомъ.

1. *Mimosa*.

Характерныя черты движенія 863.  
 Процессы, разыгрывающіеся въ сочлененіяхъ 865.  
 Ближайшее опредѣленіе раздраженія ударомъ 867.  
 Другія раздраженія 869. Раздраженіе электрическимъ токомъ 869.  
 Проведеніе раздраженія 871.

2. *Biophytum* 876.
3. *Dionaea* 877.
4. Тичиночныя нити 879.
5. Рыльца 881.

### *С. Обзор паратонических движений.*

- Воздѣйствіе виѣшняго міра на движенія.  
 Раздраженія 883.  
 Освобождающіе факторы въ механизмахъ и организмахъ 884. Явленія  
 раздражимости въ животномъ и растительномъ мірахъ 889.  
 Общія условія раздражимости организма 892.

### **Автономныя движенія.**

Зависимость ихъ отъ внутреннихъ факторовъ 896.

1. Автономныя варіаціонныя движенія 896.
2. Автономныя ростовыя движенія 899.

Круговая нутація 899.  
 Эфемерная и періодическая нутація 900.  
 Гипонастія и эпинастія 901.  
 Скручиванія и завиванія 901.

### **III. Локомоторныя движенія.**

#### **Автономныя локомоторныя движенія.**

Ихъ распространенность и раздѣленіе 902.

1. Плавательныя движенія 903. Жгутики, какъ органы передвиженія 904.
2. Ползательныя движенія 905.

Различныя формы ихъ: амебодныя движенія 906. Вращательное  
 и струйчатое движеніе 909.  
 Причины движенія 910.

3. Общія условія движеній 913.

#### **Локомоторныя ориентировочныя движенія (таксисы).**

- а) Таксисы свободно передвигающихся организмовъ 916.

1. Хемотаксисъ.

Смысль его 917.  
 Бактеріи 918. Ихъ реагированіе 919. Вещества, вызывающія раздра-  
 женіе 919. Порогъ раздраженія 921. Порогъ различія раздраженія 922.  
 Различныя чувствительности 922.  
 Миксомицеты 923.  
 Сперматозоиды папоротниковъ 925 и мховъ 927.  
 Воспріятіе раздраженій при хемотаксисѣ 927.

2. Осмотаксисъ 927. Гидротаксисъ 929.



3. Фототаксисъ 929.

Пурпурныя бактеріи 930.

Флагеллаты и зооспоры 930. Значеніе направленія свѣта 931.  
Способъ реагирования 933.

Миксомицеты и др. 935.

4. Термотаксисъ 935.

5. Гальванотаксисъ 936.

b) Таксисы протоплазмы и другихъ органовъ кѣтки.

Фототаксисъ хлоропластовъ 937. Другіе таксисы хлоропластовъ 939.

Таксисы кѣточного ядра 940.

УКАЗАТЕЛЬ 942.

## Перечень важнѣйшихъ научныхъ періодическихъ изданій, ссылки на которыя сдѣланы въ сокращенномъ видѣ.

Жирными арабскими цифрами обозначаются тома; арабскія цифры въ скобкахъ указываютъ на серіи; римскими цифрами отмѣнены отдѣлы.

Сокращенія:	Полное названіе:
Ann. sc. nat.	Annales des sciences naturelles. Botanique. Paris.
Annals Bot.	Annals of Botany. Oxford.
Annales Buitenzorg	Annales du jardin Botanique de Buitenzorg. Leiden.
Arb. Würzburg	Arbeiten des botanischen Instituts Würzburg. Leipzig.
Ber. bot. Ges.	Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft. Berlin.
Bioch. Cbl.	Biochemisches Centralblatt. Berlin.
Biol. Cbl.	Biologisches Centralblatt. Leipzig.
Bot. Cbl.	Botanisches Centralblatt. Jena.
Bot. Cbl. Beih.	Beihefte zum botanischen Centralblatt. Dresden.
Bot. Gaz.	Botanical Gazette. Chicago.
Bot. Ztg.	Botanische Zeitung. Leipzig (Если нѣтъ специальныхъ указаній, всегда I часть).
Cbl. Bakt.	Centralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde. Jena.
Compt. rend.	Comptes rendus des séances de l'académie des sciences de Paris.
Jahrb. wiss. Bot.	Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Berlin.
Landw. Jahrb.	Landwirtschaftliche Jahrbücher. Berlin.
Phil. Transactions.	Philosophical Transactions of the Royal Society-London.
Proc. R. Soc.	Proceedings of the Royal Society. London.
Progressus	Progressus rei botonicae. Jena.
Sitzungsber. Berlin.	Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften. Math.-naturw. Klasse. Berlin.
Sitzungsber. Wien.	Sitzungsberichte der. K. K. Akademie der Wissenschaften. Math. naturw. Klasse. Wien.
Versuchstat.	Die landwirtschaftlichen Versuchstationen. Berlin.
Z. f. Bot.	Zeitschrift für Botanik. Jena.

## Опечатки:

		<i>Напечатано</i>	<i>Читатъ</i>
Стр. 97.	Строка 24 сверху	Pilololus	Pilobolus.
" 224.	Примѣчаніе	Консейма	Конгейма.
" 263.	Строка 2 снизу	углекислоты	клетчатки.
" 510.	" 4 "	последствіямъ	последствіямъ.



# ЧАСТЬ I.

## Обмѣнъ веществъ (Химическая физиологія).

### ГЛАВА I.

### В в е д е н і е.

15

Задачи физиологіи растений.—Ея методы.—Химическій составъ и строеніе растительнаго тѣла.

Идея греческаго философа, кристаллизовавшаяся въ извѣстныхъ двухъ словахъ πάντα ῥεῖ (все течетъ, все измѣняется), особенно приложима къ міру организмовъ; ихъ существованіе, жизнь всякаго организованнаго существа развертывается какъ непрерывный, послѣдовательный рядъ химическихъ превращеній и физическихъ процессовъ.

Среди этого круговорота вещества и энергіи могутъ быть, конечно, сразу отмѣчены явленія, общія какъ живымъ существамъ, такъ и неорганизованному субстрату; такъ, напримѣръ, тѣло организмовъ подвергается объемнымъ колебаніямъ отъ смѣны тепла и холода, съ большей или меньшей упругостью отвѣчаетъ на деформацію со стороны внѣшнихъ механическихъ воздѣйствій и т. д. Но эти, чисто физическія или чисто химическія явленія обычно не представляютъ собой интереса для физиолога, какъ такового; область физиологическихъ изслѣдованій начинается тамъ, гдѣ разыгрываются процессы, характерные для организмовъ, ставится грань между ними и міромъ неживой природы, міромъ неорганизованнымъ,—процессы, прекращающіеся со „смертью“ живого существа.

Основной задачей, стоящей передъ физиологами, и является установленіе ряда этихъ жизненныхъ превращеній и сведеніе ихъ, по возможности, къ точной физико-химической причинной зависимости; изученные и постигнутые каждый въ отдѣльности, эти процессы должны быть затѣмъ, какъ звенья громадной жизненной цѣпи, сочетаны вмѣстѣ, чтобы можно было придти къ познанію жизни, какъ цѣлаго. Этой конечной цѣли далеко еще не достигла современная физиологія; достижима ли она вообще, или нѣтъ, разное думаютъ представители различныхъ теченій научной мысли, одинаково безуспѣшно стараясь обосновать свои оптимистическіе или пессимистическіе взгляды.—Но та притягательная сила, которая неудержимо влечетъ человѣчскій умъ къ науч-

ному изслѣдованію, кроется далеко не въ томъ, что вотъ-вотъ будетъ раскрыта эта далекая завѣтная загадка, а въ прелести самой научной работы: не даромъ тѣ самые представители научной мысли, которые крылатымъ „Ignorabimus“ подчеркнули недостижимость, по ихъ мнѣнію, загадки жизни—и они не опустили рукъ, не бросили своей научной работы.

Характерные для всякаго живого организма процессы могутъ быть скомбинированы въ слѣдующія три группы:

1. Наболѣе бросающимся въ глаза является процессъ измѣненій наружной формы, связанный съ теченіемъ жизни каждаго организма. Изъ малыхъ по размѣру и простыхъ по очертаніямъ зачатковъ правильно и закономѣрно развивается взрослый организмъ, приобретаемая, обычно, все большую и большую сложность строенія и соотношенія частей. Въ концѣ этого цикла развитія организмъ дастъ начало новымъ организмамъ, вновь и вновь повторяющимъ этотъ характерный рядъ превращеній. Совокупности этихъ явленій мы дадимъ названіе превращенія формы.

2. Ко второй группѣ явленій отнесемъ процессы измѣненія въ положенія организмовъ въ пространствѣ, явленія движенія цѣлыхъ организмовъ или ихъ частей. Непосредственно замѣтные далеко не у всѣхъ живыхъ существъ, процессы эти оказываются общими для всего живого міра, какъ нетрудно показать соотвѣтственными приѣмами изслѣдованія.

3. Наконецъ, третья группа жизненныхъ явленій особенно ясна и извѣстна въ царствѣ животныхъ: мы говоримъ о воспріятіи организмомъ вещества изъ окружающей среды, измѣненіи воспріятого и отдачи опредѣленныхъ конечныхъ продуктовъ обмѣна, иначе говоря, о такъ называемомъ обмѣнѣ или превращеніи веществъ. Миръ растений представляетъ намъ подобный же процессъ превращенія вещества, хотя и незамѣтный съ перваго взгляда.

Соотвѣтственно тремъ указаннымъ основнымъ группамъ жизненныхъ явленій мы и распредѣлимъ нашъ матеріалъ; начавъ съ обмѣна веществъ или такъ называемой химической физиологии, мы перейдемъ затѣмъ къ физиологии развитія и, наконецъ, къ физиологии движенія. Задача наша сужена предѣлами растительнаго міра; нужно однако помнить, что съ каждымъ годомъ рѣзкая, казалось, граница между физиологіей растений и физиологіей животныхъ ступшевывается все болѣе и болѣе, такъ что попытки обработать курсъ общей физиологии становятся все болѣе успѣшными <sup>1)</sup>.

Прежде чѣмъ перейти къ первому отдѣлу нашего курса, именно къ физиологии обмѣна веществъ, умѣстно будетъ сказать нѣсколько словъ о методахъ физиологии, какъ науки. Они тѣже, какъ въ физикѣ и химіи, или, во всякомъ случаѣ, принципиально ни въ чемъ съ ними не расходятся. Физиологи-

<sup>1)</sup> С. I. Bernard, 1878, Leçons sur les phénomènes de la Vie etc. Paris.—Verworn, 1909, Allg. Physiologie. 3 Aufl. Jena.—Ферворнъ, Общая физиология.—Pütter, 1911, Vergleich. Physiologie. Jena.



ческое явление устанавливается путемъ возможно болѣе тщательнаго наблюденія. Но одно наблюденіе обычно не бываетъ достаточнымъ для обоснованія причинной зависимости наблюдаемыхъ превращеній. Мы увидимъ ниже, что жизнь растительнаго организма обусловлена сложнымъ комплексомъ причинъ; рѣдко, поэтому, удается поставить физиологическое наблюденіе такъ, чтобы можно было съ увѣренностью говорить о непосредственной причинной связи между измѣненіями какого либо опредѣленнаго внѣшняго фактора и тѣмъ или другимъ явленіемъ въ жизни организма. Въ громадномъ большинствѣ случаевъ приходится нарочно изыскивать условія, при которыхъ наступаетъ измѣненіе дѣйствительно одного лишь внѣшняго фактора изъ всей массы одновременно воздѣйствующихъ на растеніе; наблюденіе, поставленное въ такіа искусственныя рамки, носить названіе опыта. Но уже самой природой организмовъ обусловливается болѣе узкое примѣненіе опыта въ физиологіи, чѣмъ въ физикѣ и химіи, и грубая, непосредственно физическая трактовка опытовъ совершенно недопустима въ нашей наукѣ, нерѣдко приводя къ грубѣйшимъ ошибкамъ. Приведемъ примѣръ. Физикъ, посадивъ на конецъ тонкаго металлическаго стержня тяжелую головку и наблюдая изгибъ стержня подъ вліяніемъ ея тяжести, сдѣлаетъ заключеніе, что этотъ изгибъ непосредственно зависитъ отъ тяжести этой головки; заключеніе это станетъ для него несомнѣннымъ, когда экспериментаторъ, удаливъ головку, отмѣтитъ распрямленіе стержня. Цвѣтоножки нашего обыкновеннаго мака (*Papaver*) оказываются до распусканія цвѣтовъ загнутыми внизъ настолько характерно, что вполне естественно приписать этотъ изгибъ тяжести цвѣточной почки. Естественно было сдѣлать тотъ опытъ, о которомъ мы только что говорили: вѣдь нашъ изогнутый стержень съ тяжелой головкой можетъ служить хорошей моделью цвѣтоножки мака; и, дѣйствительно, оказалось, что послѣ удаленія почки изогнутая часть цвѣтоножки распрямляется. Отсюда и было сдѣлано заключеніе, что наблюдаемый изгибъ цвѣтоножки пассивно вызывается тяжестью свѣшивающейся почки. Но когда Фехтингъ<sup>2)</sup> искусственно устранилъ дѣйствіе силы тяжести, уравновѣсивъ цвѣточную почку тягою кверху, цвѣтоножка осталось согнутой, какъ была; если даже сила тяги кверху прилагалась въ большемъ размѣрѣ, чѣмъ это было нужно, чтобы уравновѣсить тяжесть почки, то и тогда цвѣтоножка упорно сохраняла свое обычное согнутое положеніе. Изъ этого слѣдуетъ, что тяжесть цвѣточной почки у мака не играетъ существенной роли въ причинности согнутаго положенія цвѣтоножки: удаленіе же этой почки влечетъ за собой распрямленіе цвѣточной ножки, какъ слѣдствіе пораненія. Примѣръ этотъ можетъ между прочимъ показать, насколько нужно быть осторожнымъ при постановкѣ физиологическихъ опытовъ, чтобы не вызвать къ дѣйствию новыя цѣпи причинностей исключительно лишь рамками и условіями опыта.

<sup>2)</sup> Vöchting, 1882, Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn.



Чтобы говорить объ обмѣнѣ веществъ, надо быть предварительно знакомымъ съ химическимъ составомъ растений. Изложимъ прежде всего свѣдѣнія наши объ этомъ вопросѣ.

Общій итогъ громадному числу качественныхъ анализовъ растительныхъ организмовъ подводятъ обычно, говоря, что изъ 70 элементовъ, встрѣчающихся на землѣ, только сравнительно немногіе входятъ въ составъ тѣла растенія какъ постоянная его составная часть, именно всего тринадцать: Н, О, Сl, S, N, P, Si, C, K, Na, Ca, Mg и Fe. Выводъ этотъ, съ научной точки зрѣнія, тѣмъ менѣе цѣненъ, что при этой суммарной сводкѣ аналитическихъ данныхъ сознательно или безсознательно опускаются всѣ тѣ элементы, которые встрѣчаются въ растеніи въ сравнительно небольшихъ количествахъ. Если ктонибудь сталъ бы даже утверждать, что стоитъ лишь хорошенько поискать, чтобы найти въ составѣ растительнаго тѣла всѣ безъ исключенія химическіе элементы, онъ едва ли бы былъ далекъ отъ истины.

Данныя количественнаго анализа, точно также, не даютъ возможности сдѣлать глубокихъ заключеній общаго характера; возьмемъ однако у Эбермайера <sup>3)</sup> таблицу, изъ которой видно, какъ колеблется содержаніе углерода, водорода, кислорода, азота и зольныхъ частей въ 100 вѣсовыхъ частяхъ высушенныхъ при 100° растительныхъ органовъ:

	С	Н	О	N	Зола.
Зерновки пшеницы . . .	46,1	5,8	43,4	2,3	2,4
Зерновки овса . . . . .	<b>50,7</b>	<b>6,4</b>	36,7	2,2	4,0
Ржаная солома . . . . .	49,9	5,6	40,6	<b>0,3</b>	3,6
Клубни картофеля . . . .	44,0	5,8	<b>44,7</b>	1,5	4,0
Сѣмена гороха . . . . .	46,5	6,2	40,0	4,2	3,1
Листья свекловицы . . . .	38,1	5,1	30,8	4,5	21,5

Несравненно больше, чѣмъ голыя аналитическія данныя, могутъ дать опредѣленія отдѣльныхъ химическихъ соединеній, встрѣчающихся въ растеніяхъ. Правда, что число этихъ веществъ „растительнаго происхожденія“ настолько велико, что нечего и думать и о приблизительномъ ихъ учетѣ. Къ тому же изслѣдованія въ этомъ направленіи далеко не могутъ считаться законченными; современемъ, быть можетъ, въ каждомъ растительномъ видѣ будутъ найдены соединенія, своимъ присутствіемъ характерныя именно для этого вида; въ настоящее время, во всякомъ случаѣ, мы уже знаемъ рядъ веществъ, отмѣчающихъ своимъ присутствіемъ опредѣленные родовыя или семейственныя группы растительныхъ организмовъ. Всѣ почти они представляютъ собою побочные продукты обмѣна веществъ и поэтому до сихъ поръ не обращали на себя серьезнаго вниманія физиологовъ. Оставивъ въ сторонѣ эти соединенія, съ сравнительно узкими предѣлами распространенія и проходя мимо неорганическихъ солей, поступающихъ въ растеніе по преимуществу извнѣ, мы окажемся лицомъ къ лицу съ большою группою органическихъ соединеній, встрѣчающихся въ каждомъ, безъ

<sup>3)</sup> Ebermayer, 1882, Physiologische Chemie der Pflanzen I, стр. 47. Berlin.



исключенія, растительномъ организмѣ. Всѣ они представляютъ собой соединенія углерода съ однимъ или нѣсколькими членами группы элементовъ—органогеновъ, именно Н, О, N, S и P. Сдѣлаемъ здѣсь же бѣглый обзоръ главнѣйшихъ изъ этихъ соединеній, придерживаясь въ ихъ классификаціи скорѣе физиологической ихъ функциональности, чѣмъ химическаго состава. Конечно, не нужно ждать здѣсь сколько нибудь подробной химической характеристики этихъ веществъ; въ отдѣльныхъ случаяхъ намъ придется ниже подробнѣе останавливаться и на ней; въ общемъ же отсылаемъ интересующихся за матеріаломъ къ химическимъ или физиолого-химическимъ сводамъ <sup>4)</sup>.

Мы выдѣлимъ въ особыя группы:

1. Органическія кислоты. Уже по названію многихъ изъ нихъ, какъ напр. щавелевой, яблочной, винной и лимонной кислотъ видно, что они были констатированы впервые въ растительныхъ органахъ; не нужно однако думать, что кислоты эти свойственны исключительно тѣмъ растеніямъ, именемъ которыхъ они отмѣчены. Нерѣдко встрѣчаются въ растеніяхъ и первые члены кислотъ жирнаго ряда, какъ муравиная, укусуная, пропионова и масляная.

2. Именемъ липоидовъ обозначается группа соединеній весьма разнообразнаго химическаго строенія, объединяемая общимъ признакомъ растворимости въ эфирѣ и другихъ близкихъ растворителяхъ. Къ группѣ этой принадлежатъ прежде всего жиры, т. е. глицериды высшихъ кислотъ жирнаго ряда, главнымъ образомъ, пальмитиновой, стеариновой и олеиновой. Затѣмъ идутъ воскообразныя вещества; большая часть воска растительнаго происхожденія является, съ химической точки зрѣнія, настоящими жирами, т. е. эфирами глицерина; встрѣчаются, однако, и эфиры одноатомныхъ спиртовъ съ жирными кислотами. Наконецъ, отмѣтимъ группу липоидовъ въ тѣсномъ смыслѣ слова; одни изъ нихъ характерны содержаніемъ въ частицѣ фосфора (лецитины), другіе же фосфора не содержатъ (холестеринны); и тѣ, и другіе, повидимому, чрезвычайно распространены и встрѣчаются буквально въ каждой клѣткѣ.

3. Въ группѣ углеводовъ назовемъ прежде всего моносахариды, съ 6 атомами углерода въ частицѣ (гексозы), какъ глюкоза (декстроза), манноза, галактоза, левулеза или только 5-ю (пентозы), какъ ксилоза и арабиноза. Большой по величинѣ частицей обладаютъ дисахариды, легко распадающіеся при гидролизѣ на двѣ частицы гексозъ, какъ напр. тростниковый сахаръ на декстрозу и левулозу, молочный сахаръ на декстрозу и галактозу, мальтоза на двѣ частицы глюкозы. Наибольшій частичный вѣсъ представляютъ полисахариды (крахмалъ, инулинъ), дающіе при распадѣ нѣсколько частицъ гексозъ, а иногда и пентозъ.

4. Различныя аминокислоты легко вывести изъ соответствен-

<sup>4)</sup> Czapek, 1905, Biochemie der Pflanzen. Iena. Euler, 1908, Grundlagen und Ergebnisse der Pflanzenchemie I. Braunschweig. Hammarsten, 1899, Lehrbuch der physiologischen Chemie. 4 Aufl. Wiesbaden. Abderhalden, 1906, Lehrbuch der physiologischen Chemie. Berlin und Wien. Grafe. 1913. Einführung i. d. Biochemie. Leipzig.



ныхъ кислотъ жирнаго ряда, замѣстивъ одинъ водородъ остаткомъ амміака  $\text{NH}_2$ ; такъ напр. аспарагиновая кислота есть ничто иное, какъ аминокислотная; лейцинъ—аминоизобутиль-уксусная; а л а н и нъ—аминопропіоновая (послѣдняя, связанная съ фенольною группою, даетъ крайне широко распространенный тирозинъ). Нерѣдки также и амиды аминокислотъ, образующіеся замѣщеніемъ воднаго остатка (ОН) карбоксила группою  $\text{NH}_2$  (такъ напр. аспарагинъ = амиду аминокислотной кислоты; глютаминъ = амиду глютаминовой кислоты и т. д.).

5. Подъ именемъ эфирныхъ маселъ разумѣютъ маслообразныя летучія вещества, обуславливающія различныя растительныя запахи. Въ химическомъ отношеніи можно отличить: а) группу терпеновъ, по составу своему углеводородовъ, встрѣчающихся напр., въ скипидарѣ, въ маслѣ миртовыхъ и зонтичныхъ; сюда же относится и каучукъ съ родственной ему, но отличающейся содержаніемъ кислорода гуттаперчей; в) группу кислородсодержащихъ веществъ, какъ камфора и масла семейства губоцвѣтныхъ и с) группу сбросодержащихъ эфирныхъ маселъ различныхъ луковъ (*Allium*) и крестоцвѣтныхъ. Сюда же примыкаютъ и различныя смолы, нерѣдко встрѣчающіяся растворенными въ эфирныхъ маслахъ<sup>5)</sup>.

6. Заслуживаютъ выдѣленія въ особую группу алкалоиды,<sup>6)</sup> эти азотосодержащія растительныя основанія, отъ присутствія которыхъ зависятъ ядовитыя свойства многихъ растений. Физиологическія функціи этихъ соединений еще сравнительно мало выяснены.

7. Глюкозиды характерны своимъ легкимъ распаденіемъ на гексозы и различныя вещества ароматическаго ряда. Такъ, напримѣръ, азотсодержащій амигдалинъ горькихъ миндалей распадается на глюкозу, масло горькихъ миндалей и синильную кислоту; безазотистый салицинъ на салигенинъ и глюкозу. Многія, такъ называемыя дубильныя вещества примыкаютъ къ группѣ глюкозидовъ, при распаденіи давая на ряду съ галловой кислотой сахаръ или флороглюцинъ. Съ физиологической стороны и эти вещества не представляютъ для насъ большого интереса.

8. Пигменты представляютъ группу, чрезвычайно важную съ химической и физиологической точекъ зрѣнія.

9. Наконецъ, бѣлковыя вещества являются важнѣйшими, но вмѣстѣ съ тѣмъ и наиболѣе сложными соединеніями растительнаго тѣла; въ составъ ихъ входятъ углеродъ, водородъ, кислородъ, азотъ, сѣра, а иногда еще и фосфоръ.

Имъ присуща способность вступать въ сочетанье другъ съ другомъ или съ различными соединеніями другихъ типовъ, образуя при этомъ новыя тѣла необыкновенной сложности состава, такъ называемыя протеиды.

Количественныхъ анализовъ цѣлыхъ растений или, по крайней мѣрѣ, крупныхъ растительныхъ органовъ сравнительно немного въ спеціальной литературѣ. Большая ихъ часть касается питательныхъ

<sup>5)</sup> Tschirch, 1906. Die Harze u. die Harzbehälter. 2 Bde. 2 Aufl. Berlin.

<sup>6)</sup> Winterstein u. Trier, 1910, Die Alkaloide. Berlin.



продуктовъ и не представляетъ интереса съ нашей точки зрѣнія, такъ какъ въ нихъ аналитикъ останавливался на чрезвычайъ маломъ числѣ соединений. Приведемъ, тѣмъ не менѣе, небольшую таблицу подобныхъ опредѣлений, взятую у Кенига <sup>7)</sup>.

МАТЕРИАЛЪ.	Въ процентахъ сырого вѣса.								
	I.	II.	III.	Безазотистыя экстрактивные вещества.			IV.	V.	VI.
	Вода.	Азотсодержащаго вещества	Жиры (эфирн. экстрактъ).	Сахаръ.	Декстринь.	Крахмалъ.	Всего.	Древесина.	Зола.
1. Пшеница (зерна) . . . . .	13.65	12.35	1.75	(1.44)	(2.38)	(64.09)	67.91	2.53	1.81
2. Рожь (зерна) . . . . .	15.06	11.52	1.79	—	—	—	67.81	2.01	1.81
3. Конскіе бобы (сѣмена) . . . . .	14.76	24.27	1.61	—	—	—	49.01	7.09	3.26
4. Желтые lupины (сѣмена) . . . . .	12.88	36.52	4.92	—	—	—	27.60	14.04	4.04
5. Кокосовый орѣхъ <sup>8)</sup> . . . . .	5.81	8.88	67.00	—	—	—	12.44	4.06	1.81
6. Клубень картофеля . . . . .	75.48	1.95	0.15	—	—	—	20.69	0.75	0.98
7. Корень свекловицы . . . . .	87.71	1.09	0.11	6.53	—	2.73	9.26	0.98	0.95
8. Лукъ (листья) . . . . .	90.82	2.10	0.44	0.81	—	3.74	4.55	1.27	0.82
9. Кочанный салатъ (листья) . . . . .	94.33	1.41	0.31	—	—	—	2.19	0.73	1.03

Въ двухъ словахъ пояснимъ приведенную таблицу <sup>9)</sup>. Первая графа даетъ содержаніе воды въ растительныхъ органахъ; отмѣтимъ, что всѣ безъ исключенія органы растенія содержатъ воду, что даже въ воздушно-сухихъ сѣменахъ ея оказывается 12—15% сырого вѣса, между тѣмъ какъ въ жизнедѣятельныхъ органахъ воды по меньшей мѣрѣ  $\frac{3}{4}$  всей сырой массы, а иногда и гораздо больше. Наибольшее содержаніе воды, вплоть до 98% сырого вѣса, оказывается у водяныхъ растений (водорослей). Последняя графа говоритъ намъ также, что и зольныя вещества являются необходимою составною частью всякаго растенія. Обѣ эти графы имѣютъ непрерываемый физиологическій интересъ и значеніе.

Не то съ остальными графами. Чтобы получить сумму азотсодержащихъ веществъ, напримѣръ, было опредѣлено количество азота, какъ такового, и полученное число помножено на 6.25; при этомъ сдѣ-

<sup>7)</sup> König, 1882, Zusammensetzung der menschlichen Nahrungs- und Genussmittel. 2 Aufl. 1 Bd. Berlin.

<sup>8)</sup> Данные взяты изъ книги Визнера (Wiesner, Rohstoffe des Pflanzenreiches, 2 Aufl.).—

<sup>9)</sup> Сравни König, 1897, Versuchsstat. 48, 81.

лано, во первыхъ, допущеніе, что весь азотъ входитъ въ составъ бѣлковыхъ веществъ, а, во-вторыхъ, принято, что всѣ бѣлковыя вещества содержатъ точно 16% азота. Оба допущенія далеки отъ дѣйствительности: въ различныхъ бѣловыхъ веществахъ находится отъ 18 до 15 $\frac{1}{2}$ % азота, а, кромѣ того, этотъ элементъ можетъ встрѣтиться въ растеніи въ видѣ составной части аминокислотъ и многихъ другихъ соединений. Поэтому эта графа (II) и представляетъ лишь относительный интересъ. Въ третьей графѣ указано количество вещества, растворимаго въ эфирѣ; опять таки здѣсь мы должны говорить не объ однихъ жирахъ, такъ какъ при извлеченіи эфиромъ въ растворъ перейдутъ и воскъ, и липоиды, углеводороды, хлорофиллъ. Цифры графы IV-ой получены вычитаніемъ суммы данныхъ всѣхъ остальныхъ графъ изъ 100; нужно помнить, что подъ именемъ безазотистыхъ экстрактивныхъ веществъ значатся здѣсь не только углеводы, но и всѣ тѣ разнообразныя вещества, которыя растворимы въ слабой (1 $\frac{1}{4}$ %) сѣрной кислотѣ и ѣдкомъ кали (1 $\frac{1}{4}$ %), между тѣмъ какъ вещества, сопротивляющіяся растворенію этими реактивами, вошли въ графу V.

Данныя количественнаго анализа растеній, даже несравненно болѣе подробныя и точныя, чѣмъ приведенныя, не могутъ намъ дать достаточнаго понятія о химизмѣ внутренняго обмѣна въ растеніи, прежде всего потому, что всѣ эти вещества, оказывающіяся при химическихъ манипуляціяхъ въ одной и той же дестилляціонной колбѣ, строго локализованы въ тѣлѣ живого растенія и поэтому нерѣдко не могутъ вступать другъ съ другомъ въ какое либо взаимодействіе. Уже бѣглый взглядъ въ микроскопъ даетъ намъ понятіе о необычайно сложной картинѣ строенія растительныхъ органовъ. У высшаго растенія каждая его часть построена изъ безчисленнаго количества отдѣльностей, получившихъ названіе клѣтокъ, раздѣленныхъ другъ отъ друга межклетниками—пространствами, наполненными воздухомъ. Соотношеніе между объемомъ клѣтокъ и объемомъ межклетниковъ можетъ быть весьма различно; у обыкновенныхъ листьевъ, напримѣръ, межклетники занимаютъ по объему четвертую или пятую часть всего органа, достигая значительно большаго развитія въ органахъ водяныхъ растеній. Такъ, напримѣръ, въ листѣ *Pistia*, по Унгеру<sup>10)</sup>  $\frac{2}{3}$  объема занято межклетниками и лишь  $\frac{1}{3}$  представляетъ собой клѣточное вещество. Эти воздушныя пространства, само собой разумѣется, не учитываются при обычномъ родѣ химическаго анализа, а между тѣмъ въ жизни растенія играютъ выдающуюся роль.

Впрочемъ, далеко не всѣ растенія построены одинаково сложно; микроскопически мелкія водоросли, напримѣръ, представляютъ собой организмы, цѣликомъ соответствующіе отдѣльной клѣткѣ высшаго растенія. Если собрать значительное количество клѣтокъ такой одноклеточной водоросли и полученную массу подвергнуть химическому анализу, то

<sup>10)</sup> Unger, 1834. (Sitzungsber. Wien. 12, 367). По даннымъ этого ученаго въ листѣ *Pistia* на долю межклетныхъ пространствъ приходится 71.3% всего объема, въ листьяхъ банана (*Musa*)—48%, и въ листьяхъ бегоніи (*Begonia hydrocotylifolia*) только 35%. Сравни также Aubert, 1892. Rev. gén. 4, 276.



результаты его не будут ничѣмъ основнымъ отличаться отъ тѣхъ данныхъ, къ которымъ приводитъ насъ химическое изслѣдованіе тканей высшаго растенія. А между тѣмъ было бы, несомнѣнно, въ высшей степени поучительно различать подѣ микроскопомъ отдѣльныя составныя части растительной кѣтки и отмѣчать распредѣленіе въ ней разнообразныхъ химическихъ соединений. Этой цѣли служатъ, помимо обыкновеннаго химическаго анализа, такъ называемыя микрохимическія реакціи, отъ дальнѣйшей разработки примѣненія которыхъ и зависитъ, въ значительной степени, дальнѣйшее расширеніе нашихъ познаній въ указанной области. Уже и теперь изслѣдователь можетъ открыть присутствіе цѣлага ряда разнообразныхъ веществъ въ полѣ микроскопа; здѣсь не мѣсто для перечисленія различныхъ микроскопическихъ реактивовъ и производимыхъ ими реакцій<sup>11)</sup>, и мы ограничимся приведеніемъ важнѣйшихъ результатовъ микрохиміи. При этомъ придется коснуться и морфологическихъ подробностей.

Типомъ растительной кѣтки послужитъ намъ представленная на рис. 1 кѣтка прѣсноводной водоросли *Draparnaldia glomerata*. Кѣтка эта представляетъ собой цилиндрическое тѣло, съ рѣзко отличными тремя основными частями: 1) оболочкой (*m*) въ видѣ пустого цилиндра, обусловливающей внѣшнія очертанія кѣтки, 2) тягучей, полужидкой протоплазмой (*pl*), со всѣхъ сторонъ изнутри прижатой къ кѣточной оболочкѣ и образующей, такимъ образомъ, полный плазматическій мѣшокъ и 3) кѣточнымъ сокомъ (вакуолю, *v*), занимающимъ всю внутреннюю полость кѣтки. Оболочка и кѣточный сокъ не представляютъ какихъ либо структурныхъ особенностей, зато въ протоплазмѣ легко различить подробности строения. Прежде всего бросается въ глаза кольцеобразная, зеленая лента съ неправильными вырѣзами по краямъ, такъ называемый хлоропластъ (*ch*). Затѣмъ видѣляется изъ безцвѣтной, прозрачной массы протоплазмы, иногда получающей названіе цитоплазмы, небольшое округлое тѣло, такъ называемое кѣточное ядро (*n*); и хлоропластъ, и кѣточное ядро лежатъ погруженными въ иногда трудно различимую массу плазматической слизи.

У громаднаго большинства кѣтокъ мы встрѣтимъ тѣ же или близко сформированныя основныя части. Больше всего разнообразія наблюдается въ строеніи хлоропластовъ, рѣдко сходныхъ по виду съ хлоропластами *Draparnaldia*, часто гораздо болѣе простыхъ по внѣшнимъ очертаніямъ, нерѣдко встрѣчающихся въ кѣткѣ во множественномъ числѣ, а иногда и вовсе отсутствующихъ.

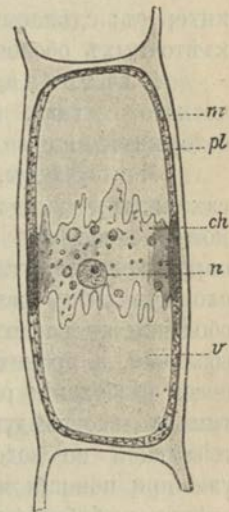


Рис. 1. Кѣтка *Draparnaldia glomerata*, *m* — оболочка, *pl* — протоплазма, *ch* — хлоропластъ, *n* — кѣточное ядро, *v* — вакуоля. Увел. около 500.

<sup>11)</sup> Сравни Strasburger, Das botanische Praktikum, Jena.



Функционально всё эти три составныя части кѣтки далеко не одинаково важны. Кѣточный сокъ и кѣточная оболочка—органы второстепеннаго значенія, сравнительно съ протоплазмой; они являются продуктами ея жизнедѣятельности и, дѣйствительно, можно встрѣтить кѣтки, временно или на болѣе продолжительный срокъ состоящія исключительно изъ одной протоплазмы. Протоплазма же должна быть признана за основное живое вещество растенія (а также и животнаго), такъ какъ только въ тѣхъ частяхъ растительнаго организма, которыя заключаютъ въ своихъ кѣткахъ протоплазму, наступаютъ характерныя явленія, принимаемыя нами за проявленія жизни. Поэтому и химизмъ этого вещества долженъ представлять для насъ особенный интересъ; сдѣлаемъ сначала нѣсколько замѣчаній относительно химизма кѣточныхъ оболочки и сока.

Кѣточная оболочка не представляетъ опредѣленнаго химическаго состава; кромѣ углеводовъ—ея главной составной части,—она содержитъ еще воду и золу.

Углеводы, изъ которыхъ построена оболочка, являются полисахаридами изъ группы целлюлозы (кѣтчатки); какъ рѣдкій случай можно встрѣтить оболочку, состоящую, повидимому, изъ одного лишь опредѣленнаго углевода; обычно каждая оболочка представляетъ собой сложную смѣсь различныхъ, хотя и близкихъ другъ къ другу тѣлъ. Вода оболочки не располагается въ видѣ замѣтныхъ включеній въ полости оболочки, а пропитываетъ ее всю насквозь. Ниже мы вернемся къ процессу разбуханія растительныхъ образований (гл. 31), теперь же отмѣтимъ только слѣдующее. Между веществомъ кѣточной стѣнки и пропитывающей ее водой нѣтъ опредѣленной химической связи, такъ какъ уже при помощи механическаго давленія удается удалить изъ влажной стѣнки имбибиционную воду; оставляя оболочку высухать на воздухѣ или путемъ искусственнаго нагрѣванія можно достигнуть и полнаго удаленія воды. Такая высохшая оболочка, приведенная къ соприкосновенію съ водою, съ большою жадностью поглощаетъ ее во вполне опредѣленныхъ количествахъ, мѣняющихся, впрочемъ, въ зависимости отъ температуры. Съ поглощеніемъ воды связано и увеличеніе объема и измѣненіе важныхъ въ механическомъ отношеніи свойствъ разбухающаго тѣла. Точно также, какъ кусокъ столярнаго клея въ сухомъ видѣ твердъ и хрупокъ, въ разбушемъ же — мягокъ и пластиченъ, рѣзко различной оказывается разбухшая и сухая кѣточная оболочка. Стебель одного извѣстнаго въ садоводствѣ вьющагося растенія, *Cobaea scandens*, легко можетъ быть обвить вокругъ пальца, какъ бечевка, въ живомъ состояніи; но стоитъ его высушить, и онъ становится хрупокъ, какъ стекло. Очевидно, что такое рѣзкое измѣненіе свойствъ кѣточной оболочки въ зависимости отъ содержанія въ ней того или другаго количества воды въ высшей степени важно для растительнаго организма.—Зольныя составныя части оболочки являются, быть можетъ, отчасти растворенными въ пропитывающей оболочку водѣ, но, главнымъ образомъ, несомнѣнно входятъ въ твердомъ видѣ въ связи или между частицами целлюлозы.



Клѣточный сокъ состоитъ, главнымъ образомъ, изъ воды, въ которой растворено значительное количество органическихъ и неорганическихъ соединений; нерѣдки въ немъ и твердыя включенія, происхождение которыхъ нужно приписать выпаденію въ осадокъ прежде растворенныхъ веществъ.

Въ протоплазмѣ микроскопъ позволяетъ открыть прозрачную основную массу, заключающую кромѣ уже выше упомянутыхъ органовъ, клѣточного ядра и хлоропластовъ, еще значительное количество мелкихъ зернышекъ и капелекъ (микрозомъ), слабо изученныхъ съ химической стороны. Уже по постоянно наблюдаемымъ въ протоплазмѣ явленіямъ движенія необходимо заключить о богатствѣ водой основной массы протоплазмы, такъ называемой гѣлоплазмы. И дѣйствительно, не трудно непосредственно доказать присутствіе воды въ протоплазмѣ.

Твердой основой плазматической массы являются весьма сложныя азот-и сѣрсодержащія органическія соединенія (бѣлки), растворенныя, по представленію нѣкоторыхъ изслѣдователей, въ пропитывающей протоплазму водѣ. Растворы бѣлковыхъ веществъ встрѣчаются и въ клѣточномъ соку и здѣсь онъ, какъ и въ изолированномъ отъ клѣтки видѣ, уже не проявляетъ никакихъ «жизненныхъ» свойствъ; поэтому то и создано стремленіе различить мертвый и живой бѣлки, приписывая послѣдній протоплазмѣ. Рейнке и Родевальду<sup>12)</sup> принадлежитъ заслуга химическаго изученія возможно чистой протоплазмы; изслѣдователи эти пришли къ заключенію, что она состоитъ далеко не изъ однихъ бѣлковыхъ веществъ. Объектомъ ихъ изслѣдованій послужили плазмодіи слизевыхъ грибовъ, т. е. голыя, лишенныя и признаковъ оболочекъ плазматическія массы. На три четверти состоятъ онѣ изъ воды. Еще 5% воды оказывается и въ воздушно сухой массѣ, чрезвычайно богатой углекислымъ кальціемъ, — до 28%. И карбонатъ, и вода, естественно, не могутъ быть приняты за специфическихъ носителей жизненныхъ явленій; ниже мы о нихъ и не будемъ говорить. Въ остальной массѣ сухого вещества оказалось столь значительное число разнообразныхъ химическихъ соединеній, что точное вѣсовое опредѣленіе ихъ представило неодолимыя трудности и пришлось ограничиться лишь примѣрнымъ учетомъ. Сводка его дана въ приведенной ниже таблицѣ<sup>13)</sup>. Протоплазма миксомицетовъ оказалось состоящей изъ:

Около.

1. Фосфорсодержащихъ бѣлковъ (пластиновъ и нуклеиновъ) . . . . .	40%
2. Не содержащихъ фосфора бѣлковъ . . . . .	15%
3. Аминокислотъ . . . . .	1.5%
4. Жировъ . . . . .	12%
5. Лецитина . . . . .	0.3%
6. Холестерина . . . . .	2%

<sup>12)</sup> Reinke u. Rodewald, 1881. Untersuchungen aus dem botanischen Laboratorium Göttingen, 2, 1.

<sup>13)</sup> по Reinke, Theoretische Biologie. 1 Aufl., 232.

7. Углеводовъ . . . . .	12%
8. Смоль . . . . .	1.5%
9. Солей органическихъ и неорг. кислотъ . . . . .	7%
10. Неопредѣленныхъ веществъ . . . . .	8.7%

---

Итого . . 100%

Возникаетъ вопросъ, являются ли всё эти вещества необходимыми составными частями протоплазмы?

Выше мы уже говорили о томъ, что въ растеніи постоянно идетъ круговоротъ вещества; извнѣ воспринимаются разнообразныя соединенія, претерпѣваютъ измѣненія внутри клѣтокъ, а нѣкоторыя и вновь выбрасываются наружу; конечно, весь этотъ процессъ разыгрывается прежде и главнѣе всего въ протоплазмѣ. Поэтому то, при валовомъ химическомъ анализѣ протоплазмы миксомицетовъ мы имѣемъ передъ собой неразличимую смѣсь самой жизнедѣятельной протоплазмы и еще неувоенныхъ или уже отработавшихъ продуктовъ обмѣна. Рейнке указываетъ, впрочемъ, съ большой долей вѣроятности, что въ изслѣдованныхъ имъ пласмодіяхъ, подготовлявшихся къ плодоношенію, едва ли содержались какія либо неизмѣненныя, только что воспріятыя извнѣ вещества. Но, съ другой стороны, много различныхъ веществъ, богато представленныхъ, напримѣръ, въ сѣменахъ высшихъ растений, какъ тѣже бѣлки, жиры и углеводы, несомнѣнно являются лишь отложеніями мертваго запаса питательныхъ веществъ, а не основой жизненныхъ явленій—протоплазмой; по аналогіи нужно пожалуй и очень значительную часть отмѣченныхъ Рейнке веществъ счесть также за запасные питательные матеріалы.

Но имѣли ли мы право счесть какое либо изъ выдѣленныхъ нами соединеній за безусловно существенное въ жизненномъ отношеніи, назвать его специфическимъ носителемъ жизненныхъ свойствъ? Роли этой нельзя приписать даже и настоящимъ бѣлковымъ тѣламъ; такъ есть организмы, почти лишеныя этихъ соединеній. Такъ, напримѣръ, по анализамъ Сосновскаго<sup>14)</sup> нѣкоторыя инфузоріи состоятъ, главнѣмъ образомъ, изъ протеидовъ. Было бы, однако, совершенно неправильнымъ приписывать этимъ протеидамъ, изъ за того, что они преобладаютъ въ химическомъ составѣ этихъ организмовъ, и основную жизненную роль. Дѣйствительно, если бы мы стали за критерій важности того или другого соединенія въ жизненныхъ проявленіяхъ клѣтки принимать большую или меньшую его распространенность, то на первое мѣсто намъ пришлось бы поставить воду. Однако, несмотря на то, что чѣмъ болѣе воды содержитъ въ себѣ живая протоплазма, тѣмъ рѣзче и характернѣе ея жизненныя проявленія, намъ, конечно, не придетъ въ голову считать эту воду за „субстратъ“ жизни. Весьма возможно, наоборотъ, что какое либо химическое соединеніе, присутствующее даже въ самыхъ малыхъ количествахъ, является, вмѣстѣ съ тѣмъ, необходимой и специфической составной частью живой прото-

<sup>14)</sup> Sosnowski, 1899, Centralblatt f. Phys. 13, 267.



плазмы. Понятно, поэтому, что можно связывать представление о жизни одинаково и съ протеидами, и съ липоидами. Всего же болѣе вѣроятно, что этотъ комплексъ жизненныхъ явленій связанъ на самомъ дѣлѣ не съ однимъ какимъ либо веществомъ, а съ пестрой смѣсью многихъ соединеній.

На очередь, однако, долженъ быть поставленъ новый вопросъ: является ли жизнь необходимо связанной съ особыми веществами, специфическими носителями жизни, или уже опредѣленное сочетание мертвыхъ, самихъ по себѣ, веществъ можетъ привести къ проявленію того, что мы называемъ жизнью? Охотно приводится сравненіе между организмами и машинами, и дѣйствительно, немало можно построить здѣсь аналогій. А работа всякой машины зависитъ прежде всего не отъ химизма ея составныхъ частей, а отъ ихъ взаимнаго расположенія, отъ ея конструкціи; построимъ ли мы машину изъ мѣди или стали, характеръ ея работы останется тотъ же, разная будетъ лишь прочность машинъ. Нельзя отрицать поэтому, что въ утвержденіи о большемъ значеніи для жизни организма взаимнаго распредѣленія его мельчайшихъ составныхъ частей, чѣмъ ихъ химизма—есть доля, и не малая, заманчивости.

Эрнстъ Брюкке <sup>15)</sup> впервые ярко выдвинулъ значеніе тончайшей структуры протоплазмы для проявленія ея жизнедѣятельности. Приведемъ его слова: „Мы знаемъ, что органическіи вещества, входяція въ составъ живой клѣтки, отличаются необыкновенной сложностью строенія своихъ молекулъ... Но на этой, хотя бы и необыкновенно сложной молекулярной структурѣ, еще далеко нельзя остановиться. Невозможно представленіе о живой и жизнедѣятельной клѣткѣ, какъ о пузырькѣ съ гомогеннымъ ядромъ и растворомъ бѣлка въ качествѣ содержимаго; вѣдь тѣ явленія, которыя мы называемъ жизненными, далеко не связаны съ бѣлкомъ, какъ таковымъ. Живая клѣтка, помимо той сложной молекулярной структуры, которая свойственна органическимъ соединеніямъ, входящимъ въ ея составъ, обладаетъ другимъ и въ другомъ направленіи усложненнымъ строеніемъ, которое можно обозначить общимъ терминомъ внутренней организаціи клѣтки“.

Чтобы ближе подойти къ познанію этой организаціи, протоплазму подвергли изученію при помощи новѣйшихъ сильныхъ и сильнѣйшихъ увеличеній. Длинный рядъ изслѣдованій не привелъ однако къ какому либо общепринятому результату. Специалисты—зоологи выставили рядъ теорій, согласно которымъ протоплазма представляетъ собой сочетаніе опредѣленныхъ элементарныхъ частичекъ, то зернышекъ (гранулъ), то фибриллъ, могущихъ быть связанныхъ въ видѣ сѣти, то небольшихъ ячей <sup>16)</sup>. Изслѣдователи—ботаники утверждаютъ, наоборотъ, что въ протоплазмѣ нѣтъ какой либо постоянной опредѣленной структуры и что ея тончай-

<sup>15)</sup> Ernst Brücke, 1861, Die Elementarorganismen. Sitzungsber. Wien. 44, (II), 381.

<sup>16)</sup> Bütschli, 1892. Untersuch. über die mikrosk. Schäume u. d. Protoplasma. Leipzig.



шее строение можетъ быть, смотря по обстоятельствамъ, то сѣтчатымъ, то фибриллярнымъ, то ячеистымъ или, наконецъ, совершенно гомогеннымъ <sup>17)</sup>. Въ общемъ ботаническая школа склоняется теперь все болѣе болѣе къ высказанному Бертольдомъ <sup>17)</sup>, А. Мейеромъ <sup>18)</sup> и Фишеромъ <sup>17)</sup>, возрѣніями, согласно которымъ плазма является жидкостью, въ которой частью растворено, частью взвѣшено значительное количество веществъ съ высокимъ частичнымъ вѣсомъ.

Въ послѣднее время все чаще и чаще указываютъ на то, что протоплазма является коллоидальнымъ растворомъ <sup>19)</sup>.

Термины „коллоидный“ и „кристаллоидный“ даны были Грэмомъ (Graham). Характернымъ свойствомъ кристаллоидовъ онъ считалъ ихъ способность легко диффундировать сквозь животныя перепонки и образовывать кристаллическія недѣлимые, въ противоположность коллоидамъ, диффундирующимъ весьма туго и не кристаллизующимся вовсе. Теперь мы знаемъ <sup>20)</sup>, что необходимо различать не коллоиды и кристаллоиды, какъ тѣла, а лишь различныя состоянія тѣлъ; иначе говоря, одно и то же химическое соединеніе можетъ оказаться, смотря по условіямъ среды, или въ коллоидномъ, или въ кристаллоидномъ состояніи; да, кромѣ того, способности того или другого вещества диффундировать или кристаллизоваться далеко еще не достаточно, чтобы вполне охарактеризовать приписываемое ему состояніе. Оказывается за то, что растворы кристаллоидовъ въ водѣ показываютъ типичныя измѣненія точекъ замерзанія, величины упругости пара и точки кипѣнія, не наблюдаемыя или почти совершенно не замѣтныя въ растворахъ коллоидовъ. Коллоидальный растворъ можно получить, внося въ какую либо жидкость другую жидкость или твердое тѣло въ чрезвычайно тонко распыленномъ состояніи; такое распредѣленіе частицъ жидкости въ жидкости же носить названіе эмульсии, въ случаѣ же твердаго тѣла мы говоримъ о суспензіяхъ. Въ случаѣ истинныхъ растворовъ кристаллоидовъ въ растворяющей жидкости распредѣляются отдѣльныя молекулы и даже части молекулъ (іоны) раствореннаго вещества, въ растворахъ же коллоидальныхъ во взвѣшенномъ состояніи оказываются цѣлыя молекулярные комплексы. Между этими крайними типами растворовъ существуетъ постепенный и незамѣтный переходъ; совершенно точно также и отъ коллоидальныхъ растворовъ можно шагъ за шагомъ перейти къ микроскопическимъ и, наконецъ, даже и макроскопическимъ суспензіямъ и эмульсіямъ. Сами же коллоидальные растворы не могутъ быть разложены даже самыми силь-

<sup>17)</sup> Berthold, 1886, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig. Klemm, 1895. Jahrb. Wiss. Bot. 28, 627. A. Fischer, 1899. Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena. Degen, 1905. Bot. Zeit. 63. 163.

<sup>18)</sup> A. Meyer, 1895. Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena. (Сравни также Ber. Bot. Ges. 24, 340.)

<sup>19)</sup> Сравни: Botazzi, 1912. Wintersteins Handb. d. vgl. Physiologie. Bd. 1. Jena. Лепешкинъ, 1911. Ber. Bot. Ges. 29, 181.

<sup>20)</sup> W. Ostwald, 1911. Grundriss der Kolloidchemie. 2 Aufl. Dresden. Freundlich, 1909. Kapillarchemie, Leipzig. Höber, 1911. Physiol. Chemie d. Zelle. 3 Aufl. Leipzig. Botazzi, въ прим. 19.



ными увеличеніями микроскопа, обнаруживая свою комплексную структуру (хотя и не всегда) лишь путем ультрамикроскопическаго изслѣдованія.

Теорія ультрамикроскопа говоритъ намъ, что такіе молекулярные комплексы должны обладать величиной свыше 4  $\mu$  ( $1 \mu = 0.000.001 \text{ m.m.}$ ).

Обычныя составныя части протоплазмы, вродѣ бѣлковъ, протеидовъ, липоидовъ характерны, всѣ безъ исключенія, способностью образовывать коллоидальные растворы. И дѣйствительно, необходимо, въ связи съ этимъ, отмѣтить, что коллоидальное состояніе играетъ основную, существенную роль въ явленіяхъ жизни. Мы не знаемъ живого организма безъ коллоидовъ. Но какъ отзывается коллоидальное состояніе само по себѣ на явленіяхъ жизни, какую именно роль играютъ при этомъ коллоиды, мы совершенно не знаемъ, несмотря на то, что слова „коллоидъ“ и „коллоидная химія“ стали вполнѣ общими въ физиологическихъ трактатахъ. Впрочемъ, одна изъ характерныхъ особенностей живой протоплазмы становится для нея болѣе понятной, разъ мы станемъ подходить къ ней, какъ къ коллоидальному раствору. Такіе коллоидальные растворы отвѣчаютъ нерѣдко на самыя незначительныя измѣненія въ окружающей средѣ типическими явленіями раздѣленія на двѣ части или фазы: болѣе жидкую (растворъ твердыхъ веществъ въ водѣ) и болѣе твердую (растворъ воды въ твердомъ веществѣ); при этомъ прежній коллоидальный растворъ (гидрозолю) принимаетъ консистенцію желатины, становится „гидрогелемъ“. Эти твердыя части могутъ принять форму ячей, содержащихъ внутри себя жидкую фазу, или выпасть въ видѣ зеренъ, фибриллъ и цѣлой связанной сѣтки. Возможно предположить, что всѣ подобныя структуры живой протоплазмы являются слѣдствіемъ процессовъ раздѣленія. Особенно любопытно, что образованіе этихъ структур можетъ быть вызвано въ гомогенной плазмѣ, безъ ея отмиранія, при помощи легкаго давленія, воздѣйствія щелочей и т. п., исчезая цѣликомъ черезъ нѣсколько времени.

Отмираніе протоплазмы также, по всей вѣроятности, приводитъ къ образованію подобныхъ структуръ. Дѣйствительно, Фишеру<sup>21)</sup> удалось показать, что примѣняемые для фиксированій реактивы вызываютъ въ бѣлковыхъ соединеніяхъ протоплазмы появленіе осадковъ и что, въ зависимости отъ примѣненій того или другого агента, возможно получить чрезвычайно различную картину структуры протоплазмы. Но эти, посмертныя, структуры являются уже стойкими, неспособными къ возврату въ прежнее состояніе раствора результатами свертыванія бѣлковаго матеріала.

Въ послѣдніе годы строеніе протоплазмы было изучено при помощи ультрамикроскопій. Одни изъ изслѣдователей<sup>21)</sup> утверждаютъ, что живая протоплазма состоитъ изъ явственне замѣтныхъ частицъ, ультрамикронныхъ, находящихся въ постоянномъ оживленномъ движеніи. Другими<sup>22)</sup> высказывается мнѣніе, что собственно живая часть плазмы совершенно

<sup>21)</sup> Gaidukow, 1910. Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie. Jena. Гаидуковъ, 1912. Ультрамикроск. изслѣдованія. Труды О-ва Ест. Петербургъ.

<sup>22)</sup> Botazzi, см. прим. 19.



безструктурна и съ точки зрѣнія ультрамикроскопіи; отмѣчаемые же въ полѣ ультрамикроскопа ультрамикроны являются такими же „включеніями“ плазмы, какъ и замѣтныя уже въ обыкновенный микроскопъ „микросомы“.

Общимъ выводомъ изъ всего сказаннаго придется принять, что всѣ попытки познакомиться ближе съ химическимъ строеніемъ протоплазмы не привели пока къ какимъ либо опредѣленнымъ результатамъ; само собой разумѣется, что изъ этого не слѣдуетъ дѣлать вывода, что химизмъ вообще не играетъ роли въ жизненныхъ проявленіяхъ плазмы.

Оговоримся, что фіаско чисто химическаго направленія въ изученіи протоплазмы еще не доказываетъ, что особенности химическихъ видовъ не играютъ роли въ созданіи живого вещества. Это живое вещество, или смѣсь живыхъ веществъ не дается пока въ руки химика, да и понятно, такъ какъ физиолого-химикъ, приступая къ изученію живой клѣтки аналитическимъ путемъ, прежде всего ее убиваетъ. Данныя физиологической химіи говорятъ намъ, что бѣлковыя вещества—тѣла не только чрезвычайно сложныя, но и весьма непрочныя, безвозвратно измѣняющіяся подѣ влияніемъ иногда весьма незначительныхъ внѣшнихъ воздѣйствій. Едва ли можно сомнѣваться, что поврежденія протоплазмы, вызываемыя, напр., легкимъ надавливаніемъ на клѣтку и ведущія къ частичному или полному отмиранію живого содержимаго, сводятся не только къ нарушенію строенія, но и къ химическимъ превращеніямъ необратимаго характера.

Несомнѣнно, вмѣстѣ съ тѣмъ, что нужно считать неудачными и попытки приписать протоплазмѣ опредѣленное внутреннее строеніе, структуру. Конечно, уже никому не приходитъ въ голову построить схему клѣтки по типу какой либо машины; часто употребляемое сравненіе клѣтки съ машиной можетъ быть лишь общимъ мѣстомъ, но не поддается детализованію. Скорѣе еще, пожалуй, можно сравнить протоплазму съ цѣлой химической фабрикой по разнообразію процессовъ и преобладанію химическихъ производствъ надъ механическими. Въ фабричномъ дѣлѣ приходится нерѣдко въ одно и то же помѣщеніи вести разнообразныя химическія превращенія, строго отдѣляемыя пространственно другъ отъ друга; точно также и въ протоплазмѣ одной и той же клѣтки одновременно идутъ процессы окисленія и восстановленія, синтеза и разрушенія и уже по этому одному необходимо принимать для протоплазмы опредѣленную организацію, благодаря которой были бы изолированы другъ отъ друга такіе противоположныя и взаимно исключаютъ другъ—друга процессы.

Является ли „коллоидальное состояніе“ этой искомой организаціей протоплазмы, или что либо другое, мы не знаемъ. Мало того, весьма сомнительно, что бы путемъ принятія этой, хотя и весьма измѣнчивой структуры можно было бѣликомъ объяснить всю безконечную сложность, все разнообразіе жизненныхъ явленій.

Соображенія наши о химизмѣ и строеніи протоплазмы одинаково примѣнимы и къ цитоплазмѣ и къ протоплазмѣ ядра и хлоропластовъ. И клѣточное ядро и хроматофоры являются, вѣдь, живыми образова-



ніями, органами живой протоплазмы. Въ химическомъ отношеніи, однако, наряду съ характернымъ сходствомъ, отмѣчено и немало различій между цитоплазмой и каріоплазмой. На нихъ мы не станемъ останавливаться, такъ какъ до сихъ поръ данныя эти не имѣютъ руководящаго значенія для физиологіи.

По этому же самому мы не будемъ приводить здѣсь и данныхъ химіи бѣлковыхъ веществъ. Будемъ лишь надѣяться, что вскорѣ удастся болѣе плодотворно, чѣмъ до сихъ поръ использовать для физиологіи всѣ эти химическія главы.

Такимъ образомъ, уже первая попытка достигъ ближайшаго знакомства съ химизмомъ растительныхъ организмовъ привела насъ къ труднѣйшимъ вопросамъ, передъ которыми мы должны были отступить, не надѣясь на сколько нибудь удовлетворительный отвѣтъ. Тѣмъ не менѣе, изученіе растенія химическимъ путемъ приводитъ насъ къ ряду важныхъ заключеній; прежде всего, мы узнаемъ, что тѣло растенія построено изъ элементовъ, встрѣчающихся въ окружающихъ его почвѣ, воздухѣ и водѣ; что эти элементы сочетаны въ растительной кѣткѣ въ гораздо болѣе сложныя соединенія, чѣмъ въ минеральной природѣ. Забывая нѣсколько впередъ, мы указали, что растенія воспринимаютъ вещества изъ окружающей среды и перерабатываютъ ихъ внутри своего тѣла. Съ процессомъ воспріятія веществъ мы теперь ближе и познакомимся.

## ГЛАВА II.

### Осмотическія свойства кѣтки <sup>1)</sup>.

Знакомство наше съ процессомъ воспріятія извнѣ веществъ растительными организмами мы начнемъ изученіемъ этихъ соотношеній у отдѣльной, одиночной кѣтки. Если она представляетъ голый кусокъ протоплазмы, какъ напр. у миксомицетовъ, ея полужидкое тѣло можетъ непосредственно облекать твердыя частички, заглывая ихъ, такъ сказать, внутрь себя; но въ большинствѣ случаевъ, какъ мы знаемъ, растительная кѣтка оказывается облеченной твердой оболочкой, препятствующей непосредственному прониканію внутрь твердыхъ тѣлъ; поэтому такая кѣтка и оказывается приспособленной къ поглощенію исключительно жидкихъ или находящихся въ растворѣ питательныхъ веществъ. Весь процессъ воспріятія сводится, иначе говоря, къ прониканію въ растительную кѣтку воды или водныхъ растворовъ газовъ и твердыхъ веществъ. Прониканіе воды въ кѣточную оболочку и въ самую протоплазму не требуетъ дальнѣйшаго поясненія, такъ какъ, какъ мы уже видѣли, обѣ онѣ чрезвычайно богаты водой,—ихъ необходимою составной частью. Другое дѣло—воспріятіе растворовъ; здѣсь мы стоимъ

<sup>1)</sup> Ср. также Гебера (Höber, 1911. Physik. Chemie der Zelle. 3 Aufl. Leipzig) и Ливингстона (Livingstone, 1903. Role of diffusion and osmotic pressure in plants. Chicago).



передъ гораздо болѣе сложными соотношеніями, что видно уже изъ того обстоятельства, что далеко не всѣ растворимыя въ водѣ вещества дѣйствительно проникаютъ внутрь клѣтки. Чтобы разобраться въ вопросѣ, имѣемъ ли мы здѣсь дѣло со свойствами клѣточной оболочки или самой протоплазмы, придется нѣсколько возобновить въ памяти основные законы диффузіи и осмоса; къ этому именно ряду явленій и относятся процессы воспріятія веществъ растительной клѣткой.

Если осторожно налить въ высокій цилиндръ двѣ взаимно смѣшивающіяся жидкости, напр. спиртъ и воду или воду и водный растворъ мѣднаго купороса другъ поверхъ друга, то сначала мы получимъ два болѣе или менѣе рѣзко разграниченныхъ другъ отъ друга слоя; вскорѣ, однако, граница между ними станетъ ступеньваться, такъ какъ мѣдный

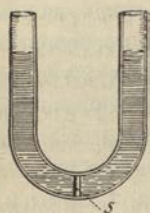


Рис. 2.

купоросъ начнетъ проникать въ воду, а вода въ растворъ мѣднаго купороса. Этотъ процессъ, извѣстный подъ названіемъ диффузіи, находится въ непосредственной связи съ неравнобѣрнымъ распредѣленіемъ вещества въ растворахъ и приводитъ мало по малу къ полному смѣшенію первоначально обособленныхъ слоевъ, къ установленію одинаковой во всей жидкости концентраціи раствора. Если же теперъ мы заставимъ двѣ жидкія среды диффундировать другъ въ друга не непосредственно, а чрезъ какую либо пористую перегородку, то процессъ оказывается значительно видоизмѣненнымъ и получаетъ уже названіе осмоса. Возьмемъ для примѣра ту же воду и тотъ же растворъ мѣднаго купороса; возьмемъ ихъ въ разныя колѣна U—образно изогнутой стеклянной трубки, разобщенныя посерединѣ перегородкой (s на рис. 2) изъ обожженной глины, животного пузыря, растительнаго пергамента и т. п.; вскорѣ бросится въ глаза, что наши вещества далеко не равномерно проходятъ сквозъ пористую перемычку; что вода обильнѣе просачивается въ колѣно, наполненное растворомъ мѣднаго купороса, чѣмъ наоборотъ.—Необходимымъ слѣдствіемъ является увеличеніе объема раствора мѣднаго купороса: уровень жидкости поднимается въ одномъ колѣнѣ, падая въ другомъ.

Такой же результатъ получили бы мы, если бы взяли, вмѣсто мѣднаго купороса, какую либо другую соль, или обыкновенный спиртъ. Вмѣстѣ съ тѣмъ нетрудно отмѣтить, что ходъ процесса осмоса существенно зависитъ отъ свойствъ раздѣляющей жидкости перепонки; если отдѣлить спиртъ отъ воды тонкой каучуковой пленкой, большая скорость прониканія окажется уже на сторонѣ спирта, а не воды.—Конечнымъ результатомъ всѣхъ подобныхъ опытовъ будетъ, если перегородка оказывается проницаемой для обѣихъ жидкихъ средъ, полное смѣшеніе съ установкой по обѣимъ сторонамъ осмотической перегородки одинаковой концентраціи раствора.

Оболочка растительной клѣтки въ осмотическомъ отношеніи близка къ животному пузырю и растительному пергаменту и, слѣдова-



тельно, легче пропускаетъ сквозь себя чистую воду, чѣмъ солевые растворы. Но дѣло здѣсь только во времени и, въ концѣ концовъ, соли нацѣло проходятъ сквозь кѣточную оболочку и лишь тѣла съ громадной частицею, вродѣ гумми, бѣлка и пр. оказываются въ значительной степени, или даже нацѣло задержанными ею.

Осмотическія свойства протоплазмы уже совершенно иныя: она представляетъ собой такъ называемую полупроницаемую перепонку. Подъ этимъ названіемъ разумѣютъ, какъ извѣстно, такіе перепонки, которыя совершенно не пропускаютъ черезъ себя опредѣленные вещества, вродѣ солей, сахара, оказываясь въ тоже время легко проницаемыми, напримѣръ, для воды. Если нашу прежнюю перегородку въ приборѣ на рис. 2 замѣнить полупроницаемой, то процессъ осмоса станетъ одностороннимъ, т. е. вода будетъ проникать къ мѣдному купоросу, но не наоборотъ. Понятно, что въ этомъ случаѣ мы не можемъ ожидать конечнаго полнаго смѣшенія растворовъ: одно изъ веществъ будетъ всегда оставаться цѣликомъ по сю сторону перегородки. Примѣромъ полупроницаемыхъ перегородокъ могутъ служить такъ называемыя „осадочныя перепонки“, образующіяся, напримѣръ, при соприкосновеніи водныхъ растворовъ желтой соли и мѣднаго купороса, танина и желатины и т. п. Получающіеся при этомъ осадки желѣзосинеродистой мѣди или дубильнокислой желатины нельзя, однако, получить въ видѣ пластинокъ, могущихъ быть вставленныхъ въ нашъ приборъ; даже если бы это и удалось, то необыкновенная ихъ хрупкость сдѣлала бы всякое экспериментированіе съ ними невозможнымъ. Поэтому въ своихъ основныхъ изслѣдованіяхъ надъ осмосомъ Пф е ф ф е р ь <sup>2)</sup> заставилъ эту перепонку отложиться внутри или на поверхности стѣнокъ пористаго глинянаго сосуда, употребляемаго для гальваническихъ элементовъ Даніэля. Нѣжная осадочная перепонка оказывается теперь уже сравнительно прочною и выдерживающей условія опыта въ постановкѣ, представленной на рис. 3. Такъ, напримѣръ, если внутрь пористаго сосуда налить 10% растворъ тростниковаго сахара, для котораго перепонка желѣзосинеродистой мѣди непроницаема, и погрузить приборъ въ воду, диффузіи сахара наружу уже не можетъ быть, зато вода, концентрація которой внутри сосуда значительно меньше, чѣмъ снаружи, станетъ притекать во внутрь, вызывая возрастаніе внутренняго объема и обуславливая этимъ поднятіе сахарнаго раствора по трубкѣ R. Можно сказать также, что растворъ сахара, помѣщенный въ пористомъ судѣ, притягиваетъ къ себѣ воду, насыщаясь ею изъ окружающей среды. Если теперь трубку R замкнуть въ ея изогнутомъ колѣнѣ столбикомъ ртути Qc, вскорѣ окажется, что несмотря на противодѣйствіе ртутнаго столба, вода продолжаетъ проникать внутрь сосуда. Въ концѣ концовъ, наступаетъ равновѣсіе, когда въ единицу времени проникаетъ внутрь такое же точно количество воды, какъ и то, которое выдавливается наружу давленіемъ столба ртути. Давленіе, устанавливающееся при этомъ внутри

<sup>2)</sup> Pfeffer, 1877. Osmotische Untersuchungen. Leipzig.



прибора, носить название осмотического; величину его можно непосредственно определить по высоте ртутного столба. Т. о., аппарат Пфеффера может служить к измерению осмотического давления и носить, поэтому, название осмометра.

Осмотическая ячейка Пфеффера имеет много общего с растительной клеткой; сходство это делается еще более близким, если мы представим себе—как видно и на рис. 3,—что осадочная перепонка прилегает к пористому сосуду изнутри, что на самом деле

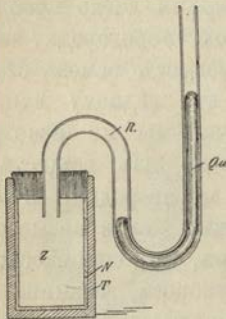


Рис. 3. Осмометр Пфеффера. *T*—пористый глиняный сосуд, *N*—осадочная перепонка, *Z*—раствор сахара, *R*—манометренная трубка, *Qu*—ртутный столбик.

и возможно достигнуть в целом ряде опытов, не нарушая прочности всей системы. В этом случае содержимое сосуда будет соответствовать клеточному соку, и в живых клетках нерядко представляющему раствор сахара; протоплазма заменена осадочной перепонкой железосинеродистой меди, а глиняный сосуд играет роль клеточной стенки.—Если поместить живую клетку, напр. клетку водоросли (рис. 1) в водную среду, то вода, проникая сквозь оболочку и протоплазму, будет стремиться в центральную вакуолю, увеличивая ее размеры.

Клеточная оболочка оказывается, при этом, эластически растянутой и, стремясь сдаться, выдавливает избыток воды из вакуоли. В конце концов, устанавливается равновесие, выражающееся в том, что в единицу времени количества поступающей внутрь клетки воды и выходящей из нее оказываются равными. Осмотическое давление, уравновешивающее в осмометре столбик ртути манометра, в живой клетке создает напряженное или растянутое состояние клеточной оболочки. Если тонкой иглой проколоть одну из длинных клеток нителлы, придерживая ее между большим и указательным пальцами, можно непосредственно ощутить сокращение, следующее за уничтожением внутреннего давления. Его можно измерить иногда и непосредственно. В неповрежденной клетке эта сила осмотического давления, получившая название тургорного, плотно прижимает протоплазму к клеточной оболочке; без этой опоры возрастание давления было бы так же немислимо, как работа осадочной перепонки осмометра без пористой стенки.

По своей консистенции, однако, протоплазма резко отличается от осадочных перепонок дубильнокислой желатины или железосинеродистой меди, являясь скорее жидкостью, чем твердым телом; тем интереснее для нас факт, что даже типичные жидкости могут представлять явления полупроницаемости. Так, например, вода оказывается проницаемой для эфира, но непроницаемой для бензола и, если пропитать водой какую нибудь перепонку и по одну сторону ее расположить



эфиръ, а по другую бензолъ, то получится осмотическая система съ перевѣсомъ осмотическаго давленія на сторонѣ бензола <sup>3)</sup>.

Чтобы изслѣдовать, для какихъ веществъ протоплазма проницаема, а для какихъ нѣтъ, нужно обратиться къ изученію процессовъ выхода веществъ изъ клѣточного сока наружу (экзосмозъ) или, наоборотъ,— поступления ихъ внутрь (эндосмозъ). У нѣкоторыхъ объектовъ мы настолько хорошо знакомы съ содержимымъ вакуоли, что съ увѣренностью можемъ отмѣчать процессы экзосмоза. На первомъ мѣстѣ здѣсь можно поставить пигменты, такъ часто встрѣчающіеся въ клѣточномъ соку и уже непосредственно хорошо замѣтные глазу. Если положить въ воду клѣтки корня красной свеклы или плода волчьихъ ягодъ, съ ярко окрашеннымъ клѣточнымъ сокомъ, содержимое ихъ остается безъ измѣненія нерѣдко въ теченіе нѣсколькихъ дней. Но стоитъ лишь убить протоплазму нагрѣваніемъ или какимъ нибудь ядомъ, чтобы тотчасъ же вызвать выходъ пигмента наружу. Этотъ простѣйшій опытъ показываетъ намъ, вмѣстѣ съ тѣмъ, что свойства полупроницаемой перепонки присущи исключительно живой протоплазмѣ.

Изученіе экзосмоза не можетъ, конечно, дать всесторонняго знакомства съ проницаемостью протоплазматическаго слоя, такъ какъ при этомъ наблюденіе ограничено случайно присутствующими въ клѣткѣ веществами, нерѣдко трудно поддающимися, кромѣ того, изученію: въ нихъ мы или не умѣемъ разобраться, или же не имѣемъ достаточно точныхъ способовъ ихъ обнаруживанія. При изслѣдованіи эндосмоза изслѣдователь, наоборотъ, не ограниченъ въ выборѣ веществъ, но вся цѣлность опытовъ цѣликомъ зависитъ отъ того, имѣются ли налицо достаточные критеріи, чтобы судить о поступленіи или непоступленіи въ клѣтку даннаго вещества. Однимъ изъ такихъ критеріевъ непроницаемости протоплазмы является процессъ плазмоллиза, съ которымъ насъ впервые познакомилъ въ 1855 году Негели; <sup>4)</sup> въ рукахъ Дефриза <sup>5)</sup> и Пфеффера <sup>2)</sup> явленіе это получило настолько полную и яркую разработку, что теперь оно представляетъ не только одинъ изъ наиболѣе изученныхъ процессовъ въ растительной физиологіи, но, выйдя далеко за рамки родной науки, сыграло крупную роль и представляетъ глубокий интересъ и въ общей химіи.

Вернемся вновь къ рассмотрѣнію процессовъ въ клѣткѣ водоросли и предположимъ, что содержимое вакуоли намъ хорошо извѣстно, представляя, на примѣръ, 10% растворъ тростниковаго сахара. Мы уже видѣли, что происходитъ, когда клѣтку погрузить въ чистую воду. Посмотримъ теперь, что будетъ, если перенести ее въ растворъ тростниковаго сахара, сначала нѣсколько меньшей концентраціи, чѣмъ въ клѣточномъ сокѣ. Очевидно, что изъ такого раствора будетъ уже менѣе поступать въ клѣтку жидкости, чѣмъ изъ чистой воды, тѣмъ меньше, чѣмъ болѣе концентрированнымъ мы его возьмемъ. Если окажется, что

<sup>3)</sup> Nernst, 1890. Zeitsch. physik. Chemie, 6, 37.

<sup>4)</sup> Nägeli, 1855. Pflanzenphysiol. Untersuch. 1, 21.

<sup>5)</sup> H. de Vries, 1877. Die mech. Ursachen d. Zellstreckung. Leipzig.



внутри и снаружи кѣтки концентрации одинаковы, то способность кѣтки насыщать воду будетъ сведена къ нулю, а если внѣшняя концентрація сдѣлается уже болѣе высокой, чѣмъ въ кѣткѣ, тогда вакуоля будетъ терять воду и, слѣдовательно, уменьшаться въ размѣрахъ. При этомъ наблюдается характерное различіе въ сокращеніи кѣточной оболочки и плазматического мѣшка, какъ и можно было ожидать по различію ихъ свойствъ. Протоплазма шагъ за шагомъ слѣдуетъ за сокращеніемъ вакуоли, кѣточная же оболочка слѣдуетъ за сокращеніемъ плазмы, лишь поскольку она была эластически растянута осмотическимъ давленіемъ. Потерявъ прежнее напряженіе, она уже болѣе не сокращается (рис. 4, II) и тогда необходимо наступаетъ процессъ отдѣленія плазмы отъ оболочки, собственно „плазмолизъ“ (рис. 4, III), начинающійся въ углахъ кѣтки и приводящій, въ концѣ концовъ, къ тому, что плазматическій мѣшокъ оказывается свободно лежащимъ въ полости

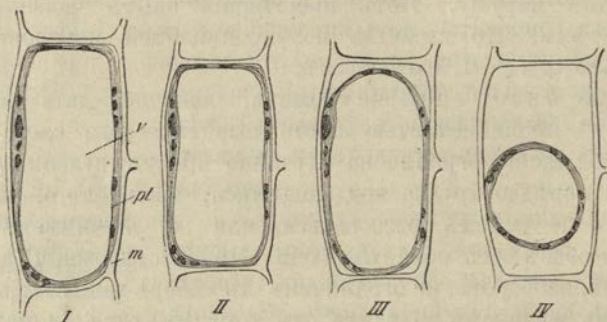


Рис. 4. Молодая кѣтка изъ паренхимы коры цвѣтоножки *Cerphalaria leucantha*. *m*—кѣточная оболочка, *v*—вакуоля. I—въ водѣ. II—въ 4% растворѣ селитры. III—въ 6% растворѣ селитры. IV—въ 10% растворѣ селитры. По Деффризу<sup>6)</sup>.

кѣтки въ видѣ шара или эллипсоида (рис. 4, IV). Если подкрасить чѣмъ нибудь, напр. индигокарминомъ или анилинблау плазмализирующій растворъ, легко будетъ подмѣтить, что онъ свободно проникаетъ черезъ кѣточную оболочку и заполняетъ пространство между ней и оставшейся безцвѣтной протоплазмой; опытъ сразу покажетъ намъ, какъ проницаемость для пигмента кѣточной оболочки, такъ и непроницаемость для него протоплазмы. Если плазмализованную кѣтку положить снова въ чистую воду, процессъ плазмолиза пойдетъ обратнымъ темпомъ, безъ всякаго видимаго вреда для жизнѣдѣтельности кѣтки. Но стоитъ лишь убить протоплазму, напр. нагреваніемъ, чтобы діосмотическія свойства ея рѣзко измѣнились и она стала легко проницаемой не только для красокъ, но и вообще для всякихъ растворенныхъ веществъ. Мертвыя кѣтки, т. о., уже не могутъ быть плазмализованы.

Обычно, однако, явленіе плазмолиза протекаетъ далеко не такъ просто, какъ описано выше<sup>6)</sup>. Постѣнный слой плазмы плотно при-  
стаетъ изнутри къ кѣточной оболочкѣ и при плазмализованіи кѣтки

<sup>6)</sup> Pecht, 1912. Beitr. z. Biol. (Cohn). II, 137.



оказывается какъ бы разорваннымъ, удерживаясь отдѣльными участками въ тѣсномъ соприкосновеніи со стѣнкой еще и въ то время, когда главная масса протоплазмы уже отстала отъ нея. Въ этихъ мѣстахъ обыкновенно нѣсколько времени сохраняются тонкія нити, соединяющія отставшую въ концѣ концовъ протоплазму съ оболочкой (Рис. 4-а).

При помощи плазмолиза нетрудно установить, что протоплазма непроницаема для цѣлага ряда растворимыхъ въ водѣ веществъ. Стоитъ лишь выбрать надлежащую концентрацію, чтобы явленіе плазмолиза шло

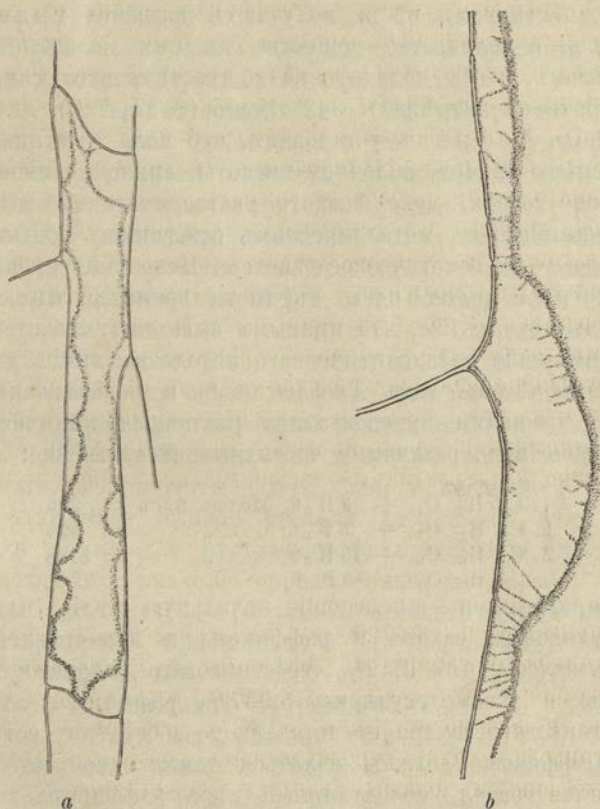


Рис. 4а. Клетка эпидермиса чешуи лука въ началѣ плазмолизированія, *a*—при маломъ увеличеніи, *b*—часть препарата (при \*), увеличенная значительно сильнѣе. Хорошо замѣтны тонкія нити, связывающія отставшую отъ стѣнки массу плазмы съ остатками протоплазмы, покрывающими стѣнку.

одинаково хорошо въ растворахъ тростниковаго или винограднаго сахара, поваренной соли или селитры. Необходимая концентрація можетъ быть опредѣлена эмпирически. Именно, для сравненія плазмолитическихъ или вообще осмотическихъ свойствъ различныхъ веществъ стараются отыскать ту концентрацію раствора, при которой только лишь намѣчается отставаніе плазматического мѣшка отъ клеточныхъ стѣнокъ (Рис. 4, III). Концентрація эта въ осмотическомъ отношеніи нѣсколько сильнѣе клеточнаго сока: равный въ осмотическомъ смыслѣ растворъ, очевидно,

не можетъ вызвать и признаковъ отставанія плазмы. Ислѣдованія Дефриза <sup>7)</sup> показали, что осмотическая сила раствора зависитъ не отъ вѣсового количества вещества, а отъ числа молекулъ, растворенныхъ въ жидкости. Правило это оправдывается цѣликомъ лишь для слабыхъ, сравнительно, растворовъ. Растворы съ одинаковымъ количествомъ молекулъ получаютъ, если взять вещества въ количествахъ, пропорціональныхъ ихъ частичнымъ вѣсамъ. Растворы, заключающіе въ одномъ литрѣ столько граммовъ раствореннаго вещества, сколько единицъ въ его частичномъ вѣсѣ, получаютъ названіе граммъ—молекулярныхъ, а количество вещества въ нихъ называется молей. Такимъ образомъ, чтобы получить молю тростниковаго сахара, необходимо растворить въ литрѣ воды 342 грамма (=34, 2%), для KCl 74 гр., для NaCl 58 гр. Дефризъ установилъ, что моля тростниковаго сахара, инвертированнаго сахара, яблочной кислоты, винной, лимонной кислотъ и т. д., короче говоря, моля всякаго растворимаго въ водѣ органическаго, не связаннаго съ металлическимъ основаніемъ соединенія обнаруживаетъ одно и то же осмотическое дѣйствіе. Неконцентрированные эквимолекулярные растворы въ то же время и изосмотичны.

Укажемъ тотчасъ же, что прямымъ выводомъ изъ этого положенія является примѣненіе плазмолитическаго метода въ химіи для опредѣленія частичныхъ вѣсовъ, какъ Дефризъ <sup>8)</sup> и показалъ на раффинозѣ. Этому сахару химиками присвоивались различныя химическія формулы и соотвѣтственно имъ, различныя частичные вѣса, именно:

- |   |               |        |
|---|---------------|--------|
| 1. C <sub>11</sub> H <sub>22</sub> O <sub>11</sub> + 3 H <sub>2</sub> O;  | Молек. вѣсъ = | 396    |
| 2. C <sub>18</sub> H <sub>32</sub> O <sub>16</sub> + 5 H <sub>2</sub> O;  | „             | = 594  |
| 3. C <sub>36</sub> H <sub>64</sub> O <sub>32</sub> + 10 H <sub>2</sub> O; | „             | = 1188 |

Были приготовлены вызывающіе начальную стадію плазмолиза растворы тростниковаго сахара и раффинозы и изъ сравненія ихъ концентрацій оказалось, что 3,42% тростниковаго сахара изосмотичны, а слѣдовательно и эквимолекулярны 5,957% раффинозы. А такъ какъ 3,42% тростниковаго сахара представляютъ собой одну сотую моли, то и 5,957% раффинозы должны являться также одной сотой моли этого вещества, иначе говоря, молекулярный вѣсъ раффинозы долженъ быть равенъ 595,7. Число это чрезвычайно близко къ теоретическому, требуемому формулой № 2; необходимость его принятія была подтверждена позднѣе и другими методами.

Законности, свойственныя органическимъ веществамъ, показываютъ далеко не всѣ химическія соединенія. Такъ напримѣръ, 101 граммъ калийной селитры, растворенные въ литрѣ, должны были бы обнаруживать такой же осмотическій эффектъ, какъ 342 грамма тростниковаго сахара; на самомъ же дѣлѣ ихъ осмотическое дѣйствіе равно уже полутора молямъ сахара, т. е. въ полтора раза больше того, котораго можно

<sup>7)</sup> de Vries, 1884. Methode zur Analyse d. Turgorkraft. Jahrb. wiss. Bot. 14, 427.

<sup>8)</sup> de Vries, 1888. Bot. Zeit. 46, 393.



было ожидать. Дефризъ <sup>7)</sup> показалъ, что цѣлый рядъ химическихъ соединений въ осмотическомъ отношеніи въ полтора, два и два съ половиной раза сильнѣе эвимолекулярныхъ растворовъ тростниковаго сахара; чтобы имѣть дѣло съ цѣлыми числами, онъ принимаетъ осмотическую силу опредѣленнаго раствора равной 2 и тогда для другихъ веществъ имѣть, съ большей или меньшей степенью приближенія, числа 2, 3, 4, 5. Числа эти получили названіе (Пфефферъ) изосмотическихъ коэффициентовъ; они показываютъ, насколько осмотическая сила того или другаго вещества больше, чѣмъ тростниковаго сахара, принятаго за 2, и чрезвычайно важны для вычисленія величинъ осмотическаго давленія при плазмолитическихъ изслѣдованіяхъ.

Съ чѣмъ же связано осмотическое дѣйствіе раствора селитры, повышенное въ  $1\frac{1}{2}$  раза сравнительно съ тѣми величинами, которыя можно было бы ожидать по количеству заключающихся въ растворѣ молекулъ? Цѣлый рядъ явленій привелъ химиковъ къ представленію, что въ разведенныхъ растворахъ молекулы солеобразныхъ веществъ оказываются частью распавшимися на составныя части, такъ называемые іоны. Такъ распадается, на примѣръ, или диссоціируетъ частица калийной селитры на катионъ  $K+$  и анионъ  $NO^3-$ . Каждый свободный іонъ въ осмотическомъ отношеніи равенъ цѣлой молекулѣ вещества. Степень диссоціи зависитъ, съ одной стороны, отъ разведенія раствора, а съ другой и отъ природы раствореннаго вещества. Въ предѣлѣ можно себѣ представить диссоціированными всѣ молекулы раствореннаго вещества. Изосмотическіе коэффициенты даютъ хотя и не точное, но всетаки довольно приближенное мѣрило степени диссоціи; какъ округленные цифры они и важны для практическаго примѣненія, когда нужно вычислить осмотическое значеніе опредѣленнаго раствора.

Причину осмотическаго давленія прежде видѣли въ притяженіи между раствореннымъ веществомъ и его растворителемъ. Теперь въ ходу другое представленіе: вмѣстѣ съ Вантъ-Гоффомъ приписываютъ тѣламъ, находящимся въ растворѣ, такія же свойства, какими обладаютъ газы.—Такъ какъ вся эта кинетическая теорія растворовъ и осмотическаго давленія покоится на экспериментальномъ основаніи, даннымъ Пфефферомъ въ изслѣдованіяхъ его въ области физиологіи растений, пожалуй не будетъ лишнимъ вкратцѣ съ ними познакомиться.

Въ своихъ знаменитыхъ изслѣдованіяхъ надъ осмосомъ Пфефферъ <sup>2)</sup> прежде всего показалъ, что тѣ высокія осмотическія давленія, наличность которыхъ была незадолго до этого доказана для цѣлага ряда растительныхъ кѣтокъ, вызываются кристаллическими тѣлами, вродѣ тростниковаго сахара, калийной селитры и другихъ веществъ съ сравнительно небольшою частицей, между тѣмъ какъ физики считали необходимымъ, для воспроизведенія высокихъ осмотическихъ давленій, присутствіе веществъ съ крупными молекулами, типичными для коллоидальныхъ тѣлъ, вродѣ бѣлка, гумми и т. п. Въ качествѣ перепонокъ употреблялись въ осмометрахъ матеріалы вродѣ пергаментной бумаги,



животныхъ перепонокъ и т. п., дѣйствительно дававшіе съ коллоидами болѣе высокія давленія, чѣмъ съ тѣлами кристаллическими, такъ какъ послѣднія легко черезъ нихъ диффундировали. Когда же Пфефферъ вмѣсто нихъ взялъ свою полупроницаемую осадочную перепонку, оказалось нетруднымъ получить высокое осмотическое давленіе и при помощи кристаллоидовъ. Пфефферъ примѣнилъ описанный выше сосудъ изъ обожженной глины, въ толщѣ стѣнки котораго была заложена осадочная перепонка желѣзосинеродистой мѣди. Растворы тростниковаго сахара различной концентраціи дали слѣдующія опытные цифры осмотическаго давленія, выраженные въ сантиметрахъ ртутнаго столба:

Вѣсовые ‰ сахара.	Величина давленія въ сант.
1	53,8
2	101,6
4	208,2
6	307,5
1	53,5

Прямой выводъ изъ этихъ цифръ, что осмотическая сила, выраженная въ давленіи, возрастаетъ почти въ полной пропорціональности съ концентраціей дѣятельнаго вещества. Если же теперь взять среднюю цифру давленія, полученнаго въ цѣломъ рядѣ опытовъ для 1‰ раствора сахара, именно 50,5 сант. ртутнаго столба и вычислить, исходя изъ нея, величину давленія для 34,2‰ раствора (т. е. мольнаго), то получимъ 1727 сант. или 22,7 атмосферъ. На этомъ числѣ и зиждется обоснованное Вантъ-Гоффомъ сближеніе между давленіемъ осмотическимъ и давленіемъ газовымъ<sup>9)</sup>. Основнымъ газовымъ закономъ является законъ Бойля: „произведеніе изъ объема, занимаемаго газомъ, на его давленіе является величиной постоянной“. Иначе говоря, при уменьшеніи объема газа во столько же разъ увеличивается его давленіе. При обыкновенномъ атмосферномъ давленіи одна моля кислорода (32 грамма) или одна моля углекислоты (44 гр.) занимаютъ объемъ, равный 22,4 литровъ. Если сдавить газъ, чтобы имѣть молю въ объемѣ одного литра, очевидно, придется примѣнить давленіе въ 22,4 атмосферы. Такимъ образомъ давленіе моли газа, заключенной въ объемѣ одного литра соответствуетъ давленію моли сахара въ Пфефферовской осмотической ячейкѣ;—на этомъ фактѣ и основывается теорія Вантъ-Гоффа, когда она говоритъ, что осмотическое давленіе вызывается ударами частицъ и іоновъ раствореннаго въ водѣ тѣла о стѣнки сосуда.—Во всякомъ случаѣ, всѣ данныя ботаническихъ изслѣдованій надъ осмосомъ получены

<sup>9)</sup> Ниже, на стр. 27 отмѣчено, что по новѣйшимъ изслѣдованіямъ осмотическое давленіе раствора сахара, взятаго Пфефферомъ, оказалось значительно выше наблюданнаго этимъ изслѣдователемъ. Если бы Пфефферъ случайно не получилъ своихъ черзуръ низкихъ цифръ, быть можетъ осталась бы и не сформированной вся теорія Вантъ-Гоффа!



совершенно независимо отъ приведенной физической теоріи, которая является, конечно, не единственно возможной <sup>10)</sup>.

До сихъ поръ мы говорили о мольныхъ растворахъ въ обычномъ объемномъ смыслѣ, предполагая, что граммъ-молекула вещества является равномерной въ литрѣ раствора. На основаніи изслѣдованій Пфеффера считалось, что подобный мольный растворъ тростниковаго сахара способенъ развить при 0° давленіе въ 22 атмосферы. На самомъ же дѣлѣ оказывается, что давленіе это, измѣренное болѣе совершенными приборами (Morse и Grazer), достигаетъ значительно болѣе высокихъ величинъ, вплоть до 32 атмосферъ. Но если мы станемъ рассчитывать мольность раствора не на объемъ раствора, а на объемъ растворителя, иначе говоря, будемъ растворять молю вещества въ 1000 граммахъ воды, величина осмотическаго давленія окажется равной 24,8 атмосферы. Здѣсь уже мы имѣемъ гораздо болѣе близкое совпаденіе съ величиной давленія моли газа, заключенной въ литрѣ (22,4 атм.). Соотношенія эти оправдываются не только на этомъ примѣрѣ, но и на цѣломъ рядѣ другихъ. Поэтому въ послѣднее время формулируютъ законъ Вантъ-Гоффа слѣдующимъ образомъ: „осмотическое давленіе раствора равно тому давленію, которое было бы вызвано веществомъ, находящимся въ растворѣ, если бы оно занимало въ видѣ газа объемъ, присущій одному растворителю“.

Реннеръ <sup>11)</sup>, обратившій вниманіе на это, добавляетъ, однако, что старыя объемныя обозначенія и учеты значительно болѣе удобны на практикѣ; поэтому мы и сохранили ихъ въ своемъ текстѣ.

Укажемъ еще, что осмотическое давленіе раствора можетъ быть опредѣлено не только при помощи осмометра. При помощи тѣхъ измѣненій, которыя наступаютъ въ положеніи точки замерзанія <sup>12)</sup>, точки кипѣнія, въ величинѣ упругости пара и электропроводности воды при раствореніи въ ней постороннихъ веществъ, можно судить о величинѣ осмотическаго давленія раствора.

Какъ и въ случаѣ газоваго давленія, является совершенно безразличнымъ, наполненъ ли сосудъ однородными молекулами или же различными въ химическомъ отношеніи; точно такъ же безразлично для полученія осмотическаго давленія въ растительной клеткѣ, вызывается ли оно растворомъ одного лишь тростниковаго сахара въ клеточномъ соку, или же на лицо имѣется сложная смѣсь веществъ. Пока вещества эти не реагируютъ другъ съ другомъ химически, иначе говоря, пока число молекулъ и іоновъ остается неизмѣннымъ, и пока протоплазма сохраняетъ свою непроницаемость, не измѣняется и осмотическое давленіе, величину котораго и можно установить при помощи плазмолиза,

<sup>10)</sup> Сравни Steinbrinck, 1904. Flora 93, 136.

<sup>11)</sup> Renner, 1912. Biolog. Centralbl. 32, 468.

<sup>12)</sup> Опредѣленія осмотическаго давленія путемъ криоскопіи были сдѣланы, между прочимъ, Cavaia, 1903 (Contrib. alle biolog. Vegetale, 4) и Dixon and Atkins, 1910 (Notes botan. School Dublin 2, 47). Подробности у Botazzi въ Сравнит. Физиологіи Winterstein'a, Bd. I, 1, 346.



внѣ зависимости, знаемъ ли мы природу заключенныхъ въ клѣткѣ веществъ, или нѣтъ. Такъ напр., если 3,5% растворъ тростниковаго сахара вызываетъ на какомъ нибудь растительномъ объектѣ первые намеки плазмолиза, между тѣмъ какъ 3% растворъ не вызываетъ никакихъ явленій, мы въ правѣ заключить, что клѣточный сокъ изосмотиченъ съ 3,5% растворомъ тростниковаго сахара, иначе говоря, производитъ такое же осмотическое давленіе, равное примѣрно 3,0 атмосферамъ. Въмѣсто тростниковаго сахара можно примѣнить для плазмолитическихъ изслѣдованій и различныя другія вещества; разъ извѣстенъ частичный вѣсъ этого вещества и его изосмотическій коэффициентъ, вычисленіе величинъ осмотическаго давленія изъ данныхъ опыта уже не представляетъ никакихъ затрудненій. И, дѣйствительно, нерѣдко вмѣсто тростниковаго сахара примѣняется калийная селитра, такъ какъ протоплазма часто оказывается по отношенію къ ней почти совершенно непроницаемой. 1% раствору селитры соотвѣтствуетъ 5,13% растворъ тростниковаго сахара.

Необходимо подчеркнуть, что далеко не всѣ клѣтки одинаково благоприятны въ качествѣ матеріала для производства плазмолитическихъ работъ. У молодыхъ, растущихъ клѣтокъ оболочка растянута осмотическимъ давленіемъ и сильно сокращается, какъ мы видѣли выше, при его паденіи. Сокращеніе это наступаетъ при плазмолизѣ и вызываетъ необходимость извѣстныхъ усложненій въ расчетѣ осмотическаго давленія, на которыхъ мы не будемъ ближе останавливаться (ср. гл. 32). Въмѣстѣ съ тѣмъ, далеко и не всякая взрослая клѣтка оказывается подходящей: нерѣдко первые признаки несомнѣнно наступающаго плазмолиза чрезвычайно трудно поддаются наблюденію. Если работаютъ надъ явленіями плазмолиза вообще, не имѣя въ виду опредѣлять осмотическое давленіе въ опредѣленныхъ клѣткахъ, обычно предпочитаютъ пользоваться взрослыми клѣтками съ окрашеннымъ клѣточнымъ сокомъ, у которыхъ особенно отчетливо можно наблюдать отставаніе протоплазмы отъ оболочки; такъ на примѣръ, Дефризъ указалъ на клѣтки эпидермиса нижней стороны листа традесканціи (*Tradescantia discolor*) и этотъ объектъ, дѣйствительно, широко примѣняется. Не будемъ пока приводить подробныхъ данныхъ абсолютныхъ величинъ осмотическаго давленія (ср. гл. 32); отмѣтимъ только, что давленіе въ 5—10 атмосферъ можетъ считаться обычнымъ для растительной клѣтки. Отъ этихъ цифръ, какъ среднихъ, могутъ, конечно, быть отклоненія въ обѣ стороны. Ниже 3 атмосферъ, однако, повидимому, не спускается осмотическое давленіе даже въ совершенно изголодавшихся клѣткахъ; оно достигаетъ, съ другой стороны, 15—20 атмосферъ въ клѣткахъ корня свекловицы и чешуяхъ огороднаго лука и даже 40 въ узлахъ соломинъ злаковъ; 100 атмосферъ нерѣдко удается наблюдать въ клѣткахъ различныхъ солончаковыхъ растений, а у грибовъ, разрастающихся въ концентрированныхъ растворахъ солей величины осмотическаго давленія опредѣляются еще и болѣе высокими цифрами. (Ср. гл. 32).



Молодыя кѣтки, еще не обладающія вакуолью, показываютъ, тѣмъ не менѣе, нѣкоторое тургорное давленіе; осмотически сильное вещество распредѣлено здѣсь, повидимому, въ протоплазмѣ. Позднѣе оно сконцентрировывается, во всякомъ случаѣ, въ вакуоль, накапливаясь все болѣе и болѣе, по мѣрѣ того какъ съ ростомъ кѣтки увеличиваются размѣры самой вакуоли.

Въ кѣткахъ свекловицы и огороднаго лука, которыя мы привели, какъ примѣры особенно высокаго осмотическаго давленія, оно является, по всей вѣроятности, лишь необходимымъ слѣдствіемъ накопленія растворимыхъ запасныхъ веществъ, не имѣющимъ ближайшаго физиологическаго примѣненія. Если эти сахара, какъ обычно и бываетъ въ другихъ магазинахъ запасныхъ питательныхъ веществъ, конденсируются въ болѣе крупныя частицы и переходятъ въ нерастворимое состояніе, превращаясь, на примѣръ, въ крахмалъ, ихъ значеніе, какъ осмотическихъ факторовъ, сводится совершенно къ нулю. И въ многихъ другихъ кѣткахъ, быть можетъ, высокое осмотическое давленіе является нежеланнымъ побочнымъ слѣдствіемъ накопленія веществъ; это не можетъ, однако, считаться общимъ правиломъ. Обычно осмотическое давленіе выполняетъ въ жизни кѣтки вполне опредѣленную функцію. При его помощи, какъ мы уже указывали выше, кѣточные стѣнки приводятся въ напряженное состояніе и пріобрѣтаютъ при этомъ значительно большую прочность, чѣмъ у плазмолизированныхъ, дряблыхъ кѣтокъ. Точно также можно сообщить сравнительную прочность и устойчивость тонкостѣнному каучуковому баллону, раздувъ его изнутри. И на самомъ дѣлѣ, вся прочность и стойкость растительныхъ органовъ, построенныхъ изъ тонкостѣнныхъ, растущихъ кѣтокъ, основывается цѣликомъ на осмотическомъ давленіи; изъ повседневнаго опыта мы знаемъ, что уже незначительная потеря воды нарушаетъ напряженное состояніе кѣточной оболочки и дѣлаетъ кѣтки, а съ ними и весь органъ дряблымъ и вялымъ. Напряженное состояніе кѣтокъ получило названіе тургесценціи, а причина ея—тургорнаго давленія; терминъ этотъ совпадалъ бы цѣликомъ съ обозначеніемъ осмотическаго давленія какъ такового, если бы физики разумѣли подъ нимъ лишь то давленіе, которое ясно замѣтно по внѣшнимъ механическимъ проявленіямъ.

Разработка кинетической теоріи осмотическаго давленія привело къ нѣкоторымъ своеобразнымъ послѣдствіямъ. Исходя изъ представлений Вантъ-Гоффа привыкли приписывать растворамъ ту величину осмотическаго давленія, которую они могли бы развить, помѣщенные въ осмометръ, сообразно ихъ количественному составу. Сахарный мольный растворъ, помѣщенный въ обыкновенную пробирку, производить, поэтому, то же осмотическое давленіе, равное 24,8 атмосферамъ. И если это громадное давленіе и остается совершенно незамѣтнымъ, причиной этого, по мнѣнію физиковъ, является то, что оно цѣликомъ уравновѣшивается «поверхностнымъ» натяженіемъ жидкости. Такое воззрѣніе принесло съ собой для физиологій и плюсы, и минусы. Оно вы-



годно, когда мы начнемъ разбираться въ механизмъ плазмолиза; наступленіе его обусловлено—мы можемъ сказать уже прямо—превышеніемъ осмотическаго давленія плазмолизирующаго раствора надъ осмотическимъ давленіемъ клѣточной вакуоли. Не то будетъ, если мы вернемся къ затронутому выше тургорному давленію. Намъ придется тотчасъ же установить рѣзкое различіе между давленіями тургорнымъ и осмотическимъ, несмотря на то, что оба они ведутъ свое происхожденіе отъ одной и той же начальной причины и измѣряются одними и тѣми же единицами. Въ тургорное давленіе есть та часть осмотическаго давленія, которая проявляется въ видѣ замѣтнаго извнѣ напряженія, въ видѣ той силы, которая растягиваетъ клѣточную оболочку. Если живую клѣтку лишить какимъ либо образомъ части заключающейся въ ней воды, ея клѣточный сокъ станетъ концентрированнѣе и, слѣдовательно, осмотическое давленіе въ ней возрастетъ. Но въ то же самое время тургорное напряженіе ея будетъ значительно ослаблено. Въ плазмолизированныхъ клѣткахъ не наблюдается вовсе тургорнаго давленія, между тѣмъ какъ величина осмотическаго давленія ихъ клѣточнаго сока значительно возрастаетъ. Ясно, что при помощи плазмолитическаго метода возможно измѣрить исключительно лишь осмотическое давленіе; лишь тогда, когда наша опытная клѣтка окажется помѣщенной въ избытокъ чистой воды, осмотическое давленіе ея клѣточнаго сока цѣликомъ можетъ найти себѣ внѣшнее механическое выраженіе въ напряженіи клѣточной оболочки, совпадая по величинѣ съ давленіемъ тургорнымъ.

Изъ всего приведеннаго вытекаетъ важное для вопроса о поступленіи веществъ въ растеніе слѣдствіе, что протоплазма, хотя и легко проникаемая для воды, оказываетъ неодолимое препятствіе проходу многихъ растворенныхъ въ водѣ веществъ. Результатъ этотъ долженъ казаться тѣмъ болѣе неожиданнымъ, что нашей очередной задачей является изслѣдованіе, какимъ путемъ проникаютъ въ клѣтку встрѣчающіяся въ ней соединенія. Но уже изъ самаго факта, что въ содержимомъ клѣтки мы встрѣчаемся не съ одной только водой, необходимо вытекаетъ слѣдствіе, что не всѣмъ веществамъ, вродѣ тростниковаго сахара, калийной селитры или краснаго пигмента свеклы прегражденъ доступъ сквозь протоплазму, что должны быть вещества, способныя черезъ нее диффундировать. И, дѣйствительно, изслѣдованія послѣднихъ лѣтъ показали намъ, что есть много веществъ, прониканіе которыхъ внутрь клѣтки можетъ быть доказано самыми разнообразными путями.

Плазмолитическій методъ можетъ одинаково служить, какъ для демонстраціи непроницаемости протоплазмы, такъ и для обнаруженія прониканія веществъ въ клѣтку. Уже Дефризъ<sup>13)</sup> указалъ, что плазмолизъ, полученный при помощи глицерина, выравнивается черезъ нѣсколько часовъ. Причина возобновленія тургора лежитъ въ томъ, что

<sup>13)</sup> De Vries, 1888. Bot. Zeit. 46, 229.



глицеринъ мало-по-малу проникаетъ въ кѣтку. Когда этотъ, правда, медленный, процессъ приведетъ къ тому, что концентрація глицерина внутри кѣтки и въ окружающей средѣ сдѣлаются одинаковыми, тогда вновь устанавливается тургесцирующее состояніе кѣтки, такъ какъ глицеринъ, находящійся въ одинаковой концентраціи по обѣимъ сторонамъ осмотической перегородки не играетъ никакой роли въ установленіи односторонняго давленія. Зато общее осмотическое давленіе въ кѣткѣ оказывается значительно возросшимъ и необходимо употребить гораздо болѣе крѣпкій растворъ, чтобы вновь получить плазмолизъ кѣтки.

Точно такъ же, то скорѣе, то медленнѣе выравнивается плазмолизъ, вызванный примѣненіемъ мочевины, эритрита, гликоля и т. п. <sup>14)</sup>. Выравниваніе требуетъ на кѣткахъ спирогиры для гликоля, ацетамида, сукцинимида лишь нѣсколькихъ минутъ, для глицерина—двухъ часовъ, для мочевины—пяти и для эритрита—20 часовъ. Овертонъ нашелъ рядъ веществъ, которыя проникаютъ сквозь протоплазму еще скорѣе, чѣмъ гликоль и, не вызывая, благодаря этому, никакого плазмолиза, должны быть поставлены на одну доску съ водой; таковы, напримѣръ, этиловый спиртъ. Такъ какъ частичный вѣсъ его равняется 46, то его 1% растворъ долженъ былъ бы обладать такимъ же осмотическимъ значеніемъ, какъ 7,5% растворъ тростниковаго сахара и, если, напримѣръ, опытъ показываетъ, что кѣтка спирогиры плазмолизируется 8% растворомъ тростниковаго сахара, то тоже явленіе должно было бы быть вызвано 1,1% растворомъ спирта. Оказывается, однако, что ни указанный растворъ, ни болѣе высокія концентраціи, въ 2 и 3%<sup>0</sup> не вызываютъ и признаковъ плазмолиза. Спиртъ черезчуръ быстро проникаетъ сквозь плазматическую перепонку. Легко убѣдиться, что мы имѣемъ здѣсь дѣло съ проницаемостью плазмы, а не съ вреднымъ воздѣйствіемъ на нее со стороны алкоголя: стоитъ лишь къ 3% спирта прибавить 8% тростниковаго сахара, чтобы полученный растворъ вызвалъ вполне нормальный плазмолизъ, какъ будто бы сахаръ былъ растворенъ въ чистой водѣ. Легкой проницаемостью, по Овертону, отличается плазма по отношенію ко многимъ органическимъ веществамъ, какъ, напримѣръ, эфиру, хлоралгидрату, сульфону, коффеину, антипирину и т. п.

Слабой стороной приведеннаго выше доказательства проницаемости протоплазмы для многихъ веществъ, при всей его неоспоримости, является малая степень его наглядности: о прониканіи вещества приходится судить не непосредственно, а на основаніи опредѣленныхъ логическихъ выводовъ. Впрочемъ, иногда мы имѣемъ подъ рукой и другія соотношенія. Такъ, напримѣръ, нѣкоторыя изъ перечисленныхъ веществъ могутъ быть непосредственно отмѣчены въ кѣточномъ сокѣ, такъ какъ ихъ поступленіе внутрь кѣтки вызываетъ въ вакуолѣ отчетливо видимыя перегруженія. Сюда относятся прежде всего выпаденія нерастворимыхъ осадковъ, образующихся въ

<sup>14)</sup> Overton, 1895. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Gesellsch. Zürich.



кѣлочномъ соку при прониканіи въ вакуолю кофеина, антипирина, ацетамида, углекислаго аммонія и т. п. Природа этихъ осадковъ изучена еще очень слабо и только въ нѣкоторыхъ случаяхъ мы можемъ съ увѣренностью говорить о соединеніяхъ съ дубильными веществами; такъ дѣло обстоитъ съ кофеиномъ и антипириномъ. Соединенія ихъ съ дубильными веществами, растворенными въ кѣлочномъ сокѣ, оказываются уже нерастворимыми и выпадаютъ въ осадокъ. Въ другихъ случаяхъ, напр., при употребленіи углеаммонійной соли, дѣло сводится, вѣроятно, лишь къ измѣненію кислой реакціи кѣлочнаго сока. Мы можемъ объ этомъ говорить съ полной увѣренностью, когда удается получать измѣненіе окраски естественныхъ пигментовъ кѣлочнаго сока различныхъ кѣловокъ (красная свекла, красные и синіе цвѣты), дающихъ такіе же переходы въ тонахъ, какъ и обычный нашъ индикаторъ для кислотъ и щелочей,—лакмусъ. При помощи этого метода можно наблюдать прониканіе въ кѣлки сильно разбавленныхъ растворовъ кислотъ и щелочей, не доводя дѣло до отмиранія протоплазмы.

Чрезвычайно демонстративно и во многихъ отношеніяхъ интересно съ научной точки зрѣнія прониканіе сквозь протоплазму многихъ анилиновыхъ красокъ, съ которымъ познакомилъ насъ Пфефферъ въ 1886 году <sup>15)</sup>. Такъ какъ естественные пигменты, растворенные въ кѣлочномъ соку оказываются неспособными къ экзосмозу, пока протоплазма функционируетъ вполне нормально, и создается представленіе о полной ея непроницаемости для всякихъ красокъ въ живомъ состояніи, между тѣмъ какъ убитая протоплазма, какъ уже давно было извѣстно, не только пропускаетъ, но и накапливаетъ въ себѣ самыя разнообразныя красящія вещества. Большинство анилиновыхъ красокъ ядовиты для кѣлки и, примененныя въ недостаточно разведенныхъ растворахъ, проникаютъ въ протоплазму, вызывая ея отмираніе. Сравнительно безвредной можетъ считаться синія краска метиленблау, растворъ которой въ концентраціяхъ отъ 1:100000 до 1:10000 легко переносится растительными кѣлками безъ видимаго для нихъ вреда. Растворъ краски 1:100000 при толщинѣ слоя въ нѣсколько сантиметровъ окрашенъ въ явственно синій красивый цвѣтъ; но уже въ трубкѣ съ просвѣтомъ въ 1 миллиметръ окраска его едва замѣтна, а въ капиллярѣ съ діаметромъ въ 0,1 mm. онъ кажется, даже подъ микроскопомъ, совершенно безцвѣтнымъ. Иначе говоря, если бы мы имѣли въ кѣлкахъ спирогиры подобный растворъ метиленблау, то не могли бы констатировать ея присутствія. Какъ слѣдствіе отсюда, мы должны признать, что тотъ или другой пигментъ можетъ оказаться диффундирующимъ сквозь протоплазму, даже въ томъ случаѣ, если присутствіе его въ вакуолѣ и не обнаруживается непосредственно окраской. Пфефферу же удалось показать, что метиленблау (въ растворѣ 1:100000) уже черезъ небольшой промежутокъ времени окрашиваетъ кѣлочный сокъ кѣловокъ корневыхъ волосковъ *Trianea* въ явственно синій цвѣтъ, а у *Spirogyra* выпадаетъ

<sup>15)</sup> Pfeffer, 1886. Unters. Tübingen. 2, 179.



въ полости вакуоли въ видѣ синихъ зернистыхъ массъ. Такимъ образомъ, здѣсь происходитъ не только диффузія краски сквозь живую плазму, но и накопленіе ея въ содержимомъ вакуоли, благодаря тому, что поступающее извнѣ вещество подвергается превращенію, дѣлающему его неспособнымъ къ обратной диффузіи; этимъ путемъ создается импульсъ къ новому и новому поглощенію извнѣ краски. Описанное явленіе несомнѣнно чрезвычайно часто встрѣчается въ рядѣ жизненныхъ явленій и является однимъ изъ важнѣйшихъ въ процессѣ поглощенія веществъ растеніемъ. При помощи прямого диффузионнаго тока въ кѣточномъ соку можетъ накопиться вещество лишь въ той концентраціи, которая окружаетъ кѣтку, но не выше; въ большинствѣ же случаевъ растенія имѣютъ въ своемъ распоряженіи лишь чрезвычайно слабыя растворы, такъ что и приходъ ихъ въ экономіи кѣтки путемъ непосредственной диффузіи могъ бы быть лишь безконечно незначителенъ; но разъ медленно диффундирующія вещества внутри кѣточного тѣла тотчасъ же переводятся въ нерастворимое или, по крайней мѣрѣ, измѣненное въ смыслѣ диффузионной способности состояніе, создается путь для постоянного и незамедленнаго поступленія веществъ.

Растительной кѣткѣ присущи, т. о., способности, имѣющія основное значеніе въ жизни всего растительнаго организма; именно поглощеніе веществъ извнѣ совершается не въ тѣхъ соотношеніяхъ, какъ ихъ встрѣчаетъ кѣтка въ окружающей средѣ, не безразлично, но съ качественнымъ и количественнымъ выборомъ. Можетъ случиться, напр., что какое либо широко распространенное въ природѣ вещество совершенно отсутствуетъ въ содержимомъ кѣтки, такъ какъ оно оказывается неспособнымъ къ діосмозу, между тѣмъ какъ какое нибудь другое, сравнительно рѣдкое соединеніе массами накапливается внутри организма. Къ сожалѣнію лишь сравнительно рѣдко знаемъ мы ближе причины такого накопленія вещества, какъ напр., въ случаѣ корневыхъ волосковъ ряски (*Lemna*), ярко красящихся метиленблау. Здѣсь происходитъ соединеніе краски съ дубильнымъ веществомъ, раствореннымъ въ кѣточномъ соку и получившееся дубильнокислое метиленблау оказывается уже неспособнымъ къ диффузіи сквозь протоплазматическую перепонку. И дѣйствительно, живая кѣтка, погруженная, вмѣсто раствора метиленблау, въ растворъ дубильнокислаго его соединенія не обнаруживаетъ ни малѣйшихъ признаковъ воспріятія и накопленія краски. Съ другой стороны, не устанавливается и обратнаго осмотическаго тока кнаружи, если мы помѣстимъ кѣтку съ накапливаемой дубильнокислой метиленблау въ чистую воду, но стоитъ лишь прибавить къ этой водѣ нѣсколько капель лимонной кислоты, чтобы синяя окраска кѣтокъ быстро поблѣднѣла и исчезла; введеніемъ кислоты мы создаемъ условія для установленія обратнаго диффузионнаго процесса: лимонная кислота понемногу проникаетъ въ кѣтку и входитъ въ соединеніе съ метиленблау, открывая путь поступленію все новыхъ и новыхъ количествъ кислоты внутрь кѣточного сока; а такъ какъ соединеніе кислоты съ краскою оказывается способнымъ къ проникновенію сквозь плазматическую перепонку,



то устанавливающийся снаружн диффузіонный токъ быстро выноситъ изъ клѣтки всю краску.

При явленіяхъ накопленія вещества въ клѣткѣ далеко не всегда, конечно, мы имѣемъ дѣло именно съ такими соединеніями, какъ въ случаѣ метиленблау и танина; мыслимы, несомнѣнно, и менѣе или болѣе глубокія превращенія. Къ послѣднимъ, напримѣръ, необходимо отнести образованіе нерастворимаго и, слѣдовательно, недѣятельнаго въ осмотическомъ отношеніи крахмала изъ диффундирующаго въ клѣтку сахара, къ первымъ же—упомянутые выше осадки, получаемые при помощи углекислаго аммонія, удаляемые простымъ вымываніемъ водой. Въ большинствѣ же случаевъ мы просто не знаемъ, какимъ путемъ происходитъ накопленіе того или другого вещества въ клѣткѣ; таковы, напр., случаи накопленія нитратовъ и другихъ неорганическихъ солей въ клѣточномъ соку до концентрацій, значительно превышающихъ концентрацію въ окружающей средѣ; хотя возможность предположеній о какихъ либо нестойкихъ ихъ соединеніяхъ съ содержимымъ клѣтки и не исключена, но далеко и не обоснована въ своей химической вѣроятности.

Оказывается, однако, что всѣ почти вещества, способныя проникать сквозь протоплазматическую перепонку, не играютъ, въ сущности, никакой роли въ питаніи растительныхъ организмовъ; большая ихъ часть, какъ напримѣръ, органическія искусственно синтезированные краски и различные анестетики никогда и не встрѣчаются въ клѣточномъ обиходѣ. А какъ мы увидимъ ниже, растенію приходится воспринимать изъ почвы значительное количество разнообразныхъ неорганическихъ солей, изъ атмосферы поглощаетъ оно различные газы, а внутри своего тѣла, отъ клѣтки къ клѣткѣ, оно съ легкостью можетъ транспортировать разнообразныя органическія вещества, вродѣ, напримѣръ, углеводовъ.—Нетрудно показать способность необходимыхъ для жизненныхъ проявленій газовъ, кислорода и углекислоты съ легкостью проникать въ живую протоплазму<sup>16)</sup>. Громадное количество наблюденій говоритъ за легкую проницаемость протоплазмы для азота и водорода<sup>17)</sup>. Что же касается растворовъ сахара или неорганическихъ солей, вродѣ калийной селитры, поваренной соли и т. п., то вѣдь онѣ и являются нашими главными плазмолизирующими средами; иначе говоря, мы какъ-бы молчаливо предполагаемъ, что протоплазма для нихъ оказывается совершенно непроницаемой. Какъ же согласить эти представленія съ неоспоримыми фактами проходимости для этихъ веществъ протоплазмы? Оказывается, однако, что фактъ плазмолиза не является еще самъ по себѣ безошибочнымъ доказательствомъ абсолютной непроницаемости. Такъ, напримѣръ, Трендле<sup>18)</sup> удалось показать, что и въ случаѣ плазмолиза растворомъ

<sup>16)</sup> I. K. Goebel, 1903. Ueber die Durchlässigkeit der Cuticula. Diss. Leipzig.

<sup>17)</sup> Присутствіе въ плазмѣ нѣкоторыхъ низшихъ организмовъ «газовыхъ вакуолей» должно, по всей вѣроятности, указывать на непроницаемость для соответствующихъ газовъ плазмы этихъ существъ.

<sup>18)</sup> Tröndle, 1910. Jarhb. wiss. Bot. 48, 171.



поваренной соли наблюдаются тѣ же явленія, какъ для глицерина или мочевины, т. е. наступающій сначала плазмолизъ со временемъ начинаетъ выравниваться. И если въ цѣломъ рядѣ случаевъ и не наблюдается такихъ процессовъ «деплазмолизированія», то нужно думать, что мы имѣемъ дѣло уже съ глубокими измѣненіями осмотическихъ свойствъ протоплазмы, наступающими подъ вліяніемъ крѣпкихъ плазмолизирующихъ растворовъ; иногда можно замѣтить нѣкоторыя измѣненія въ протоплазматическомъ слоѣ уже непосредственно подъ микроскопомъ<sup>19)</sup>.

Во всякомъ случаѣ, въ научной литературѣ можно найти длинный рядъ примѣровъ экзосмоса такихъ веществъ, которые характерно вызываютъ явленіе плазмолиза<sup>20)</sup>. Намъ придется вернуться къ этому вопросу при обсужденіи механизма переноса веществъ по растенію.

Проницаемость протоплазмы для питательныхъ солей можетъ быть установлена и другимъ путемъ. Кѣточное ядро перемѣщеніями своими реагируетъ, какъ оказывается, на проникающія откуда либо снаружи въ кѣтку вещества. (Сравни гл. 42. «Хемотаксисъ»). Въ кѣткахъ кожицы луковичныхъ чешуй нашего огороднаго лука такое путешествваніе ядра обусловливается воздѣйствіемъ различныхъ солей, свободныхъ щелочей и неорганическихъ кислотъ, равно и разнообразныхъ сахаровъ, примененныхъ въ достаточно разведенныхъ растворахъ. Иначе говоря, всѣ эти вещества проникаютъ сквозь плазматическую перепонку. Оказывается, далѣе, что и корневые волоски, пыльцевыя трубки или гифы грибовъ, разрастающіеся по поверхности указанныхъ эпидермальныхъ кѣтокъ, вызываютъ въ нихъ рѣзкое измѣненіе въ расположеніи ядра. Слѣдовательно, и изъ этихъ объектовъ путемъ экзосмоса выдѣляются разнообразныя вещества, проникающія затѣмъ въ кѣтки эпидермиса лука<sup>21)</sup>.

Съ несомнѣнностью установлена, впрочемъ, не только проницаемость плазмы для солей вообще, но и характерныя колебанія въ этой проницаемости. Лепешкинъ и Трендле<sup>22)</sup> показали, что при помощи свѣта можно значительно повысить проницаемость плазмы для солей. Данныя Трендле не оставляютъ сомнѣнія, что здѣсь мы не имѣемъ какой либо простой фотохимической реакціи, что

<sup>19)</sup> Küster, 1910. Ztschr. f. Bot. 2, 689. Сравни далѣе Lundegardh, 1911. Svensk Akad. Handl. 47. Berthold, 1886. Studien über Protoplasmamechanik, s. 152 и Pfeffer, Physiologie 2, 342, примѣчаніе. Едва ли можно сомнѣваться, что, какъ показываютъ наблюденія Хехта (Necht, прим. 6), при каждомъ плазмолизѣ наружные слои плазмы подвергаются разрушенію и весь этой разорванный наружный слой долженъ быть цѣлкомъ возобновленъ.

<sup>20)</sup> Wächter, 1903. Jahrb. Wiss. Bot. 41, 163. Puriewitsch, 1897. Jahrb. Wiss. Bot. 31, 1. Niklewski, 1909. Ber. D. Bot. Ges. 27, 224. Lepeschkin. Beihefte Bot. Cbl. 24 (1), 308.

<sup>21)</sup> Rifter, 1911. Z. f. Bot. 3, 1.

<sup>22)</sup> Lepeschkin, 1909 см. прим. 20. Tröndle, 1910. Jahrb. Wiss. Bot. 48, 171. Помимо свѣта на проницаемости плазмы отражаются также и многоразличные другіе, напримѣръ, химическіе агенты. Szücs, 1910. Sitzb. Wien. Akad. I, 119, 737. Eндлер, 1912. Bioch. Zeitschr. 42, 440. 45, 359.



это смѣна проницаемости представляет собой глубоко сложный жизненный процесс со всѣми особенностями, присущими такъ называемымъ явленіямъ «раздраженія». Укажемъ, напримѣръ, что измѣненія проницаемости плазмы не наступаютъ вовсе при дѣйствіи на клѣтку наркотиковъ, задерживающихъ, какъ извѣстно, и рядъ другихъ жизненныхъ процессовъ. Оказывается, затѣмъ, что проницаемость протоплазмы повышается лишь при опредѣленной силѣ свѣта, падающаго на клѣтку, между тѣмъ какъ при меньшей или большей интенсивности свѣта наблюдается уменьшеніе проницаемости плазматического слоя. Мы имѣемъ здѣсь дѣло съ регулировкой плазматической проницаемости, чрезвычайно напоминающей нѣкоторые другіе процессы регуляторной дѣятельности плазмы (см. особенно третью часть книги). Натансонъ<sup>23)</sup> еще ранѣе указанныхъ выше авторовъ говорилъ о способности плазмы регулировать свою проницаемость, но приводимыя имъ доказательства не имѣютъ полной убѣдительности<sup>24)</sup>.

При помощи остроумныхъ приѣмовъ, на которыхъ мы ближе останавливаться не будемъ, Пфефферъ показалъ, что осмотическія свойства протоплазмы связаны со строеніемъ не всей ея толщи, а лишь чрезвычайно тонкаго, не различимаго даже подъ микроскопомъ слоя, которому можетъ быть дано названіе кожистаго слоя плазмы. Внѣшній кожистый слой плазмы регулируетъ поступленіе веществъ внутрь протоплазмы, внутренней такой же слой—поступленіе ихъ дальше, въ полость вакуоли. Оба эти слоя могутъ представлять существенныя отличія въ своихъ осмотическихъ свойствахъ; благодаря этому вполне допустимъ случай, когда вещество, легко проникающее въ протоплазму, вызываетъ, тѣмъ не менѣе, длительный плазмолизъ, такъ какъ дальнѣйшій путь чрезъ внутренній кожистый слой ему оказывается прегражденнымъ; такъ дѣло обстоитъ, повидимому, въ опытахъ съ обыкновеннымъ сахаромъ; къ вопросу этому мы еще вернемся.

Въ одной и той же клѣткѣ нѣрѣдко встрѣчается нѣсколько вакуолей съ различнымъ содержимымъ; каждая изъ нихъ обладаетъ, по всей вѣроятности, плазматической перепонкой специфической проницаемости. Внутренняя организація клѣтки должна, какъ указалъ Гофмейстеръ<sup>25)</sup>, обеспечивать уединеніе другъ отъ друга крайне разнообразныхъ химическихъ продуктовъ ея жизнедѣятельности; главную роль въ этомъ играютъ плазматическія перепонки. Измѣненіе осмотическихъ свойствъ

<sup>23)</sup> Nathanson. Jahrb. Wiss. Bot. 38, 241; 39, 607; 40, 403. Nathanson, 1910. Der Stoffwechsel der Pflanzen. Leipzig. По представленіямъ Натансона растительная клѣтка обладаетъ способностью воспринимать изъ раствора соли исключительно одни катионы, оставляя нетронутыми анионы. Такое избирательное поглощеніе, конечно, вполне допустимо, когда оно связано съ процессомъ обмѣна катиона, воспринимаемаго изъ раствора на катионъ, выступающій изъ клѣтки. Внѣ такого обмѣннаго процесса едва ли возможно представить себѣ его существованіе. Сравни особенно Ruhland, 1909. Z. f. Bot. 1, 747. Такое же допущеніе дѣлаютъ Meurer, 1909. Jahrb. wiss. Bot. 46, 1, Pantanelli, Bot. Centralbl. 114, 27. Niekowski (прим. 20).

<sup>24)</sup> Ruhland, 1908. Jahrb. wiss. Bot. 46, 1.

<sup>25)</sup> Fr. Hofmeister, 1901. Die chem. Organisation der Zelle. Braunschweig.



этихъ послѣднихъ тотчасъ же отзовется переразмѣщеніемъ уединенныхъ ранѣ веществъ и рядомъ новыхъ химическихъ реакцій; ясно, насколько глубокую, основную роль должно оно играть въ циклѣ жизненныхъ явленій кѣтки.

Остановимся еще нѣсколько на вопросѣ, на чемъ основывается различная проницаемость протоплазмы для различныхъ веществъ. Овертонъ<sup>26)</sup> пытался въ рядѣ работъ свести процессъ воспріятія веществъ плазмой къ принципу «избирательной растворимости»: лишь тѣ вещества могутъ проникнуть внутрь кѣтки, говоритъ онъ, которыя растворимы въ поверхностномъ слоѣ протоплазмы. Исслѣдованія Овертона показали дальше, что съ наибольшей легкостью, помимо воды, проникаютъ въ кѣтку тѣ вещества, которыя, какъ спиртъ, эфиръ, хлороформъ, хлоралгидратъ<sup>27)</sup> отличаются своей легкой растворимостью въ жирныхъ маслахъ. Но, такъ какъ цѣлый рядъ соображеній не позволяетъ допустить, чтобы кожистый слой протоплазмы состоялъ изъ масла, Овертонъ выставляетъ гипотезу, что основной его составной частью является холестеринъ (липоидъ). И на самомъ дѣлѣ оказалось, что явленія растворимости въ холестеринѣ еще полнѣе, чѣмъ для масла, совпадаютъ съ процессами поступления въ протоплазму, особенно въ случаѣ примѣненія анилиновыхъ красокъ. Изъ представленій Овертона непосредственно вытекаетъ возможность прониканія сквозь холестериновую оболочку, какъ жирнаго масла и ксилола, такъ и простой воды. Дѣйствительно, холестеринъ способенъ напитываться водой; но, какъ показалъ Натансонъ<sup>28)</sup>, его свойства, какъ растворителя, при этомъ радикально мѣняются. На основаніи этого факта и цѣлаго ряда другихъ соображеній<sup>29)</sup> Натансонъ отрицаетъ гомогенную структуру поверхностнаго слоя плазмы и представляетъ себѣ его составленнымъ изъ рода мозаики попеременно расположенныхъ участковъ холестерина и живой плазмы. Въ этомъ разнородномъ слоѣ холестериновые участки обуславливаютъ проницаемость для веществъ, растворимыхъ въ жирахъ, прохожденіе же воды, солей и, быть можетъ, газовъ (O, CO<sub>2</sub>, N) обезпечивается присутствіемъ плазматическихъ участковъ и ими регулируется.

Къ такому взгляду присоединился недавно и Чапекъ, обосновавъ его съ совершенно новой и чрезвычайно интересной стороны<sup>30)</sup>. Онъ первый обратилъ вниманіе на поверхностное натяженіе протоплазмы и выработалъ особый методъ для измѣренія его величины. Примѣняя вещества, измѣняющія величину поверхностнаго натяженія растворителя, Чапекъ показалъ, что растворы ихъ, вѣдь какой либо зависимости отъ ихъ химическаго состава, вызываютъ при вполнѣ опредѣленной ве-

<sup>26)</sup> Overton, 1895. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Gesellsch. Zürich. 1899. Тамъ-же. 1900. Jahrb. wiss. Bot. 34, 669.

<sup>27)</sup> Полный списокъ у Овертона, 1899 см. прим. 26.

<sup>28)</sup> Nathanson, 1902—04. Jahrb. wiss. Bot. 38, 241; 39, 607; 40, 403.

<sup>29)</sup> Сравни Pfeffer, Physiologie 2, 342.

<sup>30)</sup> Czapek, 1911. Ueber eine Methode zur direkten Bestimmung der Oberflächenspannung der Protoplasmahaut. Iena.



личинѣ поверхностнаго натяженія внезапное наступленіе полной проницаемости живой протоплазмы, характерно выражающееся въ диффундированіи наружу содержавшихся въ вакуоль вещества. Основываясь на чисто физико-химическихъ соображеніяхъ, Чапекъ утверждаетъ, что всѣ вещества, уменьшающія поверхностное натяженіе плазматической перепонки, должны накапливаться въ самыхъ поверхностныхъ слояхъ живой протоплазмы. Изъ этихъ слоевъ они и вытѣсняются веществами, обладающими нѣсколько большею въ этомъ отношеніи активностью, благодаря чему и создаются условія для проницаемости плазмы. Если приравнять поверхностное натяженіе воды (на границѣ съ воздухомъ) единицѣ, то всѣ изслѣдованные Чапекъ одноатомные спирты жирнаго ряда, этиловый эфиръ, различные кетоны и эфиры, разнообразные коллоидальныя эмульсіи жировъ, жирныхъ кислотъ и ихъ солей, представляя концентрацію съ поверхностнымъ натяженіемъ въ 0,685 и менѣе, вызываютъ явленіе экзосмоса. Чапекъ высказываетъ предположеніе, что при наступленіи экзосмоса устраняются изъ плазматическаго слоя какъ разъ липоидныя составныя части плазматической перепонки (холестеринъ) <sup>31)</sup>.

Какъ бы ни были важны для физиологіи протоплазмы наблюденія Чапека, въ ихъ толкованіи все еще заключается такъ много неясныхъ, гипотетическихъ чертъ, что на нихъ едва ли можно успѣшно основывать теорію «липоиднаго строенія» плазматической перепонки. вмѣстѣ съ тѣмъ рядъ изслѣдователей, въ особенности Руландъ <sup>32)</sup> подвергли такой разносторонней критикѣ эту теорію, что ее едва ли можно считать теперь сколько нибудь прочно обоснованной. Въ аргументаціи, приводимой Руландомъ, главное значеніе играютъ опыты съ органическими красящими веществами. Ближайшее знакомство съ ними показало, что проницаемость живой плазмы для нихъ несравненно болѣе велика, чѣмъ это предполагалось ранѣе. Въ особенности наблюдается это тогда, когда растворы ихъ поднимаются по проводящимъ въ стеблѣ растенія путямъ вмѣстѣ съ испарительнымъ токомъ <sup>33)</sup>; повидимому, краска легче проникаетъ въ плазму вмѣстѣ съ частичками воды, чѣмъ въ томъ случаѣ, когда уже насыщенныя водою клѣтки помѣщаются въ растворѣ краски. Руландъ показалъ затѣмъ, что между способностью клѣтки воспринимать красящія вещества и растворимостью послѣднихъ въ липоидахъ нѣтъ строгой пропорціональности; изъ числа испытанныхъ имъ искусственныхъ органическихъ красокъ оказались способными къ діосмосу совершенно нерастворимыя въ жирахъ вещества и, наоборотъ, неспо-

<sup>31)</sup> Чапекъ указываетъ и на то, что повышение проницаемости плазмы можетъ быть обусловлено и дѣйствіемъ ядовитыхъ веществъ. Таково, напримѣръ, воздѣйствіе многихъ анестетиковъ; благодаря этому проницаемость протоплазмы начинаетъ увеличиваться и значительно раньше достиженія растворомъ анестетика поверхностнаго натяженія, равнаго 0,685. О вліяніи солей алюминія см. Fluri, 1908. Flora 99, 81. [Szücs, 1913. Jahrb. wiss. Bot. 52, 269].

<sup>32)</sup> Ruhland, 1912. Jahrb. wiss. Bot. 51, 376.

<sup>33)</sup> Küster, 1911. Jahrb. wiss. Bot. 50.



собны были проникнуть хорошо растворимыя въ липоидахъ. Послѣ ряда неудачныхъ попытокъ Руланду удалось намѣтить и объясненіе этимъ интереснымъ явленіямъ. Онъ думаетъ, что опредѣляющей для прониканія внутрь плазмы причиной является исключительно величина частицы соотвѣтственнаго коллоида. Къ сожалѣнію, величины эти не могутъ быть установлены при помощи ультрамикроскопа; къ опредѣленію ихъ можно подойти лишь путемъ такъ называемой ультрафилтраціи сквозь сравнительно плотныя желатинизированныя среды. Иначе говоря, Руландъ приходится, въ концѣ концовъ, къ заключенію, что коллоиды проникаютъ внутрь кѣтки сквозь поры плазмы. Что же касается другихъ веществъ, прежде всего, напр., кристаллическихъ питательныхъ солей, то ихъ воспріятіе зиждется на другихъ соотношеніяхъ, именно на способности ихъ растворяться въ поверхностномъ слое плазмы. Нужно, однако, сознаться, что для насъ остается неяснымъ, почему молекулы и іоны солей не могли бы передвигаться по тѣмъ же плазматическимъ порамъ, по которымъ происходитъ, по Руланду, обмѣнъ веществъ съ болѣе громоздкими частицами.

Резюмируя, придется сказать, что всѣ опыты и гипотезы, построенныя до послѣдняго дня съ цѣлью объяснить избирательную дѣятельность протоплазматического слоя, не привели еще ни къ какому сколько нибудь обоснованному выводу, не дали опредѣленной концепціи <sup>34)</sup>.

Отмѣтимъ еще, что процессы экзосмоса и эндосмоса могутъ зависѣть не только отъ свойствъ протоплазмы, но и отъ непроницаемости для нѣкоторыхъ веществъ и самой кѣточной стѣнки, напр., если она не является типично целлюлезной, а подверглась процессу опробовыванія и заключаетъ какія либо включенія <sup>35)</sup>.

Оглядываясь назадъ, отмѣтимъ прежде всего, что новѣйшія изслѣдованія надъ осмосомъ разъяснили то противорѣчіе, которое лежало прежде между опытными данными плазмоллиза и процессомъ поступленія веществъ.

Повседневное наблюденіе показывало, что растение воспринимаетъ изъ почвы цѣлый рядъ веществъ, неспособныхъ, какъ говорили плазмолитическіе опыты, проникнуть сквозь протоплазму. Теперь же мы знаемъ, что почти всѣ вещества, хотя и съ различной скоростью, способны діосмировать сквозь протоплазму и что этотъ живой комплексъ въ состояніи регулировать обмѣнъ веществъ измѣненіемъ своихъ осмотическихъ свойствъ. Всѣ эти соображенія приводятъ насъ къ заключенію, что процессъ обмѣна веществъ есть сложный жизненный актъ и не можетъ быть уже, какъ раньше, сводимъ къ простому физическому явленію.

<sup>34)</sup> Сравни также данныя Лепешкина о плазматической перепонкѣ: Lepeschkin, 1910. *Ver. bot. Ges.* 28, 91 и 383., 1911, тамъ же, 29, 247 и 349.

<sup>35)</sup> Krömer, 1903. *Bibl. Bot.* Heft. 39.

Brown, A. J., 1907. *Annals of Botany* 21, 79.

Schröder, 1911. *Flora* 102.

Rufz de Lavison, 1910. *Rev. gén. de Bot.* 22, 225.



### ГЛАВА III.

#### Поступление воды въ растение.

Отъ сравнительно простой картины обычной клѣтки, окруженной со всѣхъ сторонъ водою и черпающей изъ нея растворенныя въ ней газы или твердыя тѣла въ зависимости отъ степени проницаемости для нихъ протоплазмы, перейдемъ теперь къ вопросу о поступленіи веществъ у высшихъ, сложно построенныхъ растений. Въ тѣлѣ высшихъ водорослей (флоридей, фукусовъ) или у водныхъ явнотныхъ, вроде нашей ряски (*Lemna trisulca*), цѣлыя системы клѣтокъ, именно всѣ поверхностныя ткани, находятся въ отношеніи поглощенія веществъ изъ окружающей среды въ совершенно такомъ же положеніи, какъ и одиночно живущіе одноклѣточные организмы. Но наряду съ этими кроющими клѣтками здѣсь встрѣчаемъ мы и внутреннія ткани, отрѣзанныя, повидимому, отъ непосредственнаго сообщенія съ наружной средой; къ нимъ, казалось бы, открытъ доступъ лишь тѣмъ веществамъ, которыя предварительно поступаютъ въ клѣтки, лежащія ближе къ периферіи, въ клѣтки кроющія. Такимъ образомъ, процессъ поступленія веществъ въ клѣтки тканей, выполняющихъ органы высшихъ растений обуславливался бы прежде всего свойствами плазматического слоя поверхностныхъ ихъ клѣтокъ. Въмѣстѣ съ тѣмъ далеко не всѣ вещества, воспріятыя периферическими клѣтками, необходимо должны были бы поступать и далѣе, въ болѣе центрально расположенныя. Но на самомъ дѣлѣ клѣтки внутреннихъ тканей оказываются способными поддерживать непосредственныя сношенія съ внѣшней средой при помощи системы клѣточныхъ оболочекъ, связывающихъ всю клѣточную массу, отъ периферіи до центра, въ одно общее цѣлое. А по оболочкамъ легко могутъ передвигаться самыя разнообразныя вещества, прежде всего вода.

Въ общемъ и цѣломъ всѣ эти соображенія примѣнимы и къ сухопутнымъ растеніямъ: вполне мыслимо предположеніе, что клѣтки въ верхушечной почкѣ или верхнихъ листьяхъ на стволѣ дуба непосредственно соприкасаются, при помощи системы клѣточныхъ оболочекъ, съ почвеннымъ воднымъ растворомъ, въ который погружены корневые развѣтвленія, даже и тогда, когда между этими верхушечными клѣтками и конечными клѣтками корня расположены тысячи и миллионы промежуточныхъ. Но на самомъ дѣлѣ, случай этотъ глубоко отличается отъ предыдущаго, такъ какъ намѣченный въ толщѣ оболочекъ для обмѣна веществъ путь оказывается чрезчуръ длиннымъ и недостаточный обмѣнъ, поэтому, и неосуществимымъ. Естественно, такимъ образомъ, противопоставить процессу поступленія веществъ въ погруженныя въ воду клѣтки процессъ воспріятія ихъ у сухопутныхъ организмовъ, какъ новый, особый типъ. Не нужно быть физиологомъ, чтобы сказать съ увѣренностью, что оба характерныхъ, знакомыхъ каждому органа



растения—зарывающійся въ землю корень и надземный облиственный стебель—должны выполнять совершенно различныя функціи въ дѣлѣ воспріятія питательныхъ веществъ. На обязанности корня лежитъ поглощеніе почвенной воды и растворенныхъ въ ней солей; ходъ этого процесса, слѣдовательно, долженъ быть близокъ къ намѣченному выше. Части надземнаго побѣга поглощаютъ, главнымъ образомъ, уже газообразныя составныя части изъ атмосферы. Въ связи съ этимъ различіемъ функцій мы и раздѣлимъ въ дальнѣйшемъ на двѣ обособленныя части наше ближайшее знакомство съ соединеніями, взятыми растеніемъ изъ почвы и изъ атмосферы.

Изъ почвы растеніе получаетъ прежде всего воду, безусловная необходимость которой для всѣхъ организмовъ, въ особенности растительныхъ, и общеизвѣстна, и совершенно понятна. Не говоря уже о томъ, что элементы, входящіе въ составъ воды,—водородъ и кислородъ,—въ химическомъ соединеніи съ углеродомъ даютъ начало всей массѣ органическихъ тѣлъ, вода уже сама по себѣ необходима, какъ нормальная составная часть каждой клѣточной оболочки, всегда пропитанной въ живомъ растеніи имбибиціонной водою, необходима для созданія того водянистаго состоянія, въ которомъ находится плазма жизнедѣятельныхъ клѣтокъ, необходима, наконецъ, потому, что вакуоля, занимающая нерѣдко большую часть внутриклѣточного пространства, въ главной своей массѣ состоитъ изъ воды. Данныя химическаго анализа показываютъ, соотвѣтственно этому, какъ мы уже указывали выше, (стр. 7) значительное содержаніе воды даже въ такихъ растительныхъ органахъ, которые могутъ быть, съ перваго взгляда, причислены къ ряду бѣдныхъ водою. Если бы растеніе также расчетливо обращалось съ разъ воспринятой водою, какъ это имѣетъ мѣсто съ азотомъ (гл. 11), ему бы пришлось пополнять свои водяные запасы лишь по мѣрѣ образованія на тѣлѣ растенія новыхъ и новыхъ органовъ. Но объ такой бережливости по отношенію къ водѣ не можетъ быть и рѣчи; наоборотъ, растеніе обычно чрезвычайно расточительно расходуетъ воду, выбрасывая черезъ листья въ атмосферу необычайныя ея количества. Такъ, напр., по Габерландту<sup>1)</sup> одинъ экземпляръ растенія маиса испаряетъ въ теченіе лѣта 14 кило воды,—растеніе конопли—до 27 кило, а подсолнечника даже до 66 кило, т. е. во много разъ больше ихъ собственнаго вѣса. Все это—сравнительно небольшія растенія; каково же должно быть количество воды, отдаваемой въ видѣ пара цѣлымъ деревомъ! Генель<sup>2)</sup> приводитъ подробные расчеты испаренія кронъ деревьевъ; дадимъ изъ нихъ нѣсколько цифръ. Такъ, большая береза съ 200,000 листьевъ испаряетъ въ теченіе лѣта 7,000 кило, въ теченіе одного лишь дня 38 кило воды. Буковое, 110—лѣтнее дерево испаряетъ въ лѣто круглымъ числомъ 9,000 кило воды и, если на поверхности участка площадью въ десятину

<sup>1)</sup> F. Haberland, 1877. Wissensch.—prakt. Untersuch. auf d. Gebiete des Pflanzenbaus 2, 138.

<sup>2)</sup> v. Höhnell, 1879. Wollny's Forschungen auf. d. Gebiete des Agrikulturphysik 2, 398.



представить себѣ расположенными 400 такихъ деревьевъ, то такой небольшой лѣсокъ испаритъ всего 3,600,000 кило воды. Конечно, всѣ эти цифры далеко не безусловно точны, но, во всякомъ случаѣ, онѣ могутъ дать намъ понятіе о порядкѣ величинъ, съ которыми приходится имѣть дѣло.

Посмотримъ сначала, какъ удается растенію почерпнуть въ почвѣ такія крупныя количества воды; а затѣмъ уже перейдемъ къ знакомству съ процессомъ отдачи воды листьями и, наконецъ, такъ какъ два конечныхъ пункта,—воспріятія и испаренія воды пространственно обычно далеко другъ отъ друга, придется, чтобы получить законченную картину передвиженія воды въ наземномъ растеніи, обратиться къ изученію и проводящихъ путей.

Въ составъ почвы, изъ которой обыкновенныя наземныя растенія черпаютъ весь свой водяной запасъ, входятъ, наряду съ частицами разрушенныхъ горныхъ породъ, продукты разрушенія организмовъ (гумусъ). Почвенныя частицы по величинѣ чрезвычайно разнообразны и располагаются то болѣе рыхло, то въ болѣе тѣсномъ взаимномъ соприкосновеніи; какъ бы плотно онѣ ни лежали, между ними всегда остается достаточно промежутковъ, наполненныхъ воздухомъ. Послѣ дождя или при вышней горизонтальной почвенныхъ водъ воздухъ этотъ можетъ быть вытѣсненъ надѣло и промежутки окажутся занятыми водой. При непроницаемой для воды подпочвѣ, напр. глинѣ, такое переполненіе водой становится длительнымъ, приводитъ къ образованию заболоченности почвы, характерной, какъ обиліемъ воды, такъ и недостаткомъ почвеннаго воздуха. Богатый запасъ воды даетъ возможность растенію съ легкостью покрывать всѣ свои потребности, и казалось бы, поэтому, что подобныя болотныя почвы особенно благоприятны для произрастанія растений. На самомъ дѣлѣ оказывается какъ разъ наоборотъ. Лишь опредѣленныя сообщества растений, а изъ нашихъ культурныхъ лишь очень немногія, въ родѣ риса, способны переносить условія жизни въ заболоченной почвѣ или даже специально къ нимъ приспособлены; большинство же гибнетъ при избыткѣ воды и чувствуетъ себя хорошо лишь при средней влажности почвы<sup>3)</sup>. Причину явленія нужно искать, конечно, не въ избыткѣ воды, какъ таковой, а въ другихъ, побочныхъ условіяхъ. Такъ, напримѣръ, указывали на ядовитое дѣйствіе разлагающихся въ болотной водѣ органическихъ веществъ, не приводя однако достаточно точныхъ доказательствъ для подтвержденія этого воззрѣнія<sup>4)</sup>. Наиболѣе вѣроятнымъ остается предположеніе, что на большинство растений губельно отзывается недостатокъ кислорода, характерный для заболоченныхъ почвъ. Конечно, можно указать на такъ называемыя водныя культуры, какъ на доказательство того, что многія растенія въ состояніи вполне нормально развить свою корневую систему въ водномъ растворѣ нѣкоторыхъ солей (гл. 7), получая кислородъ исключи-

<sup>3)</sup> Wollny, 1897. Forschungen auf d. Geb. d. Agrikulturphysik. 20, 52.

<sup>4)</sup> Wacker, 1898. Jahrb. wiss. Bot. 32, 71.



тельно въ растворенномъ видѣ, т. е. во всякомъ случаѣ гораздо меньше, чѣмъ въ хорошо аэрированной почвѣ. Но дѣло въ томъ, что если корни растенія и имѣютъ въ своемъ распоряженіи въ водной культурѣ сравнительно немного кислорода, но доступъ его всегда имъ обезпеченъ, въ болотной же почвѣ его обыкновенно нѣтъ и слѣдовъ. Этотъ коренной недостатокъ субстрата болотныя растенія стараются обойти путемъ богатаго развитія системы межклеточниковъ, сообщающейся съ внѣшней атмосферой, а иногда и при помощи своеобразныхъ дыхательныхъ корней, выступающихъ изъ субстрата въ воздухъ <sup>5)</sup>.

Возьмемъ теперь другой случай: подпочва оказывается проницаемой для воды. Тогда большая часть проникшей въ верхніе слои почвы воды быстро стекаетъ внизъ, въ подпочву и болѣе значительные промежутки между почвенными частицами вновь заполняются воздухомъ. При этомъ никогда не стекаетъ вся вода безъ остатка, а часть ея всегда остается въ видѣ тонкаго слоя, приставаго къ поверхности почвенныхъ частицъ или собирается въ тонкихъ канальцахъ и скважинахъ почвы, гдѣ капиллярно и удерживается. Количество воды, остающейся такимъ путемъ въ почвѣ, отнесенное на единицу объема, опредѣляетъ влагоемкость почвы; величина ея колеблется въ широкихъ предѣлахъ, въ зависимости отъ свойствъ почвъ, главнымъ образомъ отъ числа и размѣровъ образующихся между почвенными частичками капилляровъ, но во всякомъ случаѣ, далеко не незначительна. Приведемъ нѣсколько цифръ:

Влагоемкость различныхъ почвъ <sup>6)</sup>.

	Объемн. ‰‰ воды.
Черноземъ . . . . .	55
Глина . . . . .	53
Тонкій песокъ. . . . .	30
Грубый песокъ . . . . .	10

Влагоемкость кварцевыхъ песчаныхъ почвъ <sup>7)</sup>.

Величина песчинокъ.	Объемные ‰‰ воды
1—2 мм.	3,66
0,25—0,50 »	4,38
0,11—0,17 »	6,03
0,01—0,07 »	35,50

Иначе говоря, въ каждой почвѣ при остальныхъ равныхъ условіяхъ задерживается тѣмъ больше воды, чѣмъ мельче частицы, входящія въ ея составъ. Величина этихъ частицъ чрезвычайно колеблется даже въ одной и той же естественной или культурной почвѣ. Оказывается, однако,

<sup>5)</sup> Goebel, 1886. Ber. Bot. Ges. 4, 249; 1887. Bot. Zeit. 45, 717. Jost, 1887. Bot. Ztg. 45, 601. Karsten, 1892. Bibliotheca botanica, Heft 22.

<sup>6)</sup> Взято у Майера (Ad. Mayer, Agrik-Chem. II, 1, 154.

<sup>7)</sup> Взято у Вольни (Wollny) изъ Ramann, Bodenkunde 1 Aufl., 67.

что группируя частицы эти по ихъ величинѣ въ двѣ обособленныя группы, можно, на основаніи ихъ численныхъ соотношеній, дѣлать опредѣленныя заключенія о влагоемости почвы. Такъ напримѣръ, Краусъ<sup>8)</sup> отдѣляетъ путемъ просѣиванія сквозь  $\frac{1}{2}$  миллиметровое сито такъ называемый «скелетъ» почвы отъ ея «мелкозема»; влагоемость почвы оказывается въ прямой пропорціональной зависимости съ содержаніемъ мелкозема. Впрочемъ, другіе изслѣдователи примѣняютъ сита съ другими, болѣе крупными отверстиями.

Такія количества воды находятся въ почвѣ лишь непосредственно послѣ ея смачиванія; часть ея быстро испаряется. Поэтому то растенія нерѣдко оказываются принужденными, въ періодъ самой оживленной своей вегетаціи, когда они особенно и нуждаются въ водѣ, черпать ее изъ сравнительно сухой почвы, восполняя ея недостатокъ при помощи широко развѣтвленной корневой системы съ ея громадной поглощающей поверхностью.

Значеніе корня для добычи воды можно ярко демонстрировать на каждомъ проросткѣ, на первыхъ же порахъ, задолго до распусканія листьевъ выпускающемъ основную корешокъ; главнѣйшее, чѣмъ нужно запастись, проростку на первыхъ же шагахъ его развитія—это вода: всѣ другія запасныя питательныя вещества обычно богато представлены въ его сѣмядоляхъ или эндоспермѣ. Нерѣдко этотъ первый, развитый еще проросткомъ основной корень сохраняется въ теченіи многихъ лѣтъ, иногда въ теченіе всей жизни растенія, вполне жизнѣдѣтельнымъ, значительно разрастаясь въ длину и достигая, въ зависимости отъ свойствъ почвы, значительной глубины. Къ работѣ осевого корня обычно присоединяются и его боковыя развѣтвленія появляющіяся въ акропетальномъ направленіи.

Въ другихъ случаяхъ осевой корень оказывается не функционирующимъ и цѣликомъ замѣняется цѣлымъ пучкомъ равноцѣнныхъ другъ съ другомъ побочныхъ корней, выступающихъ изъ основанія стебля; въ качествѣ характернаго примѣра укажемъ на злаки и луковичныя растенія.

Чтобы легче ориентироваться въ процессахъ разрастанія корневой системы, познакомимся ближе съ двумя-тремя примѣрами, взятыми у различныхъ типовъ растительнаго міра — травянистыхъ растений, деревьевъ и, наконецъ, растений пустынь. У многихъ травянистыхъ растений, напр. у конскихъ бобовъ (*Vicia Faba*)<sup>9)</sup> осевой корень и послѣ появленія боковыхъ корешковъ разрастается съ той же быстротой, какъ и раньше, а размѣры боковыхъ развѣтвленій приблизительно отвѣчаютъ ихъ возрасту: тѣ, которые ближе къ верхушкѣ, короче, а что дальше, то длиннѣе, такъ что концы всѣхъ развѣтвленій лежатъ примѣрно на поверхности конуса, верхушка котораго совпадаетъ съ концемъ главнаго корня.

<sup>8)</sup> G. Kraus, 1911. Boden und Klima auf kleinstem Raum. Iena.

<sup>9)</sup> Hellriegel, 1883. Beitr. z. d. naturw. Grundl. d. Ackerbaus. Braunschweig.



Другой типъ формироваія корневой системы представляетъ намъ желтый дупинъ: у этого растенія боковые корни появляются въ гораздо меньшемъ числѣ и сравнительно неправильно, залагаясь на осевомъ корнѣ уже на значительной глубинѣ подъ поверхностью почвы; болѣе старыя затѣмъ быстро отстаютъ въ ростѣ. Третій типъ развитія корневой системы характеризуется тѣмъ, что послѣ первыхъ шаговъ нормальнаго развитія осевой корень перестаетъ расти, теряетъ свое господствующее положеніе и, въ концѣ концовъ, отмираетъ. Подробными изслѣдованіями надъ корневой системой травянистыхъ растений обязаны мы Фрейденфельту<sup>10)</sup> пополнившему сравнительно скудныя и разбросанныя свѣдѣнія, существовавшія до него въ научной литературѣ.

Корневая система древесныхъ растений съ фізіологической стороны представляетъ глубокій интересъ, такъ какъ громадный расходъ воды съ поверхности кроны ставитъ совершенно особенныя затребованія къ проводимости и поглощательной способности корней нашихъ деревьевъ. Благодаря кропотливымъ изслѣдованіямъ Ноббе<sup>11)</sup> мы можемъ нарисовать сравнительно точную картину развитія корневой системы ели, пихты и сосны. Этотъ ученый культивировалъ сѣянцы деревьевъ въ теченіе одного лѣта въ большихъ, наполненныхъ пескомъ стеклянныхъ сосудахъ и на отмытыхъ осенью корняхъ произвелъ цѣлый рядъ измѣреній, нѣкоторыя изъ которыхъ сведены въ прилагаемую таблицу.

	Число корней.			Длина всѣхъ корней въ мм.		
	Пихта.	Ель.	Сосна.	Пихта.	Ель.	Сосна.
Корни 1-го порядка (осевые) . . . . .	1	1	1	300,0	290	873
„ 2-го „ . . . . .	48	85	404	636,0	1333,5	4438,5
„ 3-го „ . . . . .	85	162	1955	56,0	312,5	5491,5
„ 4-го „ . . . . .	0	5	749	0	5,0	1143,5
„ 5-го „ . . . . .	0	0	26	0	0	41,5
Сумма . . . . .	134	253	3135	992	1941	11988
Отношеніе . . . . .	1	2	24	1	2	12

Итакъ, эти три однолѣтнихъ сѣянца, выросшіе при совершенно однообразныхъ условіяхъ, показали существенныя различія, какъ въ

<sup>10)</sup> Freidenfelt, 1902. Flora 91, 115.

<sup>11)</sup> Nobbe, 1875. Tharandter forstl. Jahrb., 201.

числѣ боковыхъ развѣтвленій, такъ и въ развитіи въ длину всей корневой системы. Въ круглыхъ цифрахъ длина эта достигаетъ у пихты одного метра, у ели 2, у сосны 12 метровъ. Если вычислить поверхность корней, то и здѣсь окажется, что сосна стоитъ далеко впереди остальныхъ:

49,52 (пихта)      64,33 (ель)      142,23 (сосна).

Участокъ почвы, пронизанной корнями однолѣтней сосны, по Ноббе, представляетъ собой конусъ въ 80—90 сант. глубины и съ основаніемъ въ 2000 кв. сант. Если все это пространство раздѣлить на отрѣзки по 10 сант. высоты, то въ верхнемъ окажется 1548, а въ слѣдующихъ 217, 446, 366, 121 и 38 боковыхъ корешковъ. Такимъ образомъ, сосна пронизываетъ богатымъ сплетеніемъ корней крупную массу земли и, используя почву лучше другихъ породъ, процвѣтаетъ и на самыхъ неплодородныхъ мѣстахъ. Ея неприхотливость обусловливается пѣликомъ способностью интенсивно использовать почву.

Въ послѣдующіе годы развитіе корней идетъ уже совершенно инымъ темпомъ. Преобладаніе боковыхъ развѣтвленій у самой поверхности почвы показываетъ, на примѣрѣ проростка сосны, что въ послѣдствіи главный корень скоро замедляетъ свой ростъ и вся корневая система пріобрѣтаетъ почти горизонтальное распространеніе. У ели осевой корень сначала глубоко уходитъ въ землю, но затѣмъ, начиная съ 5-го года, скоро отстаетъ въ ростѣ, такъ что корневая система становится также сравнительно поверхностной. Только одна пихта и въ дальнѣйшемъ своемъ развитіи остается деревомъ съ глубоко опускающейся корневой системой и осевымъ корнемъ съ преобладающимъ ростомъ.

Возьмемъ еще одинъ примѣръ изъ числа лиственныхъ деревьевъ. У бука, по Гартигу<sup>12)</sup>, развивается въ первые годы осевой корень съ небольшимъ количествомъ боковыхъ развѣтвленій. Начиная съ третьяго года, верхніе корни второго порядка начинаютъ сильно разрастаться и образуютъ вблизи поверхности почвы богатую систему корневыхъ развѣтвленій. На пятомъ или шестомъ году осевой корень, достигшій до полуметра въ длину, перестаетъ расти, уступая свое мѣсто боковымъ. Теперь наступаетъ преобладаніе въ развитіи двухъ или трехъ наиболѣе глубоко расположенныхъ боковыхъ корней, косо проникающихъ въ глубокіе слои почвы. Такъ дѣло идетъ лѣтъ 30, затѣмъ останавливаются въ своемъ ростѣ и эти корни и преимущественно разрастаются уже болѣе поверхностныя развѣтвленія, образуя главную массу корневой системы взрослого дерева. Ко времени технической зрѣлости букъ обладаетъ, поэтому, чрезвычайно развитой въ горизонтальномъ направленіи и неглубокой, до 60 сант. въ глубину, корневой массой.

Въ послѣднее время особенно подробно были обследованы корневые системы нѣкоторыхъ растений степей и пустынь. Знакомство съ ними

<sup>12)</sup> По С. Kraus, 1892. Wollny's Forsch. a. d. Geb. d. Agrikulturphysik. 15.



представляетъ выдающійся интересъ, такъ какъ процессъ воспріятія воды корнями этихъ растеній несомнѣнно долженъ быть чрезвычайно затрудненнымъ въ періоды избыточнаго высыханія почвенныхъ слоевъ. По Каннону<sup>13)</sup> можно отмѣтить три главныхъ типа: 1) у нѣкоторыхъ мясистыхъ растеній, какъ напримѣръ, кактусовъ, корневая система развивается непосредственно подъ поверхностью земли, расходясь широко вокругъ. Растенія эти, очевидно, запасаются въ дождливые періоды влагой, отлагая ее въ своихъ „водохранилищахъ“. Въ условіяхъ крайне засушливыхъ мѣстообитаній ихъ не встрѣчается вовсе. 2) У другихъ растеній формируется сравнительно слабо развѣтвленный, но глубоко идущій осевой корень. Такую корневую систему считали прежде, основываясь на данныхъ Волькенса<sup>14)</sup>, наиболѣе типичной для всѣхъ вообще растеній пустынь. Новѣйшія изслѣдованія<sup>15)</sup> показали, однако, что это не такъ. Этотъ типъ развитія корней встрѣчается лишь въ тѣхъ случаяхъ, когда въ глубокихъ почвенныхъ слояхъ растенія находятъ богатые запасы влаги, не встрѣчающіеся, однако, въ типичныхъ пустыняхъ. Подобныя корневые системы характерны также и для растеній, заселяющихъ у насъ сухія каменистыя мѣста, вродѣ полевого вьюнка (*Convolvulus arvensis*)<sup>16)</sup>. 3) Большинство же настоящихъ пустынныхъ растеній отличаются корнями, развѣтвляющимися, какъ въ вертикальномъ, такъ и въ горизонтальномъ направленіяхъ. У характернаго пустыннаго растенія штата Аризона *Larrea tridentata* корни расходятся горизонтально на 3 метра въ радіусѣ отъ стебля, погружаясь въ почву, въ зависимости отъ ея консистенціи, отъ 1/2 до 2 метровъ глубины.

Уже со времени Гельса<sup>17)</sup> не разъ дѣлались попытки усчитать величину корневой системы различныхъ растеній и почвенную массу, используемую ими. Такъ, напр., общая длина всѣхъ корней однолѣтняго культурнаго злака равняется 500—600 метрамъ<sup>18)</sup>, достигая у крупнаго экземпляра тыквы даже 25 километровъ<sup>19)</sup>. Шумахеръ<sup>20)</sup> опредѣлилъ вѣсъ корневой системы у нѣкоторыхъ культурныхъ растеній. Саксъ<sup>19)</sup> считаетъ, что пространство, занятое корнями одного растенія подсолнечника, равно одному кубическому метру; ясно отсюда, какія громадныя массы земли, измѣряемыя сотнями кубическихъ метровъ, пронизываются

<sup>13)</sup> Cannon. Pop. science monthly. Juli 1912. 90.

<sup>14)</sup> Volkens, 1887. Flora d. ägyptisch—arabischen Wüste. Berlin.

<sup>15)</sup> Fitting. 1911. Z. f. Bot. 3, 209.

<sup>16)</sup> Hannig, 1912. Ber. D. bot. Ges. 30, 194. Отмѣтимъ также указаніе Каннона, что корни одного древеснаго растенія (*Prosopis*) спускаются вглубь вплоть до расположенной на 8-ми метровой глубинѣ почвенной воды.

<sup>17)</sup> Hales, 1748. Statick der Gewächse. Halle.

<sup>18)</sup> Nobbe, 1872. Versuchstationen, 15, 391.

<sup>19)</sup> Sachs, Vorles. über Pflanzenphysiologie, 19. Точность этихъ данныхъ не поддается проверкѣ. Несомнѣнно, впрочемъ, что встрѣчаются необыкновенно развитыя въ длину корневые системы; такъ напримѣръ Стонъ (Stone, 1911. Torrey, II, 31) указалъ на находку въ дренажной трубѣ проникшаго туда корня грушеваго дерева, достигшаго, со всѣми своими боковыми развѣтвленіями общей длины болѣе чѣмъ въ 3 версты.

<sup>20)</sup> Schumacher, 1867. Jahresb. f. Agrikult.—Chemie. 83.



корнями нашихъ большихъ деревьевъ. Необходимо, однако, имѣть въ виду, что всѣ подобныя данныя не имѣютъ непосредственной физиологической цѣнности, такъ какъ хорошо извѣстно, что далеко не всѣ корни и не всѣ ихъ части несутъ одинаковыя функціи. Такъ, напримѣръ, въ многолѣтнихъ корневыхъ системахъ различаютъ два рода корней: одни изъ нихъ образуютъ остающуюся основу всей системы, быстро одѣваются на поверхности слоемъ пробки и не играютъ уже тогда никакой роли въ дѣлѣ поглощенія воды; значеніе ихъ сводится къ укрѣпленію растенія въ почвѣ и образованію на себѣ побочныхъ, поглощающихъ почвенную воду, развѣтлений. Послѣднія составляютъ систему тонкихъ мочекъ, почти не утолщающихся и сравнительно эфемерныхъ. На ихъ долю выпадаетъ важная задача снабженія растенія водою, но и у нихъ водопоглощающей оказывается далеко не вся поверхность, а лишь самыя концы мочекъ, покрытыя корневыми волосками или еще ими не покрыты<sup>21)</sup>. Изслѣдованія Бюсгена<sup>22)</sup> показали, что необходимо различать нѣсколько типовъ поглощающихъ мочекъ у древесныхъ растений. У ясеня, напр., онѣ длинны, но слабо развѣтвлены и вторичныя развѣтвленія не отличаются по своей толщинѣ отъ материнской мочки; вся ихъ масса пронизываетъ громадный почвенный объемъ, но сравнительно слабо его используетъ, такъ какъ настоящіе поглощающіе органы—концы корней—встрѣчаются рѣдко. У другого типа, напр., у бука, мочки сильно вѣтвятся и представляютъ, поэтому, значительно больше воспринимающихъ окончаній въ томъ же самомъ объемѣ почвы. Кромѣ того у этого типа конечныя мочки всегда тоньше, чѣмъ материнскія; пронизывая меньшее пространство, они могутъ лучше его использовать.

У нѣкоторыхъ корней поглощеніе воды совершается при помощи обыкновенныхъ эпидермальныхъ клѣтокъ. Но въ громадномъ большинствѣ случаевъ поглощающія клѣтки образуютъ трубчатые выросты на наружной своей стѣнкѣ, такъ называемыя корневые волоски (рис. 5). Эти образованія достигаютъ иногда значительной длины и чрезвычайно увеличиваютъ воспринимающую поверхность корня. Шварцъ<sup>23)</sup> вычислилъ, что поверхность корня увеличивается при развитіи корневыхъ волосковъ въ  $5\frac{1}{2}$  разъ у маиса, въ 12 у ячменя и даже въ 18 разъ у *Scindapsus*. На поверхности растущаго въ длину корня постоянно появляются недалеко отъ верхушки все новыя и новыя корневые волоски, на смѣну отмирающимъ на болѣе старыхъ, базальныхъ частяхъ; всѣ они, какъ и вообще весь эпидермальный корневой слой, сравнительно недолговѣчны. Тѣ же мѣста, на которыхъ эпидермисъ подвергся отмиранію, уже не играютъ существенной роли въ доставленіи воды растенію, такъ какъ прилегающія клѣтки гиподермы болѣе или менѣе быстро пробковѣютъ<sup>24)</sup>;

<sup>21)</sup> Kny, 1898. Ber. Bot. Ges. 16, 216.

<sup>22)</sup> Büsgen, 1903. Flora 95, 58.

<sup>23)</sup> F. Schwarz, 1883. Unters. Tübingen 1, 135.

<sup>24)</sup> Grömer, 1903. Bibliotheca botanica, Heft 59.



ясно теперь, что для учета поглотительной способности корня следовало бы измерять лишь конечные участки мочекъ, принимая въ расчетъ то увеличеніе поверхности, которое получается при разрастаніи корневыхъ волосковъ. Подобныхъ расчетовъ, къ сожалѣнію, мы еще не имѣемъ.

На вопросъ, какимъ образомъ корневые волоски поглощаютъ почвенную воду, лучшимъ отвѣтомъ могутъ служить ниже приводимыя слова знаменитаго Сакса и его же рисунокъ (рис. № 6). На немъ изображенъ рядъ поверхностныхъ клѣтокъ корня (ee), изъ которыхъ одна дала выростъ въ видѣ корневаго волоска (hh). Саксъ <sup>25)</sup> говоритъ:

„Темно затушеванныя мѣста представляютъ собой микроскопически мелкія частицы почвы, между которыми располагаются, въ видѣ бѣлыхъ пятенъ пузырьки воздуха. Каждая почвенная частичка окружена тон-



Рис. 5. Кончикъ корня крессь-салата, выросшій во влажномъ пространствѣ и покрытый корневыми волосками. Слабо увеличено.



Рис. 6. Корневой волосокъ hh въ почвѣ. Схематизировано. Объясненіе буквъ въ текстѣ. (По учебнику Сакса).

кимъ ободкомъ влаги <sup>26)</sup>, удерживаемымъ поверхностными силами; гдѣ сочетаются притяженія двухъ сосѣднихъ частицъ (на входящихъ углахъ) тонкіе ободки сливаются въ болѣе крупныя скопленія влаги; эти водныя промежутки обозначены на рисунокѣ при помощи волнообразныхъ линий. Точно также и поверхность корешка покрыта при α тоненькимъ слоемъ воды и его, способная разбухать, оболочка пропитана водой.

Примемъ на мгновеніе, что корневой волосокъ не проявляетъ никакой дѣятельности, и что въ почвѣ не наступаетъ ни прилива, ни отлива воды. Тогда всѣ водныя обложки окажутся въ связи другъ съ другомъ, а вся масса почвенной влаги—въ равновѣсіи.

Примемъ теперь, что корневой волосокъ hh начинаетъ всасывать воду у точки α; тогда поверхность его будетъ имѣть въ этой точкѣ

<sup>25)</sup> Sachs, 1865. Handbuch der Experimentalphysiologie. Leipzig.

<sup>26)</sup> На рисунокѣ толщина водныхъ оболочекъ представлена значительно преувеличенной: на самомъ дѣлѣ эти поды микроскопомъ неразличимы.

меньше воды, чѣмъ нужно, чтобы насытить ея притягательную силу; чтобы восполнить недостатокъ, произойдетъ насасываніе воды изъ окружающихъ мѣстъ и, слѣдовательно, нарушение равновѣсія. Начавшееся передвиженіе распространяется во всѣ стороны и заканчивается лишь съ установкой новаго равновѣсія между водяными обложками; при этомъ онѣ стануть уже тоньше, а почва соотвѣтственно суше. Такое высушиваніе оказывается не только мѣстнымъ, ограничивающимся непосредственной близостью сосущаго корешка, но распространяется на сравнительно большіе участки. Каждый корневой волосокъ становится, такимъ образомъ, центромъ стеченія почвенной влаги, а участокъ корня, одѣтый тысячами корневыхъ волосковъ, воспроизводитъ въ почвѣ настоящій токъ, приводящій почвенную влагу по радіусамъ съ разныхъ сторонъ къ корневой оси. Такимъ образомъ, корень используетъ не только ближайшіе слои, но даже и тѣ, къ которымъ онъ не имѣетъ непосредственнаго соприкосновенія. Само собой разумѣется, что вода съ тѣмъ большей силой удерживается частичками почвы, чѣмъ ближе она къ ихъ поверхности. При исчезаніи влаги въ пунктѣ  $\alpha$  прежде всего перейдутъ въ движеніе внѣшніе слои водяныхъ обложекъ въ пунктахъ  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\delta$  и т. д., такъ какъ они оказываются наименѣе крѣпко удерживаемыми, а, слѣдовательно, и наиболѣе подвижными.—Чѣмъ болѣе воды воспринято корневымъ волоскомъ, тѣмъ тоньше становятся водные мениски во всей системѣ и тѣмъ больше возрастаетъ сила, съ которой удерживаются ихъ внѣшніе слои. Тѣмъ сильнѣе должны быть импульсы, засасывающіе воду сквозь стѣнку корневого волоска, и тѣмъ труднѣе и медленнѣе будетъ передаваться отъ  $\alpha$  до  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\delta$  нарушение равновѣсія въ распредѣленіи воды. Въ концѣ концовъ, можетъ наступить такое состояніе водныхъ обложекъ, что вся ихъ толща съ такой силой будетъ удерживаться притяженіемъ частичекъ почвы, что нарушение равновѣсія станетъ невозможнымъ и вода перестанетъ поступать въ корневые волоски“.

Когда въ почвѣ наступитъ такое состояніе сухости, наземныя части растений, очевидно, неминуемо увянутъ, даже если они и защищены до извѣстной степени отъ потери воды. Въ опытахъ Сакса наступало увяданіе растений табака, листья которыхъ находились въ темномъ пространствѣ, насыщенномъ парами, при слѣдующемъ содержаніи воды для различныхъ почвъ. Приведемъ нѣсколько цифръ:

П О Ч В Ы.	Сначала было воды въ гр. на 100 гр. су- хого вѣса почвы.	Содержаніе воды при началѣ увяданія растенія.	
		на 100 въ граммахъ.	въ % отъ мак- симальнаго содержанія.
Черноземъ съ примѣсью песка.	46,0	12,3	27
Суглинокъ . . . . .	52,1	8,0	15
Грубый кварцовый песокъ. . .	20,8	1,5	7

Итакъ, въ первой почвѣ оказалось 12,3 гр. (на 100 почвы) воды, недоступной для растенія, во второй 8 и въ третьей всего 1,5 грамма.



Приблизительно столько же остается влаги въ почвѣ и въ томъ случаѣ, когда она принимаетъ воздушно сухое состояніе. Близкіе къ указаннымъ результаты были недавно получены и для пшеницы <sup>27)</sup>.

Что же это за сила, которая превозмогаетъ притяженіе воды къ частицамъ почвы? Тѣ свѣдѣнія, которыми мы располагаемъ относительно осмотическихъ свойствъ клѣтки, не оставляютъ у насъ никакого сомнѣнія въ томъ, что мы имѣемъ здѣсь дѣло съ осмотическими силами.

Мы уже знаемъ, что всякая клѣтка, не насыщенная до отказа водой, способна воспринимать ее изъ окружающей среды осмотическимъ путемъ. Остановимся здѣсь лишь на вопросѣ о величинѣ развивающихся при этомъ насасывающихъ силъ. Само собой разумѣется, что эта насасывающая сила клѣтки съ ея клѣточнымъ сокомъ будетъ тѣмъ больше, чѣмъ дальше отъ насыщенія водой вся наша система. Своего максимума достигнетъ она въ моментъ потери клѣточной стѣнкой ея напряженнаго состоянія, иначе говоря тогда, когда тургорное давленіе станетъ равно нулю. Съ другой стороны, насасывающая сила клѣтки должна нарастать вмѣстѣ съ увеличеніемъ осмотическаго давленія въ клѣточномъ сокѣ, т. е. съ увеличеніемъ массы растворенныхъ въ немъ осмотически дѣятельныхъ веществъ. Изъ этого вытекаетъ, что клѣтки съ высокимъ осмотическимъ давленіемъ смогутъ извлечь влагу изъ такой почвы, на которой другія растенія, съ болѣе слабой осмотически корневой системой, начнутъ уже увядать. Естественно ожидать, поэтому, необыкновенно высокихъ цифръ осмотическаго давленія въ клѣткахъ корневыхъ волосковъ растеній пустынь и степей; для ихъ подземныхъ органовъ констатированы громадныя величины, приближающіяся къ 100 атмосферамъ <sup>28)</sup>. Становится понятнымъ, почему эти растенія оказываются способными запасаться въ достаточномъ количествѣ водой, воспринимая ее изъ, казалось бы, совершенно сухой, обращенной въ пыль, почвы.— Такъ, на примѣръ, характерное для пустынь Аризоны растеніе, уже упомянутое выше *Largea* вегетируетъ на почвахъ съ общей влагоемкостью не выше 20%, но заключающихъ въ теченіе нѣсколькихъ мѣсяцевъ лишь половину этого максимальнаго количества воды, между тѣмъ какъ въ остальное время года содержаніе влаги въ этой почвѣ падаетъ до 3%, т. е. до 15% максимальнаго его количества. Было бы чрезвычайно интересно опредѣлить величину осмотическаго давленія въ клѣткахъ этого растенія, особенно въ его корняхъ и сравнить вегетацію его съ ростомъ другихъ растеній на той же самой почвѣ.

Кромѣ растеній пустынь, приспособившихся къ чрезвычайно сухимъ мѣстообитаніямъ, высокія концентрации клѣточного сока характерны также и для солончаковыхъ растеній <sup>29)</sup>, заселяющихъ, между прочимъ,

<sup>27)</sup> Briggs u. Shantz, 1911. Bot. Gaz. 51, 210.

<sup>28)</sup> Fitting, см. сноску 15.

<sup>29)</sup> Cavara, цитир. по Botazzi, Wjntersteins Handb. vgl. Phys. 1, 1. Fitting въ сноскѣ 15.

пропитанныя солью морскія побережья, равно какъ и для плѣсневыхъ грибовъ<sup>30)</sup>, развивающихся въ концентрированныхъ питательныхъ растворахъ. И въ томъ, и въ другомъ случаѣ растение оказывается способнымъ регулировать осмотическое давленіе въ клѣткахъ, такъ что оно всегда значительно превышаетъ осмотическое давленіе окружающей среды. Само собой разумѣется, что сила насасыванія воды въ клѣтку зависитъ цѣликомъ отъ перевѣса осмотическаго давленія клѣточного содержимаго надъ давленіемъ извнѣ. Оказывается, что и растения пустынь обладаютъ способностью регулировать осмотическое давленіе въ

своихъ тканяхъ: во влажной почвѣ концентрація ихъ клѣточного сока значительно ниже, чѣмъ въ сухой.

Если корневой волосокъ не передастъ дальше той воды, которую онъ воспринялъ осмотическимъ путемъ, то черезъ нѣкоторое время, съ установленіемъ равновѣсія, прекратится всякое дальнѣйшее передвиженіе почвенной влаги. Нормально, однако, благодаря испаренію съ поверхности наземныхъ частей и ряду другихъ процессовъ въ органахъ растенія, постоянно отвлекаются все новыя и новыя количества воды изъ эпидермиса корневыхъ развѣтвленій и поддерживается, такимъ образомъ, постоянная приливная волна. Если приходъ достаточно великъ, чтобы восполнить

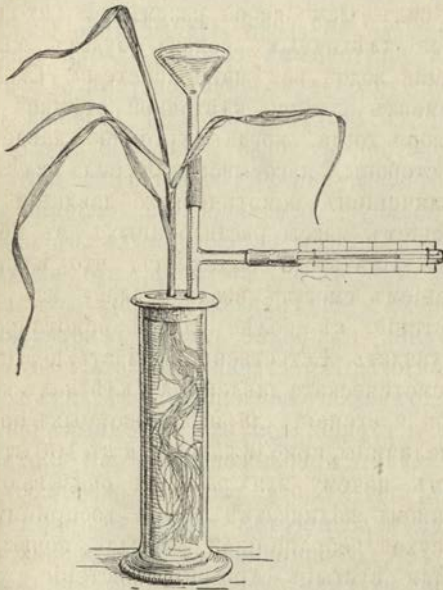


Рис. 7. Потетометръ.

потери черезъ испареніе, содержаніе воды въ растительномъ организмѣ остается неизмѣннымъ; съ высыханіемъ почвы увеличивается, какъ мы видѣли, трудность воспріятія влаги и, въ концѣ концовъ, наступаетъ увяданіе растенія. Скорость поглощенія воды корнями обуславливается не только содержаніемъ воды въ почвѣ, но и цѣлымъ рядомъ другихъ внѣшнихъ факторовъ. Такъ, извѣстно уже давно, что низкая, въ предѣлахъ между 2 и 4 градусами выше нуля, температура приводитъ къ увяданію, а при достаточно длительномъ воздѣйствіи и къ отмиранію нѣкоторыхъ растеній, вродѣ табака или тыквы<sup>31)</sup>; вообще говоря, низкая температура оказывается вредной для растеній не не-

<sup>30)</sup> Eschenhagen, 1889. Einfluss von Lösungen verschied. Konzentr. auf Schimmelpilze. Diss. Leipzig.

<sup>31)</sup> Sachs, 1860. Bot. Zeit. 18, 123.



посредственно, а благодаря остановкѣ въ воспріятіи влаги <sup>32)</sup>). Но нужно сейчасъ же оговориться, что увяданіе растенія еще не доказываетъ съ полной несомнѣнностью нарушеніе поступленія воды, такъ какъ возможны и задержки въ проведеніи воды по самому растенію; во всякомъ случаѣ было бы весьма желательнымъ найти прямое доказательство воздѣйствія на поступленіе воды температурныхъ условій виѣшней среды. Хозаровъ <sup>33)</sup>, изъ работы котораго мы возьмемъ соответствующіе опыты, пользовался простымъ аппаратомъ, носящимъ названіе потетометра; принципъ этого прибора легко себѣ выяснить по рисунку 7. Выросшее въ водной культурѣ (см. гл. 7-ую) растеніе овса погружено своими корнями въ воду, наполняющую до верху стеклянный цилиндръ. Цилиндръ этотъ замѣнютъ наверху пробкой, плотно обхватывающей съ одной стороны стебелекъ растенія, а съ другой—стеклянную трубку, несущую на себѣ стеклянную же воронку и боковой капилляръ, отъ котораго на рисункѣ виденъ только небольшой кусокъ. Черезъ воронку сосудъ и капилляръ наполняются водой и каучуковая смычка подъ воронкой замыкается зажимомъ. Естественно, что какъ только корни растенія начнутъ поглощать воду, это тотчасъ же отзовется передвиженіемъ столбика воды въ капиллярѣ. Темпъ этого передвиженія можетъ быть отмѣченъ на скалѣ, приложенной къ трубкѣ.

Опыты съ корневой системой фасоли (*Phaseolus multiflorus*) показали Хозарову, что при температурѣ въ 20,8° С. менискъ въ капиллярѣ передвигается на 210 мм. въ каждыя 20 минутъ; при 0° передвиженіе его достигаетъ лишь 140 мм. То же показали и другіе опыты. Вообще говоря, количество воды, воспринятое при 0°, равняется лишь  $\frac{3}{4}$  или даже  $\frac{2}{3}$  поглощаемой при 20° С.

Въ чемъ же тутъ дѣло? Если мы представимъ себѣ, что процессъ испаренія внезапно оказался прерваннымъ, пройдетъ всетаки нѣсколько времени, прежде чѣмъ клѣтки корневыхъ волосковъ окажутся въ равновѣсіи съ окружающимъ растворомъ, прежде чѣмъ онѣ насосутся такимъ количествомъ воды, которое отвѣчаетъ ихъ осмотическому притяженію. Количество воды, необходимое для установленія равновѣсія, прагматически одно и то же для температуръ въ 0° и 20° <sup>34)</sup>, но зато промежутокъ времени, въ теченіе котораго устанавливается равновѣсіе, въ значительной степени зависитъ отъ температуры. Риссельберге <sup>35)</sup> рядомъ опытовъ надъ плазмоллизомъ и прекращеніемъ его установилъ для различныхъ объектовъ время, необходимое для проникновенія воды сквозь протоплазму, и пришелъ къ слѣдующимъ результатамъ:

<sup>32)</sup> Kihlmann, 1890. Pflanzenbiolog. Studien aus Russisch-Lapland.

<sup>33)</sup> Kosaroff, 1897. Infl. äusserer Faktoren auf d. Wasseraufnahme. Diss. Leipzig.

<sup>34)</sup> Осмотическое давленіе измѣняется, точнѣе говоря, вмѣстѣ съ температурой, какъ и газовое давленіе, но такъ какъ измѣненія эти, равныя на каждый градусъ  $\frac{1}{273}$ , въ предѣлахъ приводимыхъ опытовъ физиологически ничтожны, мы и не будемъ на нихъ останавливаться.

<sup>35)</sup> Rysselberghe, 1901. Bull. Acad. Belg. (Sciences) N. 3. (Recueil Inst. bot. d. Bruxelles, 5, 209).



Температура. . . . .	0°	6°	12°	16°	20°	25°	30°
Быстрота водяного тока .	1	2	4,5	6	7	7,5	8

Иначе говоря, при 30° вода проходит сквозь протоплазму въ 8 разъ скорѣе, чѣмъ при нулѣ. Съ перваго взгляда это кажется необычайнымъ, тѣмъ болѣе, что данныя эти далеко не согласуются съ процессами, наблюдаемыми на Пфефферовской осмотической клѣткѣ: осадочная перепонка желѣзосинеродистой мѣди не даетъ при осмосѣ такихъ рѣзкихъ скачковъ въ зависимости отъ температуры. Тѣмъ не менѣе, Риссельберге считаетъ за основу явленія чисто физической процессъ, указывая, между прочимъ на то, что и желатина, напр., показываетъ при различныхъ температурахъ, хотя и меньшя, чѣмъ протоплазма, но всетаки значительныя различія въ сопротивленіи прохожденію черезъ нее воды. Несмотря на этотъ любопытный примѣръ намъ кажется, всетаки, болѣе вѣроятнымъ, что вмѣшательство протоплазмы въ процессъ поглощенія воды не является такимъ простымъ физическимъ процессомъ. Обращаетъ на себя вниманіе уже и то, что между 20 и 30 градусами скорость прохожденія воды возрастаетъ сравнительно очень медленно. Было бы крайне желательно, чтобы Риссельберге произвелъ рядъ опытовъ и при болѣе высокихъ температурахъ, такъ какъ не разъ намъ придется встрѣчаться ниже съ характернымъ фактомъ, что жизнедѣятельность растенія, сначала возрастающая съ температурой, затѣмъ, по достиженіи определенной температурной точки, обычно лежащей между 30 и 45 градусами, снова идетъ на убыль. Нѣкоторыя наблюденія Хозарова какъ будто подтверждаютъ наши сомнѣнія. Такъ, если черезъ почву, на которой укоренилось вполне здоровое растеніе, пропустить токъ углекислоты или водорода, то вскорѣ наступаетъ увяданіе растенія, т. е. постуленіе воды задерживается точно такъ же, какъ и при воздѣйствіи низкой температуры. Паденіе всасыванія наступаетъ уже черезъ часъ послѣ начала опыта, когда еще нельзя и думать объ отмираніи растенія подъ влияніемъ углекислоты. Дѣйствіе водорода нѣсколько медленнѣе, но тутъ уже мы можемъ вполне увѣренно говорить о безвредности агента, дѣйствующаго лишь физически, путемъ вытѣсненія кислорода. Можно считать, поэтому, доказаннымъ этими опытами, что съ прекращеніемъ доступа кислорода къ корнямъ растенія наступаетъ и замедленіе поглощенія воды <sup>35a</sup>). Кислородъ же, какъ мы увидимъ ниже, играетъ роль необходимаго фактора въ длинномъ ряду разнообразныхъ жизненныхъ явленій, но не мѣняетъ ни на іоту картины въ процессѣ диффузіи воды сквозь мертвую перепонку. Такимъ образомъ, мы необходимо приходимъ къ заключенію, что въ процессѣ воспріятія воды жизненныя свойства протоплазмы играютъ такую же рѣшающую роль, какъ и въ воспріятіи растворенныхъ въ водѣ веществъ. Установленный Хозаровымъ фактъ, что мертвые корни поглощаютъ меньше воды, чѣмъ живые, еще не можетъ служить доказа-

<sup>35a</sup>) Сравни, однако, замѣчанія Уршпрунга (Ursprung, 1906. Jahr. wiss. Bot. 42, 518).



зательствомъ сдѣланнаго нами заключенія, такъ какъ при отмираніи могутъ, и безъ сомнѣнія, наступаютъ и чисто физическія измѣненія въ строеніи плазматической перепонки.

Съ біологической точки зрѣнія чрезвычайно интересно, что различныя растенія далеко не одинаково поддаются дѣйствию низкихъ температуръ: у нѣкоторыхъ продолжается всасываніе воды даже изъ застывшей отъ мороза почвы <sup>33)</sup>.

Корень является нормально функционирующимъ органомъ поглощенія воды у нашихъ обычныхъ наземныхъ растеній; съ уничтоженіемъ его наступаетъ ихъ гибель отъ недостатка воды, даже если ихъ наземный побѣгъ орошается дождемъ или росой. Не слѣдуетъ, однако, выводить изъ этого заключенія, что у всѣхъ наземныхъ органовъ вообще нѣтъ способности къ поглощенію воды. Такъ, напр., клѣтки эпидермиса листьевъ содержатъ, подобно эпидермису корня, осмотически сильныя вещества и могутъ, поэтому, притягивать осмотическимъ путемъ воду, если этому будетъ благоприятствовать своей проницаемостью наружная оболочка ихъ, и на листѣ скопится достаточно влаги отъ выпавшаго дождя или росы. Нерѣдко, однако, уже самая форма и расположеніе листьевъ обуславливаетъ быстрое стеканіе воды и обсушиваніе листовыхъ пластинокъ <sup>36)</sup>; точно также, какъ показали изслѣдованія Ш т а л я <sup>37)</sup>, опредѣленное расположеніе листьевъ можетъ предупреждать или ослаблять осажденіе на нихъ росы (ср. гл. 38); наконецъ общеизвѣстны многочисленныя анатомическія приспособленія, вродѣ восковыхъ налетовъ и т. п., дѣлающихъ листовую поверхность несмачиваемой водою; эти приспособленія, однако, сравнительно не широко распространены, вообще же надземныя части растеній характерно отличаются отъ подземныхъ тѣмъ, что наружные слои эпидермальныхъ оболочекъ химически метаморфизованы, представляя такъ называемую кутикулу. Слой этотъ состоитъ изъ вещества, чрезвычайно близкаго по составу и физическимъ свойствамъ къ пробкѣ; онъ почти не разбухаетъ въ водѣ, а, слѣдовательно, и непроницаемъ для нея. Клѣтки эпидермиса корней, наоборотъ, никогда не бываютъ снабжены такимъ непроницаемымъ слоемъ, и стѣнки ихъ всегда хорошо проницаемы для воды <sup>24)</sup>. Правда, даже наиболѣе трудно смачиваемыя и сильно кутикуляризованныя оболочки различныхъ суккулентовъ, вродѣ *Sedum Fabaria*, не оказываются совершенно непроницаемыми, такъ какъ Визнеру <sup>38)</sup> удалось доказать экспериментальнымъ путемъ воспріятіе влаги, взвѣсивая листья этого растенія послѣ погруженія ихъ въ воду. Старый опытъ Гельза <sup>39)</sup>, легко воспроизводимый безъ всякихъ приспособленій, также показываетъ воспріятіе воды растеніемъ непосредственно черезъ листья. Если верхнюю часть отрѣзаннаго облиственного побѣга погрузить въ воду, оставивъ наружи поверхность срѣза и часть листьевъ, то послѣдніе

<sup>36)</sup> Stahl, 1893. *Annales Buitenzorg* 11, 98.

<sup>37)</sup> Stahl. 1897. *Bot. Ztg.* 55, 71.

<sup>38)</sup> Wiesner, 1882. *Sitzungsb. Wien.* 86, 46.

<sup>39)</sup> Hales, 1748. *Statik der Gewächse.* s. 78. Halle.



необходимо продолжают испарять; вмѣстѣ съ тѣмъ они долгое время остаются вполне тургесцентными, что можетъ быть лишь въ томъ случаѣ, если нижніе листья поглощаютъ столько же воды, сколько выбрасываютъ въ видѣ пара оставшіяся въ воздухѣ. Ясно, что опытъ удастся или нѣтъ въ зависимости отъ численнаго соотношенія поглощающихъ и испаряющихъ листьевъ. Визнеръ <sup>38)</sup> попробовалъ опустить въ воду конецъ побѣга виноградной лозы съ нѣсколькими молодыми листьями, оставивъ наружи значительное число взрослых испаряющихъ листьевъ. Результатъ получился неожиданный: верхушечные листья побѣга завяли, будучи погружены въ воду, между тѣмъ какъ воздушные листья остались вполне тургесцентными. Слѣдовательно, болѣе старые листья оттянули воду изъ клѣтокъ верхушки побѣга съ такой силой, что наступило увяданіе, несмотря на непосредственное соприкосновеніе органовъ съ водой. Изъ всего сказаннаго видно, что и наземныя части растений могутъ воспринимать воду; не трудно было бы привести еще рядъ данныхъ, чтобы показать, что не только листовые органы и молодые стебли, но даже чешуи почекъ и старыя вѣтви, на которыхъ кутикула замѣнена еще менѣе проницаемой для воды пробкой, способны поглощать воду <sup>40)</sup>. Во всякомъ случаѣ, однако, количество такимъ путемъ поступающей воды бываетъ у нашихъ обычныхъ наземныхъ растений настолько незначительнымъ, что имъ далеко не покрывается потеря черезъ испареніе; поэтому воспріятіе воды наземнымъ побѣгомъ растений и считается обычно не имѣющимъ значенія <sup>41)</sup>. Положеніе это сохраняетъ силу и для растений, у которыхъ, какъ у ворсянки (*Dipsacus*), сросшіяся основаніями листья образуютъ вмѣстѣлица, нерѣдко наполненныя до краевъ водой <sup>42)</sup>. Наоборотъ, для растений пустынь <sup>43)</sup> должно быть далеко не безразличнымъ воспріятіе наземными органами росы, а въ тропическихъ странахъ съ большимъ количествомъ осадковъ, частыми дождями и высокой влажностью воздуха обитаетъ множество растений, никогда не приходящихъ въ соприкосновеніе съ почвой, а слѣдовательно способныхъ поглощать лишь атмосферную воду; это—селящіеся въ кронахъ деревьевъ эпифиты, біологическія особенности которыхъ чрезвычайно ярко выступаютъ въ описаніяхъ Шимпера <sup>44)</sup> и Гебеля <sup>45)</sup>. Отсылая за подробностями къ работамъ указанныхъ ученыхъ, ограничимся приведеніемъ нѣсколькихъ примѣровъ. У нѣкоторыхъ изъ этихъ эпифитовъ, изъ семейства ароидныхъ и орхидныхъ, образуются длинные воздушные корни, функціей которыхъ является поглощеніе воды

<sup>40)</sup> Клу, 1895. Ber. Bot. Ges. 13, 361.

<sup>41)</sup> Burgerstein, 1904. Die Transpiration d. Pflanzen. Jena.

<sup>42)</sup> Rostock, 1904. Bot. Ztg. 62, 11.

<sup>43)</sup> О воспріятія растениями росы см. у Volkens, 1887. Flora der ägyptisch-arab. Wüste. Berlin. Spalding, 1906. Bot. Gaz. 41, 262. Marloth, 1908. Das Kapland. Wiss. Ergebnisse d. Tiefsee-Exped. Valdivia 2, 3. Jena. Schönland, Bot. Centralblatt, 120, 336 (Рефератъ). Необходимо отмѣтить, что далеко не во всѣхъ пустыняхъ выпадаетъ достаточно росы. Сравни, напр., Fitting, 1911. Zeitsch. f. Bot. 3, 209.

<sup>44)</sup> Schimper, 1888. Die epiphytische Vegetation Amerikas. Jena.

<sup>45)</sup> Goebel, 1889. Biologische Schilderungen. Marburg.



изъ воздуха. По строенію своему корни эти рѣзко отличаются отъ обыкновенныхъ: вмѣсто однослойнаго эпидермиса, образующаго корневыя волоски, на поверхности воздушнаго корня располагается многослойный клѣточный покровъ, состоящій изъ отдѣльностей, рано потерявшихъ протоплазму и представляющихъ лишь наполненные воздухомъ пустоты, общающіяся другъ съ другомъ и съ внѣшней средой при помощи сквозныхъ поръ. Капли дождя, упавшія на этотъ корневой покровъ, тотчасъ же впитываются, словно губкой, и вода заполняетъ клѣточные пустоты, вытѣсняя изъ нихъ воздухъ и проникая, въ концѣ концовъ, вплоть до живыхъ слоевъ коры. У другихъ эпифитовъ корни остаются сравнительно слабо развитыми и служатъ исключительно для прикрѣпленія растенія на субстратѣ; воспріятіе же воды совершается исключительно черезъ листья.

Чрезвычайно яркимъ примѣромъ этого могутъ служить, на примѣръ, многія бромеліевыя. У этихъ растеній листья нерѣдко располагаются розеткой, образуя своими основаниями воронку, въ которой собирается, какъ въ цистернѣ, дождевая вода. Для поглощенія ея служатъ особые волоски, совершенно непохожіе на корневыя. Шимперъ показалъ точными опытами, что воспринимаемая изъ листовыхъ воронокъ влага вполне покрываетъ у данныхъ растеній потерю черезъ испареніе, между тѣмъ какъ ихъ корни не въ состояніи доставить организму достаточнаго количества воды. Соответственно этому, тѣ формы, которыя обладаютъ особенными присосками или прищипками, теряютъ свои корни нацѣло. Наиболѣе извѣстнымъ примѣромъ такихъ лишенныхъ корней эпифитныхъ бромеліевыхъ является *Tillandsia usneoides*, встрѣчающаяся въ тропической и субтропической Америкѣ въ такихъ массахъ, что ея сѣроватые узкіе и длинные пучки скрываютъ листву деревьевъ. «Начало такому пучку кладетъ обычно одиночная, оторванная вѣточка, которая, зацѣпившись за сукъ какого либо дерева, обвиваетъ его и разрастается въ цѣлый пучекъ боковыхъ развѣтвленій, частью въ свою очередь обхватывающихъ поддерживающій сучекъ, частью свободно свѣшивающихся внизъ». Листья этой *Tillandsia* не образуютъ собирательныхъ воронокъ и не собраны розеткой, а разбросаны по одиночкѣ по стеблю въ видѣ маленькихъ, незамѣтныхъ образований; но за то все растеніе цѣликомъ покрыто водопоглощающими волосками, у другихъ формъ расположенными у основанія листьевъ; при ихъ помощи и удовлетворяется вся потребность растенія въ водѣ <sup>46)</sup>. По внѣшнему габитусу подобный эпифитъ сильно напоминаетъ, какъ и показываетъ названіе „*usneoides*“ нѣкоторые свѣшивающіеся съ деревьевъ лишайники нашей европейской флоры. Обстоятельство это заставляетъ насъ припомнить, что въ условіяхъ и нашего климата развивается эпифитная флора, сводящаяся, во всякомъ случаѣ, почти исключительно къ низкоорганизованнымъ растеніямъ, вродѣ мховъ и лишайниковъ. Біологиче-

<sup>46)</sup> О механизмѣ процесса воспріятія воды смотри: Mez, 1904. *Jahr. f. wiss. Bot.* 40, 157. Steinbrinck, 1905. *Flora* 94, 464 и главу 31.



свое преимущество этихъ организмовъ, позволяющее имъ переживать сухое время года, заключается не въ способности особенно экономно расходовать разъ поглощенную влагу, а въ томъ, что они стойко переносятъ высыханіе; эта способность, конечно, не является присущей исключительно однимъ эпифитамъ. Такія растенія могутъ высыхать настолько, что легко растираются въ порошокъ и, тѣмъ не менѣе, не теряютъ своей жизненности; при первыхъ же капляхъ дождя, жадно всосанныхъ и усвоенныхъ, просыпается въ высохшемъ субстратѣ новая жизнь. Отличнымъ примѣромъ для характеристики жизни подобныхъ организмовъ могутъ служить растущіе на каменныхъ стѣнахъ или голыхъ скалахъ накипные лишайники, которые нерѣдко въ теченіе ряда мѣсяцевъ получаютъ необходимую для воспроизведенія жизненныхъ функций влагу лишь на нѣсколько часовъ или дней, а все остальное время высушены до-суха солнечными лучами. На ряду со способностью этихъ растеній переносить крайнее высыханіе чрезвычайно важна въ ихъ жизненномъ оборотѣ и способность быстро воспринимать ставшую доступной послѣ долгой засухи влагу; это объясняется тѣмъ, что оболочки ихъ остаются легко смачиваемыми и въ воздушномъ состояніи, не теряя способности, подобно пыли на нашихъ улицахъ, быстро воспринимать воду послѣ ея избыточной потери. Благодаря этимъ свойствамъ мхи и лишайники <sup>47)</sup> играютъ немаловажную роль въ экономіи природы, служа резервуарами для накопленія дождевой воды. Въ такомъ видѣ растенія эти служатъ живыми источниками влаги для другихъ организмовъ, пользующихся ею иногда въ теченіе долгаго времени. Не входя въ дальнѣйшія подробности, укажемъ еще, что всѣ эпифиты, не способные переносить высыханія, тѣмъ самымъ оказываются исключенными изъ всѣхъ подверженныхъ хотя бы временной засухѣ мѣстообитаній и, кромѣ того, оказываются вынужденными чрезвычайно бережно обходиться съ тѣмъ запасомъ воды, который скопляется у нихъ въ теченіе дождливаго времени года, какъ можно болѣе ограничивая испареніе; или же имъ приходится созидать особые водяные резервуары, описанные въ ихъ безконечномъ разнообразіи въ работахъ Шимпера и Гёбеля.

#### ГЛАВА IV.

#### Испареніе <sup>1)</sup>.

Отъ эпифитовъ вернемся вновь къ обыкновеннымъ наземнымъ растеніямъ, типическими представителями которыхъ могутъ служить наши лѣсныя деревья и культурныя сельскохозяйственныя растенія.

<sup>47)</sup> K. Müller, 1909. Jahrb. wiss. Bot. 46, 387.

<sup>1)</sup> Burgerstein, 1904. Die Transpiration d. Pflanzen. Iena.



Изъ почвы получаютъ они необходимую для нихъ воду, черпая ее своими корнями. Намъ предстоитъ теперь нѣсколько ближе изучить противоположный поступленію воды процессъ — ея отдачу растеніемъ путемъ испаренія съ поверхности наземныхъ органовъ, такъ называемую транспирацію или испареніе.

Мы увидимъ, что главными испарительными органами являются зеленые листья съ ихъ какъ бы предназначеннымъ для этого строеніемъ и формой. Наличие процесса испаренія уже à priori сама собой очевидна; вѣдь если свободная поверхность воды, смоченная водою губка или влажная почва постоянно отдаютъ нѣкоторое количество водянаго пара въ неполнѣ насыщенную парами атмосферу, то же должно наблюдаться и съ поверхности пропитанныхъ водою растительныхъ органовъ. А такъ какъ, въ зависимости отъ окружающихъ условий, испарившаяся вода не всегда тотчасъ же замѣщается притокомъ извнѣ, въ испаряющемъ растеніи должны наступать колебанія въ содержаніи воды. Нерѣдко они настолько значительны, что бросаются въ глаза. Кто не видалъ, послѣ жаркаго іюльскаго дня, увядшую траву или даже цѣлыя деревья съ подвявшими листьями и цвѣтами? Завяданіе непосредственно связано съ потерей воды: по мѣрѣ наступленія ея падаетъ тургорное напряженіе клеточныхъ стѣнокъ, а съ нимъ и упругость цѣлаго органа. Если потеря воды не перешла извѣстныхъ границъ, послѣдующее поступленіе воды можетъ вновь возстановить нормальное напряженное состояніе тканей и, дѣйствительно, въ теченіе ночи, когда процессы испаренія оказываются пониженными благодаря паденію температуры, завядшіе листья, насасываясь водою, нерѣдко вполне оправляются. Изъ такихъ повседневныхъ наблюдений, а также потому, что, затѣняя растеніе или своевременно поливая его, можно предотвратить завяданіе, ясно всѣмъ и каждому все значеніе внѣшнихъ условий для хода испарительнаго процесса. Ближайшее знакомство съ этими внѣшними факторами, точно также какъ и съ ролью анатомическаго строенія самого растенія и является нашей очередной задачей; но сначала остановимся на методахъ изученія процесса испаренія, методахъ настолько тонкихъ, чтобы можно было считать малѣйшія потери воды и не ограничиваться лишь грубымъ констатированіемъ завяданія органовъ, связаннаго съ предѣльною потерей воды.

Надъ испареніемъ растеній было произведено, со времени Гельза<sup>2)</sup> столько экспериментальныхъ изслѣдованій, такъ разнообразны методы, примѣнявшіеся изслѣдователями, что мы должны быть далеки отъ мысли перечислить ихъ всѣ. Всего проще и, можетъ быть, всего нагляднѣе демонстрируется отдача водянаго пара растеніемъ, когда на стѣнкахъ стекляннаго колокола, покрывающаго его и нѣсколько охлажденнаго, осаждаются изнутри капельки росы. Тотъ же процессъ наблюдаемъ мы, когда дышимъ на холодные стекла оконной рамы: стекло запотѣваетъ, осаж-

<sup>2)</sup> Hales, 1727. Statical essays; 1748 въ нѣмецкомъ переводѣ: Statick der Gewächse. Halle.



дая на себѣ водяные пары.—Наиболѣе точный, количественный методъ изслѣдованій надъ испареніемъ пользуется химическими вѣсами. Если позаботиться о томъ, чтобы испареніе могло происходить исключительно съ поверхности самого растенія, но не съ поверхности земли, въ которой оно укоренилось, то повторяемая каждый часъ взвѣшиванія непосредственно дадутъ намъ вѣсовыя данныя потери воды. Несомнѣнно, что въ растеніи, наряду съ испареніемъ, разыгрываются и другіе процессы, приводящіе къ измѣненію общаго вѣса, но количественно все они стоятъ далеко позади тѣхъ вѣсовыхъ потерь, которыя обусловливаются испареніемъ. Вѣсовымъ методамъ добыты, главнымъ образомъ, тѣ данныя, которыя были приведены нами на стр. 41.—Третій методъ, необыкновенно удобный и вмѣстѣ съ тѣмъ крайне демонстративный, основанъ на измѣненіи окраски нѣкоторыхъ веществъ при воспріятіи ими воды. Шталь <sup>3)</sup>, которому мы обязаны разработкой этого метода, пользуется для своей цѣли хлористымъ кобальтомъ, растворомъ котораго пропитываются полоски фильтровальной бумаги. Приготовленная такимъ образомъ „кобальтовая“ бумага окрашена въ сухомъ состояніи въ синій цвѣтъ, а при доступѣ влаги быстро краснѣетъ. Для воспроизведенія „кобальтовой пробы“ испытываемый на испареніе объектъ, напр. листъ, покрывается кускомъ сухой кобальтовой бумаги и прижимается сверху стеклянной пластинкой, чтобы отрѣзать доступъ атмосферной влажности. Смотря потому, много или мало испаряетъ взятый органъ, болѣе или менѣе быстро наступаетъ измѣненіе цвѣта чувствительной бумаги: иногда уже черезъ нѣсколько секундъ она явственно краснѣетъ, иногда же она сохраняетъ свою синюю окраску нѣсколько часовъ или даже дней. Вмѣсто переменны окраски гигроскопическихъ веществъ примѣнимы также для опытовъ съ испареніемъ и измѣненія формы гигроскопическихъ объектовъ, вроде желатины <sup>4)</sup>, столбиковъ аистника <sup>5)</sup> и т. п. <sup>6)</sup>.

Многіе авторы <sup>7)</sup> воспользовались для изученія испаренія изображеннымъ на стр. 52. потетометромъ. Напомнимъ, однако, что при помощи его измѣряется количество воспринятой растеніемъ, а не испаренной имъ воды. Въ тѣхъ случаяхъ, когда процессъ испаренія идетъ сравнительно слабо, можно оба эти процесса считать равноцѣнными, въ предположеніи, что поступленіе воды какъ разъ покрываетъ ея убыль. Во всякомъ случаѣ, методъ этотъ представляетъ много преимуществъ: онъ очень нагляденъ, можетъ быть демонстрированъ для самыхъ большихъ аудиторій, если, напримѣръ, заполнить капилляръ окрашенной жидкостью, и особенно удобенъ тогда, когда требуется изучить воздѣйствіе внѣшнихъ факторовъ на испареніе; кромѣ того, методъ этотъ не требуетъ примѣненія укоренившихся растеній,—достаточно и отдѣльныхъ, отрѣзанныхъ вѣтвей.

<sup>3)</sup> Stahl, 1894. Bot. Ztg. 52, 117.

<sup>4)</sup> Bencke, 1899. Bot. Ztg. 57, Abt. II, 130, прим.

<sup>5)</sup> Darwin, 1898. Philos. Transact. B. 190, 331.

<sup>6)</sup> Любопытный по своей своеобразности методъ примѣненъ Buscaglioni и Polacci, 1901. Atti Istit. Bot. Pavia, 7.

<sup>7)</sup> Сравни Burgerstein, 1901. Die Transpiration der Pflanzen. 13. Jena.



При помощи одного из этих методов, лучше всего путем вѣсового учета, можно изучить зависимость хода испаренія отъ вѣшнихъ факторовъ и внутренняго строенія листа. Само собой разумѣется, что на испарительномъ токѣ съ поверхности листового органа должна прежде всего отзываться смѣна различныхъ вѣшнихъ факторовъ, совершенно точно такъ же, какъ и на высыханіи смоченнаго водою куска фильтровальной бумаги или на испареніи свободной водной поверхности. Наибольше рѣзко отзывается, конечно, относительная влажность воздуха и температурныя условія; съ повышеніемъ количества влаги въ окружающей растеніе атмосферѣ испареніе листьевъ падаетъ, съ повышеніемъ температуры усиливается. Вліяютъ при этомъ не абсолютныя величины влажности воздуха, какъ и не абсолютныя температурныя величины; транспираціонной процессъ обуславливается данными относительной влажности, т. е. величинами, показывающими отношеніе между возможнымъ въ данныхъ условіяхъ максимумомъ влажности и количествомъ водяныхъ паровъ, дѣйствительно находящихся въ атмосферѣ. Но и съ этими величинами, по всей вѣроятности, нѣтъ прямого соотношенія. Надо думать, что опредѣляющей ходъ процесса величиной являются данныя, показывающія, насколько далека окружающая растенія атмосфера отъ насыщенія водяными парами <sup>8)</sup>. Если мы обозначимъ, напримѣръ, буквою *E* упругость водянаго пара, насыщающаго при данныхъ условіяхъ атмосферный воздухъ, а черезъ *e*—упругость пара въ условіяхъ опыта, разность этихъ величинъ (*E*—*e*) и покажетъ намъ величину этой недохватки (*Sättigungsdefizit*). Само собой разумѣется, что величина эта въ высшей степени зависитъ отъ колебаній температуры. Это станетъ совершенно очевиднымъ, если взять атмосферный воздухъ при двухъ различныхъ температурахъ, напримѣръ, при 10° и 30° и допустить, что въ обоихъ случаяхъ величина относительной влажности одинакова, достигая, напр. 50%. Въ такомъ случаѣ нагрѣтый до 10° воздухъ будетъ заключать въ кубическомъ метрѣ 5 граммовъ воды въ видѣ пара и будетъ насыщенъ водяными парами, воспринявъ еще 5 граммовъ воды; при 30° въ томъ же объемѣ содержится уже 15 граммовъ воды и столько же понадобится для достиженія точки полного насыщенія. Слѣдовательно, въ послѣднемъ случаѣ можетъ быть испарено въ три раза больше воды, чѣмъ въ первомъ. Непосредственные опыты Джилъте показали, что ходъ испаренія растительныхъ органовъ и на самомъ дѣлѣ идетъ правильно пропорціонально указаннымъ величинамъ. Иногда, впрочемъ, температура можетъ играть и иную роль въ процессѣ испаренія.

Если растеніе теплѣе окружающей среды, процессъ отдачи водянаго пара можетъ итти даже въ насыщенной парами атмосферѣ; такъ нерѣдко и бываетъ, благодаря процессу дыханія или при поглощеніи свѣтовыхъ и тепловыхъ лучей, особенно энергичномъ въ присутствіи пигментовъ <sup>9)</sup>. Простое сотрясеніе вызываетъ ускореніе испаренія,

<sup>8)</sup> Giltay, 1898. Jahrb. wiss. Bot. 32, 478.

<sup>9)</sup> Stahl. 1896. Annales Buitenzorg 13, 137.



такъ какъ при немъ растеніе выводится изъ футляра насыщеннаго парами воздуха, скопившагося на всей поверхности его органовъ при испареніи, и соприкасается со свѣжими, еще не насыщенными паромъ частями атмосферы. Въмѣсто того, чтобы приводить въ движеніе растеніе, можно заставить двигаться окружающій воздухъ; конечно, при такомъ искусствѣнномъ или естественномъ вѣтрѣ испареніе пойдетъ сильнѣе.

Наряду съ указанными выше внѣшними факторами на процессъ испаренія глубоко отзывается, конечно, и строеніе самихъ испаряющихъ органовъ растенія.

Не требуетъ, конечно, особаго доказательства положеніе, что отдача воды происходитъ главнымъ образомъ съ поверхностныхъ стѣнокъ эпидермальныхъ клѣтокъ. Всѣ они, какъ обычно, пропитаны имбибиціонной водой, удерживаемой ими съ извѣстною силой.

Потери черезъ испареніе этихъ оболочекъ восполняются отнятіемъ воды у постѣннаго слоя плазмы; плазма,—въ свою очередь, заимствуетъ воду изъ клѣточного сока, становящагося все болѣе и болѣе концентрированнымъ.

Въ дѣйствительности, однако, поверхность растенія испаряетъ всегда меньше, и болѣею частью значительно меньше, чѣмъ свободная поверхность воды <sup>10)</sup>; очевидно, должны существовать особыя приспособленія, понижающимъ образомъ отзывающіяся на испарительномъ процессѣ. Къ нимъ принадлежитъ прежде всего кутикула. Не будучи способной пропитываться водою, пленка эта играетъ роль тонкаго слоя масла, налитаго на поверхность воды. Выше мы уже имѣли случай указывать на различное строеніе наружныхъ стѣнокъ эпидермальныхъ клѣтокъ, обуславливающее ходъ процесса не только при воспріятіи воды извнѣ, но, конечно, и при ея отдачѣ. Такъ, напримѣръ, тонкія, неопробкованныя наружныя стѣнки корневаго эпидермиса или кожицы живущихъ подъ водой растеній настолько легко оказываются проницаемыми для воды, что растенія эти, вынесенныя на воздухъ, быстро завядаютъ и высыхаютъ. На другомъ концѣ ряда стоятъ жесткіе, кожистые листья вѣчнозеленыхъ растеній съ ихъ толстой и практически непроницаемой для воды кутикулой, заканчивая собою длинный рядъ всевозможныхъ переходныхъ формъ. Приведемъ здѣсь данныя Буссенго <sup>11)</sup> облекающіи въ цифровыя величины значеніе кутикулы для испаренія. Въ опытахъ его испытывались на испареніе яблоки, покрытыя нормальной кутикулой, сравнительно съ яблоками очищенными, лишенными этого слоя. Оказалось, что одинъ квадратный сантиметръ поверхности нетронутаго яблока терялъ въ теченіе часа 0.005 g воды, безъ кожицы же—0.277 g., т. е. въ 55 разъ болѣе.

Подобные приведенному опыты нуждаются, конечно, въ предположеніи, что кутикула на изслѣдуемыхъ частяхъ растенія образуетъ сплошную, безъ какихъ бы то ни было пробѣловъ, слой; на самомъ дѣлѣ это

<sup>10)</sup> Livingston, 1906. Relation of desert plants to soil etc. Washington.

<sup>11)</sup> Boussingault, 1878. Agronomie 6, 349.



бывает далеко не всегда. Очень часто кутикула оказывается пробитой насквозь массой, хотя и микроскопически мелких, но зато чрезвычайно многочисленных отверстий: та сплошная связь, которая так характерна для эпидермальных клеток, прерывается в особых органах кожицы, так называемых устьицах (*stomata*). Каждое устьице состоит из двух замыкающих клеток (рис. 8), характерно отличающихся от остальных эпидермальных клеток уже своею изогнутою формою. Обращенныя другъ къ другу своею вогнутою стороною, клетки эти оставляют незамкнутую „щель“ устьица, открывающуюся съ одной стороны въ атмосферу, такъ какъ надъ ней уже нѣтъ кутикулы, а съ другой стороны ведущую въ большое межклетное пространство, такъ называемую „дыхательную полость“ (см. рис. 8 В), которая, въ свою очередь, стоитъ въ сообщеніи съ системой межклетниковъ, пронизывающихъ ткань органа. Вся эта система, состоящая изъ ряда находящихся въ связномъ сообщеніи, наполненныхъ воздухомъ камеръ и каналовъ, предста-

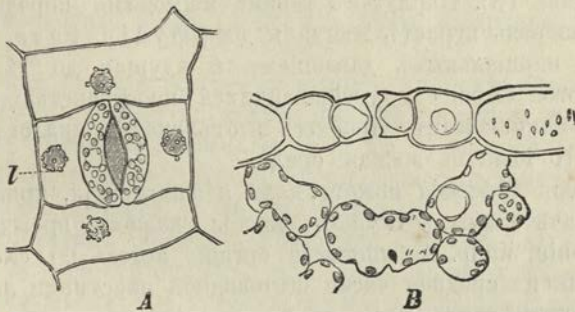


Рис. 8. Эпидермисъ нижней части листа *Tradescantia virginica*. А—сверху; внутри двѣ замыкающихъ клетки. В—въ разрѣзѣ; подъ устьищемъ большая „дыхательная полость“, окруженная хлорофиллозной паренхимой. Увел. 240. (Изъ «Учебника для высшихъ школъ»).

вляеть ничто иное, какъ систему провѣтриванія растенія, непосредственно открывающуюся при помощи устьицъ въ атмосферу.

Устьичныя отверстія, при помощи которыхъ открывается наружу система внутренней вентиляціи растительныхъ органовъ, обусловливають какъ прониканіе газовъ извнѣ внутрь растенія, точно также и выходеніе газовъ наружу, обезпечивая, такимъ образомъ, непосредственное сообщеніе глубоко въ толщѣ тканей заложенныхъ клетокъ съ наружной средой.

Значеніе межклетниковъ и устьичныхъ аппаратовъ въ процессѣ газообмѣна растительныхъ органовъ ярко выступаетъ, если срѣзанный листъ какого либо растенія поставить черешкомъ въ воду и позаботиться о томъ, чтобы давленіе воздуха на конецъ черешка было меньше, чѣмъ на пластинку. Уже при незначительной разницѣ давленія—достаточно обыкновенно высасываніе ртомъ,—изъ черешка появляется непрерывный токъ пузырьковъ воздуха. Можно также создать мѣстное отрицательное (по отношенію къ атмосферному) давленіе надъ небольшимъ участ-

комъ поверхности листа, примазывая къ нему при помощи мастики небольшой тубулированный стеклянный колоколь. Если въ такомъ приборчикѣ разрѣдить воздухъ, высасывая его, напримѣръ, ртомъ и замкнуть отводную трубку, можно наблюдать за скоростью прониканія воздуха сквозь устьичныя отверстія по опусканію столбика жидкости въ соединенномъ съ колоколомъ манометрѣ. Дарвинъ <sup>12)</sup> назвалъ этотъ, конструированный имъ, весьма удобный въ употребленіи и простой приборчикъ порометромъ.

Какъ и въ приведенномъ опытѣ, точно такъ же и въ естественныхъ условіяхъ можетъ наступить движеніе газа черезъ устьичныя щели, если только имѣется разница между атмосфернымъ давленіемъ и давленіемъ въ межклетникахъ (фильтрація газа). Такое различіе въ давленіи можетъ получиться, напр., при механическомъ сдавливаніи межклетниковъ сгибаніемъ растительнаго органа подъ дѣйствіемъ вѣтра или прикосновеніемъ животныхъ, или при химическомъ измѣненіи состава атмосферы межклетниковъ при ассимиляціи углекислоты (глава 9) или дыханіи (глава 15). Наряду съ такими массовыми передвиженіями воздуха важную роль играетъ всегда и диффузія газа, обусловленная различнымъ парціальнымъ давленіемъ и идущая до тѣхъ поръ, пока составъ газовой смѣси въ сообщающихся пространствахъ не окажется совершенно одинаковымъ. Процессъ этотъ вполне аналогиченъ диффузіи раствореннаго тѣла въ жидкой средѣ.

Процессъ диффузіи можетъ, какъ и фильтрація, привести къ перемѣщенію значительныхъ газовыхъ массъ; укажемъ, прежде всего, на водяныя растенія, напр. на листовые органы лотоса <sup>13)</sup> (*Nelumbium speciosum*). Если на средней части щитовидной пластинки листа этого растенія помѣстить каплю воды, тотчасъ же станетъ замѣтнымъ токъ пузырьковъ, выходящихъ изъ пластинки листа и непрерывной струей поднимающихся въ жидкости. Процессъ этотъ значительно ускоряется съ повышеніемъ температуры воздуха и паденіемъ его влажности и связанъ, по всей вѣроятности, съ тѣмъ, что выдѣляющійся въ межклетникахъ водяной паръ вызываетъ значительное повышеніе давленія, стремящагося выравняться въ мѣстахъ наименьшаго сопротивленія, приходящихся какъ разъ на центръ листа. Постоянное поступленіе все новыхъ и новыхъ количествъ сухаго воздуха въ листъ вызываетъ выдѣленіе новыхъ количествъ водянаго пара, все вновь и вновь повышающаго давленіе внутри органа. Такія же явленія должны, несомнѣнно, имѣть мѣсто и у всякаго другаго растенія, и если подобнаго же выдѣленія пузырьковъ и не удается наблюдать, то это лишь потому, что въ узкой системѣ межклетниковъ сухопутиныхъ растений токъ газа встрѣчаетъ черезчуръ много сопротивленія.

Вернемся, однако, къ отдачѣ растеніемъ, путемъ газообмѣна черезъ устьичныя отверстія, водянаго пара. Намѣченная нами выше картина

<sup>12)</sup> Fr. Darwin и D. Pertz., 1911. Proc. R. Soc. (B). 84, 136.

<sup>13)</sup> Оно, 1910. Z. f. Bot. 2, 641. Ursprung., 1912. Flora 104, 129.



строения растительного органа заставляет насъ принять, что кромѣ испаренія эпидермальнаго существуетъ еще и внутритканевое испареніе, такъ какъ каждая соприкасающаяся съ межклеточнымъ пространствомъ клетка выбрасываетъ въ его атмосферу водяной парь; благодаря этому внутреннему испаренію, конечно, вскорѣ наступаетъ полное насыщеніе водяными парами воздуха межклеточниковъ. Потеря воды для всего растенія можетъ начаться лишь тогда, когда водяной парь поступитъ изъ межклеточныхъ пространствъ наружу сквозь щели устьиць. Конечно, каждое устьице само по себѣ способно выбросить наружу лишь минимальныя количества водянаго пара, благодаря своей микроскопической величинѣ: наиболѣе крупными размѣрами отличаются, напримѣръ, устьица амариллиса (*Amaryllis*), съ поперечникомъ въ 0.01—0.02 mm. Иначе говоря, это такія узкія отверстія, по сравненіи съ которыми уголь, сдѣланный самую тонкою иглой покажется громадной дырой. Но, несмотря на это, устьица играютъ громадную роль въ жизни растенія благодаря весьма характернымъ особенностямъ, на которыхъ мы остановимся нѣсколько позже, и прежде всего, благодаря ихъ громадному числу.

Тамъ, гдѣ ихъ больше всего—на нижней сторонѣ листьевъ—ихъ насчитываютъ отъ 40 до 300 на квадратный миллиметръ, иногда даже 625 (*Olea*) и 716 (*Brassica Rapa*). По Ноллю<sup>14)</sup> на средней величины листь *Brassica Rapa* надо считать до 11 миллионѣвъ устьиць, на листь обыкновеннаго подсолнечника до 13 миллионѣвъ.

Необходимо, такимъ образомъ, проводить строгое различіе между эпидермальнымъ и межклеточнымъ, или какъ чаще говорятъ, между устьичнымъ (стоматарнымъ) и кутикулярнымъ испареніями; эти два типа нерѣдко можно наблюдать на одномъ и томъ же листь, на его верхней и нижней сторонахъ. Многіе листовые органы несутъ устьица исключительно на своей нижней сторонѣ и, принимая, что кутикула одинаково развита на обѣихъ сторонахъ, можно съ полнымъ основаніемъ говорить о кутикулярномъ испареніи съ верхней стороны листа и кутикулярномъ вмѣстѣ съ стоматарномъ—съ нижней. Многіе методы, а особенно, б. м., наглядно, кобальтова проба, демонстрируютъ, что кутикулярное испареніе нерѣдко такъ незначительно, что имъ практически можно вполне пренебрегать; такъ напр., приложенная къ нижней сторонѣ листьевъ *Liriodendron tulipifera* или *Cyclamen* (зимомъ) кобальтовая бумага уже черезъ нѣсколько секундъ мѣняетъ свою окраску, между тѣмъ какъ на верхней сторонѣ ихъ она лежитъ часами, оставаясь такой же синей, какъ и вначалѣ. Наоборотъ, растенія, живущія въ условіяхъ вѣчно влажнаго воздуха, вродѣ папоротниковъ группы *Polypodiaceae*, обладаютъ гораздо менѣ развитою кутикулой; вмѣстѣ съ тѣмъ они даютъ для кутикулярнаго испаренія величины уже вполне ощутительныя и легко обнаруживаемыя помощью кобальтовой бумаги; предѣльныя величины испаренія даютъ водяныя растенія и подземные органы (корни), о которыхъ выше

<sup>14)</sup> N o 11, 1902. Lehrb. d. Botanik für Hochschulen. 3 Aufl., 137. Jena.



уже шла рѣчь: проницаемость ихъ кутикулы для водянаго пара, въ отсутствіи какихъ бы то ни было устьицъ непосредственно демонстрируется ихъ быстрымъ увяданіемъ на воздухѣ.

Процессъ отдачи растеніемъ водянаго пара путемъ диффузіи сквозь устьичныя отверстія получилъ совершенно новое освѣщеніе благодаря работамъ Брауна и Эскомба <sup>15)</sup>, а также и Реннера <sup>16)</sup>. Какъ уже указано было выше, наступленіе этой диффузіи обуславливается разницей въ величинѣ упругости водянаго пара во внутреннихъ полостяхъ листа и въ наружной средѣ. Въ межкѣлѣтникахъ листа упругость водяныхъ паровъ достигаетъ максимальной для данной температуры величины, во внѣшней атмосферѣ, тотчасъ же надъ поверхностью листа воздухъ уже значительно суше, съ количествомъ водяныхъ паровъ, соответствующимъ данному участку атмосферы. Чѣмъ ближе другъ къ другу окажутся расположенными эти два пункта—внутренній и внѣшній, тѣмъ, конечно, рѣзче будетъ паденіе упругостей пара, тѣмъ энергичнѣе пойдетъ процессъ транспираціи. Наболѣе ярко будетъ выражены соотношенія эти тогда, когда воздухъ въ дыхательной полости, расположенной непосредственно подъ устьицемъ, окажется насыщеннымъ водяными парами, а непосредственно надъ устьицемъ будетъ стойко поддерживаться относительная сухость воздуха, постоянно смѣняемаго атмосферными теченіями. Въ этихъ условіяхъ водяной паръ диффундируетъ изъ листа какъ бы сквозь тончайшую пленочку съ безчисленнымъ количествомъ тончайшихъ отверстій. Опыты Брауна и Эскомба показали, что такая, пронизанная отверстиями, пленка представляетъ для процесса диффузіи газовъ поразительно мало сопротивленія. Дѣло въ томъ, что скорость диффузіи газа пропорціональна не площади, а поперечнику отверстія и въ опредѣленныхъ случаяхъ можетъ достигъ такихъ величинъ, которыя вполне уравниваются со скоростью диффузіи безъ всякой пленки; листъ, съ точки зрѣнія скорости транспираціи оказывается какъ бы лишеннымъ эпидермальнаго защитнаго слоя.

Нѣсколько иначе складываются условія испаренія въ совершенно неподвижномъ воздухѣ <sup>17)</sup>; въ этомъ случаѣ надъ каждымъ устьичнымъ отверстіемъ, а, слѣдовательно, и надъ поверхностью всего листа образуется нѣчто вродѣ колпачковъ изъ водяныхъ паровъ, диффундирующихъ изнутри листа и лишь мало-по-малу расходящихся въ воздухъ, такъ что минимальная, соответствующая данному атмосферному состоянію, упругость пара достигается лишь на нѣкоторомъ разстояніи отъ поверхности листа; сухой атмосферный воздухъ оказывается какъ бы отдѣ-

<sup>15)</sup> Brown and Escombe, 1900. Philos. Transactions, 193, 223.

<sup>16)</sup> Renner, 1910. Flora 100, 451. 1911, Ber. bot. Ges. 29, 123. 1912, Ber. bot. Ges. 30, 372.

<sup>17)</sup> Изъ опытовъ Реннера можно вывести, между прочимъ, заключеніе, что изученіе транспираціи листовыхъ органовъ въ абсолютно спокойной атмосферѣ едва ли имѣетъ сколько нибудь существенное значеніе, такъ какъ полной неподвижности воздуха трудно достигъ даже въ лабораторной опытной постановкѣ, въ природѣ же съ ней не приходится встрѣчаться вовсе.



леннымъ влажными прослойками отъ испаряющей поверхности. Очевидно, что этимъ значительно сглаживается рѣзкость паденія между упругостями пара внутренней и внѣшней атмосферѣ и соотвѣтственно и замедляется диффузионный токъ. И, дѣйствительно, непосредственные опыты показали, что на вѣтру скорость испаренія возрастаетъ въ 2—5 разъ по сравненію со спокойной атмосферой. Такое ускореніе транспираціи, однако, значительно слабѣе того, котораго можно было бы ожидать теоретически; необходимо, поэтому, предполагать, что максимальная насыщенность водяными парами осуществляется на вѣтру не непосредственно подъ устьичнымъ отверстиемъ, а значительно глубже, у основанія дыхательной полости или даже дальше, въ системѣ межклеточныхъ пространствъ.

Оказывается, въ концѣ концовъ, что теоретически максимальная величина транспираціи никогда не бываетъ достигнутой, ни въ спокойной атмосферѣ, ни при вѣтрѣ. И въ томъ, и въ другомъ случаѣ различія между упругостями водяного пара не достигаетъ своей мыслимой наибольшей величины: при транспираціи въ токѣ воздуха листъ омывается снаружи воздухомъ съ минимальнымъ содержаніемъ водяныхъ паровъ, но зато конутри отъ устьичной щели уже нѣтъ дѣйствительно насыщеннаго парами пространства; въ межклеточникахъ листа, испаряющаго въ неподвижной атмосферѣ, насыщеніе парами достигаетъ наибольшаго предѣла, но зато образованіе прослоекъ водяного пара отдаляетъ отъ поверхности листа болѣе сухой воздухъ. Не лишнее отмѣтить, что валовыя цифры испаренія листьевъ въ спокойной атмосферѣ оказываются въ гораздо болѣе близкой пропорціональной зависимости отъ ихъ поперечника, чѣмъ отъ ихъ поверхности; благодаря этому нѣсколько маленькихъ листочковъ испарятъ въ одно и то же время значительно болѣе воды, чѣмъ одинъ крупный листъ, равный имъ по площади <sup>18)</sup>; другія соотношенія выступаютъ, когда листья теряютъ воду испареніемъ на вѣтру: транспирація оказывается тогда прямо пропорціональной числу устьицъ, иначе говоря, площади листа.

О «работѣ» устьицъ мы до сихъ поръ ничего не говорили, какъ бы принимая, что щель устьица есть величина разъ навсегда постоянная. Такое представленіе было бы, конечно, совершенно невѣрно: замыкающія устьице клетки обладаютъ способностью широко открывать или закрывать, смотря по обстоятельствамъ, щель устьица, измѣняя такимъ путемъ ходъ устьичнаго испаренія отъ нуля до максимальной возможной величины. Измѣненіе ширины щели достигается чрезвычайно простымъ способомъ — именно большею или меньшею кривизною замыкающихъ клетокъ. Для уясненія себѣ этого процесса необходимо нѣсколько ближе познакомиться со строеніемъ устьичнаго аппарата. За образецъ возьмемъ устьице амариллиса, подробно изученное Швенденеромъ <sup>19)</sup>; различные типы устьицъ и ихъ механизмы подробно разобраны у Габерландта <sup>20)</sup>.

<sup>18)</sup> Сравни также Wiesner 1908. Ber. bot. Ges. 26-a 702.

<sup>19)</sup> Schwendener, 1881. Monatsber. Berl. Akad., 833 (Ges. Abhandl. 1. 33).

<sup>20)</sup> Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 3 Aufl. Leipzig. 1904.



На рис. 9 устьице амариллиса представлено въ открытомъ и закрытомъ состояніяхъ, сверху и на поперечномъ разрѣзѣ—сбоку. На послѣднемъ (рис. 9, I) ясно замѣтно ассиметрическое строеніе замыкающихъ клѣтокъ по отношенію къ линіи S, разграничивающей вогнутую часть клѣтки отъ выпуклой. Между тѣмъ какъ послѣдняя представляетъ на поперечномъ разрѣзѣ почти точно полукруга, у второй—вогнутой части наружныя очертанія оказываются много сложнѣе; сообразно съ этимъ и межклетный ходъ между обѣими замыкающими клѣтками выливается въ совершенно своеобразную форму: снаружи онъ почти нацѣло замкнутъ выступами кутикулы (H), затѣмъ внезапно расширенъ, образуя такъ называемый передній дворикъ устьица; затѣмъ идетъ новое суженіе, собственно щель устьица, смѣняющееся новымъ расширеніемъ, ограниченымъ конутри новою парой выступовъ. Внутренній контуръ этой стѣнки оказывается не параллельнымъ наружнымъ очертаніямъ, описывая почти

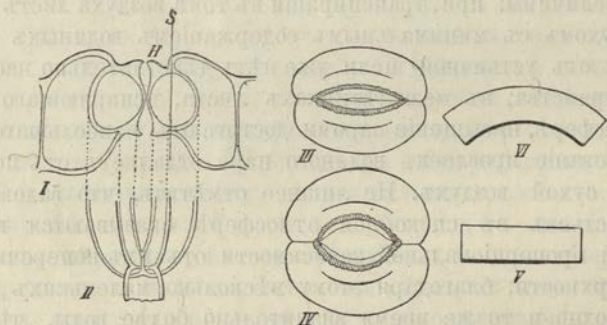


Рис. 9. I—VI. Устьице растенія *Amaryllis formosissima* (по Швенденеру), I—поперечный разрѣзъ, II—половина устьица съ поверхности, III—замкнутое, IV—широко открытое устьице съ поверхности. V—VI—Схема. Объясненіе въ текстѣ.

вполнѣ правильный полукругъ; такимъ образомъ оказывается, что вся вогнутая сторона замыкающихъ клѣтокъ состоитъ изъ неравномѣрно утолщенной оболочки—тонкой, сравнительно, посрединѣ и мощно утолщенной сверху и снизу, на мѣстахъ, соответствующихъ выступамъ. Содержимое клѣтокъ, замыкающихъ устьице, характерно богатымъ содержаніемъ хлорофилла, обычно отсутствующаго въ остальныхъ эпидермальныхъ клѣткахъ, и крупной вакуолю, наполненной растворомъ веществъ съ высокимъ осмотическимъ показателемъ. Подъ вліяніемъ напряженія, вызываемаго осмотическимъ давленіемъ, клѣточные оболочки эластически растягиваются, подаваясь сильнѣе на выпуклой сторонѣ, какъ снабженной болѣе тонкой оболочкой, сравнительно съ внутренней, болѣе утолщенной стѣнкой. Результатъ такого неравномѣрнаго растяженія особенно ясно можно представить на модели изъ тонкой, замкнутой со всѣхъ сторонъ гуттаперчевой трубки, на одной изъ сторонъ которой приклеена неподатливая полоска—утолщеніе. Если въ такую трубку нагнетать воздухъ или воду, трубка становится изъ прямой (рис. 9, V) характерно загнутой



(рис. 9, VI). Соединивъ двѣ такихъ трубки другъ съ другомъ обѣими концами неподатливой полоски, и, оставивъ свободной ихъ середину, получимъ модель, которая, при увеличеніи внутренняго давленія, воспроизведетъ раскрываніе устьица расхожденіемъ другъ отъ друга изгибающихся трубокъ. Какъ разъ такое явленіе и наблюдается въ устьичномъ аппаратѣ. Съ увеличеніемъ внутренняго давленія получается рѣзкое расширеніе щели устьица, ясно замѣтное хотя бы при сравненіи 9, IV и 9, III. Въ такомъ случаѣ мы говоримъ объ открытыхъ устьицахъ, въ противоположность устьицамъ замкнутымъ, когда внутреннія стѣнки замыкающихъ клѣтокъ соприкасаются другъ съ другомъ; на самомъ дѣлѣ, при паденіи осмотическаго давленія клѣтки хотя и не оказываются настолько тѣсно прижатыми другъ къ другу, чтобы можно было говорить о герметическомъ запорѣ, но во всякомъ случаѣ щель между ними оказывается настолько незначительной, что циркуляція газовъ, въ особенности водяного пара становится вполне неощутительной, такъ что стоматарное испареніе практически сводится къ нулю. Смѣна внутренняго давленія въ клѣткѣ тотчасъ же отзывается на щели устьица, придавая ей ту или другую величину; такимъ образомъ, устьица оказываются аппаратами, способными регулировать потерю воды черезъ испареніе.

Раскрываніе или закрываніе устьичнаго отверстія можетъ отзываться на процессѣ транспираціи въ лучшемъ случаѣ въ пропорціональной по отношенію къ поперечнику щели зависимости <sup>21)</sup>. На самомъ дѣлѣ измѣненія ширины устьичной щели вносятъ всегда значительно меньшія измѣненія диффузионнаго тока, чѣмъ это можно было бы ожидать <sup>22)</sup>. Въ спокойной атмосферѣ быстрота диффузіи водяного пара зависитъ не только отъ ширины устьичнаго отверстія, но и отъ тѣхъ влажныхъ воздушныхъ прослоекъ, которыя налегаютъ на поверхность листа и не измѣняются отъ большаго или меньшаго открыванія устьичной щели. При испареніи на вѣтру устьичная щель является лишь выводнымъ отверстіемъ цѣлой диффузионной системы, въ которую входятъ, кромѣ дыхательной полости, еще и межклетные промежутки листа; конечно, измѣненіе этой щели уже не можетъ само по себѣ имѣть такого глубокаго, рѣшающаго значенія для процесса испаренія, какъ въ первомъ случаѣ, когда паденіе упругости пара сосредоточивается въ предѣлахъ одной щели. Иначе говоря, не слѣдуетъ черезчуръ переоцѣнивать значеніе закрыванія и раскрыванія устьицъ въ процессѣ испаренія; нужно имѣть лишь въ виду, что движенія замыкающихъ клѣтокъ до извѣстной степени регулируютъ выходъ изъ растительнаго органа водяныхъ паровъ, совершенно отрѣзывая возможность ихъ диффузіи при полномъ замыканіи щели; при закрытыхъ устьицахъ испареніе стоматарное (устьичное) исключено и продолжается отдача воды лишь кути-

<sup>21)</sup> По Брауну и Эскомбу надлежитъ перечислить площадь эллипса, представляющаго собой устьичное отверстіе, на соотвѣтственную площадь круга; пропорціонально поперечнику этого круга и будетъ идти процессъ транспираціи.

<sup>22)</sup> Renner, 1910. Flora 100, 431. Сравни также Livingstone and Estabrook, 1912. Bull. Torrey Club 39, 13.



кулярнымъ путемъ. Степень открытія устьицъ зависитъ не только отъ осмотическаго давленія самихъ замыкающихъ клѣтокъ, но и отъ напряженія сосѣднихъ съ ними клѣтокъ кожицы; если его устранить, перерѣзавъ клѣтки, тотчасъ же наступитъ рѣзкое зіяніе щели устьица, хотя въ клѣткахъ замыкающихъ и не будетъ повышенія тургора. И наоборотъ, повышая внутреннее давленіе въ клѣткахъ — спутникахъ устьицъ можно вызвать пассивное замыканіе устьичной щели. Насколько глубоко отзывается и въ естественныхъ условіяхъ на механизмы закрыванія устьицъ такое воздѣйствіе сосѣднихъ клѣтокъ эпидермиса, представляется спорнымъ вопросомъ; Швенденеръ <sup>19)</sup> не признаетъ за нимъ никакого значенія, Лейтгебъ <sup>23)</sup> наоборотъ—считаетъ его очень и очень важнымъ, Дарвинъ <sup>24)</sup> держится средней точки зрѣнія; констатируемъ лишь, что совершенно достаточно однихъ активныхъ движений замыкающихъ клѣтокъ, чтобы объяснить процессъ закрыванія и открыванія устьицъ.—На микроскопическомъ препаратѣ нетрудно продемонстрировать значеніе смѣны внутриклѣточного напряженія для устьичнаго механизма. Широко открытыя устьица нетрудно заставить закрыться при помощи пласмолизирующаго раствора; перекладывая ихъ въ воду, вызываемъ вновь ихъ открываніе. Въ живомъ растеніи колебанія тургора не достигаютъ, конечно, такихъ предѣльныхъ величинъ, какъ при пласмолизѣ, и въ клѣточномъ аппаратѣ даже при вполне замкнутомъ устьицѣ оказывается еще внутреннее давленіе, равное нѣсколькимъ атмосферамъ.

Условія, при которыхъ происходитъ открываніе или замыканіе устьицъ чрезвычайно разнообразны и различны для разныхъ растений; въ общемъ, однако, можно сказать, что, благодаря работѣ устьицъ регулированіе испаренія происходитъ самымъ цѣлесообразнымъ образомъ, защищая растеніе отъ опасности завяданія. Бываютъ, правда, и случаи, когда игра устьицъ въ отношеніи регулировки испаренія едва ли можетъ признана полезной для растенія; но не нужно забывать, что устьица несутъ на себѣ не только роль влагоиспарителей, но безусловно необходимы для процесса поглощенія извнѣ углекислоты. Сокращеніе испаренія тотчасъ же отзывается и на ассимиляціи; создается коллизія между двумя противоположными затребованіями и функціи растительнаго организма должны пострадать въ томъ или другомъ направленіи. Съ подобными явленіями приходится, впрочемъ, встрѣчаться повсюду въ ближайшемъ знакомствѣ съ круговоротомъ органической природы.

Обратимся теперь къ ближайшему знакомству съ факторами, опредѣляющими такъ или иначе работу устьичнаго аппарата и прежде всего остановимся на влажности окружающей растенія атмосферы. Избыточное содержаніе водяного пара въ воздухѣ уже чисто физическимъ путемъ понижаетъ процессъ испаренія, какъ мы, впрочемъ, уже и указывали выше (стр. 61), но, вмѣстѣ съ тѣмъ, влажная атмосфера вызы-

<sup>23)</sup> Leitgeb, 1886. Mitt. a. d. bot. Inst. Graz. 1, 123.

<sup>24)</sup> Darwin, 1898. Phil. Transactions (B) 190. 531.



васть широко отверстое состояніе щелей устьиць, благодаря тому, что клѣтки замыкающія съ избыткомъ насыщаются водой; этимъ компенсируется, до известной степени, наступающее угнетеніе испаренія. Въ сухомъ воздухѣ, наоборотъ, можетъ наступить, несмотря на, казалось, вполне благоприятныя условія для повышеннаго испаренія, его замедленіе, такъ какъ при начинающемся завяданіи устьица нерѣдко быстро теряютъ воду и замыкаются. Однако такое замыканіе устьиць при увяданіи растений является далеко не общимъ явленіемъ; у многихъ растений устьица остаются широко открытыми и на совершенно увядшихъ листьяхъ и продолжаютъ выбрасывать черезъ свои щели водяной паръ, приводя растение къ чрезвычайно быстрой гибели отъ засыханія. Такія растения пріурочены, конечно, исключительно къ мѣстамъ съ постоянно повышенной влажностью воздуха; представители этого типа являются у насъ обитателями болотъ (*Alisma*, *Acorus*, *Menyanthes* и др.) или же характерно тѣневыми растениями (*Osmunda regalis*). Примѣненіе кобальтовой бумаги опять таки даетъ съ этими объектами демонстративные результаты: при помощи нея можно отчетливо констатировать быстрое закрываніе устьиць при увяданія листьевъ *Tropaeolum majus* или *Cyclamen* и, наоборотъ, непрерывную отдачу водяного пара у одного изъ перечисленныхъ растений даже изъ наполовину высохшихъ листьевъ <sup>25)</sup>. Еще сильнѣе, чѣмъ влажная атмосфера, дѣйствуетъ на открываніе устьиць смачиваніе капельно—жидкой водой. На это, напримѣръ, указываютъ результаты опыта Визнера <sup>26)</sup>, отмѣтившаго значительное повышение испаренія послѣ погруженія листьевъ растения въ воду. Иногда, впрочемъ, можетъ наступить и противоположное явленіе, если наряду съ устьичными и сосѣдніи съ ними клѣтки насосутся водою <sup>27)</sup> и своимъ тургоромъ приведутъ устьица къ пассивному замыканію, или когда щели устьиць окажутся замкнутыми капиллярно удерживаемой водой.

Другой могучій ви́шній факторъ, свѣтъ, отзывается на устьицахъ различныхъ растений опять таки далеко не одинаково. Обычно съ повышеніемъ интенсивности падающаго свѣта оказывается связаннымъ и большее открываніе устьиць, примѣромъ чему могутъ служить *Amaryllis*, *Aspidistra* и др. Съ этимъ, конечно, соединяется и опасность большого увяданія, такъ какъ уже съ чисто физической стороны испареніе повышается подъ влияніемъ падающихъ лучей. Но и здѣсь, опять таки, увяданіе листьевъ обычно предотвращается быстрымъ замыканіемъ устьиць при

<sup>25)</sup> Укажемъ на нѣсколько методовъ, позволяющихъ слѣдить за степенью открыванія устьиць: 1) микроскопическое изученіе толстыхъ поверхностныхъ срѣзовъ въ живомъ состояніи, или болѣе тонкихъ срѣзовъ, быстро фиксируемыхъ въ крѣпкомъ спирту. Lloyd, 1908 *Physiology of Stomata*. *Carneg. Public.* 82. 2) Методъ пропитыванія. Вода, спиртъ, керосинъ проникаютъ въ межклетники листа черезъ открытыя щели устьиць, но задерживаются нацѣло замыкаемъ ихъ. Molisch, 1912. *Z. f. Bot.* 4, 106. Stein, 1912. *Ber. bot. Ges.* 30, 66. Neger, 1912. *Ber. bot. Ges.* 30, 179. 3) О порогѣ Дарвина мы уже упоминали въ прим. 12. Смотри кромѣ того Balls, 1912 *Proc. R. Soc. B.* 85, 33.

<sup>26)</sup> Wiesner, 1882. *Sitzungsber. Wien* 86.

<sup>27)</sup> Kohl, 1886. *Die Transpiration d. Pflanzen etc.* Braunschweig.



первыхъ же намекахъ увиданія, наступающимъ, несмотря на продолжающееся освѣщеніе. Ш т а л ь <sup>28)</sup> показалъ, однако, что дѣло идетъ такъ далеко не всегда: нетрудно убѣдиться, что, между тѣмъ, какъ немного подвявшій и закрывшій свои устьяца листъ *Tropeolum*, положенный на прямые солнечные лучи, не показываетъ дальнѣйшаго увиданія въ теченіе ряда часовъ, другой листъ, взятый во вполне свѣжемъ состояніи и выставленный непосредственно на солнце, быстро высыхаетъ, не закрывая своихъ устьяцъ.—Заслуживаетъ вниманіе указаніе, что вліяніе свѣта на механизмъ устьичнаго аппарата объясняется присутствіемъ хлорофилла въ клѣткахъ замыкающихъ устьеце: пигментъ этотъ, какъ подробнѣе мы увидимъ ниже, способенъ вызывать образованіе въ клѣткѣ, при содѣйствіи свѣтовыхъ лучей, осмотически сильныхъ веществъ, т. е. иначе говоря, создавать условія, ведущія къ открыванію устьяцъ. Несомнѣнно, также, что свѣтъ дѣйствуетъ еще чаще и въ качествѣ «раздражителя» на клѣтки устьяца.—У многихъ растений наблюдается замыканіе устьичной щели при затемнѣніи. И въ этомъ случаѣ приходится сводить процессъ къ реакціи на раздраженіе, такъ какъ если и принимать образованіе на свѣту осмотически сильныхъ веществъ въ клѣткахъ устьяца, то съ прекращеніемъ освѣщенія они едва-ли могутъ быть настолько быстро переработаны, чтобы паденіемъ тургора вызвать замыканіе устьяца. По Лейтгебу <sup>29)</sup> замыканіе устьяцъ, наступающее въ темнотѣ, является вполне пассивнымъ, такъ какъ клѣтки замыкающія сдавливаются сосѣдними, благодаря повышенію въ нихъ тургора. Возрастаніе же тургора въ темнотѣ является общимъ и легко понятнымъ явленіемъ.—Кромѣ вліянія свѣта и влажности атмосферы изучено было также воздѣйствіе температурныхъ колебаній на ширину щели. Не останавливаясь на этихъ изслѣдованіяхъ, укажемъ только, что два разсмотрѣнныхъ фактора являются, во всякомъ случаѣ, наиболѣе важными изъ всѣхъ остальныхъ. Тѣмъ не менѣе, нѣтъ никакого сомнѣнія, что въ устьичномъ аппаратѣ растеніе обладаетъ чрезвычайно важнымъ регуляторомъ для испаренія, выполняющимъ задачу свою особенно отчетливо тогда, когда внѣшнія условія для воспріятія и отдачи воды оказываются вблизи ихъ оптимума, иначе говоря, когда растительный органъ далекъ отъ тѣхъ границъ, которыя одинаково неблагоприятны для жизни. Если мы вздумаемъ, напримѣръ, культивировать наши сельскохозяйственные культурныя растенія, вродѣ хлѣбныхъ злаковъ или табака въ условіяхъ сухого воздуха пустынь или въ вѣчно насыщенной парами атмосферѣ тропическаго дѣвственнаго лѣса, опытъ нашъ приведетъ, конечно, лишь къ самымъ печальнымъ результатамъ. Соответственно съ этимъ у всѣхъ растений, приспособившихся къ обитанію такихъ исключительныхъ по климатическимъ условіямъ мѣстностей, оказывается куча приспособленій, то умѣряющихъ до послѣдней возможности испареніе, то, наоборотъ, способствующихъ ему <sup>29)</sup>.

<sup>28)</sup> Stahl, 1894. Bot. Ztg. 52, 117.

<sup>29)</sup> Haberlandt. Physiologische Pflanzenanatomie. Schimper, 1898 Pflanzengeographie auf biol. Grundlage. Iena. Stahl, 1893. Annales Buitenzorg 11, 98; 1896, Annales Buitenzorg 13, 137.



Растенія, выработавшія приспособленія къ жизни въ сухихъ мѣстообитаніяхъ, способны, иначе говоря, сводить къ минимуму транспираціонный токъ, получаютъ названіе ксерофитныхъ; приспособившіяся, наоборотъ, къ жизни во влажной атмосферѣ, называются гигрофитами; середину между ними занимаютъ такъ называемые мезофиты, типичныя сухопутныя растенія, къ числу которыхъ принадлежитъ и большинство нашихъ культурныхъ растеній. До сихъ поръ мы говорили почти исключительно объ отношеніи къ процессу испаренія растеній—мезофитовъ и лишь иногда дѣлали указанія на примѣры изъ другихъ экологическихъ группъ; теперь мы воспользуемся случаемъ, чтобы нѣсколько ближе познакомиться съ ксеро-и гигрофитными растеніями.

Пониженіе транспираціи достигается у ксерофитовъ прежде всего путемъ особаго расположенія въ пространствѣ и своеобразной внѣшней формы испаряющихъ органовъ, т. е. листьевъ. Развитие листа въ широкую пластинку оказывается сильно благоприятствующимъ испарительному процессу, особенно, если органъ подвергается воздѣйствію прямой солнечной инсоляціи. Въ связи съ этимъ, очевидно, стоятъ приспособленія, состоящія въ томъ, что растенія избѣгаютъ чрезчуръ сильнаго освѣщенія, располагая свои листовыя поверхности въ вертикальной плоскости (растеніе—компасъ, эвкалиптъ и др., см. главу 35) и особенно тогда, когда листья оказываются способными принимать разнообразныя положенія по отношенію къ падающимъ лучамъ, въ зависимости отъ тѣхъ или иныхъ условий (см. главу 35). Еще болѣе полно оказывается приспособленіе путемъ уменьшенія поверхности, достигаемое свертываніе въ трубку прежде плоско распростертаго листа или же приближеніемъ къ шаровымъ всѣхъ внѣшнихъ очертаній организма (кактусы, молочай).

По расчетамъ Нолля <sup>30)</sup>, шарообразный безлистный кактусъ испаряетъ въ 600 разъ меньше воды, чѣмъ равная ему по вѣсу масса широколиственнаго вьющагося растенія (*Aristolochia Siph.*). Наряду съ формою и расположеніемъ листовыхъ органовъ существенную роль играетъ, конечно, строеніе ихъ эпидермиса, именно болѣе или менѣе мощное развитіе кутикулярныхъ слоевъ <sup>31)</sup>, развитіе волосяного покрова и, наконецъ, устьица.

У обитателей сухихъ мѣстностей обычно встрѣчаемся мы съ толстой кутикулой, значеніе которой возрастаетъ еще благодаря восковымъ отложеніямъ на ея поверхности и внутри ея, иначе говоря, благодаря уменьшенію способности къ поглощенію воды непосредственно соприкасающимся съ внѣшней атмосферой слоемъ растительныхъ клѣтокъ.

Присутствіе воздухоносныхъ волосковъ служитъ также могучимъ средствомъ защиты отъ испаренія, такъ какъ такой волосяной покровъ, умѣряя движеніе воздуха около поверхности растительнаго органа, создаетъ вокругъ него пространство съ застойнымъ влажнымъ воздухомъ. Но и при полной тишинѣ въ атмосферѣ волосяной покровъ несомнѣнно отзовется

<sup>30)</sup> No 11, 1893, Flora 77, 353.

<sup>31)</sup> Wiegand, 1910. Bot. gaz. 49, 430.



на скорости испарительного процесса, такъ какъ на всю его толщину будетъ увеличенъ тотъ воздушный слой, въ которомъ собственно и происходитъ диффузія водяного пара. Но, само собой разумѣется, что основнымъ моментомъ, ограничивающимъ транспираціонный токъ, является уменьшеніе числа устьичныхъ отверстій на поверхности органа, связанное нерѣдко съ чрезвычайно оригинальнымъ строеніемъ этихъ аппаратовъ. Въ особенности часто устьица оказываются расположенными на днѣ углубленій, пронизывающихъ эпидермисъ въ видѣ прямыхъ или даже извитыхъ каналовъ, нерѣдко снабженныхъ сѣуженіями и перехватами. Цѣлыя группы устьицъ оказываются иногда погруженными ниже поверхности листа на дно особыхъ желобковъ. Замедленіе испарительнаго тока, вызываемое всеми этими приспособленіями зависитъ, какъ показалъ Реннеръ <sup>32)</sup> отъ увеличенія разстоянія между насыщенной водянымъ паромъ внутренней атмосферой растительнаго органа и наружной, сравнительно сухой средой, благодаря чему и уменьшается рѣзкость паденія упругости пара; подчеркнемъ, что такое погруженіе устьицъ ниже поверхности испаряющаго органа отзывается задержкой испарительнаго тока не только на вѣтру, но и при вполне спокойномъ состояніи атмосферы. — Въ нѣкоторыхъ случаяхъ удается отмѣтить и другія приспособленія, направленные къ той же цѣли — сгладить рѣзкое паденіе упругости пара совнутри кнаружи: поверхностныя стѣнки клѣтокъ, выстилающихъ дыхательную полость, оказываются кутикуляризованными, такъ что область насыщенной водянымъ паромъ внутренней атмосферы отодвигается еще дальше вглубь органа.

Чрезвычайно любопытно, что среди ксерофитовъ встрѣчается, тѣмъ не менѣе, немало растений, транспирація у которыхъ идетъ во всякомъ случаѣ не слабѣе, а иногда даже и значительно сильнѣе, чѣмъ у обыкновенныхъ мезофитовъ, считая, конечно, на одну и ту же испаряющую площадь <sup>33)</sup>. Въ видѣ примѣра укажемъ на многія мясистыя растенія (суккуленты), т. е. на такіе организмы, у которыхъ рядъ органовъ (листья, стебли или корни) превратился въ водяные резервуары, наполняющіеся водой въ моменты ея избыточнаго поступленія, а затѣмъ обезпечивающіе расходъ воды на испареніе въ теченіе иногда круглаго года, безъ пополненія этого водяного запаса изъ почвы. Мы уже видѣли, говоря о поступленіи воды въ растеніе, что у кактусовъ корневая система оказывается совершенно поверхностной; при помощи ея можетъ быть восана влага лишь непосредственно за моментомъ ея выпаданія въ видѣ дождя; характерно, что въ клѣткахъ корневыхъ развѣтвленій этихъ растений не бываетъ высокихъ осмотическихъ давленій, которыя позволили бы воспринимать воду капиллярно или осмотически связанную. Соответственно этому, большинство этихъ суккулентовъ заселяютъ мѣстности съ правильно возвращающимися періодами дождей; въ областяхъ полной засухи, въ пустыняхъ, на примѣръ, гдѣ дождь не вы-

<sup>32)</sup> Renner. 1910. Flora 100, 451.

<sup>33)</sup> Delf, 1911 и 1912. Annals of Botany 25, 483; 26, 409.



падаетъ иногда цѣлые года, они обыкновенно не встрѣчаются <sup>34)</sup>. Такимъ образомъ, у этихъ ксерофитовъ защита отъ избыточнаго испаренія обусловливается исключительно лишь уменьшеніемъ испаряющей поверхности, а не строеніемъ эпидермальнаго слоя. Однако тѣ органы суккулентовъ, которые не играютъ роли листьевъ или замѣняющихъ ихъ ассимилирующихъ стеблей, нерѣдко чрезвычайно сильно защищены отъ избыточнаго испаренія путемъ мощнаго пробкообразованія. Въ видѣ примѣра укажемъ на клубни *Dioscorea elephantipes*, выложенные съ периферіи настоящими пробковыми пластинками.

Съ ксерофитной структурой приходится встрѣчаться еще и у многихъ другихъ растительныхъ сообществъ; ея происхожденіе и смыслъ бываютъ то совершенно ясны и понятны, то поражаютъ на первый взглядъ, своей неожиданностью. Такъ, напримѣръ, вполне понятнымъ является появленіе ксерофитной структуры у эпифитныхъ растений: организмы эти, поселяющіеся на своихъ сородичахъ, но не проникающіе вглубь ихъ тканей, нуждаются, безъ сомнѣнія, даже въ самыхъ влажныхъ тропическихъ поясахъ, гдѣ они пользуются наибольшимъ распространеніемъ, въ защитѣ отъ избыточнаго испаренія воды въ теченіе періодовъ сравнительной сухости. Совершенно естественно также, что растенія, заселяющія морскіе берега (галофиты) всей своей структурой показываютъ стремленіе защититься отъ избыточнаго испаренія: изъ субстрата, богатаго солями, будетъ ли то почва или морская вода, добыча влаги оказывается сравнительно весьма затрудненной. Впрочемъ, подробности испарительнаго процесса у галофитовъ нуждаются еще въ детальномъ изученіи <sup>35)</sup>.

Съ другой стороны весьма любопытно, что ксерофитная структура крайне нерѣдка и для многихъ обитателей торфяниковъ и болотъ. Здѣсь уже, конечно, не можетъ играть роли содержаніе солей въ почвенномъ растворѣ. Точно установленнымъ, вмѣстѣ съ тѣмъ, является оригинальный фактъ, что нѣкоторыя вещества, приходя въ соприкосновеніе съ корнями даже въ очень большихъ разведеніяхъ, рѣзко отзываются на испареніи. Такъ, напримѣръ, слабыя минеральныя кислоты понижаютъ испареніе, слабыя органическія кислоты и щелочи повышаютъ испарительный токъ <sup>36)</sup>. Съ чѣмъ это связано, остается еще совершенно неизвѣстнымъ. Фактъ этотъ, однако, даетъ намъ возможность сдѣлать предположеніе, что въ болотистыхъ и богатыхъ гумусомъ почвахъ содержатся вещества, рѣзко отзывающіяся на испареніи растеній и способныя, поэтому, вызвать появленіе ксерофитной структуры. Трудно сказать съ полной

<sup>34)</sup> Mac Dougal, 1912. *Annals, of. Botany* 26, 71. Marloth. *Das Kapland. Wiss. Ergebnisse d. Tiefseeexped. Waldivia*, 2, 3. Iena.

<sup>35)</sup> Schimper, 1891. *Bot. Mitt. aus den Tropen. Jena. Heft. 3. Stahl*, 1894. *Bot. Ztg.* 52, 136. Warming, 1909. *Oecology of plants. Oxford. Delf*, 1911, *Annals of Bot.* 25, 485 указываетъ, что у многихъ галофитовъ, подобно другимъ суккулентамъ, наблюдаются сравнительно высокія величины испаренія. Конечно, далеко не все галофиты показываютъ подобныя соотношенія.

<sup>36)</sup> Сравни Burgerstein, 1904. *Die Transpiration d. Pflanzen. Jena. Reed, Bot. Gaz.* 49, 81.



опредѣленностью, связано ли это съ присутвіемъ въ почвѣ такъ называемыхъ гуминовыхъ кислотъ, какъ полагаетъ Шимперъ, или же главными дѣятелями являются, какъ указываетъ Дахновскій, особия ядовитыя вещества, выдѣляемая бактеріальнымъ населеніемъ почвы<sup>37)</sup>.

Наоборотъ, у растений, обитающихъ въ мѣстностяхъ съ высокой влажностью атмосферы, такъ называемыхъ гигрофитовъ, наблюдаются обычно приспособленія къ избыточному испаренію. Укажемъ, напримѣръ, на форму и расположеніе листьевъ, обуславливающія быстрое стеганіе съ нихъ воды, быстрое ихъ обсушиваніе; на присутствіе въ клѣточномъ сокѣ пигментовъ и связанное съ этимъ повышенное нагрѣваніе окрашенныхъ клѣтокъ въ свѣтовыхъ лучахъ; на тонкую, легко проникаемую для воды кутикулу; на увеличеніе поверхности эпидермиса, расположеніе устьичныхъ клѣтокъ высоко надъ эпидермисомъ и т. п.

Громадное значеніе въ жизни растенія представляетъ способность организма модифицировать указанные выше приспособленія для повышения или замедленія испаренія въ зависимости отъ внѣшнихъ условій. Нужно однако помнить, что границы такой приспособляемости къ различнымъ условіямъ существованія сравнительно невелики.

Изъ всего изложеннаго ясно, что испареніе различныхъ растений или даже одного и того же организма въ различныхъ условіяхъ можетъ представить чрезвычайно различныя величины. Различные органы растений представляютъ также различную энергію испаренія. Въ обычныхъ условіяхъ листовые органы испаряютъ настолько сильнѣе всѣхъ остальныхъ, что имъ вполне можно присвоить, какъ вначалѣ и было отмѣчено, названіе испарительныхъ органовъ растенія; преобладаніе это легко объясняется развитіемъ поверхности и количествомъ устьицъ. Испареніе стеблевыхъ частей, въ сравненіи съ листомъ, обыкновенно чрезвычайно сильно понижено, благодаря пробковымъ слоямъ, плотно покрывающимъ особенно болѣе взрослыя стеблевыя части. Насколько сильно отзывается на испареніи появленіе на органѣ пробковой ткани, можетъ показать нижеслѣдующій численный примѣръ<sup>38)</sup>. Клубень картофеля съ неповрежденной поверхностью испаряетъ въ 24 часа 0,0397% своего вѣса, между тѣмъ какъ такой же клубень со снятой поверхностной кожицей отдаетъ въ видѣ водяного пара уже 2,5548%, т.-е. въ 64 раза больше.

Попробуемъ теперь разобраться въ вопросѣ, коренится ли это различіе въ способности испарять въ сущности самого растительнаго организма, или оно является болѣе или менѣе случайнымъ, однимъ словомъ, необходимо или полезна для жизненнаго круговорота растений наблюдаемая нерѣдко громадная отдача воды? Вопросъ этотъ вполне законенъ, такъ какъ цѣлый рядъ растений, прежде всего всѣ водяныя, обходятся безъ всякаго испарительнаго тока. Отвѣтъ на него дается изслѣдователями далеко не однообразный; мнѣнія расходятся настолько, что между

<sup>37)</sup> Schimper, 1898. Pflanzengeographie auf. biol. Grundlage. Jena. Dahnowski, 1910. Bot. Gaz. 49, 325.

<sup>38)</sup> По Schnee, 1907. Ueber den Lebenszustand allseitig verkorkter Zellen. Diss. Leipzig.



тѣмъ какъ одни <sup>39)</sup> смотрять на испареніе, какъ на неизбѣжное зло, другіе считаютъ его за необходимое звено въ цѣпи жизненныхъ проявленій. Но ничто, какъ ярко показываютъ намъ работы послѣднихъ лѣтъ, не можетъ быть болѣе ошибочнымъ въ области физиологии, какъ поспѣшныя обобщенія, такъ какъ въ цѣломъ рядѣ случаевъ установлены глубокія различія по отношенію къ фундаментальнымъ проявленіямъ жизни у организмовъ, съ перваго взгляда сравнительно близкихъ; не пускаясь въ подробности укажемъ хотя бы на рядъ низшихъ растительныхъ организмовъ, приспособленныхъ къ существованію въ бескислородной средѣ, иначе говоря, рѣзко отличающихся по основнымъ условіямъ жизни отъ обыкновенныхъ, нуждающихся въ кислородѣ, организмовъ. Очевидно, было бы грубой ошибкой, на основаніи того, что существуютъ растенія, обходящіяся безъ испаренія, говорить о полной ненужности этого процесса для всѣхъ остальныхъ растительныхъ организмовъ. Несомнѣнно одно: испареніе неизбѣжно для всѣхъ сухопутныхъ растеній уже благодаря ихъ строенію, такъ какъ съ остановкой его становится невозможнымъ и поступленіе и отдача другихъ газообразныхъ продуктовъ, слѣдовательно, нарушается возможность существованія для самого растенія. Растенія сухихъ мѣстностей могутъ дать намъ примѣры того, какъ далеко идетъ сокращеніе газоваго обмѣна. Если же у большинства растеній мы и не находимъ подобныхъ приспособленій противъ испаренія, то это не даетъ намъ права дѣлать заключеніе о томъ, что эти растенія не смогли ихъ выработать, а тѣмъ болѣе, что они въ нихъ не нуждались. И если мы затѣмъ встрѣчаемся съ растеніями, являющими намъ яркіе примѣры приспособленій къ увеличенію испаренія, то это наводитъ насъ на мысль, что процессъ испаренія нужно разсматривать какъ полезное въ жизни растенія явленіе. Дѣйствительно, можно привести рядъ основаній въ пользу этого воззрѣнія. Не подлежитъ, напримѣръ, сомнѣнію, что испареніе даетъ могучій импульсъ къ повышенному поглощенію изъ земли минеральныхъ солей, значеніе которыхъ будетъ выяснено въ одной изъ ближайшихъ главъ; а между тѣмъ корни растеній имѣютъ въ своемъ распоряженіи лишь чрезвычайно слабыя растворы этихъ солей и, если бы они совершали свой путь вплоть до послѣднихъ развѣтвленій въ кронѣ высокихъ деревьевъ исключительно путемъ диффузіи, на это бы уходило очень много времени. Мы знаемъ, однако, что соляные растворы передвигаются по особымъ проводящимъ путямъ, вплоть до конечныхъ клѣтокъ листовыхъ органовъ. Въ послѣднихъ при испареніи происходитъ ступненіе клѣточного сока и скопленіе, такимъ образомъ, солевыхъ частей.

Укажемъ еще на одно побочное слѣдствіе испарительнаго тока. Подставленные дѣйствию солнечныхъ лучей листья, поглощая хлорофилломъ, а иногда и другими пигментами солнечный свѣтъ, необходимо должны энергично нагреваться.

<sup>39)</sup> Volkens, 1887. Flora d. ägypt.-arab. Wüste, стр. 51. Berlin. Leclerc du Sablon, 1909. Rev. gén. 21, 295.



Непосредственныя наблюденія показываютъ, однако, что внутренняя температура растенія въ общемъ слѣдуетъ измѣненіямъ температуры виѣшней среды. Это возможно, очевидно, лишь тогда, когда нагреваніе свѣтовыми лучами постоянно контрбалансируется охлажденіемъ; а мы хорошо знаемъ, что испареніе влечетъ за собой охлажденіе; вспомнимъ лишь о томъ, что въ ободенной жизни примѣняютъ это охлаждающее воздѣйствіе испаренія воды, поливая улицы въ жаркіе дни или сохраняя воду въ пористыхъ глиняныхъ сосудахъ. Если испареніе является, дѣйствительно, регуляторомъ внутренней температуры въ растеніи, то у слабо испаряющихъ организмовъ должно наблюдаться повышенное на солнцѣ нагреваніе. И, дѣйствительно, Аскенази<sup>40)</sup> удалось установить на мясистыхъ представителяхъ растительнаго царства очень высокія, сравнительно, температуры:

		Температ. растеній:	Температ. воздуха:
<i>Sempervivum alpinum</i>	(суккулентъ)	49.3° C	} 31.0° C.
" spec.	(суккулентъ)	51.2° C	
<i>Aubrietia deltoides</i>	(для сравненія)	35.0° C	
-----			
<i>Sempervivum alpinum</i>	(суккулентъ)	32° C	} 28.1° C.
" <i>agenarium</i>	(суккулентъ)	49° C	
<i>Opuntia Rafinesquiana</i>	(суккулентъ)	43° C	
<i>Gentiana cruciata</i>	(для сравненія)	33° C	

Между тѣмъ какъ листья *Aubrietia* и *Gentiana* показывали температуры, сравнительно немного превышавшія температуру окружающей среды, мясистыя растенія нагревались даже выше 50° C. Приведенныя наблюденія представлятъ еще болѣе интереса, если мы прибавимъ, что большинство растеній не можетъ выносить безъ вреда для себя такихъ высокыхъ температуръ. Ясно становится, что тѣ растенія, которыя приспособились къ существованію въ сухомъ климатѣ, обладаютъ особой стойкостью и по отношенію къ высокой температурѣ и что далеко не всѣ организмы смогли къ этимъ условіямъ подогнать свой жизненный обиходъ. Мы видѣли выше, что у суккулентовъ нѣтъ приспособленій, сводящихъ до крайняго предѣла испарительный процессъ; было бы, поэтому, крайне любопытно изслѣдовать нагреваніе на солнечныхъ лучахъ органовъ типичныхъ по своей структурѣ ксерофитовъ.

<sup>40)</sup> Askenasy. 1875. Bot. Ztg. 33. 441. Смори также Урширунга (Ursprung, 1903, Die physikalischen Eigenschaften d. Laubblätter, Bibliotheca bot. Heft 60). Нѣкоторыя данныя у Шталя (Stahl, 1909. Beiträge z. Biologie des Chlorophylls. Jena). Шталь смотритъ на борозчатость стеблей кактусовъ, какъ на приспособленіе противъ перегрѣванія. Если бы не было бороздъ и выступовъ, вся свѣтовая энергія падала бы на значительно меньшую поверхность. Вертикальное расположеніе стеблевыхъ частей кактусовъ разсматривается указаннымъ авторомъ также, какъ приспособленіе противъ избыточнаго нагреванія. Смитъ (Smith, 1909. Annals of the Royal bot. Gardens Peradeniya, 4, 229) показалъ, что и подъ тропиками наблюдается иногда значительное нагреваніе листовыхъ пластинокъ; такъ, наиримѣръ, при температурѣ воздуха въ 25—28° (въ тѣни) листья нагревались, несмотря на обильное испареніе, до 40—43° C.



Укажемъ, между прочимъ, что Ф. Дарвинъ <sup>44)</sup> построилъ аппаратъ, автоматически регистрирующій температуру растенія и позволяющій, такимъ образомъ, выводить косвеннымъ образомъ заключенія о степени открытїя устьичныхъ щелей.

## ГЛАВА V.

### Проведеніе воды. I.

Разъ одни органы растенія отдають воду, а другіе ее воспринимають, необходимо должны существовать между ними части, воду проводящія. Функціи эти—отдачи, воспрїятія и проведенія воды выполняются подчасъ различными частями одной и той же кльтки. Такъ напримѣръ, нерѣдко на глинистыхъ поляхъ попадаетъ водоросль, такъ называемый *Botrydium granulatum*, представляющая собой маленькій, съ булавообразную головку, зеленый шарикъ, прикрѣпленный къ поверхности почвы при помощи многократно разсѣченныхъ безцвѣтныхъ корневыхъ развѣтвленій (рис. 10); зеленую шарообразную часть ботридія можно сравнить съ стеблевымъ побѣгомъ высшаго растенія, а разсѣченную безцвѣтную—съ корневой его системой, и, тѣмъ не менѣе, все растеньице представляетъ собой одну единичную кльтку, не подѣленную на части перегородками. Точно также, какъ и ботридіи, посылаетъ въ питательный субстратъ свою корневую систему однокльтный грибъ *Pilobolus*, подымая къверху свои булавообразныя плодущія гифы. При испареніи съ поверхности этихъ кльтокъ, всегда насыщенныхъ водою, прежде всего теряетъ часть влаги оболочка надземныхъ частей. Этимъ будетъ обусловлена тяга воды подсыхающими оболочками изъ ближайшихъ участков водянистой протоплазмы. Теряя воду, протоплазма, въ свою очередь, стремится покрыть потерю изъ кльточного сока, становящагося, при этомъ, болѣе концентрированнымъ въ верхней части вакуоли; путемъ диффузіи тотчасъ же начинается выравниваніе концентрации въ обоихъ

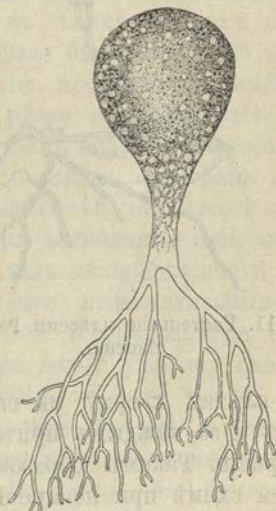


Рис. 10. *Botrydium granulatum*, увел. почти 25 разъ. По Ростафинскому изъ Sach's Vorlesungen.

<sup>44)</sup> F. Darwin, 1904. Bot. Gaz. 37, 81.

концахъ клітки и, благодаря этому, нарушеніе равновѣсія въ содержаніи воды передается вплоть до того мѣста, гдѣ можетъ произойти новое поглощеніе воды изъ почвы.

Перейдемъ къ другому, болѣе сложному примѣру; предположимъ, что въ нашемъ ботридіумѣ имѣется перегородка, раздѣляющая его на двѣ части—верхнюю—зеленую, испаряющую и нижнюю—бесцвѣтную, водопоглощающую. Ближайшія слѣдствія испаренія, вплоть до сгущенія кліточного сока въ зеленой кліткѣ, будутъ и теперь совершенно тѣ же, какъ и прежде. Но эта, испаряющая клітка граничитъ теперь уже не непосредственно съ водой, а съ другой кліткой и можетъ восполнять свой недостатокъ воды лишь путемъ осмотического изъ нея тока, пока не уравниются концентраціи кліточного сока въ обѣихъ кліточныхъ отдѣлностяхъ. Однако такого равновѣсія не можетъ наступить, пока зеленая клітка дѣятельно испаряетъ, а корневая соприкасается съ водной средой, такъ какъ вслѣдъ за всякимъ передвиженіемъ воды изъ бесцвѣт-

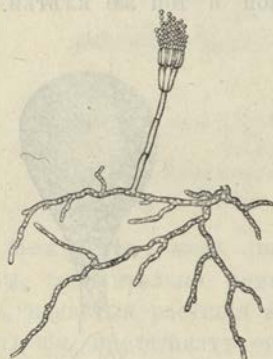


Рис. 11. Растеньице плѣсени *Penicillium glaucum*.

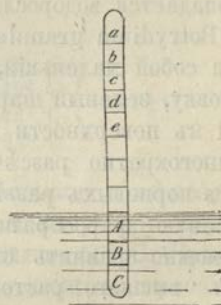


Рис. 12.

ной клітки кверху идетъ насыщаніе новыхъ количествъ влаги изъ почвы и за каждымъ притокомъ въ верхнюю зеленую клітку—усиленное испареніе. Такимъ образомъ, осмотическая тяга, устанавливающаяся въ нашей схемѣ при испареніи съ поверхности одной изъ клітокъ, непосредственно переносится на другую клітку и, благодаря этому, различіе между процессами проведенія воды въ одноклітной и двуклітной системахъ сглаживается совершенно.

Сравнительно немного усложнится вопросъ, если мы станемъ изслѣдовать испареніе у многоклітнаго плѣсневого грибка, напр. *Penicillium*'а, частью пронизывающаго своими гифами субстратъ, частью же находящагося въ воздухѣ.

Рис. 11 представляетъ небольшой экземпляръ такого грибка; горизонтальныя нити погружены въ питательный субстратъ, поднимающіяся же вертикально кверху „конидіеносцы“ приурочены къ воздушной средѣ. Всю сложную систему клітокъ этого растеньица мы можемъ свести, съ точки зрѣнія разбираемаго вопроса, на простую схему, изображенную на



рис. 12; представим себѣ клѣточную нить, въ которой клѣтки *A, B, C* погружены въ субстратъ, а *a, b, c* и т. д., находятся въ воздухѣ. Какъ только у такого организма верхушечная клѣтка *a* потеряетъ нѣкоторое количество воды путемъ испаренія, она будетъ стремиться пополнить эту недохватку изъ сосѣдней клѣтки *b*; эта клѣтка въ свою очередь испаряетъ и насасываетъ воду изъ клѣтки *c*; то обстоятельство, что надъ клѣткой *b* находится еще одна насасывающая воду клѣтка, производитъ такое же дѣйствіе, какъ если бы клѣтка *b* стала сильнѣе испарять, иначе говоря, къ насасывающему воздѣйствію клѣтки *b* на клѣтку *c* присоединяется и воздѣйствіе клѣтки *a* и эти импульсы налагаются другъ на друга и дальше, вплоть до водопоглощающихъ клѣтокъ, гдѣ механизмъ передвиженія воды оказывается уже обратнымъ: изъ клѣтки *A* высасываютъ воду всѣ клѣтки *a, b, c* и т. д., она же сама поглощаетъ воду частью непосредственно изъ окружающей среды, частью изъ клѣтки *B*, передавая такимъ образомъ, книзу на всѣ корневья клѣтки насасывающее дѣйствіе верхушечнаго испаренія.

Мы говорили до сихъ поръ о передвиженіи воды въ растительномъ организмѣ, обусловленномъ нарушеніями осмотическаго равновѣсія и идущемъ, поэтому, лишь пока есть разность въ концентраціяхъ клѣточного сока въ сосѣднихъ клѣтокъ. Можно было бы думать, что всѣ вообщѣ передвиженія воды въ растеніи происходятъ именно этимъ путемъ, но непосредственные опыты рѣзко противорѣчатъ такому предположенію. Вестермайеръ<sup>1)</sup>, вырѣзавъ полоски паренхимы изъ водяной ткани *Peperomia* и *Tradescantia* и опускалъ ихъ, давъ имъ немного подвинутъ, однимъ концомъ въ воду, наблюдая, на какомъ разстояніи отъ поверхности воды клѣтки способны восполнить свой потерянный тургоръ. Хотя обстановка опыта и дѣлала испареніе почти невозможнымъ, подъемъ воды оказывался совершенно незначительнымъ и равнялся лишь нѣсколькимъ сантиметрамъ. Иначе говоря, клѣтки, расположенныя далѣе 2—4 сант. отъ поверхности воды, уже не смогли чисто осмотическимъ путемъ восполнить недостатка въ водѣ<sup>2)</sup>.

Если бы въ указанной опытной постановкѣ удалось въполнѣ исключить всякое испареніе съ поверхности клѣтокъ, несоприкасающихся непосредственно съ водой, подача воды наверхъ могла бы быть, въ концѣ концовъ, осуществлена и путемъ осмотической тяги; но, такъ какъ передвиженіе воды встрѣчаетъ при этомъ рядъ существенныхъ сопротивленій, весь процессъ протекаетъ сравнительно медленно<sup>3)</sup> и можетъ обслуживать лишь небольшихъ, состоящихъ изъ небольшого числа клѣ-

<sup>1)</sup> Westermaier, 1884. Sitzungsber. Berlin. стр. 1110.

<sup>2)</sup> О такихъ же опытахъ упоминаетъ и Рейнке (Reinke, 1902. Ber. Bot. Ges. 20, 97): построенныя изъ паренхиматическихъ клѣтокъ ткани подводныхъ растений засыхаютъ, вынутыя частью изъ воды, почти до самой ея поверхности.

<sup>3)</sup> Нѣкоторое представленіе о темпѣ передвиженія воды диффузионнымъ токомъ могутъ дать опыты Риссельберге (Rysselberghe, 1901. Bull. Acad. Belg.; Rec. Instit. Eggera, 5, 209). Процессъ деплазмолизирования (т. е. переходъ клѣтки отъ плазмолизированнаго къ нормальному тургесцирующему состоянію) совершается у обособленной,



токъ организмовъ, вегетирующихъ въ сырыхъ мѣстахъ, иначе говоря, слабо испаряющихъ. У болѣе крупныхъ растений, а особенно у древесныхъ, гдѣ высота подъема воды измѣняется не сантиметрами, а десятками метровъ, процессъ проведенія воды уже, очевидно, не можетъ идти передачей ея отъ одной живой кѣтки къ другой; здѣсь мы должны ожидать развитія уже совершенно особыхъ проводящихъ путей характернаго и цѣлесообразнаго строенія, приспособленныхъ къ массовому проведенію влаги.

Пути эти представлены сосуда ми. За это прежде всего говорятъ намъ чисто анатомическія данныя: содержимымъ сосудовъ всегда, во всякомъ случаѣ до извѣстной части, является капельножидкая вода; удлинненная форма сосудовъ и непрерывность въ сообщеніи полостей составляющихъ ихъ кѣтокъ вполне соотвѣтствуетъ ихъ функціи; о томъ же говорить и ихъ распредѣленіе. Такъ, на примѣръ, въ корнѣ начинается сосудообразование примѣрно на той высотѣ, на которой извнѣ образуются водопоглощающіе волоски. Отсюда кверху сосудистая система тянется уже непрерывною сѣтью, принимая сбоку вливающіеся въ нее сосудистыя пучки боковыхъ корневыхъ развѣтвленій; соотвѣтственно этому, чѣмъ выше, тѣмъ больше оказывается сосудовъ и тѣмъ мощнѣе оказывается ихъ общая совокупность. Переходя въ стебель растенія, сосудистыя пути расходятся по всѣмъ вѣтвямъ и сучьямъ, по всѣмъ листовымъ черешкамъ; во всѣхъ этихъ органахъ сосуды связаны между собой въ нѣсколько отдѣльныхъ немногочисленныхъ пучковъ; въ томъ же органѣ, который является испаряющимъ по преимуществу, т.-е. въ листѣ, сосуды распредѣлены уже совершенно иначе: прежніе связные, компактные пучки разсыпаются на большое число крупныхъ и мелкихъ жилокъ, пронизывающихъ пластинку такою сложною сѣтью, что каждая испаряющаяся кѣтка или непосредственно, или посредствомъ небольшого числа паренхиматическихъ кѣтокъ оказывается связанной съ какимъ либо сосудомъ. Въ строеніи этомъ выраженъ тотъ принципъ, необходимость котораго установлена была нами выше: проведеніе воды отъ кѣтки къ кѣткѣ сведено на минимумъ,—если, конечно, каждая прилегающая къ сосуду кѣтка можетъ непосредственно черпать изъ него свой запасъ воды.

Обратимся къ физиологическимъ доказательствамъ функціи сосудистыхъ путей; лучшимъ примѣромъ послужать намъ наши деревья, у которыхъ, благодаря ихъ высотѣ, къ сосудистой системѣ предъявляются особенно серьезныя затребованія.

Видѣть съ тѣмъ здѣсь обычны длинныя участки осевого ствола или боковыхъ его развѣтвленій, лишенные испарительныхъ приспособленій и защищенные плотной пробковой оболочкой отъ потери воды; очевидно,

---

погруженной въ чистую воду растительной кѣтки въ теченіе 20—30 минутъ при наиболѣе благоприятныхъ температурныхъ условіяхъ. Процессъ плазмолиза заканчивается приблизительно въ тотъ же самый срокъ. Въ обоихъ случаяхъ, конечно, нужно считать не только съ передвиженіемъ самой воды, но и съ экзосмосомъ и эндосмосомъ плазмолизирующаго агента сквозь оболочку кѣтки.



что по такимъ участкамъ совершается лишь транспортъ воды, безъ всякаго мѣстнаго ея расходованія, благодаря чему опыты съ частичной перерѣзкой и должны особенно рѣзко и отчетливо указать намъ здѣсь на проводящіе пути. Уже анатомическія данныя указываютъ намъ, что ткань сердцевины не можетъ принимать сколько нибудь существеннаго участія въ проведеніи воды по стеблю; взрослые стволы нерѣдко бываютъ лишены сердцевины или ея, еще сохранившаяся, ткань состоитъ изъ высохшихъ, наполненныхъ воздухомъ клѣтокъ; если же клѣтки сердцевины и сохраняютъ жизненность, то всё онѣ характерно паренхиматичны, иначе говоря, весьма мало приспособлены къ цѣлямъ проведенія воды. Не то въ корѣ: здѣсь не мало вытянутыхъ въ длину и непрерывными трубами сформированныхъ элементовъ; припомнимъ лишь клѣтки колленхимы, склеренхимы и элементы ситовидныхъ трубокъ. Однако, простой опытъ съ легкостью покажетъ намъ, что и эти элементы не принимаютъ участія въ переносѣ воды по стеблю: двумя ударами ножа перерѣжемъ кору стебля нашего растенія вплоть до древесины и снимемъ вырѣзанное кольцо коры. Если такое „кольцеваніе“ примѣнено безъ поврежденія крупныхъ участковъ стебля, если позаботиться, кромѣ того, о томъ, чтобы обнаженное мѣсто не высыхало и не загнило, крона деревца остается долгое время совершенно свѣжей; прямымъ выводомъ должно быть, что вся масса воды переносится по древесинѣ ствола. Съ теченіемъ времени, конечно, наступаютъ поврежденія въ обнаженномъ участкѣ древесины; ея проводимость уменьшается и по истеченіи нѣсколькихъ лѣтъ крона неизбѣжно отмираетъ, если только поверхъ кольцевой вырѣзки не успѣютъ образоваться новые корни, непосредственно связанные съ листовой системой. Извѣстны, однако, случаи чрезвычайно долгой жизнеспособности кольцеванныхъ деревьевъ, выживающихъ, несмотря на глубокія поврежденія, вносимыя разрѣзомъ; такъ, напр., еще Трекюль <sup>4)</sup> указывалъ на липу въ лѣсѣ Фонтенебло, верхушка которой была еще совершенно свѣжа спустя 40 лѣтъ послѣ кольцеванія. Опыты съ кольцеваніемъ принадлежатъ къ числу старѣйшихъ въ физиологіи растений <sup>5)</sup>, но сохранили свою доказательную силу и до нашихъ дней <sup>6)</sup>.

Методъ исключенія покажетъ намъ и на отдѣльныхъ отрѣзанныхъ вѣтвяхъ, долго остающихся, если ихъ поставить въ воду, свѣжими, а, слѣдовательно, проводящими внутри себя воду, что вся масса воды передвигается въ толщѣ древесины. Если нижній конецъ отрѣзанной вѣтви снабдить такими вырѣзками; чтобы съ водой соприкасалась одна только ткань сердцевины, ткань коры или древесины, то лишь въ послѣднемъ

<sup>4)</sup> Trécul, 1855. Ann. sc. nat. (4). 3, 343.

<sup>5)</sup> Сравни Мёбіуса (Möbius, 1907. Bot. Cbl. Beih. 21, I, 42.

<sup>6)</sup> Уршпрунгъ (Ursprung, 1911. Verh. schweiz. naturf. Gesellschaft, I, стр. 3) отмѣчаетъ, что изъ всёхъ подобныхъ опытовъ можно сдѣлать заключеніе лишь о томъ, что растеніе можетъ обходиться безъ удаляемаго куска коры; вопросъ же о роли его въ проведеніи веществъ въ естественныхъ условіяхъ остается совершенно незатронутымъ.



случаѣ вѣтвь сохранить свою свѣжесть; черезъ кору или сердцевину растеніе не сумѣетъ пополнить растроченные запасы воды и неизбѣжно и быстро засохнетъ. При помощи опытовъ на отрѣзанныхъ вѣтвяхъ можно будетъ, затѣмъ, подойти и къ болѣе детальному рѣшенію вопроса, какіе элементы въ древесинѣ и являются собственно проводящими. Вѣдь если анатомическія данныя и указываютъ намъ на малую вѣроятность участія въ процессѣ транспорта воды такихъ элементовъ, какъ либриформъ (древесныя волокна), или древесная паренхима, наше заключеніе о роли сосудовъ мы, всетаки, имѣемъ право обосновать лишь путемъ непосредственныхъ опытныхъ доказательствъ. Перейдемъ къ нимъ. Болѣе нагляднымъ, чѣмъ точнымъ по своей постановкѣ является методъ поднятія по древесинѣ отрѣзанныхъ вѣтвей окрашенныхъ жидкостей, легко удающійся, напр. съ растворомъ эозина на всякомъ, хорошо испаряющемъ объектѣ. По окраскѣ стѣнокъ древесинныхъ элементовъ легко судить о быстромъ передвиженіи раствора въ древесинѣ; особенную демонстративность пріобрѣтаетъ опытъ, если воспользоваться прозрачными и окрашенными въ бѣлый цвѣтъ цвѣточными покроволистиками, сосудистая сѣть которыхъ оказывается интенсивно покрашенной уже послѣ недолгаго испаренія.

Опыты эти показываютъ, однако, лишь то, что жидкости способны передвигаться по сосудистымъ путямъ; но отсюда еще далеко до точнаго доказательства положенія, что и въ нормальныхъ условіяхъ токъ этотъ совершается въ растеніи исключительно по полостямъ сосудовъ. Гораздо болѣе доказательными въ этомъ отношеніи являются опыты надъ закупориваніемъ просвѣта сосудовъ чѣмъ либо постороннимъ, съ цѣлью сдѣлать ихъ непроходимыми для воды. Эльфвингъ <sup>7)</sup>, напримѣръ, ставилъ отрѣзанныя части растеній концами въ масло—какао, легко разжижающееся при сравнительно низкой температурѣ; Эррера <sup>8)</sup> примѣнилъ съ тою же цѣлью разжиженную желатину. Всѣ эти вещества, поднявшіяся подъ влияніемъ испарительнаго тока на известную высоту въ сосудахъ, затѣмъ застывали, плотно закупоривая собою полости сосудистыхъ элементовъ; вслѣдъ за этимъ быстро наступало и увяданіе растеній, несмотря на то, что ихъ отрѣзанные концы все время находились въ водѣ: очевидно, они не могли насыщаться водою, проводимость ихъ стеблевыхъ частей была сведена къ нулю. Если имѣть въ виду, что температуры плавленія желатины и масла—какао настолько низки, что нельзя и думать о поврежденіи живыхъ элементовъ древесины, нужно признать точно доказаннымъ положеніе, что основными проводящими путями транспорта воды въ растеніяхъ являются сосуды и что вся масса воды передвигается по полостямъ этихъ элементовъ, а не въ толщѣ ихъ стѣнокъ, какъ представлялъ себѣ Саксъ <sup>9)</sup>. Сдѣлаемъ тотчасъ же оговорку, что мы всетаки не имѣемъ

<sup>7)</sup> Elfving, 1882. Bot. Ztg. 40, 714.

<sup>8)</sup> Errera, 1886. Bot. Ztg. 42, 16.

<sup>9)</sup> Sachs, 1879. Arb. Würzburg 2, 291.



права безусловно исключать изъ участія въ процессѣ переноса воды и стѣнки сосудовъ, и прилегающія къ сосудамъ паренхиматическія клѣтки: нашъ опытъ даетъ намъ возможность утверждать, что въ дѣлѣ передвиженія воды растеніе не можетъ обойтись безъ просвѣта сосудовистыхъ трубокъ; объ участіи въ процессѣ другихъ элементовъ онъ не говоритъ намъ ни слова. Особенно поучительными въ этомъ направленіи являются опыты, впервые воспроизведенные Вескомъ <sup>10)</sup> и повторенные Кодемъ <sup>11)</sup> и Страсбургеромъ <sup>12)</sup>. Если крѣпко зажать стебель растенія въ тискахъ, можно сдавить просвѣты сосудовъ, заставивъ ихъ закрыться; само собой разумѣется, что вся окружающая паренхиматическая ткань окажется при этомъ смятой и раздавленной. Оказывается, что пока сосуды остаются въ своемъ сдавленномъ состояніи, стебель неспособенъ проводить воду, но способность эта тотчасъ же возвращается, какъ только послѣ снятія тисковъ сосуды эластически принимаютъ свои прежнія очертанія, открывая свои просвѣты. Описанные опыты особенно хорошо удаются въ потетометрѣ надъ растеніями, выращенными въ водныхъ культурахъ или надъ отрѣзанными вѣтвями. Сдавливаніе просвѣтовъ сосудовъ въ то же мгновеніе отражается на поступленіи воды, быстро падающемъ почти до нуля и, наоборотъ, удаленіе тисковъ сопровождается поступленіемъ воды въ сосуды, нерѣдко съ несомнѣнно большей, чѣмъ прежде, скоростью. Сжиманіе и удаленіе тисковъ можетъ быть повторено нѣсколько разъ съ однимъ и тѣмъ же результатомъ.

Мы стоимъ теперь уже передъ задачей ближе разобраться въ процессѣ поднятія воды по стеблю; но прежде попробуемъ отвѣтить на вопросъ, „какимъ путемъ проникаетъ вода въ сосудъ“. Для всѣхъ опытовъ съ отрѣзанными растительными органами вопросъ этотъ рѣшается крайне просто: вода непосредственно проникаетъ въ зіяющія отверстія сосудовъ, даже вдавливается въ нихъ атмосфернымъ давленіемъ. Не то въ неповрежденномъ, здоровомъ растеніи: здѣсь сосуды и снизу, и сбоку, всюду окружены живыми клѣточными индивидами, образуя одну непрерывную цѣпь лишь съ подобными имъ сосудистыми элементами; иначе говоря, путь въ ихъ полости для воды лежитъ чрезъ живую клѣточную оболочку. А мы видѣли уже раньше (глава 3-я), что эпидермальныя клѣтки корня способны воспринимать осмотическомъ путемъ воду изъ почвеннаго раствора, и въ началѣ настоящей главы коснулись условій, при которыхъ происходитъ передвиженіе воды отъ клѣтки къ клѣткѣ; согласно этой схемѣ вода, воспринятая корневыми волосками будетъ передвигаться къ центру корня, къ его сосудистой части въ томъ случаѣ, если въ глубже лежащихъ клѣткахъ окажется болѣе концентрированный клѣточный сокъ; передвиженіе это будетъ совершаться, пока не уравниется во всѣхъ клѣткахъ даннаго поперечнаго сѣченія корня величина осмотиче-

<sup>10)</sup> Vesque, 1883. Compt. rend. 97.

<sup>11)</sup> Kohl, 1886. Die Transpiration etc. Braunschweig.

<sup>12)</sup> Strasburger, 1891. Bau u. Verrichtungen d. Leitungsbahnen. Jena.



скаго давленія. Передвигаясь осмотическимъ путемъ отъ кѣтки къ кѣткамъ, вода поступаетъ и въ еще молодой, только что заложившійся членикъ сосуда, еще наполненный нормальнымъ кѣточнымъ содержимымъ; но когда мы перейдемъ къ мѣсту сочетанія нашего молодого сосуда съ болѣе старымъ, мы должны себѣ представить рѣзкое пониженіе осмотическаго давленія, благодаря наступающему разбавленію кѣточного сока, такъ какъ въ вполне сформированныхъ сосудахъ содержится, главнымъ образомъ, вода.—Естествененъ вопросъ, какимъ же образомъ оказывается возможной отдача воды изъ кѣточного сока паренхиматической кѣтки въ полость сосуда, въ условіяхъ, когда какъ будто бы неизбѣжнымъ является обратный ходъ процесса? Прежде чѣмъ разбираться въ этомъ, установимъ болѣе детально самый фактъ передвиженія воды.

Не трудно констатировать отдачу воды изъ паренхиматическихъ кѣтокъ въ сосуды. Стоитъ лишь срѣзать верхушку наземнаго побѣга какого либо травянистаго растенія, чтобы тотчасъ же или черезъ небольшой промежутокъ времени вызвать вытеканіе изъ пораненнаго мѣста значительныхъ количествъ сока. Вытеканіе это отчасти, конечно, можетъ быть обусловлено механическимъ выдавливаніемъ содержимаго изъ вскрытыхъ и поэтому потерявшихъ тургоръ млечниксъвъ, ситовидныхъ трубокъ и подобныхъ имъ прозенхиматическихъ элементовъ, окруженныхъ напряженными тургоромъ паренхиматическими кѣтками; на этомъ частномъ случаѣ мы останавливаться теперь не станемъ. Подчасъ можетъ наступить выдавливаніе содержимаго и изъ полостей сосудовъ—когда еще эти элементы молоды и стѣнки ихъ тонки; позднѣе возможность этого устраняется вслѣдствіе утолщенія ихъ оболочекъ. Во всякомъ случаѣ и тутъ количество выдавленнаго сока не можетъ быть сколько нибудь значительнымъ. Между тѣмъ, какъ показали, напр., опыты Гофмейстера<sup>13)</sup>, корневая система растеній подаютъ наверхъ, къ срѣзу стебля, далеко не малыя количества воды; приведемъ цифры для обыкновенной крапивы (*Urtica*) и чернаго паслена (*Solanum nigrum*):

	Часы.	Вытекло сока въ ст. <sup>3</sup> .	Объемъ корневой си- стемы въ ст. <sup>3</sup> .
<i>Urtica urens</i> . . .	99	3.025	1350
” . . .	40	11.260	1450
<i>Solanum nigrum</i> .	48	1.800	1530
” . . .	65	4.275	1900

Бросается въ глаза, что корневая система изслѣдованныхъ растеній уже въ теченіе первыхъ 2—3 дней послѣ срѣза подаютъ наверхъ массу воды, во много разъ превышающую ея собственный объемъ, иначе говоря, подача воды наверхъ идетъ на ряду съ постояннымъ насасываніемъ новыхъ и новыхъ количествъ воды изъ почвы.

Выдавливаніе воды можно наблюдать нерѣдко и на другихъ частяхъ растеній, при пораненіяхъ или срѣзахъ стеблевыхъ частей и даже

<sup>13)</sup> Hofmeister, 1862. Flora, 43, 97.



боковыхъ развѣтвленій. Общеизвѣстно, напр. явленіе „плача“ у винограднои лозы, обильно наступающее весной изъ пораненныхъ обрѣзкою мѣстъ стебля

Уже давнымъ—давно извѣстно, что при весеннемъ плачѣ вытекаютъ нерѣдко очень значительныя количества сока, представляющаго собой то почти чистую воду, то содержащаго въ растворѣ значительныя количества органическихъ и неорганическихъ веществъ, главнымъ образомъ, сахара.

Оказывается при этомъ, что сокъ этотъ выдавливается растеніемъ изъ поверхности срѣза со значительной, нерѣдко, силой, получившей названіе „корневаго давления“. Уже старѣйшіе физиологи какъ Гельзъ<sup>14)</sup> пробовали измѣрять величину этого давления тѣми же, въ общихъ чертахъ, методами, какъ дѣлается это и теперь: на обрѣзкѣ пенька укрѣпляется двукратно въ видѣ буквы V изогнутая стеклянная трубка (рис. 13), представляющая собою манометръ, наполненный непосредственно надъ поверхностью срѣза водою, а затѣмъ уже ртутью; стояніе ртутныхъ менисковъ въ обоихъ колѣнахъ позволяетъ непосредственно отсчитать величину корневаго давления.

Познакомимся ближе съ составомъ выдѣляемаго при „плачѣ“ сока, съ количественной стороны этого явленія и съ величинами давления, которое оно способно вызвать.

Анализъ выдѣленнаго при „плачѣ“ сока показываетъ, что растеніе выдѣляетъ не чистую воду, а растворъ различныхъ органическихъ соединений и неорганическихъ солей, очень различной, притомъ, концентрации. Въ сравнительно жидкомъ сокѣ, выдѣляемомъ обыкновеннымъ картофелемъ, подсолнечникомъ или винограднои лозой содержится отъ 1 до 3 вѣсовыхъ частей твердаго остатка на 1000 раствора, въ томъ числѣ  $\frac{2}{3}$  органическаго вещества у лозы,  $\frac{1}{2}$ — у подсолнечника и  $\frac{1}{3}$  у картофеля. Неорганическаа часть сухого остатка состоитъ изъ тѣхъ же обычныхъ солей, которыя нормально встрѣчаются въ растеніи; среди органическихъ соединений отмѣчены органическія кислоты, бѣлки и, главнымъ образомъ, сахара. Преобладаніе послѣднихъ особенно замѣтно для концентрированныхъ выдѣленій нѣкоторыхъ растеній: такъ, напр., въ „плачѣ“ березы оказывается 1.4—1.9% сахара, у нашего клена (*Acer platanoides*)—1.2—3.2%, у сахарнаго клена (*Acer saccharinum*) до 3.6%, у американскои агавы (*Agave americana*) даже 8.8%<sup>15)</sup>.

Количество сока, вытекающаго при „плачѣ“, колеблется въ значительныхъ предѣлахъ: иногда въ теченіе сутокъ выдѣляется лишь нѣсколько капель, иногда нѣсколько

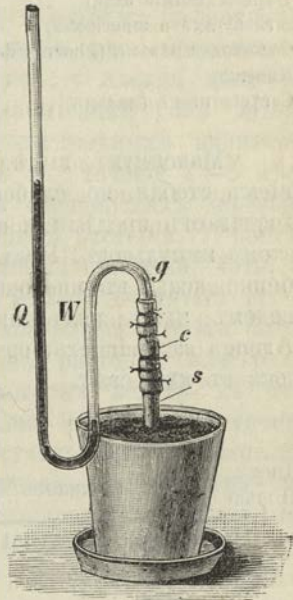


Рис. 13. Манометръ для изслѣдованія давления при „плачѣ“. На срѣзѣ пенька *s* укоренившася въ горшкѣ растенія *георинны* укрѣплена при помощи гуттаперчевой трубки *c* стеклянная изогнутая трубка *g*, наполненная водою *w*, а затѣмъ ртутью *Q* (Изъ учебника ботаники для высш. учеб. заведеній.)

<sup>14)</sup> Hales, 1727. Statical essays; 1748 въ переводѣ на нѣмецкій языкъ: Statick der Gewächse.

<sup>15)</sup> Schröder, 1869. Jahrb. wiss. Bot. 7, 261.

литровъ. Приведемъ небезинтересную таблицку, въ которой сопоставлены наблюденныя различными авторами максимальные объемы сока <sup>16)</sup>.

	Исследователь.	Выдѣлено въ сутки въ литрахъ.	
<i>Vitis aestivalis</i> . . . . .	Лоза {	Clarck . . . . .	0.227
<i>Vitis vinifera</i> . . . . .		Canstein . . . . .	1.0
<i>Arenga saccharifera</i> (пальма) . . . . .	{	Semler . . . . .	3.0
		Molish . . . . .	4.6
Береза ( <i>Betula alba</i> ) . . . . .	(Wieler)	5.1	
<i>Ostrya</i> . . . . .	(Clarck)	5.6	
Береза ( <i>Betula alba</i> ) . . . . .	(Clarck)	6.8	
Агава ( <i>Agave americana</i> ) . . . . .	(Humboldt)	7.5	
Финиковая пальма ( <i>Phoenix dactylifera</i> ) . . . . .	(Semler)	8—10 <sup>17)</sup>	
<i>Musanga</i> . . . . .	(Lecomte)	17.0 <sup>18)</sup>	
<i>Caryota urens</i> (пальма) . . . . .	(Semler)	50.0 <sup>17)</sup>	

Максимумъ выдѣленія наступаетъ обычно не тотчасъ за пораненіемъ стебля, но слабое въ началѣ выдѣленіе мало по малу усиливается, достигаетъ предѣла и вновь падаетъ безъ какихъ либо внѣшнихъ къ этому импульсовъ. Подъемъ и спаданіе этой волны при „плачѣ“ особенно ясны въ многочисленныхъ таблицахъ Баранецкаго <sup>19)</sup>; приведемъ здѣсь рядъ цифръ, данныхъ Молишемъ <sup>16)</sup> для пальмы *Arenga saccharifera*; онъ отмѣчалъ количества вытекающаго ежедневно сока въ куб. сант.

	Дни.	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.
Днемъ . . . . .	} Выдѣлилось	440	500	1500	1400	1300	2050	1640
Ночью . . . . .		675	1080	2175	2900	3350	1350	—
Всего въ 24 часа .		1175	1580	3675	4300	4650	3400	—
	Дни.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.
Днемъ . . . . .	} Выдѣлилось	—	—	—	—	—	—	—
Ночью . . . . .		—	—	—	—	—	—	—
Всего въ 24 часа .		1440	3600	2500	1140	700	175	0

Количества сока, выдѣляющагося въ теченіе 24 часовъ, постепенно нарастаютъ, достигая ясно выраженнаго максимума на 5-ый день, затѣмъ вновь падаютъ, достигая нуля на 14-ый. Слѣдуетъ, однако, отмѣтить, что паденіе это идетъ далеко не равномерно: на 9-ый день отмѣченъ новый, хотя нѣсколько меньшій, максимумъ. Быть можетъ, въ этомъ второмъ подъемѣ сыграли роль и внѣшнія условія обстановки, въ которой

<sup>16)</sup> Сравни. Pfeffer, Physiologie, 1, 240. Wieler, 1893. Cohn's Beiträge z. Biologie der Pflanzen. 6, 1. Molisch, 1898. Sitzungsber. Wien. Akad. 107, 1, 1247.

<sup>17)</sup> Данныя Землера (Semler), можетъ быть, и не совсѣмъ точны; Молишъ (Molisch), работая съ тѣми же растениями, не получалъ такихъ высокихъ цифръ.

<sup>18)</sup> Вычислено по даннымъ, относящимся къ 10-часовому періоду.

<sup>19)</sup> Baranetzky. 1873. Abh. Naturf. Ges. Halle 13, 3.



воспроизводился опытъ; но нужно имѣть въ виду, что неправильности въ ходѣ „плача“, нерѣдко гораздо болѣе значительныя, чѣмъ въ приведенномъ примѣрѣ, обычны для всѣхъ протоколовъ и записей опытовъ съ „плачемъ“, даже такихъ, которые производились въ лабораторной обстановкѣ, устраняющей всякія колебанія вышнихъ факторовъ; приходится, значитъ, думать, что такая неравномѣрная работа растенія зависитъ уже отъ внутреннихъ, присущихъ природѣ самого организма причинъ.—Изъ таблицы ясна, кромѣ того, характерная особенность: количества сока, выдѣленныя при дневномъ плачѣ, значительно ниже выдѣленій въ теченіе ночи.

Продолжительность „плача“ также колеблется въ значительныхъ предѣлахъ. У пальмъ, напримѣръ, выдѣленіе сока продолжается съ момента пораненія въ теченіе 2—3 мѣсяцевъ, у *Agave* даже нѣсколько лѣтъ; американская агава (*Agave americana*), сокъ которой идетъ, подобно пальмовому, на изготовленіе алкогольныхъ напитковъ, „плачетъ“, какъ указалъ еще Гумбольдтъ въ теченіе 4—5 мѣсяцевъ. Болѣе коротокъ періодъ этотъ у нашихъ европейскихъ деревьевъ (не болѣе 1 мѣсяца) и еще короче у небольшихъ растеній. У послѣднихъ періодъ „плача“ продолжается лишь нѣсколько дней, хотя, конечно, эта минимальная продолжительность не можетъ считаться прочно установленной. Дѣйствительно, уже на самой поверхности сръза быстро наступаютъ, благодаря реакціи со стороны самого растенія, или благодаря развитію бактерій, такія измѣненія, которыя ведутъ къ закупориванію просвѣтовъ сосудовъ, а, слѣдовательно, остановкѣ истеченія. Обновленіе сръза позволяетъ нерѣдко констатировать возобновеніе и „плача“. Во всякомъ случаѣ, конечно, корневая система, лишенная сръзомъ своихъ наземныхъ частей, въ концѣ концовъ необходимо прекращаетъ выдѣленіе воды, погибая отъ недостатка питанія.

Такъ какъ и продолжительность „плача“, и суточная его интенсивность обнаруживаютъ специфическія и индивидуальныя колебанія, ясно, что и все количество сока, выдѣляемое тѣмъ или другимъ растеніемъ въ періодъ „плача“, оказывается чрезвычайно различнымъ. Громадныя количества сока выдѣляются растеніями, у которыхъ „плачъ“ интенсивенъ и продолжителенъ, какъ, напр., у агавъ и пальмъ. Одно растеніе агавы даетъ, по Гумбольдту до 1000 литровъ сока, одно соцвѣтіе пальмы *Agave* выдѣляетъ по Землеру до 250 литровъ, по Молишу же <sup>16)</sup> лишь 18—29 литровъ. Съ меньшими цифрами встрѣчаемся мы и у нашихъ средне-европейскихъ растеній; такъ, напр., Вилеръ <sup>16)</sup> получилъ отъ одного экземпляра березы въ теченіе 8 дней 36 литровъ сока.

У того же ученаго <sup>20)</sup> находимъ мы сопоставленіе многочисленныхъ данныхъ относительно максимальныхъ величинъ давленія, развиваемаго корневой системой при „плачѣ“. Отсылая за подробностями къ оригинальной работѣ, приведемъ нѣсколько характерныхъ цифръ. Сравни-

<sup>20)</sup> Wieler, 1893. Cohn's Beitr. z. Biologie 6, 122.



тельно низкія величины давления даютъ травянистыя растенія; петунія (*Petunia*) 7 mm. ртутнаго столба, лебеда (*Chenopodium*)—16 mm.; клещевина (*Ricinus*) даетъ уже 334 mm., обыкновенная крапива (*Urtica dioica*) 462 mm.; опыты надъ виноградной лозой (*Vitis vinifera*) дали уже 900—1100 mm., надъ березой (*Betula alba*)—1038 mm.; Кларкъ отмѣтилъ для другаго вида березы (*Betula lenta*) давление въ 1924 mm. ртути. Выражая давление въ атмосферахъ, мы увидимъ, что у клещевины, напр., оно равно  $\frac{1}{2}$  атмосферы, у березы (*Betula lenta*) даже  $2\frac{1}{2}$  атмосферамъ; повидимому, это—наибольшія цифры, которыя наблюдаются при нормальномъ „плачѣ“ корня. Впрочемъ, при нѣкоторыхъ условіяхъ, о которыхъ вскорѣ скажемъ нѣсколько словъ, могутъ быть констатированы и гораздо большія величины корневаго давления. Такъ, напр., Фигдоръ <sup>21)</sup> у тропическихъ деревьевъ, Бёмъ <sup>22)</sup> и Молишь <sup>23)</sup> у средне-европейскихъ породъ отмѣтили давления, достигающія до 6 и даже 8 атмосферъ.

Точно такъ же какъ и количество вытекающаго сока, такъ и давление при „плачѣ“ не достигаетъ съ самаго начала своей максимальной величины, а понемногу нарастаетъ и затѣмъ, также постепенно, спадаетъ. Периодическимъ колебаніямъ въ количествѣ вытекающаго сока соответствуютъ и периодическія измѣненія корневаго давления; изъ ряда неправильныхъ колебаній выдѣляются закономѣрныя суточные и годичныя періодичности. Связь между количествомъ вытекающаго сока и давлениемъ, подъ которымъ онъ вытекаетъ, ясно выражается однообразной для обѣихъ величинъ періодичностью; крайне вѣроятно, что общія причины движуть періодическими колебаніями „плача“ и корневаго давления. Однако, изъ этого не слѣдуетъ выводить заключенія, что оба эти явленія и въ другихъ отношеніяхъ тѣсно связаны другъ съ другомъ. Дѣло въ томъ, что и при низкомъ, сравнительно, давленіи можетъ быть выдѣлено много сока, и, наоборотъ, при высокихъ цифрахъ корневаго давленія „плачъ“ можетъ быть крайне незначителенъ. Примѣромъ послѣдняго могутъ служить какъ разъ тѣ случаи изслѣдованныхъ Молишемъ <sup>23)</sup> особенно высокихъ давленій, которые мы отмѣтили выше. Объясненіе имъ нужно, повидимому, искать въ предположеніи, что участіе въ выдѣленіи воды принимали сравнительно многочисленныя клѣточные индивиды. Если эти клѣтки ограждены отъ окружающихъ еще и непроницаемыми для воды слоями, естественно ждать наступленія при «плачѣ» высокихъ величинъ давленія. Не лишено значительной доли вѣроятія, что и въ корневой системѣ обычныхъ растеній нѣкоторыя клѣтки выталкиваютъ воду съ такой же, сравнительно огромной, силой; но такъ какъ сосѣднія клѣтки подъ такимъ давленіемъ уже свободно фильтруютъ сквозь себя сокъ, то при помощи манометра намъ приходится отмѣчать лишь результатъ нала-

<sup>21)</sup> Figdor, 1898. Sitzungsber. Wien. Akad. 107, I, 641.

<sup>22)</sup> Boehm, 1892. Ber. bot. Ges. 10, 339.

<sup>23)</sup> Molisch, 1902. Bot. Ztg. 60, 45.



гающихся другъ на друга секреціи и фильтраціи, и высокія цифры тургора отдѣльныхъ клѣтокъ тонуть въ низкихъ цифрахъ суммарныхъ отчетовъ.

Чрезвычайно любопытно, поэтому, отмѣтить, что рядъ манометровъ, приложенныхъ къ одному и тому же стволу на различной высотѣ <sup>24)</sup>, далеко не всегда показываютъ равномерное паденіе давленія по мѣрѣ поднятія наверхъ и что колебанія давленія въ каждомъ изъ манометровъ протекають нерѣдко независимо отъ сосѣднихъ. Объясненіе этому явленію нужно искать въ томъ, что давленіе при «плачѣ» можетъ возникать не только въ корневыхъ клѣткахъ, но и въ элементахъ, входящихъ въ составъ всякаго другаго органа растенія, вродѣ стебля, листа, цвѣтоножки и т. п., и что отдѣльные участки растительнаго тѣла не стоятъ другъ съ другомъ въ непосредственной связи. Къ послѣднему вопросу мы обратимся черезъ нѣсколько страницъ, теперь же перейдемъ къ знакомству съ условіями, вызывающими «плач».

Основнымъ условіемъ возможности «плача» является присутствіе живыхъ клѣтокъ вблизи сосудовъ. Убиваніе растенія безусловно прекращаетъ «плачъ», и длинный рядъ разнообразныхъ агентовъ, понижающихъ жизнѣдѣтельность растительнаго организма, не убивая его, задерживають и «плачъ». Такъ, напр., Вилеръ <sup>16)</sup> показалъ, что удаленіе кислорода (остановка кислороднаго дыханія) отзывается немедленно на „плачѣ“ его полнымъ прекращеніемъ; такъ же вліяетъ и хлороформъ. Мы говоримъ поэтому, что „плачѣ“ растеній есть жизненный процессъ.

Вторымъ необходимымъ условіемъ для «плача» является избыточное доставленіе воды къ клѣткамъ органа въ состояніи «плача»; этого можно достигнуть, облегчая воспріятіе воды и задерживая ея отдачу. Если мы имѣемъ дѣло съ корневой системой растенія, мы станемъ щедро поливать почву, въ которой она развита, въ случаѣ же наземныхъ органовъ постараемся задержать ихъ испареніе, насыщая атмосферу водяными парами. У нашихъ древесныхъ породъ „плачѣ“ лучше всего обнаруживается раннею весною, до распусканія листьевъ, когда вся корневая система и весь стволъ переполнены водою, а потери черезъ испареніе еще сравнительно крайне незначительны. Если же срубить дерево среди лѣта, то даже послѣ хорошей поливки не наблюдается и признаковъ выдѣленія воды съ поверхности сѣза; наоборотъ даже, вылитая на поверхность раны вода жадно всасывается пенькомъ. Но если мы такимъ путемъ достигнемъ накопленія значительнаго количества воды въ корневой системѣ, тогда уже становится замѣтнымъ выдѣленіе воды, устанавливается положительное корневое давленіе и начинается «плачъ»; прежде же въ стволѣ господствовало, какъ говорятъ, отрицательное давленіе, т. е. давленіе меньше атмосфернаго.

<sup>24)</sup> Brücke, 1844. Annalen d. Physik u. Chemie 63, 193. (Ostwald's Klassiker N° 95).



Третьим основным условием для «плача» растений является определенная температура, различная для разных растений. У одних «плач» наблюдается уже при  $0^{\circ}$ , у других, напр., у тыквы, первые признаки «плача» намечаются лишь при  $7-9^{\circ}$  С. По мере повышения температуры энергичность «плача» возрастает у всех растительных организмов; к сожаленью, подробных исследований в этом направлении почти нет. На ряду с указанными тремя основными факторами, отзывющимися на ход «плача» растений, слѣдует упомянуть еще и о свѣтѣ, играющем также некоторую роль; ближе останавливаться на его вѣдѣтельности мы не станем. Смѣной в сочетаніях и интенсивности всех этих вѣдѣтельных факторов обуславливаются, конечно, соответственные измѣненія в количествѣ выдѣляемого сока и давленія, им вызываемомъ; естественно напрашивается и заключеніе, что тѣ періодическія колебанія, о которыхъ выше шла рѣчь, и сводятся къ воздѣйствію этихъ вѣдѣтельныхъ причинъ. И, дѣйствительно, казалось, на основаніи данныхъ Баранецкаго, что это можно считать вполне доказаннымъ; однако, новѣйшія изслѣдованія показываютъ, что такое объясненіе періодичности «плача» далеко не исчерпываетъ наблюдаемыхъ фактовъ <sup>25)</sup>.

Значительную роль в явленіяхъ «плача» играет и пораненіе. Нерѣдко вытекание сока начинается вслѣд за нанесеніемъ раны растенію; очевидно, что в этомъ случаѣ, уже до пораненія существовалъ напоръ воды в сосудистые пути, и рана лишь открыла выходъ этому току. В другихъ случаяхъ «плачъ» устанавливается лишь черезъ нѣсколько дней послѣ пораненія и, слѣдовательно, вызывается имъ. Издавна ходячимъ являлось представленіе, что богатый сахаромъ сокъ, вытекающій изъ пораненныхъ мѣстъ на молодыхъ соевѣтияхъ нѣкоторыхъ пальмъ (*Cocos nucifera*, *Arenga saccharifera*), вызывается дѣятельностью жорневого давленія. Оказывается, однако, какъ показалъ Молишъ <sup>26)</sup>, что корневого давленія у этихъ пальмъ нѣтъ вовсе, что ни изъ пней срубленныхъ деревьевъ, ни изъ отверстій, просверленныхъ в стволахъ, не вытекаетъ ни капли сока, что даже одиночные порѣзы соевѣтей не вызываютъ истеченія. Характерный «плачъ» наступаетъ лишь тогда, когда у кокосовой пальмы, напримѣръ, в теченіе ряда дней наносятся все новыя и новыя пораненія на концахъ соевѣтей, в случаѣ же сахарной пальмы (*Arenga*) повидимому необходимы и еще болѣе энергичныя раздраженія, такъ какъ малайцы уже за 4 или 5 недѣль до начала цвѣтенія начинаютъ наносить поврежденія у основанія цвѣтоноснаго початка при помощи особыхъ деревянныхъ молотковъ; только тогда удаденіе распускающагося соевѣтей вызываетъ массовое выдѣленіе сока. Наблюденія эти далеко не единичны. У нашихъ видемичныхъ деревьевъ Бемъ <sup>27)</sup> наблюдалъ громадныя давленія в 8 и болѣе атмосферъ на манометрахъ, уже давно вмазанныхъ в отверстія стволовъ. Молишъ <sup>28)</sup> подчеркнул, что эти давленія не имѣютъ никакой связи съ корневымъ давленіемъ, такъ какъ во время опыта деревья были покрыты листвою и в

<sup>25)</sup> Остаются, напр., совершенно непонятными индивидуальныя отклоненія. Одинъ изъ яркихъ примѣровъ въ этомъ отношеніи зарегистрированъ Вилеромъ, отмѣтившимъ у двухъ экземпляровъ черной ольхи (*Alnus glutinosa*), одинаковаго возраста и находившихся въ одинаковыхъ вѣдѣтельныхъ условіяхъ, діаметрально противоположныя соотношенія. У одного изъ нихъ минимумъ «плача» падаль на утреннею часъ, а максимумъ на вечернею, у другого же какъ разъ наоборотъ. Если имѣть въ виду, что упомянутый ученый не нашелъ у березы низакой періодичности в вытекании сока, станетъ ясно, насколько мы вообще еще далеки отъ исчерпывающаго объясненія явленія «плача».



свѣжихъ отверстіяхъ, какъ и слѣдовало ожидать, не показывали никакого или даже отрицательное давленіе. Такимъ образомъ, въ этомъ случаѣ выдѣленіе сока устанавливается лишь постепенно, какъ слѣдствіе пораненія, и въ ближайшей связи съ пораненнымъ мѣстомъ; по всей вѣроятности его нужно связывать съ жизнедѣятельностью кѣловокъ, образовавшихся или разросшихся вслѣдствіе пораненія. вмѣстѣ съ тѣмъ вблизи пораненія наблюдаются и въ сосудахъ разнообразныя новообразованія, выполняющія полости ихъ и дѣлающія соотвѣтственную часть древесины трудно пропиаемой для воды. Этимъ легко объясняется странный съ перваго взгляда фактъ значительнаго нарастанія чисто мѣстныхъ давленій, между тѣмъ какъ рядомъ можетъ быть и недостатокъ въ водѣ.

Молишь говорить въ этихъ случаяхъ о мѣстномъ «плачѣ» и не лишено большей вѣроятности, что и вездѣ, гдѣ констатированъ былъ «плачъ» на отрѣзанныхъ вѣтвяхъ и даже листьяхъ <sup>26)</sup> мы имѣемъ дѣло съ «мѣстными» явленіями «плача».

Явленіе „плача“, въ томъ видѣ, какъ оно трактовалось нами до сихъ поръ, конечно, весьма интересно для физиолога, но съ точки зрѣнія растительной экономіи оказывается лишь вреднымъ и патологическимъ процессомъ. Внѣ зависимости отъ того, вытекаетъ ли изъ раны чистая вода или концентрированный растворъ сахара, растеніе несетъ невоснаградимыя потери. Возьмемъ, однако, не поврежденное растеніе; и у него мы должны признать существованіе напора воды въ сосудистые пути. Правда, этотъ напоръ мы можемъ обнаружить, лишь срѣзывая часть растенія, но уже то обстоятельство, что выдѣленіе сока начинается въ опредѣленныхъ условіяхъ и у опредѣленныхъ растеній тотчасъ же за пораненіемъ стебля или вѣтви, дѣлаетъ крайне вѣроятнымъ, что и до пораненія внутри растительнаго тѣла существовало опредѣленное давленіе сока. Можно привести и еще болѣе характерныя доказательства. Т. Гартигъ <sup>27)</sup> уже давно сдѣлалъ наблюденіе, что весной, до распусканія листьевъ, изъ почекъ граба и другихъ деревьевъ выступаетъ сокъ безъ какихъ либо замѣтныхъ снаружи поврежденій. Страсбургеру <sup>28)</sup> удалось позднѣе показать, что эти высачиванія капелекъ жидкости зависятъ отъ возрастанія внутренняго давленія въ сосудахъ и что они выдѣляются изъ мѣстъ прикрѣпленія прошлогоднихъ листьевъ, пробивая пробковую ткань. Явленіе это наблюдается далеко не каждый годъ и не на всѣхъ вообще экземплярахъ граба, почему и нужно думать, что здѣсь мы имѣемъ дѣло съ исключительно высокимъ давленіемъ, достаточнымъ не только для того, чтобы вдавить воду вплоть до мелкихъ развѣтвленій боковыхъ вѣтвей, но и способнымъ пересилить сопротивленіе ткани, закрывающей выходы изъ листовыхъ слѣдовъ.

Рѣдкое у древесныхъ растеній, выдѣленіе капельножидкой воды у травянистыхъ является обычнымъ процессомъ: при благопріятныхъ условіяхъ, т. е. при повышенной влажности почвы и задержанномъ испареніи, какъ, напр., ночью, дѣятельность корневой системы оказывается настолько повышенной, что вода, продавливаемая сквозь всю

<sup>26)</sup> Pitra, 1878. Jahrb. wiss. Bot. 11, 437.

<sup>27)</sup> Th. Hartig, 1853. Bot. Ztg. 11, 478; 1862. Bot. Ztg. 20, 85.

<sup>28)</sup> Strasburger, 1891. Bau u. Verrichtungen d. Leitungsbahnen, стр. 840. Jena.



сосудистую систему растенія высачивается въ видѣ капелекъ въ мѣстахъ наименьшаго сопротивленія фильтраціи. Классическимъ примѣромъ могутъ служить листья ароиднаго *Colocasia antiquorum* и другихъ еще сородичей, вродѣ *Remusatia vivipara*. У этихъ растеній капли воды выдѣляются исключительно изъ острой верхушки листа, быстро слѣдуя одна за другой. Подробное описаніе процесса выдѣленія воды у *Colocasia* дано намъ въ послѣднее время Молишемъ<sup>29)</sup>. Молодой, еще не вполне развитой листъ высачиваетъ изъ своей верхушки до 163 небольшихъ капелекъ въ минуту, отдѣляющихся съ большою силой и отлетающихъ въ сторону; старые листья образуютъ до 190 крупныхъ капелекъ въ минуту, спокойно спадающихъ на полъ. Одинъ листъ можетъ выдѣлить въ теченіе ночи до 100 г. воды; выдѣленная жидкость содержитъ лишь незначительные слѣды органическихъ и зольныхъ веществъ.

То же явленіе, отличающееся отъ описаннаго у *Colocasia* лишь своимъ размахомъ, наблюдается и у большинства нашихъ эндемичныхъ или разводимыхъ въ культурѣ растеній. Постоянно приходится отмѣчать появленіе, особенно послѣ теплыхъ, влажныхъ ночей, на верхушкѣ листа, на зубцахъ листовой пластинки, или же гдѣ нибудь въ другомъ мѣстѣ листовой поверхности небольшихъ, напоминающихъ росу, капелекъ. Не трудно доказать, что мы имѣемъ здѣсь дѣло съ выдѣленіемъ самого растенія, а не съ пассивнымъ осажденіемъ влаги изъ воздуха; прежде всего укажемъ хотя бы на то, что обычно выдѣленіе капелекъ совершается лишь молодыми листьями, между тѣмъ какъ капли росы осѣдаютъ безразлично на молодыхъ и старыхъ листьяхъ. Эти водяныя капельки мало-по-малу увеличиваются, стекаютъ внизъ, замѣняются новыми и новыми, но никогда, конечно, интенсивность процесса не достигаетъ и доли того, что наблюдается у *Colocasia*. Обычными объектами для наблюденія надъ выдѣленіемъ капельно-жидкой воды могутъ служить верхушки листьевъ злаковъ (поле со всходами овса!), зубцы листьевъ фуксіи (*Fuchsia*), манжетки (*Alchemilla*), капусты (*Brassica*) и картофеля (*Solanum tub.*). Капуцины (*Tropaeolum*), фасоль (*Phaseolus*), многія крапивныя и туовыя и цѣлый рядъ другихъ листовыхъ органовъ или покроволистиковъ цвѣтка высачиваютъ воду не только изъ края листовъ, но и съ поверхности ихъ.

Выдѣленіе это воспроизводится помощью особыхъ органовъ, такъ называемыхъ „гидатодъ“.

Въ большинствѣ случаевъ роль выдѣляющихъ воду органовъ играютъ особыя устья, отличающіяся величиной, а также неподвижностью замыкающихъ клѣтокъ отъ обычныхъ воздушныхъ устьицъ, и носящія поэтому названіе „водяныхъ устьицъ“. Устья эти собраны по нѣскольку или расположены по одиночкѣ на верхушкахъ органовъ, выдѣляющихъ воду; сквозь ихъ щели и продавливается наружу вода, сначала скопившаяся въ пространствѣ подъ устьищемъ, соответствующемъ такъ называемой „дыхательной полости“ (ср. стр. 63). Въ непосредственной связи

<sup>29)</sup> Molisch, 1903. Ber. bot. Ges. 21, 381.



съ такими функционально измененными дыхательными полостями оказываются, обыкновенно, окончания сосудистых пучковъ. Въ простѣйшихъ случаяхъ (напр., у злаковъ и конскихъ бобовъ (*Vicia Faba*), рис. 14) оказывается, что конечные членики трахеидъ подходят непосредственно къ „дыхательной“ полости; отдѣльные участки ихъ оболочекъ граничатъ съ межклеточными пространствами, или отдѣлены отъ нихъ чрезъвычайно рыхло расположенной паренхимной тканью. Особенно характерной чертой и является эта рыхлость строения окружающей сосудистой пучекъ ткани, обычно плотно, безъ всякихъ промежутковъ сомкнутой вокругъ проводящихъ элементовъ. Въ болѣе дифференцированныхъ водовыдѣлительныхъ органахъ, примѣрами которыхъ могутъ служить гидатодеи фуксии (*Fuchsia*) и первоцвѣта (*Primula*, рис. 15), конечныя въ пучкѣ трахеиды расыпаются кистью, рыхло лежа въ среди мелко-паренхиматическихъ клетокъ, заполняющихъ также довольно крупный промежутокъ

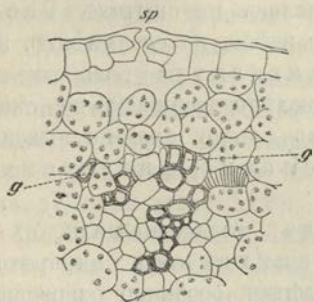


Рис. 14. Водяное устье конскихъ бобовъ (*Vicia Faba*) на поперечномъ разрѣзѣ листа <sup>30)</sup>, *Sp*—устье, *g*—сосуды, граничащія съ межклеточниками.

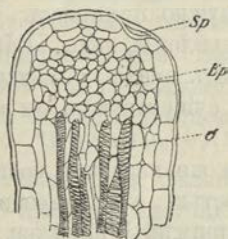


Рис. 15. Продольный разрѣзъ листового зубца китайскаго первоцвѣта (*Primula sinensis* <sup>31)</sup>), *Sp*—щель устья, *Ep*—эпитема, *G*—сосуды.

между концемъ пучка и водянымъ устьцемъ. Паренхима эта (такъ называемая эпитема, *Ep.* на рис. 15) состоитъ изъ гораздо болѣе мелкихъ клетокъ, чѣмъ мезофиллъ листа и нерѣдко оказывается отъ него отрѣзанной слоемъ опробковѣвшихъ оболочекъ; другъ съ другомъ онѣ соединены сравнительно рыхло, оставляя массу межклеточниковъ, нормально, даже и въ отсутствіи секреціи, наполненныхъ водою.

У названныхъ выше растений (за исключеніемъ, быть можетъ, растений изъ сем. крапивныхъ и артокарповыхъ) эпитема играетъ, повидимому, роль фильтра. Только при положительномъ давленіи въ сосудистой системѣ возможно выдѣленіе капельножидкой воды, наступающее въ мѣстѣ наименьшаго сопротивленія; изъ полостей трахеидъ вода просачивается въ межклеточныя пространства эпитемы и черезъ щель устья выступаетъ наружу. Соотвѣтственно этому всѣ тѣ внѣшнія условія, которыя

<sup>30)</sup> По Габерландту (Haberlandt, 1895. Sitzungsber. Wien. Akad. 104, I. 35. Taf. 3.

<sup>31)</sup> Тамъ же, таблица 4.

способствуютъ поднятію корневаго давленія, благопріятствуютъ и дѣятельности гидатодъ; выдѣленіе воды можно вызвать и въ необычное время при помощи умѣреннаго подогрѣванія и повышенія содержанія влаги въ почвѣ и атмосферѣ. Причинная связь между описываемымъ явленіемъ и давленіемъ въ сосудахъ была установлена уже давно простымъ методомъ вдавливанія въ отрѣзанныя вѣтви растений воды подъ давленіемъ около 20 сант. ртутнаго столба; при этомъ наблюдается, обыкновенно, обильное выдѣленіе капель изъ гидатодъ.

Если взять вмѣсто воды растворъ краски, неспособной проникать внутрь плазмы, окажется, что изъ зубцевъ листа станетъ вытекать окрашенная жидкость <sup>32)</sup>; нужно думать, поэтому, что эпитема гидатоды со своими живыми клѣтками не принимаетъ активнаго участія въ выдѣленіи воды. Еще ярче доказано это Габерландтомъ <sup>33)</sup>: онъ показалъ что послѣ убиванія эпитемы, напр. сулемой, выдѣленіе воды идетъ по прежнему. Лишь у представителей двухъ семействъ, именно крапивныхъ и артокарповыхъ выдѣленіе воды останавливалось въ опытахъ Габерландта послѣ отмиранія клѣтокъ эпитемы; здѣсь, по его мнѣнію, эпитемамъ нужно приписать другую, болѣе „активную“ роль въ процессѣ выдѣленія воды. Впрочемъ, другіе изслѣдователи <sup>34)</sup> не смогли подтвердить этихъ данныхъ, такъ что теперь далеко еще не выясненъ вопросъ, существуютъ ли наряду съ эпитемами—„фильтрами“ и эпитемы—„насосы“.

Что же касается собственно гидатодъ, то среди нихъ съ несомнѣнностью установлено существованіе активныхъ аппаратовъ. Такъ напримѣръ, нерѣдки эпидермальныя клѣтки, особенно разросшіяся въ видѣ волосковъ, способныя выдѣлять капельножидкую воду. Укажемъ хотя бы на выстилающія внутреннія полости у Петрова креста (*Lathraea*) <sup>35)</sup> волоски, особенно же на железки разныхъ насѣкомоядныхъ растений. Уже то обстоятельство, что между этими образованіями и сосудистыми пучками нѣтъ непосредственной связи, указываетъ на невозможность непосредственнаго фильтрованія воды.

Иногда удается также наблюдать выдѣленіе капельножидкой воды и на отрѣзанныхъ вѣтвяхъ, при полномъ, слѣдовательно, исключеніи возможности корневаго давленія.

Здѣсь играютъ роль, по всей вѣроятности, осмотическія силы и дѣятельность этихъ клѣтокъ идетъ тѣмъ же порядкомъ, какъ и въ паренхимѣ корня, нагнетающей воду въ сосудѣ; рѣзкое различіе между ними лишь въ расположеніи въ тѣлѣ растенія, въ сущности же всѣ органы, работающіе въ качествѣ односторонне нагнетающихъ насосовъ мы могли бы объединить подъ общимъ названіемъ „водяныхъ железъ“.

<sup>32)</sup> Moll, 1880. Verslagen u. Meded. Akad. d. Wet. Naturk. R. 2. Deel. 15.

<sup>33)</sup> Haberlandt, 1894. Sitzungsber. Wien. 103, I, 489.

<sup>34)</sup> Сравни Spanjer, 1898. Bot. Ztg. 56, 33 (также Bot. Ztg. 56, II, 177, 241, 313).

<sup>35)</sup> Goebel, 1897. Flora 83, 444. Haberlandt. 1897. Jahrb. wiss. Bot. 30, 511.



Выше мы говорили о жидкости, выдѣляющейся изъ верхушки листа *Solocasia*, какъ о чистой „водѣ“. Если это и близко къ дѣйствительности для этого растенія, то утверждать тоже самое для выдѣлений другихъ гидатодъ, будутъ ли они пассивными или активными, было бы грубой ошибкой. Нерѣдко, напр., бросается въ глаза значительное содержаніе углекислой извести, осѣдающей послѣ испаренія воды въ видѣ отдѣльныхъ кристалловъ или связанной бѣлой коркой. Хорошимъ примѣромъ могутъ служить, напримѣръ, фильтрующія гидатоды камнеломокъ (*Saxifraga*), прикрытыя въ своихъ ямкахъ хорошо всѣмъ знакомыми корочками углекислой извести; изъ числа активныхъ гидатодъ назовемъ только что указанные волоски *Lathraea*. Протоплазма послѣднихъ, очевидно, должна являться проницаемой для солей извести, а у другихъ растеній и для другихъ солей; такъ, напр., у многихъ растеній изъ сем. *Tamaricaceae* и *Plumbaginaceae* встрѣчаются железки, благодаря дѣятельности которыхъ на поверхности водовыдѣляющихъ органовъ образуются сѣрые корочки солей, сравнительно очень гигроскопическихъ<sup>37)</sup>. Уже не разъ описывались волоски, выдѣляющіе кислыя жидкости, какъ напр. по даннымъ Ш т а л я<sup>38)</sup>, у турецкаго гороха (*Cicer arietinum*), чаровницы (*Circaea lutetiana*) и копорскаго чая (*Epilobium hirsutum*); особенно характерны и распространены они у насѣкомоядныхъ растеній, гдѣ наряду съ кислотою выдѣляется и растворяющая бѣлки энзима. (Сравни главу XIV).

Выдѣленіе капелекъ жидкости отмѣчено также и у цѣлаго ряда грибовъ, какъ одноклѣтныхъ, вродѣ *Pilololus*, такъ и многоклѣтныхъ (*Penicillium*, *Peziza sclerotiorum*, *Merulius lacrymans*, *Claviceps purpurea*); и здѣсь оно нерѣдко богато органическимъ веществомъ, вродѣ щавелевой кислоты и сахара. Прибавимъ, что выдѣленіе сахаристаго сока весьма обычно для такъ называемыхъ нектарниковъ высшихъ растеній, характерныхъ какъ для цвѣтовъ, такъ и для нѣкоторыхъ другихъ органовъ.

Попробуемъ теперь разобраться въ процессѣ односторонняго нагнетанія воды растительными клѣтками, процессѣ несомнѣнно осмотическаго характера<sup>39)</sup>. Очевидно, однако, уже съ перваго взгляда, что все разнообразіе случаевъ выдѣленія воды не можетъ быть сведено къ однимъ и тѣмъ же движущимъ силамъ, такъ какъ и сами продукты секреціи варьируютъ отъ чистой воды до сравнительно концентрированнаго сахарнаго раствора. Въ случаѣ клѣтокъ, выдѣляющихъ крайне разведенные растворы, вполнѣ законно предположеніе, что онѣ обладаютъ протоплазмой, вполнѣ непроницаемой для растворенныхъ въ сокѣ вакуолей

<sup>36)</sup> Рядъ примѣровъ для листовыхъ органовъ и покроволистиковъ цвѣтка смотри у В у р с к ѣ а, 1909. Proc. Akad. Amsterdam. Oct. 30.

<sup>37)</sup> Marloth, 1887. Ber. bot. Ges. 5, 319. Areschoug, 1904. Flora, 93, 155. Schtscherbak, 1910. Ber. bot. Ges., 28, 30. Fitting, 1911. Zeitsch. f. Bot. 3, 266.

<sup>38)</sup> Stahl, 1888. Pflanzen u. Schnecken. (Jen. Zeitschr. f. Naturwiss.) стр. 42.

<sup>39)</sup> Сравни Pfeffer, 1892. Studienz. Energetik. Abt. Kgl. Ges. d. Wiss. Leipzig. 18.



веществъ; но какимъ же образомъ можетъ быть осуществлена односторонняя фильтрація воды изъ такой тургесцирующей кѣтки? Мы представляемъ себѣ, что нормальная кѣтка путемъ осмоса всасываетъ воду какъ разъ въ томъ же количествѣ, сколько ея выдавливается наружу благодаря давленію оболочки (стр. 20); если же гдѣ нибудь на ея оболочкѣ оказался бы участокъ, пропускающій кнаружи больше воды, чѣмъ вовнутри, то естественно предположеніе, что въ другой части кѣтки соотношенія обратны, т. е. больше воды входитъ внутрь, чѣмъ просачивается наружу. Чтобы объяснить такія разнообразныя свойства различныхъ участковъ кѣтки прежде говорили о различіи въ свойствахъ плазматической перепонки, связывая съ ними и величину осмотического давленія. И дѣйствительно, если предположить, что одна половина кѣтки построена изъ перепонки, вызывающей меньшее осмотическое давленіе, чѣмъ другая, необходимо принять, что въ сторону этой перепонки должно установиться передвиженіе воды. Но эта догадка совершенно ошибочна: какъ доказалъ Пфефферъ<sup>40)</sup>, и какъ явствуетъ уже изъ кинетической теоріи осмотического давленія, величины давленія зависятъ исключительно отъ числа растворенныхъ молекулъ или іоновъ, а не отъ свойствъ плазмы: всякая перепонка, какой бы химической или физической природы она ни была, а въ случаѣ осадочныхъ перепонокъ и въ всякой зависимости отъ ея толщины, пока она непроницаема для данного вещества, вызываетъ одно и то же давленіе.

Вполнѣ пріемлемо съ физической точки зрѣнія толкованіе, данное Пфефферомъ<sup>41)</sup>.

Представимъ себѣ, что кѣточный сокъ какой нибудь кѣтки заключаетъ 10% сахарный растворъ и находится въ состояніи тургорнаго равновѣсія, т. е. количества входящей и выходящей изъ кѣтки воды равны между собой. Если бы случилось, что половина сахара внезапно исчезла изъ раствора, кѣтка, очевидно, должна была бы отдать часть своей воды, такъ какъ 5% сахарный растворъ не можетъ вызывать уже такого же тургорнаго напряженія, какъ прежній 10%. Если предположить, что такое исчезаніе сахара постоянно происходитъ гдѣ нибудь на одной сторонѣ кѣтки, непремѣннымъ слѣдствіемъ этого будетъ и одностороннее выдѣленіе воды, дпящееся все время, пока будетъ существовать различіе къ концентраціи сока въ различныхъ частяхъ кѣтки.

Въ чисто физическомъ опытѣ было бы крайне трудно воспроизвести подобную разность концентрацій, т. к. при помощи диффузіи тотчасъ же сравнялись бы различныя вначалѣ крѣпости растворовъ; если же такое паденіе концентраціи устанавливается и прочно поддерживается въ живой растительной кѣткѣ, необходимо думать, что съ этимъ связанъ непрерывной энергетическій процессъ, вполнѣ мыслимый для живой кѣтки, но не осуществимый въ физическомъ приборѣ (осмотической

<sup>40)</sup> Pfeffer, 1890. Plasmahaut u. Vakuolen. Abh. Kgl. Ges. d. Wiss. Leipzig, 16.

<sup>41)</sup> Pfeffer, 1877. Osmotische Untersuchungen. Leipzig.



клеткѣ Пфеффера). Въ полномъ согласіи съ этимъ стоитъ и тотъ фактъ, что односторонній токъ воды тотчасъ же прерывается, какъ только водовыдѣляющія клетки окажутся лишенными своей жизнедѣятельности, сведенными на роль чисто физическихъ аппаратовъ при помощи хлороформа или отнятія кислорода.

Совершенно иное представленіе о причинахъ односторонняго тока составилъ себѣ Годлевскій <sup>42)</sup>. Онъ предполагаетъ, что величина осмотическаго давленія въ клеткѣ подвергается постояннымъ колебаніямъ, въ зависимости отъ исчезанія и появленія вновь осмотически сильныхъ веществъ. При каждомъ паденіи осмотическаго давленія часть всосанной воды выдавливается сокращеніемъ эластически напряженныхъ клеточныхъ оболочекъ, такъ что, если эти сокращенія слѣдуютъ другъ за другомъ въ болѣе или менѣе длинныхъ интервалахъ, получается какъ бы рядъ пульсацій. Мысль Годлевскаго очень интересна, но кажется намъ не совсѣмъ безупречной; прежде всего трудно понять, почему при такихъ пульсаціяхъ вода будетъ получать импульсъ лишь въ одну сторону; а затѣмъ, казалось бы, что разъ выдѣленная вода должна бы вновь быть всосанной клеткой при повышеніи содержанія осмотическихъ веществъ.

Третья гипотеза приложима прежде всего къ случаямъ выдѣленія клетками богатаго растворенными соединениями сока, вродѣ цвѣточнаго нектара или сахаристаго „плача“ многихъ растений. Предположимъ, что часть самой оболочки клеткі превратилась въ сахаръ, или на поверхности ея выдѣлилось сахаристое вещество; слѣдствіемъ этого необходимо было бы осмотическое извлеченіе воды извнутри клеткі. Какъ показали опыты Вильсона <sup>43)</sup>, тщательное обмываніе различныхъ нектарниковъ и спороносцевъ *Pilobolus*, съ цѣлю удалить этотъ внѣклеточный сахаръ, вполне прекращаетъ выдѣленіе воды; опыты эти и были положены въ основаніе объясненія дѣятельности нектарниковъ. Однако, сравнительно недавно Лепешкинымъ <sup>44)</sup> приведены данныя, показывающія, какъ намъ кажется, съ полной несомнѣнностью, что у *Pilobolus* осмотическаго сосанія на самомъ дѣлѣ не наступаетъ; весь вопросъ о выдѣленіяхъ сока нектарниками подлежитъ, поэтому, новой переработкѣ. Точно также и для отдѣльныхъ случаевъ „плача“ можно было бы предположить подобное же осмотическое насыщаніе, обусловленное веществами, образующимися изъ клеточныхъ оболочекъ или стѣнокъ сосудовъ. Вилеръ вычислилъ, что осмотическое давленіе, вызываемое сокомъ березоваго „плача“, можетъ достигнуть  $2\frac{1}{2}$  атмосферъ, такъ что вполне естественно предположеніе, что давленіе, развивающееся въ сосудистыхъ путяхъ этого растенія, на самомъ дѣлѣ вызывается осмотическими силами. Еще болѣе вѣроятности пріобрѣтаетъ эта идея, когда мы перейдемъ къ еще болѣе богатымъ сахаромъ сокамъ клена, агавы и пальмъ. Однако, ни въ какомъ случаѣ нельзя считать давленіе сока за давленіе осмотическое, такъ какъ не существуетъ никакой пропорціональности между давленіемъ въ сосудахъ и концент-

<sup>42)</sup> Godlewski, 1884. Jahrb. wiss. Bot. 15, 602.

<sup>43)</sup> Wilson, 1881. Untersuch. Tübingen. 1, 8.

<sup>44)</sup> Lepeschkin, 1906. Bot. Cbl. Beihefte 19, I, 409.



рацией сока; укажемъ хотя бы на виноградную лозу, у которой при высокихъ величинахъ давленія выдѣляется сравнительно жидкій сокъ. Вилеръ попробовалъ подойти къ рѣшенію вопроса и чисто экспериментальнымъ путемъ: онъ заставлялъ пеньки, связанные съ корневой системой, всасывать осмотически сильные растворы, не вызывая этимъ явленія „плача“.

Кромѣ того трудно представить себѣ, что такія количества сахара, какія получаются изъ пальмъ и агавъ, могли образоваться осахариваніемъ клѣточной оболочки; ихъ источникъ нужно искать въ содержимомъ клѣтки.

Возможность выхода ихъ наружу предполагаетъ далеко не такую полную непроницаемость ихъ протоплазмы, какъ мы принимали до сихъ поръ. Если же предположить возможность односторонней проницаемости плазмы, создаются условія и для односторонняго воднаго тока, такъ какъ наряду съ ней устанавливается длительное различіе въ концентраціи клѣточного сока различныхъ частей клѣтки. Если, такимъ образомъ, осуществится качественно различное отношеніе плазматической перепонки въ различныхъ пунктахъ клѣточного тѣла, выражающееся, съ одной стороны, въ полной ея непроницаемости, а, съ другой, въ частичной проницаемости, можетъ наступить, дѣйствительно, односторонній токъ жидкости; при этомъ нужно имѣть въ виду, что выдѣляться будетъ не чистая вода, но всегда клѣточный сокъ, хотя и въ очень разбавленномъ состояніи.

Чрезвычайно трудно отдать предпочтеніе тому или другому объясненію процесса односторонняго выдѣленія воды растительными клѣтками; можно лишь говорить о большей или меньшей степени вѣроятности той или другой гипотезы. Съ этой точки зрѣнія мы склоняемся къ воззрѣнію, что толчкомъ къ явленію „плача“ служитъ различіе въ концентраціи клѣточного сока въ противоположныхъ пунктахъ клѣтки, вызываемое и длительно поддерживаемое жизнедѣятельностью живой клѣтки (въ случаѣ слабыхъ концентрацій сока) или односторонней проницаемостью протоплазмы (при концентрированныхъ выдѣленіяхъ).

Общій обзоръ всѣхъ явленій выдѣленія воды растениями показываетъ, сколько разнообразныхъ процессовъ—если разсматривать ихъ съ чисто физиологической точки зрѣнія—соединяются подъ однимъ названіемъ; конечно, и въ смыслѣ значенія для жизни растения всѣ они чрезвычайно неравнозначущи. Съ біологической точки зрѣнія наиболѣе извѣстна функція нектарниковъ: они приманиваютъ своими выдѣленіями насѣкомыхъ, обслуживающихъ переносъ пыльцы на рыльце пестика у громаднаго числа растений. Точно также само собой понятна выдѣлительная дѣятельность у насѣкомоядныхъ растений, къ которымъ мы возвратимся ниже, и у которыхъ ихъ кислый секретъ позволяетъ осуществить перевариваніе заловленныхъ насѣкомыхъ, выдѣляясь нерѣдко лишь тогда, когда есть налицо объектъ для перевариванія. Значительно труднѣе истолковать съ точки зрѣнія біологической цѣлесообразности остальные приведенные примѣры. Когда наряду съ выдѣленіемъ



воды растение выбрасывает наружу значительныя количества поваренной соли или углекислой извести, можно было бы думать, что мы имѣемъ дѣло съ освобожденіемъ растений отъ ненужныхъ или даже вредныхъ для него веществъ. Между тѣмъ, какъ мы хорошо знаемъ, та же известь постоянно отлагается въ видѣ отбросовъ внутри растительнаго тѣла, то въ видѣ щавелевокислой соли въ полости клѣтокъ, то въ видѣ углекислой—въ оболочкѣ; несомнѣнно ясно, поэтому, какую біологическую выгоду повлечетъ за собой полное ея выдѣленіе наружу, тѣмъ болѣе, что даже и кремнекислота не выбрасывается растеніемъ; понятнѣе намъ выдѣленіе растворовъ поваренной соли, могущей, дѣйствительно, оказывать вредное вліяніе на жизнедѣятельность клѣтки, тѣмъ болѣе, что активный компонентъ этой соли—хлоръ не можетъ быть переведенъ въ осадокъ образованіемъ нерастворимыхъ соединеній. Къ совершенно другимъ областямъ относится выгода, обусловливаемая выдѣленіемъ капельножидкой чистой или почти чистой воды. Выбрасываніе воды само по себѣ, конечно, не является конечною цѣлью, какъ и въ процессѣ испаренія. Если мы станемъ учитывать значеніе его въ процессѣ передвиженія раствора питательныхъ солей, мы должны будемъ смотрѣть на выдѣленіе капельножидкой воды, какъ на замѣну испарительнаго тока, затрудненнаго или исключеннаго внѣшними условіями. Испареніе, какъ мы знаемъ, всегда затруднено у водяныхъ растений, для которыхъ выдѣленіе капельножидкой воды и является обычнымъ <sup>45</sup>); у многихъ сухопутныхъ растений испарительный процессъ значительно понижается въ опредѣленные часы сутокъ (утромъ и ночью), благодаря насыщенію атмосферы парами воды; какъ разъ въ это время мы и наблюдаемъ появленіе капелекъ. Во всякомъ случаѣ, такое расточительное обращеніе съ водою могутъ себѣ позволять лишь растенія, богато обезпеченныя ею. Въ нашей флорѣ явленіе выдѣленія воды обнаруживаютъ, въ облиственномъ состояніи, наряду съ ивами, лишь травянистыя растенія, между тѣмъ какъ во влажныхъ мѣстностяхъ тропическаго пояса дѣятельность гидатодъ отмѣчена даже у высокоствольныхъ лианъ. Если задержать выдѣленіе воды гидатодами искусственнымъ путемъ, наступаетъ инъекція межкклѣтниковъ листа водою; предохраненіе листовыхъ органовъ отъ такого переполненія жидкой водою является, несомнѣнно, существенной ролью водовыдѣляющихъ органовъ, хотя, какъ предполагаетъ Лепешкинъ <sup>46</sup>), дѣятельность листьевъ и не затрагивается приэтомъ сколько нибудь существенно.—Съ другой стороны всѣ гидатоды обладаютъ способностью и поглощать воду; быть можетъ, и въ этомъ отношеніи онѣ могутъ представлять біологическій интересъ.

Давленіе въ сосудахъ можетъ, однако, имѣть значеніе и тогда, когда не наблюдается вовсе выдѣленія капельножидкой воды; такъ,

<sup>45</sup>) Weinrowski, 1899. Fünfstück's Beitr. 3. Сравни также Pond, 1905. U. S. Fish. Commission Report for 1903., стр. 423. Washington.

<sup>46</sup>) Lepeschkin, 1902. Flora, 90, 42.



напр., нетрудно показать, что распускание почек въ значительной степени ускоряется весной при помощи корневого давления.

Основнымъ для насъ является вопросъ: какую роль играетъ корневое давление въ процессѣ переноса воды по растенію? Мы можемъ уже считать установленнымъ, что оно приводитъ къ наполненію сосудовъ водою; является ли оно и дальнѣйшей движущей силой, мы увидимъ изъ ближайшей главы.

## ГЛАВА VI.

### Проведеніе воды II.

Познакомившись съ тѣмъ, какимъ образомъ вода попадаетъ извнѣ въ сосуды, перейдемъ теперь къ изученію силъ, обуславливающихъ поднятіе ея вплоть до верхушекъ высокихъ деревьевъ. Чтобы отдать себѣ отчетъ о величинѣ и направленіи дѣйствія этихъ силъ, удобнѣе всего прослѣдить направленіе переноса воды, количество ея, скорость и высоту поднятія. Съ направленіемъ, въ которомъ передвигается вода, мы уже знакомы на рядѣ обычныхъ примѣровъ: это преимущественно направленіе снизу вверхъ, отъ поглощающихъ воду корней къ отдающимъ ее въ атмосферу листьямъ. Чрезвычайно важно отмѣтить, вмѣстѣ съ тѣмъ, что токъ воды можетъ идти и въ обратномъ направленіи; въ полостяхъ сосудовъ нѣтъ и приспособленій, которыя указывали бы на возможность передвиженія воды только въ одномъ какомъ либо направленіи. Фактъ этотъ получаетъ красивое подтвержденіе въ опытѣ Страсбургера <sup>1)</sup> надъ краснымъ букомъ. Исслѣдователь этотъ воспользовался экземпляромъ, сросшимся въ кронѣ со стволомъ сосѣдняго бука и покрытымъ, приэтомъ, до основанія облиственными вѣтвями. Стволъ этого экземпляра былъ перерѣзанъ у основанія, такъ что всѣ его развѣтвленія могли получать необходимую имъ воду исключительно лишь изъ ствола сосѣдняго дерева; приэтомъ, конечно, передвиженіе воды въ его стволѣ могло совершаться лишь сверху внизъ. Всѣ вѣтви оставались въ теченіе ряда лѣтъ вполне жизнеспособными <sup>2)</sup>; опытъ этотъ показываетъ, что и количество воды, переносимой въ обратномъ направленіи, было вполне достаточное.

Объ абсолютныхъ количествахъ воды, проводимыхъ въ нормальныхъ условіяхъ той или иной стеблевой частью растенія, можно судить по величинѣ испаренія его листовыхъ частей. Конечно, при помощи этого метода нельзя надѣяться получить вполне точныхъ цифръ; стоитъ лишь взглянуть въ жаркіе полуденные часы на свисающіе листья увядающихъ

<sup>1)</sup> Strasburger. 1891. Bau und Verrichtungen der Leitungsbahnen, стр. 938.

<sup>2)</sup> Strasburger. 1893. Ueber das Saftsteigen (Histol. Beitr. 5). Jena.



отъ припека растений, чтобы уже безъ всякой непосредственной провѣрки убѣдиться въ томъ, что въ этихъ условіяхъ испареніе значительно превышаетъ поступленіе воды. Мы знаемъ, однако, что къ утру подвявшие листья снова сдѣлаются вполне тургесцентными, восполняя весь свой дневной дефицитъ; такимъ образомъ, можно съ достаточной степенью приближенія принять, что суточное количество испаренной воды равно какъ разъ той массѣ ея, которая за тотъ же періодъ была перенесена по проводящимъ путямъ изъ корней въ листья. Полное совпаденіе и здѣсь возможно было бы лишь въ томъ случаѣ, если бы содержаніе воды въ самой древесинѣ растенія оказывалось постоянно однимъ и тѣмъ же; между тѣмъ здѣсь наблюдаются, какъ показываютъ опыты, постоянныя колебанія <sup>3)</sup>.

Вмѣстѣ съ тѣмъ, едва ли возможно вполне точно считать величину испаренія съ поверхности всѣхъ листовыхъ органовъ цѣлаго дерева, и если даже намъ бы и удалось опредѣлить число сосудовъ и среднюю величину ихъ діаметра, нерѣшеннымъ всетаки оставался бы вопросъ, сколько изъ этихъ анатомически намѣченныхъ проводящихъ путей на самомъ дѣлѣ функционируетъ. Мы знаемъ, дѣйствительно, что обычно у древесныхъ растений въ процессѣ проведенія воды участвуетъ далеко не вся древесина или, во всякомъ случаѣ, далеко не равномерно ея различные слои. Изъ числа проводящихъ путей приходится исключить прежде всего такъ называемую ядровую древесину („ядро“), съ ея сосудами, запертыми разрастаніемъ тиллъ или образованіемъ иныхъ внутриполостныхъ включеній. Поэтому у деревьевъ, формирующихъ въ древесинѣ настоящее „ядро“, достаточно бываетъ неглубокаго прорѣза, пересекающаго лишь поверхностные, заболонные слои древесины, чтобы радикальнымъ образомъ прервать всякій переносъ воды. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ этотъ, сохраняющій за собой функциональность слой заболони оказывается настолько тонкимъ и поверхностнымъ, что даже простой кольцевой надрѣзъ коры можетъ повредить его, прекращая тѣмъ самымъ восходящій токъ воды (*Rhus typhina*). Наряду съ этимъ встрѣчаются, конечно, и такія деревья, у которыхъ ядровой древесины не образуется вовсе, и у которыхъ, иначе говоря, проводимость сохраняется и за старыми частями древесины. Къ числу такихъ деревьевъ принадлежитъ и наша липа; по всей вѣроятности, этимъ анатомическимъ отличіемъ и объясняется отмѣченная въ предыдущей главѣ многолѣтняя выносливость ея по отношенію къ кольцеванію; у такъ называемыхъ „ядровыхъ“ деревьевъ легко повреждается расположенная подъ кольцевой вырѣзкой часть заболони, своимъ отмираніемъ прежде всего вызывая отсыханіе верхушки дерева. Если бы между «ядромъ» и «заболонью» можно было

<sup>3)</sup> Bûs'gen, 1911. Ztschr. f. Forst. u. Jagdwesen 43, 137. Повидимому, меньше всего воды содержится въ стволѣ древесныхъ растений въ теченіе осени; затѣмъ количество воды начинаетъ возрастать, достигая максимума въ теченіе зимняго періода. Лѣтомъ удается отмѣтить колебанія въ содержаніи воды не только въ зависимости отъ смѣны дня и ночи, но въ непосредственной связи съ состояніемъ влажности атмосферы.



бы провести рѣзкую границу и, кромѣ того, быть убѣжденнымъ въ томъ, что вся заболонь одинаково хорошо, а вся «ядровая» древесина одинако плохо проводитъ воду, можно было бы еще, пожалуй, сдѣлать хотя бы приблизительный расчетъ поперечнаго сѣченія проводящей части древесины. На самомъ же дѣлѣ переходъ между этими двумя частями древесины намѣчается лишь очень постепенно: иногда, напримѣръ, уже на 2-ой или 3-й годъ существованія годичнаго кольца древесины въ его сосудахъ начинаютъ образовываться тиллы, мало по малу ихъ закупоривая (Robinia <sup>4</sup>). Такимъ образомъ, можно сказать лишь совершенно общо, что лучше всего проводить воду самый послѣдній, молодой годичный слой, всѣ же слои ковшнутри отъ него выполняютъ эту функцію все слабѣе и слабѣе.

Такимъ образомъ, нечего и думать объ точномъ опредѣленіи скорости передвиженія воды по растенію, исходя изъ величинъ поперечнаго сѣченія элементовъ проводящей системы и количества переносимой въ единицу времени воды. Однако, вполне возможно ориентироваться въ интересующемъ насъ вопросѣ, подойдя къ нему съ другой стороны. Мы говоримъ о методикѣ, выработанной еще Саксомъ <sup>5</sup>).

Этотъ ученый давалъ растенію воспринимать своими корнями растворъ азотнокислой соли литія, убѣдившись сначала, что эта соль совершенно не ядовита для растительной плазмы, быстро проникаетъ внутрь живыхъ клѣтокъ и въ видѣ раствора передвигается по сосудамъ съ тою же, повидимому, скоростью, какъ и чистая вода. Такъ какъ, съ другой стороны, соли литія обычно не встрѣчаются въ растеніяхъ и могутъ быть легко открыты даже въ малѣйшихъ количествахъ путемъ спектральнаго анализа, открывается удобный путь къ изученію скорости поднятія раствора по проводящимъ путямъ растенія. Приведемъ нѣсколько величинъ «часовыхъ поднятій», опредѣленныхъ по этому методу Саксомъ:

Акація ( <i>Acacia Lophanta</i> ) въ среднемъ . . . . .	154,0 ст.
Табакъ ( <i>Nicotiana Tabacum</i> ) . . . . .	118,0 „
Бананъ ( <i>Musa Sapientum</i> ) въ среднемъ . . . . .	100,0 „
Тыква ( <i>Cucurbita Pepo</i> ) . . . . .	63,0 „
Подокарпъ ( <i>Podocarpus macrophylla</i> ) . . . . .	18,7 „

Нужно думать, что приводимыя данныя представляютъ собой лишь нѣкоторыя среднія величины.

Высота, на которую должна быть поднята вода въ растеніи, иногда достигаетъ также очень значительныхъ величинъ; напомнимъ о гигантахъ растительнаго міра, эвкалиптахъ (*Eucalyptus amygdalina*) и веллингтоніяхъ (*Sequoia gigantea*), достигающихъ вышины свыше 100 мет-

<sup>4</sup>) Wieler, 1888. Jahrb. wiss. Bot. 19, 82.

<sup>5</sup>) Sachs, 1878. Arb. Würzburg, 2, 148. Сравни также работы Mc Nab, 1871 Transact. bot. Soc. Edinburgh 11, 43 и Pfitzer, 1877. Jahrb. wiss. Bot. 11, 177.



ровъ<sup>6)</sup>; въ нашей европейской флорѣ выдѣляются своимъ ростомъ пихта (*Abies pectinata*), достигающая до 75 метровъ вышины, ель (*Picea excelsa*)—до 60 метровъ, букъ (*Fagus silvatica*)—до 44 метровъ, платанъ и ясень—до 30 метровъ.

Изъ всего изложеннаго можно сдѣлать уже à priori довольно неутѣшительный выводъ:—нечего и думать подойти къ вопросу о передвиженіи воды по растенію съ такой же точностью и опредѣленностью, какъ сталъ бы это дѣлать физикъ съ чисто-физической задачей; какъ мы видѣли, для этого недостаетъ ряда важнѣйшихъ отправныхъ данныхъ. Очевидно, поэтому, что въ настоящее время и не приходится говорить о какой либо теоріи передвиженія воды по растенію. И дѣйствительно, всѣ изслѣдователи, работавшіе надъ этимъ вопросомъ, а ихъ было очень и очень много, довольствовались обыкновенно тѣмъ, что представляли доказательства въ пользу возможности поднятія воды на необходимую высоту при помощи тѣхъ или другихъ движущихъ силъ; общій же балансъ передвиженія, иначе говоря, достаточно ли въ единицу времени можетъ быть поднято этими движущими агентами воды, чтобы обезпечить восполненіе потери черезъ испареніе, оставался въ сторонѣ, не выясненнымъ. И, покамѣстъ эти основныя количественныя соотношенія процесса остаются еще не выясненными, допустимо говорить, думается намъ, лишь о предположеніяхъ, гипотезахъ, а никакъ не о теоріи передвиженія воды по растительному тѣлу.

Переходя, послѣ этихъ предварительныхъ замѣчаній, къ ближайшему знакомству съ силами, играющими роль въ передвиженіи воды, мы будемъ имѣть въ нашемъ распоряженіи чрезвычайно полный и разносторонній выборъ критическихъ сводокъ литературы вопроса<sup>7)</sup>. Къ нимъ мы и отсылаемъ желающихъ ближе познакомиться съ этой интересной главой.

Прежде всего вполне естественнымъ является предположеніе, что поднятіе воды обусловливается толкающей силой корня растенія; совершенно несомнѣнно, дѣйствительно, что въ этомъ направленіи и дѣйствуетъ сила корневого давленія, вызывающая явленіе плача. Но достаточно ли велика сила этого давленія, чтобы поднять воду вплоть до верхушекъ древесныхъ растений, и хватить ли передвигаемой этимъ агентомъ воды, чтобы покрыть всѣ громадныя расходы испарительнаго процесса? Какъ отвѣтъ на послѣдній вопросъ приведемъ любопытные опыты Сакса<sup>8)</sup>.

Ученый этотъ попробовалъ сравнить количество сока, вытекавшаго въ опредѣленный промежутокъ времени изъ корневой системы различныхъ травянистыхъ растений съ тѣмъ количествомъ воды, которое было

<sup>6)</sup> Данныя различныхъ авторовъ относительно вышины этихъ деревьевъ сильно расходятся между собой.

<sup>7)</sup> Таковы, напримѣръ: Copeland, 1902. Bot. Gaz. 35, 161. Errera. 1907. Cours de physiologie moléculaire (Rec. Inst. Errera 7). Ursprung. 1907. Biol. Cbl. 27, 1. 1911. Verh. schweiz. Naturf. Ges. Solothurn 1. Dixon, 1911. Progressus rei. bot. 3, 1.

<sup>8)</sup> Протоколы этихъ опытовъ изложены de Vries'омъ 1873, Arb. Würzburg, 1, 288.



въ то же самое время всосано отрѣзанной и поставленной въ воду стеблевой ихъ системой. Оказалось, что корень табака (*Nicotiana latissima*) далъ въ теченіе пяти дней лишь около 16 куб. сант. сока, между тѣмъ какъ отрѣзанная наземная часть успѣла всосать свыше 200 куб. сант. воды. Совершенно такія же расхожденія оказались и въ цѣломъ рядѣ другихъ случаевъ. Такимъ образомъ, представляется чрезвычайно сомнительнымъ, чтобы выдѣлительной дѣятельности корневой системы было бы достаточно самой по себѣ, чтобы восполнить потерянную растеніемъ путемъ испаренія воду <sup>9)</sup>. Что же касается величины корневого давленія при плачѣ, то одной изъ наиболѣе крупныхъ констатированныхъ до сихъ поръ величинъ,—если только не считаться съ чисто мѣстными давленіями, которыя, конечно, не могутъ играть роли въ общемъ передвиженіи воды,—являются цифры, данныя Вилеромъ <sup>10)</sup>; въ его опытахъ корневое давленіе у березы достигло 103,8 сант. ртутнаго столба, т. е. почти полутора атмосферъ. Такое давленіе было бы способно, если не считаться съ треніемъ о стѣнки сосудовъ, поднять воду на высоту 15 метровъ, иначе говоря, его было бы недостаточно, чтобы обезпечить водою верхушечныя развѣтвленія дерева, вышиною только въ 25 метровъ. Между тѣмъ какъ разъ у особенно высокихъ деревьевъ въ (хвойныхъ, тутоваго дерева, ясеней, клена <sup>10)</sup>) нерѣдко оказывались сравнительно низкія величины давленія, достигавшія лишь 12, 21, 313 миллиметровъ; характерно, вмѣстѣ съ тѣмъ, что наибольшія величины корневого давленія наблюдаются лишь весною, когда дерево еще не одѣлось испаряющей воду листвою. Позднѣе, въ періоды особенно энергичнаго испаренія, въ древесинѣ растенія обычно наблюдаются величины давленія, меньшія атмосфернаго, такъ назыв. отрицательное давленіе (сравни стр. 91). Это явленіе можно отмѣтить даже, какъ указалъ Гёнелъ <sup>11)</sup>, на травянистыхъ растеніяхъ, въ теченіе раннихъ утреннихъ часовъ выдѣляющихъ изъ переполненной сосудистой системы капельножидкую воду, а среди дня, въ условіяхъ сильнаго испаренія, показывающихъ въ сосудахъ характерное отрицательное давленіе. На основаніи всего этого и нельзя приписывать корневному давленію сколько нибудь существеннаго значенія въ процессѣ передвиженія воды; это не значитъ, конечно, что оно не играетъ нѣкоторой вспомогательной роли тамъ, гдѣ оно достаточно велико и постоянно.

Если, такимъ образомъ, нельзя думать о надавливаніи воды снизу вверхъ корневой системой растенія, приходится обратиться къ той движущей силѣ, которая расположена на другомъ концѣ растенія и насасываетъ воду кверху. Мы уже знаемъ о существованіи такой насасывающей силы. При испареніи, какъ мы видѣли выше, клѣтки листовыхъ органовъ теряютъ свое насыщенное водою состояніе. Въ

<sup>9)</sup> Возможно, впрочемъ, что при срѣзваніи стебля въ корневой системѣ наступаютъ такія измѣненія, которыя глубоко измѣняютъ ходъ процесса. Сравни: Darbishire, 1905. Bot. Gaz. 39, 356.

<sup>10)</sup> Wiegner, 1893. Cohn's Beiträge z. Biologie 6, 1.

<sup>11)</sup> v. Höhnell, 1879. Jahrb. wiss. Bot, 12, 47.



непосредственной связи съ наступающимъ дефицитомъ въ насыщеніи нарастаетъ и насасывающая способность клѣтки. Предѣльной своей величины эта насасывающая сила достигнетъ въ моментъ уничтоженія тургорнаго давленія; она сравнивается тогда съ величиною осмотического давленія въ клѣткѣ. Эту насасывающую силу можно демонстрировать, напримѣръ, при помощи потетометра; еще демонстративнѣе, пожалуй, плотно вставить испаряющій побѣгъ въ верхній конецъ длинной стеклянной трубки, наполненной водой и нижнимъ



Рис. 16.

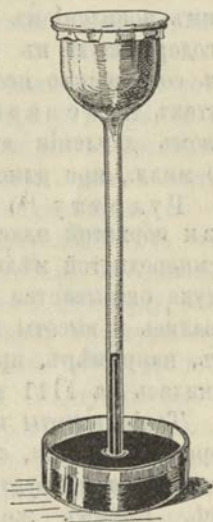


Рис. 17.

своимъ концемъ опущенной въ ртуть (рис. 16). Испаряющій побѣгъ продолжаетъ всасывать своимъ срѣзомъ воду и, по мѣрѣ того какъ убываетъ ея количество въ трубкѣ, начинаетъ подыматься и столбикъ ртути. Высота этого столба и можетъ служить непосредственной мѣркой засасывающей силы. Ясно, что подобное засасываніе воды основано, въ сущности, на чисто физическомъ процессѣ; попробуемъ, поэтому, познакомиться съ нимъ ближе на простомъ физическомъ приборѣ. Возьмемъ для этого стеклянную трубку съ воронкообразнымъ расширеніемъ на

верху, затянутымъ пергаментной бумагой; наполнимъ ее водой и опустимъ нижній ея конецъ въ ртуть (рис. 17). Благодаря испаренію, пергаментъ начнетъ терять пропитывавшую его воду и взамѣнъ нея всасывать новыя количества изнутри трубки; поднятіе ртути въ трубкѣ укажетъ намъ на идущій все далѣе и далѣе процессъ. Но такъ какъ снаружи на пергаментную перепонку давить атмосферное давленіе, внутри же трубки давленіе это меньше въ зависимости отъ высотъ столба воды, а затѣмъ и ртути, внутрь прибора начинаетъ проникать сквозъ пергаментъ внѣшній воздухъ, располагаясь между перепонкой и слоемъ воды и, такимъ образомъ, полагая предѣлъ дальнѣйшему насасыванію и поднятію ртути.

Вмѣсто пергаментной бумаги удобно брать, какъ предложилъ Аскенази <sup>12)</sup>, обыкновенный гипсъ, сравнительно слабо пропускающій, въ мокромъ видѣ, воздухъ. Но и здѣсь, по мѣрѣ того какъ ртутный столбъ подымается въ трубкѣ все выше и выше, и, слѣдовательно, различіе въ давленіяхъ внутри и снаружи трубки становится все больше и больше, начинаютъ мало по малу, какъ подѣйствіемъ воздушнаго насоса, выдѣляться изъ воды содержащіеся въ ней газы, прерывая своимъ появленіемъ дальнѣйшій ходъ насасыванія. Но если взять воду, не содержащую въ себѣ воздуха, напр., прокипяченную, можно получить совершенно неожиданныя величины поднятія: такъ, напримѣръ, въ опытахъ Аскенази <sup>13)</sup> ртуть подымалась при внѣшнемъ барометрическомъ давленіи въ 762 милл. до 820 милл., а одинъ разъ даже до 890 милл., при атмосферномъ давленіи въ 753 миллиметра.

Гулетту <sup>14)</sup> пришла мысль замѣнить гипсовую заливку Аскенази пористой пластинкой изъ обожженной глины съ осадкомъ желѣзистосинеродистой мѣди внутри. Благодаря этой пленкѣ, проницаемость для воздуха оказывается пониженной еще сильнѣе и соотвѣтственно выше оказались и высоты поднятія слѣдующей за засасываемой водою ртути: такъ, напримѣръ, при внѣшнемъ давленіи въ 744 миллиметра ртуть поднялась на 1111 миллиметровъ.

Такія высоты поднятія, значительно превышающія величину атмосфернаго давленія, съ перваго взгляда кажутся поразительными, такъ какъ онѣ, какъ будто, противорѣчатъ ученію о Торричеліевой пустотѣ. Какимъ же образомъ можно объяснить опыты Аскенази и насколько велики могутъ быть, говоря теоретически, эти высоты поднятія?

Если бы, вмѣсто испаренія съ поверхности гипсовой заливки мы воспользовались бы услугами воздушнаго насоса и если бы, при этомъ, наша трубка вначалѣ была наполнена воздухомъ, тогда, конечно, при достиженіи столбикомъ ртути соотвѣтствующей атмосферному давленію вышины прекратилось бы дальнѣйшее поднятіе и установи-

<sup>12)</sup> Askenasy, 1895. Verhandl. des naturhist.-med. Vereins Heidelberg (N. F.) 5.

<sup>13)</sup> Askenasy, 1896. Ibidem.

<sup>14)</sup> Hulett, 1903. Zeitschr. physik. Chemie, 42, 353.



лась бы Торричеллева пустота. Но въ опытѣ Аскенази для образованія вакуума необходимо еще разорвать силы молекулярнаго притяженія между водою и гипсомъ, водою и стекломъ и, наконецъ, силу связности между частицами самой воды.—А здѣсь мы имѣемъ дѣло уже съ очень значительными величинами; даже и сила сѣпленія въ столбѣ воды, считавшаяся сравнительно незначительной на основаніи старыхъ неполнѣ точныхъ физическихъ опытовъ, оказывается необыкновенно большой, какъ особенно подчеркиваютъ Аскенази и Диксонъ. Ее необходимо оцѣнивать въ 150 и даже болѣе атмосферъ <sup>15)</sup>. Иначе говоря, при помощи испаряющей гипсовой пластинки можно было бы поднять столбъ воды въ нѣсколько сотъ метровъ вышиною, если бы только пластинка эта оказалась совершенно непроницаемой для воздуха <sup>16)</sup>. Для выясненія хода передвиженія воды въ растеніи интересны также опыты Штейнбринка <sup>17)</sup>, показавшаго, что и быстро текущая струя воды обладаетъ значительнымъ внутреннимъ сѣпленіемъ частицъ.

Эта внутренняя связность не нарушается даже и при нѣкоторомъ содержаніи въ жидкости растворенныхъ газовъ <sup>18)</sup>; конечно, количество ихъ должно быть невелико, такъ какъ разрывъ напряженныхъ тягою водяныхъ столбиковъ наступаетъ тѣмъ легче, чѣмъ менѣе полно удаленъ изъ нихъ воздухъ <sup>19)</sup>.

Если вмѣсто пористой пластинки Гулетта взять цѣлый сосудъ изъ обожженной глины съ осадочной перепонкой внутри стѣнокъ, мы уже значительно подойдемъ къ условіямъ, типичнымъ для живой растительной кѣтки: такая Пфефферовская ячейка будетъ вполне соответствовать паренхиматической кѣткѣ листа, а соединенная съ нею стеклянная трубка—сосуду. Предположимъ, дѣйствительно, что такая кѣтка одной своей стороной граничитъ непосредственно съ межкѣтнымъ пространствомъ въ листѣ, а съ другой примыкаетъ къ сосуду, наполненному водою и нижнимъ своимъ концемъ опущенному въ ртуть; предположимъ также, что стѣнки сосуда оказываются столь же непроницаемыми для воздуха, какъ и наша стеклянная трубка. Наступающее при испареніи концентрированіе кѣточного сока влечетъ за собой засасываніе воды изъ сосуда и, слѣдовательно, поднятіе ртути въ немъ. Но спрашивается, насколько далеко поидетъ оно? Если мы представимъ себѣ, на примѣръ, что столбъ ртути достигъ въ трубкѣ высоты 150 сантиметровъ, его тяжесть, конечно, должна быть поддерживаема насасывающей силой кѣтки; слѣдовательно, и условія работы этой кѣтки должны соответственно измѣниться. Этотъ столбъ будетъ, съ своей стороны, высасы-

<sup>15)</sup> Dixon, 1909. Proc. R. Soc. Dublin; Progressus rei bot. 4, 39.

<sup>16)</sup> Сравни также теоретическія выкладки Reinganum'a, 1896, Annalen d. Physik (Wiedemann) N. F. 59, 764. Nernst, 1900. Theoret. Chemie, 3 Aufl. s. 165. Hulett, 1903, сноска 14.

<sup>17)</sup> Steinbrinck, 1906. Jahrb. wiss. Bot. 42, 379.

<sup>18)</sup> Dixon and Joly, 1897. Annals of Bot. 8, 468.

<sup>19)</sup> О выдѣленіи растворенныхъ газовъ сравни у Dixon, 1909 Progressus rei bot. 4, 41.



вать воду изъ кѣтки, совершенно подобно тому, какъ высасываетъ изъ нея воду растворъ осмотически дѣятельныхъ веществъ. Если мы станемъ все дальше и дальше увеличивать высоту ртутнаго столба, мы необходимо должны придти къ моменту, когда эта высасывающая сила сравняется съ внутреннимъ осмотическимъ давленіемъ кѣтки. Если же перейти за этотъ предѣлъ, то нашъ столбикъ ртути станетъ играть роль уже гипертонического, плазмолизирующаго раствора. Оказывается, однако, что осмотическое давленіе въ паренхиматическихъ кѣткахъ пластинки листа достигаетъ весьма значительныхъ величинъ; по опытамъ И в а р т а <sup>20)</sup> оно соответствуетъ нерѣдко 6, 8 и даже 10% растворамъ калийной селитры. Въ послѣднемъ случаѣ плазмолизъ могъ бы быть воспроизведенъ лишь тягою въ 46.7 атмосферъ, т. е. столбомъ воды въ 482 метра высотой.

Само собой разумѣется, что высасывающую силу сопряженныхъ съ живыми кѣтками водяныхъ столбиковъ необходимо измѣрять не только ихъ длину, но вводить въ расчеты и различныя поправки на треніе, испытываемое водой при передвиженіи ея вдоль стѣнокъ сосудовъ, на сопротивленіе, которое встрѣчаетъ вода при прохожденіи сквозь живыя кѣтки корня и т. п.

Прежде чѣмъ познакомиться съ методикой опредѣленія величины тренія, испытываемаго столбомъ воды при передвиженіи (все равно вверху или внизъ) по проводящимъ путямъ древеснаго растенія, ориентируемся нѣсколько подробнѣе въ строеніи самихъ сосудистыхъ путей, обращая вниманіе, главнымъ образомъ, на то, чѣмъ отличаются они отъ обыкновенной стеклянной трубки, служившей намъ до сихъ поръ основной нашей моделью; особенный интересъ для насъ должны представить длина и ширина сосудовъ и подробности строенія ихъ стѣнокъ.

Смотря по исторіи развитія, сосуды могутъ достигать весьма и весьма различной длины. Въ анатоміи растеній отмѣчаютъ обычно два крайнихъ типа проводящихъ элементовъ, обозначая ихъ именемъ трахей и трахеидъ <sup>21)</sup>. Трахеиды представляютъ собой обыкновенныя кѣточные недѣлимья, сильно разросшіяся въ длину, но оставшіяся замкнутыми со всѣхъ сторонъ, подъ именемъ же трахей мы разумѣемъ уже дѣльные сплошные ряды кѣтокъ, пронизывающіе органъ растенія въ какомъ нибудь опредѣленномъ направленіи и образовавшіе путемъ растворенія поперечныхъ между ними перегородокъ одну длинную внутреннюю полость. Вообще говоря, трахеиды значительно короче трахей, уступая имъ, въ тоже время, и въ поперечныхъ размѣрахъ.

Такъ, напримѣръ, типическія трахеиды (въ древесинѣ сосны) достигаютъ въ поперечникѣ 0.03 миллиметра, въ длину же до 4 милл. Трахеиды лотоса (*Nelumbium*), достигающія 0.6 милл. въ ширину и 120 милл. въ длину, приближаются по размѣрамъ своимъ уже къ настоящимъ сосудамъ, нерѣдко болѣе узкимъ, чѣмъ эти гигантскія

<sup>20)</sup> Ewart, 1903. Phil. Transactions B. 193, 41. (Извлеченіе въ Proc. Royal Soc. 1904. 74, 334).

<sup>21)</sup> Терминъ „сосудъ“ обычно является синонимомъ „трахеи“. Въ нашей терминологіи мы будемъ слѣдовать предложенію Ротерта (Rother, 1899. Bull. de l'Acad. de Cracovie, 34). Объединеніе трахей и трахеидъ подъ однимъ общимъ терминомъ „сосудовъ“ или „сосудистыхъ элементовъ“, казалось бы намъ, и выгодно, и даже неизбежно какъ въ морфологіи, такъ и въ физиологіи, такъ какъ нерѣдко въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ не удается установить съ полной отчетливостью, имѣетъ ли дѣло изслѣдователь именно съ трахеями, или съ трахеидами.



кѣтки, но зато гораздо болѣе длиннымъ, нерѣдко до 2—3 метровъ. Нетрудно убѣдиться на опытѣ въ громадной, подчасъ, длинѣ трахеальныхъ трубокъ, продувая воздухъ сквозь сухіе стебли вьющагося растенія *Coccoloba*, опущенные нижнимъ сръзкомъ въ воду.

Вниманіе наше должно привлечь и строеніе стѣнокъ сосудовъ, именно ихъ характерныя скульптурныя отличія.

Дѣло въ томъ, что сосудовъ съ совершенно равномерно утолщенными стѣнками не существуетъ вовсе, а оболочки ихъ всегда состоятъ изъ ряда правильно смѣняющихся другъ друга оставшихся тонкими и утолщенныхъ участковъ. Эти утолщенія представляютъ собой правильныя кольца, спиральную ленту, или же расположены въ видѣ

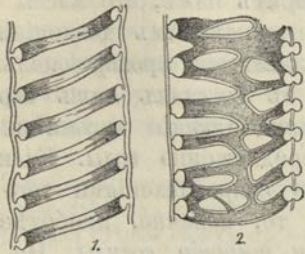


Рис. 18. 1. Спиральный сосудъ тыквы (*Cucurbita*) на продольномъ разрѣзѣ. Увел. 400.— 2. Сѣтчатый сосудъ кактуса (*Opuntia*). Увел. 400. По Ротергу <sup>22)</sup>.

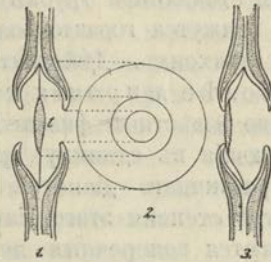


Рис. 19. 1. Окаймленная пора сосны (*Pinus silvestris*) на продольномъ тангентальномъ разрѣзѣ древесины. *t*—торусъ.— 2. Видъ той же поры сверху; соответствующія части соединены пунктирами. 3. Какъ въ 1, по торусу въ прижатомъ къ одной сторонѣ состояніи, запирая одинъ изъ входовъ въ полость поры. По рисункамъ Руссова, схематизировано.

сѣтки. Тонкія мѣста оболочки сосудовъ носятъ названіе поръ; въ кольчато и спирально утолщенныхъ сосудахъ они одинаковой формы съ утолщеніями и правильно чередуются съ ними, при утолщеніи сѣтчатомъ поры принимаютъ округлую или эллиптическую форму. Мы не станемъ здѣсь останавливаться на частностяхъ строенія стѣнки сосудовъ, ограничившись лишь указаніемъ на характерное и чрезвычайно общее явленіе: дѣло въ томъ, что всѣ утолщенія мѣста оболочки сосудовъ, какъ бы сформированы они ни были, всегда прикрѣпляются къ остающейся тонкой первичной оболочкѣ узкими полосками своихъ оснований (рис. 18), такъ что на поперечномъ разрѣзѣ строеніе утолщенныхъ мѣстъ напоминаетъ букву Т. Строеніе это оставалось долго незамѣченнымъ для кольчато и спирально утолщенныхъ сосудовъ и впервые установлено было прекрасными изслѣдованіями Ротерта <sup>22)</sup>; для сосудовъ сѣтчато утолщенныхъ его наблюдали и значительно раньше, обозначая его именемъ „окаймленныхъ“ поръ. Если, дѣйствительно, на такую пору смотрѣть сверху (рис. 19, 2), то округлое или эллиптически—удлиненное очертаніе входа въ полость поры изнутри кѣтки окажется окруженнымъ на нѣкоторомъ разстояніи другою такою же чертой, какъ бы „окаймленнымъ“. Ясно, что это окаймленіе представляетъ собой слѣдъ прикрѣпленія утолщенной части оболочки у основанія поры и зависитъ отъ того, что полость пороваго канала значительно расширяется книзу; въ порахъ съ каналомъ одинаковой на всемъ его протяженіи ширины такого окаймленія, конечно, уже не будетъ.—Окаймленные поры особенно часто встрѣчаются на стѣнкахъ, общихъ двумъ сосѣднимъ сосудамъ и представляютъ собою тогда двустороннія и совершенно симметрически построенныя образованія. Затягивающая ихъ полость перепоночка обладаетъ тогда срединнымъ чечевицеобразнымъ утолщеніемъ (торусомъ), рѣзко отчленяющимся отъ остающейся тонкой краевой части. Срединная перепоночка поры не всегда находится въ положеніи, изображенномъ на рис. 19, 1; нерѣдко она отклоняется въ полости поры то

<sup>22)</sup> Rothert, 1899. Bull. de l'Acad. de Cracovie, 34.



въ одну, то въ другую сторону, замыкая торусомъ входное въ полость поры отверстие (рис. 19, 3).

Наряду со строеніемъ стѣнки сосудовъ необходимо указать и на присущій имъ химизмъ: онѣ всегда и вездѣ одереветѣли. Какой смыслъ въ этомъ для растенія, остается совершенно неизвѣстнымъ.

Если мы представимъ себѣ, что идущая на испареніе воздушныхъ побѣговъ вода передвигается по сосудистымъ путямъ совершенно также, какъ въ стеклянной трубкѣ прибора Аскенази, очевидно будетъ, что трахеи окажутся гораздо болѣе пригодными для этого процесса, чѣмъ клѣтки трахеидъ. Дѣйствительно, они представляютъ собой, прежде всего, болѣе широкія трубки, чѣмъ узкія, сравнительно, трахеиды, а хорошо извѣстный физическій законъ говоритъ намъ, что массы воды, протекающія въ единицу времени и подъ одинаковымъ давленіемъ по двумъ различнаго діаметра трубкамъ, оказываются пропорціональными четвертой степени этого діаметра. Далѣе, въ сосудахъ лишь изрѣдка встрѣчаются поперечныя перегородки, представляющія несомнѣнное и иногда весьма существенное препятствіе передвиженію воды. Если, поэтому, считается исключительно лишь съ сопротивленіями того или другаго свойства въ проводящихъ путяхъ, то, конечно, болѣе выгодными являлись бы болѣе длинныя и широкіе сосуды. Но такъ какъ у большинства растительныхъ организмовъ наряду съ такими длинными и широкими трубками—трахеями мы постоянно встрѣчаемъ и массу узкихъ и короткихъ клѣтокъ—трахеидъ, невольно напрашивается предположеніе, что въ непосредственной связи съ этимъ разнообразіемъ въ формѣ стоитъ и различіе въ функціяхъ этихъ элементовъ. Впрочемъ, намъ придется остаться здѣсь при одномъ лишь предположеніи, такъ какъ мы не знаемъ точно, въ чемъ собственно заключается раздѣленіе труда между трахеями и трахеидами. Можно только съ полной определенностью сказать, что трахеиды могутъ до извѣстной степени замѣнять собой настоящія трахеи. Такъ, напримѣръ, у многихъ деревьевъ (хвойныя, *Drimys*, *Trochodendron*) вторичная древесина цѣликомъ состоитъ исключительно изъ однихъ трахеидъ; кромѣ того можно и чисто опытнымъ путемъ подойти къ рѣшенію этого вопроса, дѣлая глубокіе надрѣзы древесины, вплоть до самой сердцевины стебля. Длинный рядъ подобныхъ опытовъ получилъ правильное толкованіе лишь въ работѣ Страбургера<sup>23)</sup>. Оказывается, что въ случаѣ древесинъ, обладающихъ, въ качествѣ проводящихъ путей, исключительно лишь трахеями (какъ, напр. *Ficus*), такіе надрѣзы, сдѣланные на соответственныхъ боковыхъ и вертикальныхъ другъ отъ друга разстояніяхъ, дѣлаютъ древесину совершенно непроводимой, такъ какъ всѣ безъ исключенія проводящіе пути оказываются прерванными. Если же наряду съ трахеями въ составъ древесины входятъ и трахеиды, или же вся древесина состоитъ исключительно изъ трахеидъ, то такіе надрѣзы уже не являются столь губительными, такъ какъ въ мѣстахъ перерыва устанавливается боковое

<sup>23)</sup> Strasburger, 1891. Bau u. Verrichtungen d. Leitungsbahnen. Jena.



передвижение воды по клеткам трахеид. Явление это выступает особенно ярко тогда, когда по древесине поднимаются окрашенные растворы: окраска клеточных стенок показывает колбчатый ход передвигающегося раствора, между тем как обыкновенно методъ этотъ даетъ возможность констатировать совершенно прямолинейное вверхъ поднятие воды.

Иначе говоря, мы видимъ, что наряду съ проведеніемъ въ длину возможно и проведение воды въ бокъ. Очевидно, что при этомъ боковомъ передвиженіи растворовъ вода должна пройти черезъ гораздо большее число клеточныхъ стенокъ, чѣмъ при передвиженіи вверхъ, безразлично при этомъ, будемъ ли мы имѣть дѣло съ элементами трахеи или трахеидъ. А эти стенки, какъ мы и указывали уже выше, представляютъ определенное сопротивление переносу воды, тѣмъ большее, чѣмъ толще стенка проводящаго элемента. Очевидно, поэтому, что присутствіе поръ на оболочкѣ сосудовъ значительно облегчаетъ передвижение воды, благодаря особенной тонинѣ затягивающихъ ихъ перепоночекъ.

Возможенъ, конечно, вопросъ, почему же сосуды не представляютъ собой, вообще говоря, тонкостенныхъ со всѣхъ сторонъ трубокъ. Выгоды, которыя извлекаетъ растение, утолщая стенки своихъ проводящихъ элементовъ, заключаются въ выполненіи требованій механическаго характера. Клетки обыкновенной живой паренхиматической ткани приобретаютъ значительную прочность уже и при сравнительно тонкой стенкѣ, благодаря своему внутреннему осмотическому давленію; въ сосудахъ же передвигающаяся въ ихъ полостяхъ вода находится или подъ атмосфернымъ давленіемъ или же подъ давленіемъ ниже атмосфернаго, значительно рѣже нѣсколько выше его. Если, при этомъ, такой сосудъ оказался бы окруженнымъ тургесцирующими клетками, ихъ давленіе явилось бы вполне достаточнымъ, чтобы сдвинуть сосудъ и уничтожить, такимъ образомъ, его полость; для непрерывнаго функционированія этого элемента ему необходимо быть, въ свою очередь, прочно построеннымъ. Прочность эта достигается путемъ утолщенія оболочекъ, связаннаго, конечно, съ рядомъ сопутствующихъ физическихъ измѣненій; если же утолщеніе это является не сплошнымъ, а представляетъ собой правильное чередованіе тонкихъ и утолщенныхъ мѣстъ, то здѣсь, повидимому, мы имѣемъ дѣло какъ бы съ компромиссомъ между стремленіемъ растенія сдѣлать стенки сосудовъ прочными и вмѣстѣ съ тѣмъ достаточно проницаемыми для воды. Подобные компромиссы весьма рѣдки въ строеніи растительнаго тѣла. Съ этой точки зрѣнія вполне понятны и любопытны утонченія основаній утолщенныхъ мѣстъ клеточныхъ оболочекъ: только благодаря имъ становится возможнымъ существованіе обширныхъ фильтраціонныхъ поверхностей поровыхъ перепоночекъ наряду съ достиженіемъ значительной прочности стѣнки элемента<sup>24)</sup>; у спирально утолщенныхъ сосудовъ, рѣдко еще сильно вытягивающихся въ длину при разрастаніи стеблевой части растенія, этотъ способъ прикрѣпленія обуславливаетъ также болѣе легкое отдѣленіе спирали отъ боковой стѣнки, безъ чего, конечно, невозможно было бы сколько нибудь энергичное растягиваніе элемента.

Изъ ближайшаго знакомства со анатомическимъ строеніемъ проводящей системы становится совершенно яснымъ, что передвиженіе воды въ древесину растенія должно встрѣчать по различнымъ направленіямъ весьма разнообразныя сопротивленія. И, дѣйствительно, это удается по-

<sup>24)</sup> Schwendener, 1882. Die Schutzscheiden. Abh. Berl. Akad. (Ges. Abh. 2. 103). 1892. Sitzungsber. Berlin. 911 (Ges. Abh. 1, 256). Rother, 1899, см. сноски 22.



казать и чисто опытнымъ путемъ, особенно хорошо на древесинѣ хвойныхъ, какъ состоящей исключительно изъ трахеидъ и чрезвычайно однообразно построенной. Размѣры трахеидъ достигаютъ 4 миллиметровъ въ длину и 0.03 милл. въ поперечникѣ; сѣченіе ихъ приближается по формѣ къ квадрату или прямоугольнику и расположены онѣ такъ, что стѣнки ихъ направлены или по радіусу стебля или перпендикулярно ему. Окаймленные поры располагаются лишь на радіальныхъ стѣнкахъ трахеидъ и, главнымъ образомъ, на ихъ заостренныхъ концахъ; тангентальныя стѣнки почти совершенно не несутъ поръ. Если продавливать воду чрезъ кусокъ древесины хвойнаго дерева по направленію длинной оси стебля, въ качествѣ сопротивленій будутъ встрѣчаться поперечныя перегородки въ среднемъ на каждыхъ 4-хъ миллиметрахъ; кромѣ того перегородки эти испещрены порами, значительно уменьшающими сопротивленіе; не то будетъ, когда мы станемъ продавливать воду по тангентальному направленію, такъ какъ здѣсь на томъ же пути окажется уже въ 133 раза болѣе перегородокъ, чѣмъ въ продольномъ направленіи; въ радіальномъ направленіи число перегородокъ окажется почти тѣмъ же, какъ и въ тангентальномъ, но на проводимости несомнѣнно должно отозваться отсутствіе поръ.—Понятны, поэтому, полученные Страсбурггеромъ <sup>23)</sup> результаты фильтрованія воды сквозь кусокъ сѣвѣй пихтовой древесины, сводящіеся къ слѣдующимъ главнѣйшимъ даннымъ:

1. Столбъ воды, высотой въ 50 сант. профильтровывается въ теченіе часа цѣликомъ сквозь кусокъ древесины въ 8 сант. длиною, при направленіи тока параллельно оси стебля.

2. Такой же столбъ воды, фильтрующей сквозь древесину въ тангентальномъ направленіи, опускается въ теченіе двадцати часовъ лишь на 4—10 сант., смотря по толщинѣ фильтрующаго куска (1—35 сант.).

3. Сопротивленіе фильтраціи въ радіальномъ направленіи уже настолько велико, что паденія уровня воды не удастся замѣтить вовсе; если значительно повысить давленіе, напр. вталкивать воду въ древесину въ радіальномъ направленіи при помощи столба ртути въ 50 сант. вышины, фильтрація уже становится замѣтной, но остается крайне медленной: такъ, сквозь кусокъ древесины, толщиною въ 15 сант. профильтровалось въ 24 часа столько воды, что уровень ртути упалъ лишь на 4 сант., а черезъ 48 часовъ лишь на 6 сант.

Конечно, этихъ опытовъ далеко не достаточно, чтобы выразить въ точныхъ цифровыхъ данныхъ сопротивленіе, оказываемое утолщенной клѣточной стѣнкой или стѣнкой, покрытой окаймленными порами току воды въ растеніи; они показываютъ лишь, что различіе въ сопротивленіи здѣсь очень значительно и зависитъ, несомнѣнно, отъ характерныхъ анатомическихъ подробностей строенія окаймленныхъ поръ.

Было бы крайне любопытно имѣть представленіе о томъ сопротивленіи, которое встрѣчаетъ токъ воды, передвигающійся по древесинѣ



со скоростью, приблизительно равной скорости нормального испарительного тока. Къ сожалѣнію, какъ разъ въ этомъ отношеніи данныя различныхъ авторовъ расходятся очень сильно. По Диксону <sup>25)</sup> сопротивление это сравнительно очень незначительно, Ивартъ и Янзе <sup>26)</sup> находили его нерѣдко весьма существеннымъ; такъ, напримѣръ, по даннымъ Иварта, чтобы преодолѣть это сопротивление, необходимо употребить давленіе столба воды, въ 1—33 раза превосходящаго высоту своею длину куска древесины, сквозь которую происходитъ фильтрованіе.

Положимъ въ основаніе нашихъ расчетовъ опредѣленную, не черезчуръ малую величину этого сопротивления; примемъ, напримѣръ, что для дерева, высотой въ 100 метровъ, нужно примѣнить не только тягу въ 10 атмосферъ, обусловленную вѣсомъ сто-метрового водяного столба, но еще лишнихъ 20 атмосферъ, необходимыхъ для преодоленія сопротивления; какъ на источникъ такой, далеко не маленькой, силы, можно тотчасъ же указать на упомянутыя уже выше величины осмотического давленія въ клѣткахъ листьевъ, весьма не рѣдко превышающія 30 атмосферъ. Такимъ образомъ, оказывается вполне возможнымъ, что существующихъ въ растеніи насыщающихъ импульсовъ вполне достаточно не только для того, чтобы поддерживать на вѣсу всю громадную колонну воды, но и для того, чтобы передвигать ее кверху. Но въ такомъ случаѣ вся эта масса воды отъ развѣтвленной кроны вплоть до концевъ корней должна быть въ напряженномъ, въ отношеніи сѣвленія частицъ, состояніи. Спрашивается, а есть ли какія нибудь указанія на то, что въ стволѣ деревьевъ дѣйствительно существуетъ такая, все болѣе и болѣе уменьшающаяся книзу, тяга? Оказывается, что, если измѣрять при помощи манометровъ давленіе, существующее въ древесинѣ на различной вышинѣ ствола, измѣренія эти не дадутъ ожидаемаго результата. Манометрической отсчетъ не покажетъ на существованіе сколько нибудь высокихъ насыщающихъ силъ, какъ не дастъ онъ и правильного паденія ихъ по мѣрѣ приближенія къ корню. Наоборотъ, нерѣдко бываетъ, что манометръ, вдѣланный въ древесину у основаніи ствола, покажетъ гораздо болѣе сильное насыщающее движеніе, чѣмъ расположенный гдѣ либо выше, въ кронѣ; нерѣдки рѣзкія колебанія въ сосаніи, отмѣчаемыя однимъ изъ манометровъ, между тѣмъ, какъ остальные остаются совершенно спокойными. Въ этомъ, кажется намъ, нѣтъ ничего удивительнаго <sup>27)</sup>. Дѣйствительно, если бы даже и принять существованіе напряженныхъ тягою водяныхъ нитей въ проводящихъ путяхъ растенія, то вѣдь онѣ, несомнѣнно, будутъ совершенно разрушены при вставленіи въ стволъ дерева манометровъ. При этой операціи длительно выводится изъ общей цѣпи

<sup>25)</sup> Dixon, 1907. Proc. R. Soc. London. B. 79. 1909. Progr. rei bot. 3, 1.

<sup>26)</sup> Ewart, 1907. Phil. Transact. B. 199, 397. Jansse, 1908. Jahrb. wiss. Bot. 45, 305.

<sup>27)</sup> Strasburger, 1893. Ueber das Saftsteigen (Histol. Beitr. 5) Jena. Renner, 1911. Flora 103, 243.



проводящихъ элементовъ вся поврежденная вертикальная полоска. По нашему мнѣнію, манометрическіе отсчеты могутъ указать на давленіе, существующее лишь вблизи проводящихъ путей, а не на существующее имъ самимъ.

Тѣмъ интереснѣе, поэтому, опыты Реннера<sup>28)</sup>, выбравшаго совершенно иной путь къ опредѣленію величины насасывающихъ силъ въ испаряющемъ стеблѣ растенія. Онъ заключалъ отрѣзанные стебли или отдѣльные листья въ потетометръ и сравнивалъ величину ихъ сосанія (т. е. количество воспринятой въ одну минуту воды) съ сосаніемъ воздушнаго насоса, соединеннаго со стеблевой частью растенія послѣ удаленія испаряющихъ поверхностей. Оказывается, что нормальный свѣжій листъ сосетъ всегда слабѣе, чѣмъ воздушный насосъ; а такъ какъ сосаніе прямо пропорціонально насасывающей силѣ, можно сказать, что свѣжая вѣтвь развиваетъ внутри себя сосущую силу, меньшую атмосфернаго давленія. Если же сдавить стебель растенія сильнымъ зажимомъ (сравни стр. 85) или понизить его проводимость мѣстными надрѣзами и т. п., сосаніе сначала сильно падаетъ, но затѣмъ вновь поднимается до нѣкотораго постояннаго уровня. При потерѣ вѣтвью воды, приводящей къ завяданію листьевъ, сила сосанія значительно возрастаетъ; если сравнить ее теперь съ силою сосанія воздушнаго насоса, то окажется, что насосъ сосетъ уже значительно слабѣе, чѣмъ завядающая вѣтвь; иначе говоря, насасывающая сила растенія увеличивается очень значительно. Цифры, полученныя Реннеромъ изъ ряда опытовъ, колеблются между 10 и 20 атмосферами. Если бы удалось доказать, что подобныя величины сосанія присутствуютъ въ неповрежденномъ деревѣ даже и тогда, когда листья не показываютъ ни малѣйшихъ признаковъ увяданія, и что силы эти длительно сохраняютъ свою исключительную высоту, можно было бы говорить съ увѣренностью въ защиту теоріи сцѣпленія воды. Но, къ сожалѣнію, съ одной стороны недостаетъ достаточныхъ положительныхъ доказательствъ въ пользу этой теоріи, а съ другой, вѣрность ея становится сомнительной изъ за цѣлаго ряда возможныхъ возраженій. Такъ, напримѣръ, нужно указать на то, что существованіе въ сосудахъ непрерывныхъ водяныхъ нитей является чрезвычайно проблематичнымъ: съ другой стороны, нѣтъ недостатка въ указаніяхъ, что проведеніе воды быстро падаетъ до нуля послѣ убиванія стебля. На значеніи живыхъ клѣтокъ для движенія воды мы остановимся нѣсколько ниже; теперь же обратимся къ вопросу о присутствіи воздуха въ элементахъ проводящихъ путей.

Трахеи получили свое названіе не только по вѣшнему сходству съ соответственными органами животнаго организма, но и потому, что имъ приписывали и одинаковыя съ ними функціи. Долгое время сосудистая система растений принималась за органъ дыханія, несущій въ своихъ полостяхъ необходимый для организма воздухъ. Ошибочность этого воз-

<sup>28)</sup> Renner, 1911. Flora 103, 171. Сравни также его же, 1912. Ber. Bot. Ges. 30, 376.



зрѣнія была показана впервые работами Гёнеля и Бёма<sup>29)</sup>, прочно установившими положеніе, что въ полостяхъ сосудовъ циркулируетъ не воздухъ, а вода. Въ опредѣленные періоды, именно при образованіи сосудовъ, а у древесныхъ растений въ началѣ весны, когда обнаруживается значительное корневое давленіе, сосуды даже переполнены водою: лишь позднѣе, когда наступаетъ время энергичнаго испаренія воды листвою, въ сосудахъ удается показать присутствіе значительныхъ количествъ воздуха. Откуда же берется онъ? Воздухъ можетъ попасть въ сосуды или въ растворѣ въ воспринимаемой корнями водѣ, или же продиффундировать сквозь стѣнки сосудовъ уже позднѣе, въ наземныхъ частяхъ растенія<sup>30)</sup>. И въ томъ, и въ другомъ случаѣ этотъ воздухъ сначала оказывается раствореннымъ въ водѣ, переполняющей сосуды. При установкѣ транспираціоннаго тока, когда клѣтки листьевъ начинаютъ насасывать изъ сосудовъ больше воды, чѣмъ можетъ быть подано по проводящимъ путямъ, въ полостяхъ сосудовъ долженъ былъ бы образоваться вакуумъ, заполняемый тотчасъ же пузырьками газа, выдѣляющагося изъ воды. Пузырьки эти находятся подъ давленіемъ, меньшимъ атмосфернаго, и, слѣдовательно, дѣйствуютъ сами въ видѣ маленькихъ всасывающихъ насосиковъ: изъ сосѣдняго сосуда насасывается ими, въ свою очередь, вода, вызывая этимъ появленіе отрицательнаго давленія и образованіе новыхъ пузырьковъ газа. Что эти газовые пузырьки въ сосудахъ дѣйствительно находятся подъ давленіемъ, меньшимъ атмосфернаго, съ несомнѣнностью доказано было Гёнелемъ. Этотъ изслѣдователь перерѣзалъ вѣтви древесныхъ растений и стебли травянистыхъ въ моментъ усиленнаго испаренія, помѣщая мѣсто разрѣза подъ поверхность ртути; оказывалось, что, несмотря на чрезвычайно существенное сопротивленіе, представляемое входу ртути въ сосуды силами капиллярной депрессіи, атмосферное давленіе загоняло столбики ея на значительную высоту въ проводящіе пути.—Разрѣженіе воздуха достигаетъ своихъ предѣльныхъ для сосудовъ величинъ во время періодовъ особенно сильнаго испаренія; въ теченіе ночи, по мѣрѣ того, какъ изъ корня поступаютъ все новыя и новыя количества воды, это разрѣженное состояніе можетъ совершенно исчезнуть и полости сосудовъ вновь цѣликомъ наполнятся водою, растворяющей въ себѣ прежніе пузырьки газа. (Сравни стр. 106). Если, однако, такое разрѣженное состояніе внутри сосудовъ продолжается черезчуръ долго, къ прежде бывшимъ пузырькамъ можетъ прибавиться еще и новое количество газа, диффундирующее сквозь стѣнки сосудовъ. Если, при этомъ, давленіе газа внутри сосудовъ уравнивается со внѣшнимъ, атмосфернымъ давленіемъ, то такое переполненіе сосудовъ воздухомъ становится уже длительнымъ, если только какія либо иныя причины не приведутъ къ исчезанію газа (сравни стр. 122); тогда новое выполненіе сосудовъ водою становится уже невозможнымъ, и проводимость ихъ оказывается потерянной для растенія навсегда.

<sup>29)</sup> V. Höhnell, 1879. Jahrb. wiss. Bot. 12, 47. Boehm. 1879. Bot. Ztg. 37, 225.

<sup>30)</sup> Сравни Claussen, 1901. Flora 88, 422.



Остановимся еще вкратцѣ на одномъ слѣдствіи отрицательнаго давленія въ сосудахъ, извѣстномъ всѣмъ и каждому изъ повседневной жизни и играющемъ, конечно, весьма существенную роль и при постановкѣ физиологическихъ опытовъ. Если перерѣзать безъ всякихъ предосторожностей испаряющій воду побѣгъ растенія и поставить его затѣмъ въ воду, онъ нерѣдко быстро увядаетъ; дѣло въ томъ, что при перерѣзываніи воздухъ врывается во вскрытыя полости сосудовъ, заполняя ихъ, въ зависимости отъ того, какъ велика была разность внутренняго давленія съ атмосфернымъ, на большее или меньшее разстояніе кверху. Если срѣзаніе вѣтви производить подъ слоемъ воды, въ полости сосудовъ окажется вдавленной атмосфернымъ давленіемъ уже не воздухъ, а вода, и вѣтвь уже и не вянетъ. Вода, проникая въ сосуды, выравниваетъ, конечно, прежнее отрицательное давленіе; оно можетъ, впрочемъ, вновь установиться даже и въ срѣзанной части растенія, если мѣсто разрѣза покроется, напримѣръ, слизистыми массами, выдѣляющимися изъ перерѣзанныхъ клѣтокъ, или если сами сосуды окажутся замкнутыми при помощи разнообразныхъ приспособленій, вырабатываемыхъ растеніемъ <sup>31)</sup>, или же, наконецъ, если ихъ приводимое окажется уничтоженной развитіемъ въ нихъ бактеріальныхъ колоній. Тогда при продолжающемся испареніи можетъ наступить вновь увяданіе растенія; дѣлу можно, впрочемъ, легко пособить, сдѣлавъ подъ водой новый разрѣзъ стебля, нѣсколько выше стараго.

Если мы теперь возвратимся къ тому, что занимало насъ раньше, станеть яснымъ, что присутствіе отрицательнаго давленія въ сосудахъ чрезвычайно затруднитъ намъ возможность точно установить распредѣленіе воды и газа въ полостяхъ элементовъ проводящей системы. Если для опытовъ брать первые попавшіеся куски вѣтвей, можно быть почти совершенно увѣреннымъ въ полной ихъ неудачѣ, такъ какъ при срѣзываніи базальные части ихъ сосудовъ были, несомнѣнно, переполнены воздухомъ. Поэтому необходимо перерѣзывать вѣтвь растенія сразу въ двухъ мѣстахъ при помощи особаго инструмента, или же высверливать изъ стволовъ деревьевъ древесинные цилиндрики при помощи Пресслеровскаго бурава; и въ томъ, и въ другомъ случаѣ съ обѣихъ сторонъ одновременно врываются въ сосуды воздухъ, масло или ртуть, и находившіеся въ полостяхъ пузырьки газа, чередовавшіеся со столбиками воды, окажутся оттѣсненными къ средней части вырѣзаннаго участка, такъ что возможно будетъ не только измѣрить относительную длину столбиковъ воды и воздуха, но и установить, путемъ нетруднаго расчета, насколько ниже атмосфернаго было давленіе въ полостяхъ сосудовъ.

По измѣреніямъ Швенденера <sup>32)</sup> разрѣженность газовъ въ сосудахъ спускается обыкновенно лишь до  $\frac{1}{3}$  атмосфернаго давленія; рѣдко могутъ быть констатированы величины въ  $\frac{1}{4}$  и даже  $\frac{1}{5}$  атмосферы; еще глубже разрѣженіе не идетъ никогда. Въ трахеидахъ, обыкновенно, выдѣляется по одному газовому пузырьку, занимающему центръ клѣтки и оттѣсняющему воду къ обоимъ заостреннымъ ея концамъ; въ трахеяхъ же находится уже по многу воздушныхъ пузырьковъ, раздѣленныхъ другъ отъ друга водными прослойками, или, какъ говорятъ, образуется Жаменовская цѣпочка. Въ размѣрахъ чередующихся другъ съ другомъ пузырьковъ газа и столбиковъ воды можетъ быть большое разно-

<sup>31)</sup> Wieler, 1888. Jahrb. wiss. Bot. 19, 82.

<sup>32)</sup> Schwendener, 1886. Sitzungsber. Berlin, 561 (Ges. Abh. 1, 207).



образіе; въ среднемъ, по даннымъ Швенденера<sup>33)</sup>, пузырьки газа достигаютъ въ длину 0.3 миллиметровъ, столбики же воды 0.2 mm.

Чрезвычайно существененъ вопросъ, разрѣшимый, несомнѣнно, и чисто экспериментальнымъ путемъ, функционируютъ ли въ качествѣ проводящихъ элементовъ исключительно лишь сосуды, переполненные водой, или же поднятіе воды можетъ осуществляться и по элементамъ, заключающимъ воздушно-водныя цѣпочки. Изслѣдованія Страсбургера показываютъ намъ, что периферически расположенные въ стеблѣ сосуды заключаютъ обычно значительно меньше газа, чѣмъ сосуды центральныхъ частей, и что проводящіе пути послѣднихъ годичныхъ слоевъ подчасъ совершенно свободны отъ воздушныхъ прослоекъ. Если бы это наблюдение удалось широко обобщить<sup>34)</sup>, тогда можно было бы и пренебречь возраженіемъ противъ теоріи, основывающей передвиженіе воды на силахъ сдѣлания частицъ водяного столба, возраженіемъ, указывающимъ на присутствіе газа, разрывающаго сплошность этого столба. Все сводилось бы тогда къ проводящей работѣ однихъ элементовъ и закупоркѣ другихъ. Но и тогда бы, впрочемъ, теорія эта не могла бы считаться вполне установленной. Полная теорія передвиженія воды по растенію должна не только объяснять намъ возможность поднятія воды на необходимую въ стволѣ растенія высоту, но и обезпечивать достаточный размахъ этого процесса въ количественномъ отношеніи.

Весьма поучительны, въ этомъ отношеніи, изслѣдованія, сдѣланныя подъ вліяніемъ стремленія объяснить поднятіе воды по сосудамъ капиллярными силами. Известно, что поверхность вогнутого воднаго мениска, образующагося при погруженіи въ воду стеклянной трубки, обладаетъ меньшимъ поверхностнымъ натяженіемъ, чѣмъ ровная водяная поверхность, благодаря чему вода и подымается въ капиллярахъ значительно выше окружающаго уровня. Высота поднятія стоитъ въ непосредственной зависимости отъ степени кривизны мениска, послѣдняя жѣ отъ величины поперечника трубки; ясно, поэтому, что въ достаточно тонкихъ капиллярахъ можно ожидать достиженія какихъ угодно высотъ поднятія жидкости. Если смотрѣть на промежутки между частицами клеточной оболочки, наполнившіеся при ея разбуханіи водой, какъ на сѣтъ капилляровъ, настолько мелкихъ, что они ускользаютъ даже отъ микроскопическаго обнаруженія—а противъ такого взгляда, въ сущности, нельзя ничего возразить,—тогда и самыя высокія деревья легко получали бы, казалось, необходимую имъ воду путемъ капиллярнаго поднятія ея по стѣнкамъ элементовъ. Однако Негели и Страсбургеръ<sup>35)</sup> доказали, что такого капиллярнаго передвиженія воды было бы далеко недостаточнымъ, чтобы покрыть расходъ влаги на испареніе. Иначе говоря, хотя самъ

<sup>33)</sup> Близкія цифры даетъ и Ewart, 1905. См. сноску 20, стр. 110.

<sup>34)</sup> По Иварту (Ewart, 1905, цит. въ сноскѣ 20) и въ молодыхъ, только что образовавшихся сосудахъ встрѣчается воздухъ. Однако, наблюденія этого автора, несомнѣнно, нуждаются въ проверкѣ. Сравни также Dixon, Progr. rei bot. 4, 44. Костецкій (Kostecki, 1910. Unters. über die Verteilung der Gasblasen. Diss. Freiburg, Schweiz) указываетъ также на присутствіе въ послѣднихъ годичныхъ кольцахъ пузырьковъ воздуха. Однако, методъ, примѣненный имъ, едва ли пригоденъ для того, чтобы дать точное представленіе о количественныхъ соотношеніяхъ въ содержаніи воздуха въ древесинѣ.

<sup>35)</sup> Nägeli, 1866. Sitzungsber. Bayer. Acad. der Wiss. (Bot. Mitt. 2, 369 и 429) Strasburger, 1891. Bau und Verrichtungen der Leitungsbahnen. Iena.



принципъ, съ физической точки зрѣнія, и воплѣтъ вѣренъ, но для тѣхъ условій, съ которыми намъ приходится считаться въ растеніяхъ, онъ совершенно не примѣнимъ. Возможно, что то же можетъ оказаться и съ теоріей передвиженія воды сѣвлиемъ.

Основываясь на современныхъ научныхъ данныхъ, намъ приходится, во всякомъ случаѣ, считаться съ возможностью переноса воды частью или даже исключительно по сосудамъ, заполненнымъ воздушно-водными цѣпочками. Обширная литература, въ которой мы не станемъ разбираться, касается вопроса о поднятіи воды именно съ этой точки зрѣнія. Одни изслѣдователи стремятся при этомъ свести весь процессъ на чисто физическія явленія, считая испарительный токъ единственнымъ двигательнымъ агентомъ, другіе же думаютъ, что въ процессѣ поднятія воды участвуютъ и живыя кѣтки своими осмотическими силами.

Какъ мало у насъ еще фактическихъ въ этомъ направленіи свѣдѣній, показывается, можетъ быть, ярче всего созданіе новѣйшихъ теорій передвиженія воды, вродѣ опубликованной недавно Леклеркъ-дю-Саблономъ <sup>36)</sup> Ученый этотъ предполагаетъ, что вся тяжесть водныхъ столбиковъ балансируется на сопротивленіи вогнутыхъ менисковъ у пузырьковъ воздуха и стѣнокъ кѣтокъ. Благодаря этому вода въ стволѣ дерева всегда одинаково находится въ состояніи равновѣсія, а, слѣдовательно, одинаково и теченіе испарительнаго тока, будетъ ли дерево въ вертикальномъ или горизонтальномъ положеніяхъ. До сихъ поръ, однако, мы не можемъ сказать съ увѣренностью, можетъ ли это воззрѣніе быть воплѣтъ опредѣленно обосновано, или же въ стволѣ дерева мы, наоборотъ, должны предполагать существованіе тѣхъ крупныхъ напряженій, о которыхъ говоритъ теорія сѣвлия. Едва ли, поэтому, будетъ воплѣтъ цѣлесообразнымъ заниматься дальнѣйшей трактовкой различныхъ „теорій“ передвиженія воды по растенію.

Наряду съ чисто физическими силами нерѣдко, какъ мы уже не разъ и указывали, стараются объяснить процессъ поднятія воды по древесинѣ участіемъ въ немъ живыхъ кѣтокъ. Въ извѣстномъ смыслѣ участіе это совершенно несомнѣнно, такъ какъ всѣ проводящіе пути растительнаго организма формируются изъ живыхъ кѣтокъ и при помощи нихъ, и лишь послѣ такой первоначальной формировки оказываются способными къ функціонированію. Уже въ самомъ началѣ своей дѣятельности въ качествѣ проводящихъ элементовъ сосуды оказываются наполненными водой. Если эту воду удалить, хотя бы даже и не цѣликомъ <sup>37)</sup>, вторичное ихъ наполненіе растеніемъ оказывается уже не осуществимымъ и функціи ихъ нарушенными въ корнѣ: растеніе неминуемо отмираетъ, если только путемъ инъекціи не восполнить недостатка воды въ сосудахъ. Но, независимо отъ этого, въ проведеніи воды могутъ, несомнѣнно, принимать участіе прямо или посредственно и живыя ткани

<sup>36)</sup> Leclerc du Sablon, 1910. Rev. gén. de bot. 22, 123.

<sup>37)</sup> По Гартигу (R. Hartig, 1883, Untersuchungen aus dem forstbot. Institut München, 3, 73) древесина ели становится неспособной проводить воду, когда въ полостяхъ трахеидъ еще болѣе половины занято водой.



стебля, прежде всего паренхиматическія клѣтки, всегда попадающіяся въ ближайшемъ сосѣдствѣ съ сосудистыми элементами. Доводы въ пользу непосредственнаго участія живыхъ клѣтокъ паренхимы въ испарительномъ тогѣ приводили въ свое время Вестермайеръ, Годлевскій и Янзе <sup>38)</sup>. Основнымъ въ теоріяхъ всѣхъ этихъ изслѣдователей является предположеніе, что клѣтки паренхимы воспринимаютъ воду изъ полости сосуда и отдаютъ ее вновь, выталкивая въ полость другого элемента, расположеннаго уже выше по стеблю. Мы воздержимся отъ подробнаго изложенія этихъ возрѣній, равно какъ и отъ критическаго ихъ разбора <sup>39)</sup>; укажемъ, во всякомъ случаѣ, что простѣйшій фактъ одинаково легкаго передвиженія воды вверхъ и внизъ по стеблю (сравни стр. 102) едва ли говоритъ въ пользу всѣхъ этихъ теорій.

Въ дальнѣйшемъ мы уже совершенно не станемъ возвращаться къ этимъ гипотезамъ и коснемся лишь вопроса, можно ли вообще отмѣтить какое либо участіе паренхиматическихъ клѣтокъ въ процессѣ поднятія воды. Къ рѣшенію этого вопроса пробовали подойти, убивая большія или меньшія зоны древесины ствола и наблюдая наступающія при этомъ разстройства проводимости. Наиболее подробныя изслѣдованія въ этомъ направленіи принадлежатъ Страсбургеру <sup>40)</sup>, пришедшему, на основаніи ихъ, къ заключенію, что живыя клѣтки не играютъ никакой роли въ передвиженіи воды. Однако, опыты его не выдерживаютъ строгой критической оцѣнки <sup>41)</sup>. И, дѣйствительно, Уршпрунгъ, поставивъ длинный рядъ опытовъ въ подобныхъ же условіяхъ, пришелъ къ совершенно инымъ результатамъ. Оказалось, именно, что, вѣ зависимости отъ метода убиванія, процессъ передвиженія воды приходилъ въ разстройство тѣмъ скорѣе, чѣмъ длиннѣе была подвергнутая убиванію зона. Вмѣстѣ съ тѣмъ, онъ вполне убѣжденъ, что такое ухудшеніе въ транспортѣ воды наступаетъ не вслѣдствіе закупорокъ сосудистыхъ путей и не благодаря усиленному испаренію воды изъ убитыхъ частей стебля; по его мнѣнію, не происходитъ также измѣненій въ расположеніи и состояніи воздушно-водяныхъ цѣпочекъ. Мы съ удовольствіемъ можемъ отмѣтить, что выводы Уршпрунга оказываются значительно лучше обоснованными новѣйшими его опытами (1906), сравнительно съ первыми (1904). Однако, немало можно высказать сомнѣній и по поводу опытовъ Уршпрунга. Такъ, на примѣръ, указывали на то, что изъ убитыхъ частей стебля въ листовые органы диффундируютъ ядовитыя

<sup>38)</sup> Westermaier, 1884. Sitzungsber. Berlin, стр. 1110. Godlewski, 1884. Jahrb. wiss. Bot. 15, 602. Janse, 1887. Jahrb. wiss. Bot. 18, 1.

<sup>39)</sup> Zimmermann, 1885. Ber. bot. Ges. 3, 290. Schwendener, 1886, смотри сноску 32.

<sup>40)</sup> Strasburger, 1891. Смотри сноску 35. 1893. Ueber das Saftsteigen (Histol. Beitr. 5). Jena.

<sup>41)</sup> Pfeffer, 1892. Studien zur Energetik. Abh. Kgl. Ges. der Wiss. Leipzig 18. Ursprung, 1904. Bot. Cbl. Beih. 18, 1, 147.; 1906, Jahrb. wiss. Bot. 42, 303. Roshardt, 1909. Bot. Cbl. Beih. 25, 1, 243.



вещества <sup>42)</sup>, вызывающія ихъ гибель уже отъ отравленія, а не отъ недостатка воды.

Уршипругъ старался опровергнуть эти возраженія <sup>43)</sup>; трудно сказать покаместъ, на чьей сторонѣ истина. Помимо этого было доказано <sup>44)</sup>, что уже одно сильное охлажденіе куска стебля (напр., до 0°) останавливаетъ процессъ переноса воды: однако и эти опыты при повтореніи ихъ другими изслѣдователями <sup>45)</sup> привели къ совершенно противоположнымъ результатамъ. Такимъ образомъ, и у виталистической теории поднятія воды въ растеніи до сихъ поръ еще нѣтъ достаточно прочной основы. Недавно Рейндерсомъ <sup>46)</sup> была сдѣлана попытка показать, что въ живомъ деревѣ вода поднимается при непосредственномъ содѣйствіи живыхъ паренхиматическихъ клѣтокъ, въ мертвой же древесинѣ исключительно при помощи сѣбленія. Изъ этой попытки слѣдуетъ лишь то, что доказательство возможности передвиженія воды тѣмъ или другимъ порядкомъ еще не значить, что именно онъ и играетъ основное значеніе въ природѣ.

Говоря нѣсколько выше о непрямомъ участіи живыхъ клѣтокъ въ проведеніи воды, мы имѣли въ виду дѣятельность ихъ, заключающуюся не въ насасываніи и выталкиваніи воды, а, прежде всего, въ воздѣйствіи на содержаніе въ сосудистыхъ путяхъ воздуха. Нолль <sup>47)</sup> указалъ на то, что въ газахъ, введенныхъ извнѣ въ систему проводящихъ элементовъ, наблюдаются значительныя измѣненія объемнаго и качественного характера, а Дево <sup>48)</sup> наблюдалъ отрицательное давленіе въ сосудахъ въ полномъ отсутствіи испарительнаго тока; онъ объясняетъ его появленіе поглощеніемъ кислорода изъ воздуха въ сосудахъ въ процессѣ дыханія живыхъ клѣтокъ. Интересно было бы установить, насколько значительны могутъ быть паденія давленія, устанавливающіяся такимъ образомъ въ древесинѣ. Если бы наблюденія Нолля и Дево оправдались въ широкихъ предѣлахъ, тогда бы, конечно, разрѣженнымъ пузырькамъ воздуха нужно было бы приписать существенное значеніе, какъ насасывающимъ аппаратамъ, а за живыми клѣтками, производящими это разрѣженіе, признать важную роль въ поднятіи воды.

Картина современныхъ свѣдѣній о причинахъ поднятія воды въ растеніи, какъ видитъ читатель, намѣчена нами въ своихъ лишь главныхъ чертахъ; болѣе полное изложеніе необыкновенно разросшейся литературы вопроса было бы, конечно, невозможно въ нашемъ курсѣ. Да, по правдѣ сказать, оно и не привело бы къ лучшимъ результатамъ, такъ какъ мы

<sup>42)</sup> Dixon, 1905. Proc. R. Soc. Dublin, 11. Overton, 1911. Bot. Gaz. 51, 28 и 102.

<sup>43)</sup> Ursprung, 1907. Bot. Cbl. Beihefte 21, (1), 67; 1912. Bot. Cbl. Beih. 28, (1), 311.

<sup>44)</sup> Сравни Ursprung, 1906. Jahrb. Wiss. Bot. 42, 513; 1912 Bot. Cbl. Beih. 28 (1) 311.

<sup>45)</sup> Zijlstra, 1910. Ak. v. Wetensch. Amsterdam.

<sup>46)</sup> Reinders тамъ же. Proc. 1910, 563.

<sup>47)</sup> Noll, 1897. Sitzungsber. Niederrhein. Gesellsch. November.

<sup>48)</sup> Devaux, 1902. Comptes rendus, 134, 1366.



не можемъ съ полной увѣренностью говорить даже о самыхъ элементарныхъ вопросахъ въ этой области. Можетъ быть, еще не скоро удастся вполне разсѣять ту тьму, которая окутываетъ задачу; во всякомъ случаѣ, отъ грядущихъ изслѣдованій мы вправѣ ожидать все новыхъ, шагъ за шагомъ, выясненій проблемы, особенно, если, какъ и было уже указано нѣсколько разъ, будетъ обращено больше вниманія, чѣмъ до сихъ поръ, на количественныя соотношенія между водою, дѣйствительно поднятой и той массою ея, которую необходимо поднять наверхъ по физиологическимъ затребованіямъ организма.

## ГЛАВА VII.

### Зольныя составныя части растенія I.

Въ составъ каждаго растительнаго организма входятъ въ бѣльшемъ или меньшемъ количествѣ зольныя, остающіяся послѣ сгорания органическихъ соединеній вещества: даже мельчайшія обрывки клѣточныхъ оболочекъ или крахмальныя зернышки при сгораніи оставляютъ вполне видимыя слѣды этихъ зольныхъ минеральныхъ веществъ. Фактъ присутствія минеральныхъ веществъ въ составѣ растительныхъ органовъ извѣстенъ, впрочемъ, всѣмъ и каждому изъ повседневной жизни: кто не видалъ кучекъ золы, остающейся послѣ сгоранія дровъ въ печи, кто не знаетъ, какую массу пепла оставляетъ послѣ себя сгорающая сигара, свернутая изъ растительныхъ органовъ—табачныхъ листьевъ.

Современное состояніе естествознанія исключаетъ, конечно, возможность другого объясненія происхожденія этой золы въ растеніяхъ, какъ путемъ поглощенія организмами составляющихъ ее минеральныхъ веществъ извнѣ, изъ окружающей среды; небезинтересно, однако, будетъ отмѣтить, что это, не требующее для насъ теперь никакихъ дальнѣйшихъ доказательствъ положеніе находилось въ былое время подъ явнымъ сомнѣніемъ; мало того, нѣсколько лѣтъ спустя установленія Лавуазье его основного закона вѣчности вещества различныя ученныя академіи въ числѣ темъ на соисканіе премій предлагали вопросы о томъ, имѣетъ ли законъ Лавуазье свою полную силу и для органической природы. Такъ, напримѣръ, въ 1800 году Берлинской Академіей былъ предложенъ на разрѣшеніе вопросъ:

„Какими свойствами обладаютъ тѣ зольныя составныя части, которыя можно открыть путемъ химическаго анализа въ нѣмецкихъ культурныхъ полевыхъ растеніяхъ? Откуда берутся они? Поглощаются ли они растеніемъ извнѣ въ томъ же видѣ, въ которомъ ихъ открываетъ затѣмъ химикъ, или же сама сущность растительнаго процесса приводитъ къ образованію ихъ въ органахъ растенія?“



Увѣнчанный преміей отвѣтъ Шрадера <sup>1)</sup> утверждалъ безъ всякихъ околичностей, что „растенія способны созидать содержащіяся въ нихъ зольныя вещества путемъ своего жизненнаго процесса“.

Лѣтъ 40 спустя (1838) близкая къ предыдущей тема была поставлена на обсужденіе Гёттингенской Академіей Наукъ:

„Можно ли найти такъ называемые неорганическіе элементы, входящіе въ составъ золы растеній, въ его органахъ даже и въ томъ случаѣ, когда доступъ имъ въ растеніе извнѣ будетъ безусловно отрѣзанъ?“ На этотъ разъ заданіе оказалось уже нѣсколько запоздалымъ <sup>2)</sup>.

Точныя химическія представленія сдѣлались уже достояніемъ сравнительно широкихъ круговъ изслѣдователей, и отвѣтъ на заданный вопросъ оказался уже совершенно инымъ: Вигманнъ и Польсторфъ <sup>3)</sup> своими вегетационными опытами установили тѣ положенія, которыя являются единственно возможнымъ основаніемъ и настоящихъ научныхъ воззрѣній.

Если мы перейдемъ теперь къ тѣмъ условіямъ, которыя регулируютъ поступленіе зольныхъ веществъ въ растеніе изъ окружающей среды, то прежде всего, какъ положеніе, не требующее доказательства, мы отмѣтимъ, что всѣ эти вещества поступаютъ въ растеніе лишь въ видѣ растворовъ, такъ какъ облекающія растительныя клѣтки оболочки не проницаемы для твердыхъ веществъ. Наряду съ растворителемъ, водою, зольныя вещества поглощаются растеніями обычно при помощи ихъ корневой системы и лишь значительно рѣже, какъ, напр., у нѣкоторыхъ эпифитовъ, воспріятіе минеральныхъ веществъ падаетъ на долю другихъ органовъ, вродѣ листьевъ. Воспріятіе это идетъ по законамъ осмоса, регулирующаго какъ количественныя соотношенія въ поступленіи зольныхъ веществъ, такъ и качественный составъ диффундирующаго въ клѣтку раствора.

Общее количество зольныхъ веществъ значительно колеблется отъ растенія къ растенію. Различные растительные типы, выросшіе на одномъ и томъ же клочкѣ земли, обнаруживаютъ совершенно различное содержаніе зольныхъ веществъ. Такъ, напримѣръ, по даннымъ, собраннымъ въ книгѣ Вольфа <sup>6)</sup> (стр. 137) анализъ ряда сорныхъ растеній, собранныхъ съ одного и того же поля далъ для щавеля (*Rumex Acetosella*)—8.14% золы, для герани (*Geranium dissectum*)—9.98%, для заячьей капусты (*Sedum Telephium*)—11.96%, а для полевой незабудки (*Myosotis arvensis*) даже 17.85%. Намъ приходилось, впрочемъ, уже выше (глава I, стр. 4 и 7) указывать на характерныя от-

<sup>1)</sup> Schrader, 1800. Preisschrift über die eigentl. Erzeugung der erdigen Bestandteile in den Getreidearten. Berlin.

<sup>2)</sup> Уже въ Физиологій растеній Де-Кандолля (De-Candolle, 1831, нѣмецкое изданіе 1833 г. I стр. 388) приводятся волюнѣ всѣскія возраженія противъ воззрѣній Шрадера.

<sup>3)</sup> Wiegmann und Polstorff, 1842. Ueber die anorganische Bestandteile der Pflanze. Braunschweig.



личія растительныхъ организмовъ въ смыслѣ содержанія въ ихъ органахъ зольныхъ остатковъ. Въ приведенныхъ въ первой главѣ таблицъ были даны среднія изъ большого числа аналитическихъ данныхъ цифры, такъ какъ—это, конечно, ясно само собой—содержаніе золы одиночныхъ экземпляровъ растений можетъ колебаться иногда въ очень значительныхъ предѣлахъ. Ростъ на субстратѣ, богатомъ растворенными или легко растворимыми минеральными составными частями, повиситъ, несомнѣнно, количествомъ золы и въ растительномъ организмѣ; съ другой стороны, импульсами къ избыточному поглощенію воды растеніемъ служить жизнь въ условіяхъ сильнаго испаренія,—а съ повышеннымъ токомъ воды поступающаго въ растеніе и повышенными количествами зольныхъ веществъ <sup>4)</sup>.

Такъ, напримѣръ, по Эбермайеру <sup>5)</sup> въ составъ листьевъ сильно испаряющихъ деревьевъ (ива, рябина) входитъ не менѣе 7—10% золы, между тѣмъ какъ въ хвѣ сравнительно слабо испаряющей сосны находится едва-едва 1.5% несгораемаго остатка. Вполнѣ понятнымъ является фактъ, что листья, въ общемъ, оказываются наиболѣе богатыми золой органами: въ нихъ совершается, главнымъ образомъ, процессъ испаренія воды, оставляющей послѣ себя приносимыя съ почвеннымъ растворомъ зольныя вещества. И дѣйствительно, стеблевые части всегда бѣднѣе золою, чѣмъ листовые:

Количество золы въ % къ сухому вѣсу (по Чапеку <sup>5a)</sup>).

	Лупинъ ( <i>Lupinus luteus</i> ).	Табакъ ( <i>Nicotiana Tabacum</i> ).	Рѣпа ( <i>Brassica Rapa</i> ).	<i>Achyranthes aspera</i> .
Листья . .	6.06	11.87	20.84	24.33
Стебли . .	3.86	7.73	9.18	8.67

Въ листьяхъ нѣкоторыхъ растений количество золы оказалось еще болѣе высокимъ; такъ у свекловицы (*Beta vulgaris*) оно достигаетъ круглымъ числомъ 30%, а у хрустальной травки (*Mesembrianthemum crystallinum*) даже 50% сухого вѣса.—Мы увидимъ вскорѣ, что зола растенія не представляетъ для него какого либо излишняго или даже вреднаго балласта, а, во всякомъ случаѣ до извѣстной степени, является совершенно необходимой для жизненныхъ проявленій составной частью клѣтки; понятно, поэтому, что на обогащающій растеніе зольными веществами испарительный процессъ нужно смотрѣть, какъ на важное звено въ цѣпи жизненныхъ явленій, а не какъ на неизбѣжное, но несомнѣнное зло для растенія (сравни стр. 77).

Изъ числа простыхъ тѣлъ, постоянно и въ достаточно замѣтныхъ количествахъ встрѣчающихся въ золѣ всѣхъ вообще растеній,

<sup>4)</sup> Намъ, приходилось уже на стр. 38 указывать на то, какъ ускоряется поступленіе красокъ въ растительныя клѣтки при повышеніи испаренія. Приводимыя тамъ опыты Кюстера могутъ быть примѣнены для доказательства этого побочнаго слѣдствія испарительнаго тока.

<sup>5)</sup> Ebermayer, 1884. Bot. Jahresber. I, 8.

<sup>5a)</sup> Czapek, Biochemie, II, 781.

придется отметить лишь очень немного, именно 9: хлоръ, сѣру, фосфоръ, кремній, а изъ металловъ калий, натрій, кальцій, магній и желѣзо.

Приводимая ниже таблица <sup>6)</sup> можетъ дать общее представление о количественномъ распредѣленіи этихъ элементовъ въ золѣ нѣкоторыхъ растений; жирнымъ шрифтомъ отмѣчены въ ней случаи особеннаго богатства золы тѣмъ или другимъ веществомъ.

Растенія и ихъ органы:	Золы въ % къ сухому вѣсу.	Въ 100 частяхъ золы содержится.								
		K <sup>2</sup> O	Na <sup>2</sup> O	CaO	MgO	Fe <sup>2</sup> O <sup>3</sup>	P <sup>2</sup> O <sup>5</sup>	SO <sup>3</sup>	SiO <sup>2</sup>	Cl
1. Листья табака . . . . .	17.16	29.09	3.21	36.02	7.36	1.95	4.66	6.07	5.77	6.71
2. Клубни картофеля . . . . .	3.79	<b>60.06</b>	2.96	2.64	4.93	1.10	16.86	6.52	2.04	3.46
3. Листья шпината . . . . .	16.48	16.56	<b>35.29</b>	11.88	6.38	<b>3.35</b>	10.25	6.87	4.52	6.20
4. Кора 150-лѣтн. дуба . . . . .	7.20	4.36	0.34	<b>92.82</b>	1.19	0.29	0.39	0.27	0.55	—
5. Красный клеверъ, въ цвѣту . . . . .	6.86	32.29	1.97	<b>34.91</b>	10.90	1.08	9.64	3.23	2.69	3.78
6. Миндаль (зерно) . . . . .	4.90	27.95	0.23	8.81	<b>17.66</b>	0.55	43.63	0.37	—	—
7. Донникъ . . . . .	9.87	<b>33.42</b>	13.01	12.73	6.53	<b>5.86</b>	4.63	14.41	4.50	—
8. Пшеница (зерно) . . . . .	2.14	30.51	1.74	2.82	11.96	0.51	<b>48.94</b>	1.32	1.46	0.47
9. Корень хрѣва . . . . .	8.47	38.96	2.10	10.10	3.66	1.51	10.39	<b>24.72</b>	7.20	1.36
10. Хвощъ (Equisetum Telmateja) . . . . .	<b>26.75</b>	8.01	0.63	8.63	1.81	1.42	1.37	2.83	<b>70.64</b>	5.59
11. Ячмень (въ концѣ цвѣтен.) . . . . .	6.47	25.44	0.75	5.77	3.03	0.42	10.29	2.94	<b>49.83</b>	3.77
12. Клубни сельдерея . . . . .	11.04	43.19	—	13.11	5.82	1.41	12.83	5.58	3.85	<b>15.87</b>

Помимо этихъ девяти элементовъ удается обычно доказать въ золѣ присутствіе алюминія и марганца, затѣмъ слѣдовъ длиннаго ряда самыхъ разнообразныхъ тѣлъ, перечислять которыхъ мы здѣсь уже не станемъ.

Вернемся теперь къ тѣмъ элементамъ, количественное распредѣленіе которыхъ является изученнымъ и приведено въ нашей таблицѣ; посмотримъ, можно ли установить какую либо законѣрную зависимость между содержаніемъ этихъ веществъ въ почвѣ и количествомъ ихъ въ золѣ растенія. Зависимость эта, дѣйствительно, вполне очевидна.

Анализы Малагути и Дюроше <sup>7)</sup> показываютъ, напримѣръ, что растенія, возросшія на богатой известью почвѣ, содержатъ въ золѣ въ среднемъ до 45% этого соединенія, между тѣмъ какъ тѣ же самыя растительные виды, выросшіе на песчаной почвѣ, давали золу, заключающую не болѣе 30% извести. Растенія морскихъ береговъ воспринимаютъ и содержатъ значительно больше хлора, чѣмъ материковые экземпляры; такъ, напримѣръ:

<sup>6)</sup> Wolff. 1871—1880. Aschenanalysen von landw. Produkten, Berlin.

<sup>7)</sup> Malaguti et Durocher, 1858. Ann. sc. nat. (4), 9, 222.



	Содержаніе Cl въ % золы (Чапекъ <sup>7а</sup> ).	
	На морскомъ берегу.	Въ 20—50 километрахъ отъ берега.
Свекловица ( <i>Beta vulgaris</i> ), корни .	15.29	12.30
” ” ” листья	21.39	16.61
Клубни картофеля . . . . .	12.62	7.96

Однако, было бы совершенно ошибочнымъ предположеніе, что количество того или другого вещества, входящаго въ составъ золы растенія, дѣликомъ опредѣляется его относительнымъ содержаніемъ въ окружающей растеніе средѣ. Такъ, напримѣръ, хорошо извѣстно, что въ морской водѣ находятся лишь минимальныя слѣды іода, накапливающагося, тѣмъ не менѣе, въ значительныхъ количествахъ въ тѣлѣ различныхъ водорослей. Могутъ быть и обратные случаи, когда вещество, богато представленное въ окружающей средѣ, оказывается въ растеніи въ относительно гораздо меньшихъ количествахъ.

Приведемъ здѣсь изъ таблицъ Вольфа <sup>8)</sup> нѣсколько цифръ сравнительнаго процентнаго состава золы обыкновенной ряски (*Lemna trisulca*) и сухого остатка воды того водоема, въ которомъ это растеніе вегетировало:

	Въ 100 частяхъ золы заключалось:								
	K <sup>2</sup> O	Na <sup>2</sup> O	CaO	MgO	Fe <sup>2</sup> O <sup>3</sup>	P <sup>2</sup> O <sup>5</sup>	SO <sup>3</sup>	SiO <sup>2</sup>	Cl
Вода . . . . .	5.15	7.60	45.56	16.00	0.94	3.42	10.79	4.23	7.99
Ряска ( <i>Lemna</i> ) . . . . .	18.29	4.06	21.86	6.60	9.57	11.35	7.91	16.05	5.55

Отчего зависитъ любопытный фактъ, что К, Fe, P и Si оказались воспринятыми въ относительно гораздо большихъ количествахъ, чѣмъ заключались они въ водѣ, остается совершенно неизвѣстнымъ. Поглощаемыя растеніемъ минеральныя соли частью накаплиются въ толщѣ клѣточныхъ стѣнокъ, но, главнымъ образомъ, конечно, проходятъ сквозь протоплазму, скопляясь въ клѣточномъ соку. Подобныя накопленія въ клѣткахъ веществъ въ концентраціяхъ, значительно превышающихъ окружающія, возможно лишь въ томъ случаѣ, когда проникающій внутрь клѣтки растворъ подвергается шагъ за шагомъ химическому превращенію, вродѣ того, какъ мы уже видѣли на примѣрѣ нѣкоторыхъ анилиновыхъ красокъ. Вполнѣ законно предположеніе, что и минеральныя соли накаплиются въ клѣткѣ именно потому, что онѣ тотчасъ же переходятъ въ новыя, по всей вѣроятности, органическія соединенія.

Наряду съ вопросомъ о поступленіи въ растенія минеральныхъ веществъ былъ затронутъ и подвергнутъ научной обработкѣ и другой: являются ли эти вещества необходимыми для растенія, или же они представляютъ собой лишь ненужный балластъ, поневолѣ воспринимаемый клѣткой вмѣстѣ съ водой. Еще отцы физиологіи растеній, Сенебье и

<sup>7а)</sup> Czapek, Biochemie, II, 810.

<sup>8)</sup> Wolff, 1871 (см. сноску 6), стр. 132.

Соссюръ <sup>9)</sup> смотрѣли на минеральныя соли, какъ на совершенно необходимыя для растительныхъ организмовъ питательныя вещества; возрѣніе это защищалось затѣмъ Шпренгелемъ <sup>10)</sup> и особенно ярко и талантливо Либихомъ <sup>11)</sup>, авторитетъ котораго и сдѣлалъ его общепринятымъ, хотя, строго говоря, точныя доказательства вѣрности его были добыты лишь значительно позже. Исслѣдователями были примѣнены для рѣшенія вопроса два различныхъ метода, годныхъ, въ то же самое время и для того, чтобы установить, необходимы ли для растенія всѣ встрѣчающіеся въ его золѣ элементы, или же оно можетъ довольствоваться лишь нѣкоторыми изъ нихъ. Выдающіеся опыты съ одной изъ методикъ принадлежатъ князю Сальмъ-Горстмару <sup>12)</sup>, культивировавшему растенія по примѣру Вигмана и Польсторфа <sup>3)</sup> на искусственныхъ почвахъ, состоявшихъ изъ нерастворимыхъ частицъ, съ примѣсью раствора веществъ, значеніе которыхъ онъ хотѣлъ изслѣдовать; такъ, напримѣръ, онъ пользовался почвою изъ раздробленнаго горнаго хрустала или полученнаго обугливаніемъ тростниковаго сахара угля; замѣтимъ, что Вигманъ и Польсторфъ работали съ обрѣзками платиновой проволоки и промытымъ пескомъ; Сальмъ-Горстмаръ пришелъ къ выводу, что изъ числа элементовъ для нормальнаго произрастанія овса необходимы Si, P, S, K, Ca, Mg, Fe и Mn; подъ нѣкоторымъ сомнѣніемъ оставалось для него питательное значеніе Cl. Результаты эти впоследствии не получили полного подтвержденія, но важность ихъ несомнѣнна хотя бы въ одномъ, принципиально существенномъ пунктѣ: работа эта показала, что элементъ, никогда не отсутствующій въ золѣ разнообразнѣйшихъ растеній, именно натрій, не можетъ быть причисленъ къ ряду веществъ безусловно необходимыхъ для вегетированія овса <sup>13)</sup>. Фактъ этотъ тѣмъ болѣе интересенъ, что, какъ мы знаемъ, съ присутствіемъ натрія связаны у высшихъ животныхъ чрезвычайно важныя жизненныя отправления.

Громадную роль въ разработкѣ вопроса сыграла и другая методика, вылившаяся въ такъ называемыя искусственныя водныя культуры растеній. Саксъ и Кнопъ <sup>14)</sup> попробовали культивировать наши обычныя сухопутныя растенія, помѣщая ихъ корни, вмѣсто почвы, въ водный растворъ различныхъ солей. Оказалось, что растенія способны поглощать изъ такихъ растворовъ всѣ необходимыя для нихъ неорганическія вещества, показывая, при этомъ, значительный приростъ въ своемъ

<sup>9)</sup> Senebier, 1800. Physiologie végétale. Bd. 3. Th. Saussure, 1804. Recherches sur la végétation. (Ostwald's Klassiker, 15 и 16).

<sup>10)</sup> C. Sprengel, 1839. Die Lehre vom Dünger.

<sup>11)</sup> J. Liebig, 1840. Die Chemie in der Anwendung auf Agrikultur, 7 Aufl. 1862. Braunschweig.

<sup>12)</sup> Salm-Horstmar, 1856. Versuche und Resultate über die Nahrung der Pflanze. Braunschweig.

<sup>13)</sup> Впрочемъ, для другихъ растеній Сальмъ считалъ натрій необходимымъ элементомъ.

<sup>14)</sup> J. Sachs, 1860. Versuchstationen 2, 22 и 224. Кноп, 1860. Versuchstationen 2, 65 и 270.



сухомъ вѣсѣ. Такое накопленіе новыхъ и новыхъ количествъ сухого вещества, идущее, при этомъ, достаточно быстро и энергично, является существеннѣйшимъ признакомъ удачнаго хода искусственной культуры; было бы крайне ошибочнымъ заключать изъ одного лишь факта наружнаго роста растенія, что предоставленный ему растворъ заключаетъ вѣсь необходимыя для него вещества. Явленіе роста можетъ наступить и безъ какого либо накопленія вещества извнѣ, иногда даже безъ поглощенія воды. Если бы, напримѣръ, изъ того, что растеніе, не поглощая извнѣ соединеній азота, можетъ достигъ сухого вѣса, въ  $3\frac{1}{2}$  раза большаго, чѣмъ вѣсь исходныхъ сѣмянъ,<sup>15)</sup> былъ-бы сдѣланъ выводъ, что азотъ не является необходимымъ для произрастанія, мы впали бы въ грубую ошибку. Какъ показали наблюденія цѣлаго ряда экспериментаторовъ, растеніе маиса можетъ увеличить, въ благоприятныхъ условіяхъ вегетации, въ 60 до 370 разъ свой исходный сухой вѣсъ; гречиха становится въ 1000 разъ болѣе богатой сухимъ веществомъ, чѣмъ вначалѣ. Таковъ примѣръ дѣйствительно „богатаго“ прироста въ искусственной культурѣ. Возможность разрастанія и даже нѣкотораго увеличенія въ вѣсѣ проростковъ, не получающихъ изъ окружающей среды никакихъ минеральныхъ соединеній объясняется весьма просто присутствіемъ довольно значительныхъ, обыкновенно, запасовъ этихъ веществъ въ самомъ сѣмени. По Буссенго нѣкоторыя растенія, вродѣ фасоли, могутъ разрастись и даже образовать цвѣты, не получая вовсе питательныхъ солей; ихъ сухой вѣсъ нарастаетъ при этомъ вдвое и даже вчетверо. Эти примѣры показываютъ намъ, что приходится нерѣдко стремиться къ тому, чтобы какимъ нибудь образомъ исключить изъ опыта баланса запасныя вещества сѣмени; съ ними нужно считаться особенно тогда, когда интересно убѣдиться въ значеніи для вегетации элемента, заложеннаго уже въ сѣменахъ, хотя и въ незначительномъ, но вполнѣ достаточномъ для развитія организма количествѣ.

Не останавливаясь на подробностяхъ методики водныхъ культуръ, укажемъ лишь, что въ нихъ начинаютъ обычно съ сѣмянъ, пустившихъ



Рис. 20. Растенія гречихи, выращенныя въ водной культурѣ. I—нормальный растворъ, II—растворъ безъ калия. По Ноббе изъ Учебн. для Высш. Учебн. Завед.

<sup>15)</sup> Boussingault, 1860. Chimie agricole (2 édit.). 1.

первые свои корешки во влажных опилкахъ. Они укрѣпляются затѣмъ въ отверстіи крышки какого нибудь достаточно большого сосуда, такъ что стеблевая часть, разрастаясь кверху, можетъ подставить свои органы воздуху и свѣту, корневая же часть вѣтвится, развиваясь внутри наполняющаго сосудъ „питательнаго раствора“ (рис. 20).

Полезно защищать сосуды отъ доступа свѣта, впаывая ихъ въ землю; этимъ, въ то же самое время, достигается и равномерность и достаточная умѣренность температурныхъ условий.

Въ видѣ примѣра вполне удавшейся искусственной культуры приведемъ опыты Бирнера и Лукануса<sup>16)</sup>, сдѣланные сравнительно очень давно. Ученые эти пользовались питательнымъ растворомъ, заключавшимъ въ литрѣ воды около 0.5 граммовъ  $MgSO_4$ , 1.5 гр.  $KNO_3$ , 1.0 гр.  $H_2KPO_4$  и 1.0 gr.  $Fe^3(PO_4)^2$  и позволившимъ имъ вырастить растенье овса, выросшаго въ своемъ сухомъ вѣсѣ въ 138 разъ противъ первоначальнаго. Такимъ образомъ, если не считать азота, которымъ намъ придется специально заняться и который, въ сущности, не можетъ быть причисленъ къ ряду зольныхъ элементовъ, овесъ оказался способнымъ вегетировать за счетъ шести элементовъ, именно К, Са, Mg, S, P и Fe; сравнительно со спискомъ Салъмъ-Горстмара количество необходимыхъ элементовъ уменьшилось еще: лишними оказались Si и Mn, какъ и тотъ Cl, о необходимости котораго лишь неувѣренно отзывался этотъ авторъ. Дальнѣйшее, однако, уменьшеніе числа элементовъ, необходимыхъ для культуры, уже невозможно: всѣ они безъ исключенія совершенно необходимы и, если исключить изъ состава раствора хотя бы одинъ изъ нихъ, это тотчасъ же отражается чрезвычайно сильнымъ пониженіемъ сухого вѣса получаемаго урожая: безъ магнія сухой вѣсъ возросъ съ единицы уже не на 138, а лишь до 5.1, безъ кальція до 1.3, безъ калия до—9.2 (сравни рис. 20, II), безъ желѣза до 7.3 (въ другомъ опытѣ лишь до 3.3), безъ фосфора до 6.5 и безъ сѣры до 4.9; въ другомъ опытѣ съ исключеніемъ сѣры урожай оказался нѣсколько выше, именно самъ—35.4.

Опытовъ съ культурами растений въ растворахъ различнѣйшаго состава было сдѣлано очень много. Особенно часто примѣнялись смѣси, предложенныя Кнопомъ и Саксомъ, слѣдующаго состава:

Смѣсь Кнопа <sup>17)</sup> .		Смѣсь Сакса <sup>18)</sup> .	
0.25 гр.	сѣрнокислаго магнія	1.0 гр.	калійной селитры
1.00 „	калійной селитры	0.5 „	поваренной соли
0.25 „	кислаго фосфорнокислаго кали	0.5 „	сѣрнокислаго кальція
0.12 „	хлористаго кали	0.5 „	сѣрнокислаго магнія
		0.5 „	фосфорнокислаго кальція (въ мелкомъ порошокѣ)
	Слѣды хлорнаго желѣза.		Слѣды хлорнаго желѣза.

<sup>16)</sup> Birner und Lucanus, 1866. Versuchstationen, 8, 128.

<sup>17)</sup> Кноп, 1868. Kreislauf des Stoffes, стр. 606. Leipzig. 1884. Versuchstationen, 30, 293.

<sup>18)</sup> Sachs, 1882. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, стр. 342. Leipzig.



Такъ какъ соли въ водномъ растворѣ являются до извѣстной степени диссоціированными, не представляетъ, конечно, принципиальнаго значенія, давать ли калій или кальцій въ видѣ нитратовъ, или Са или Mg въ видѣ сѣрнокислыхъ соединеній. Нужно думать, что вообще всё не подвергшіяся диссоціаціи соли не могутъ быть поглощены растеніемъ, а слѣдовательно, составъ питательнаго раствора мы должны бы себѣ представить въ видѣ ряда катионовъ  $K^+$ ,  $Ca^{++}$ ,  $Mg^{++}$ ,  $Fe^{++}$  или  $Fe^{+++}$  и анионовъ  $SO_4^-$  — и  $H_2PO_4^-$  (наряду съ  $NO_3^-$ ). Для благоприятнаго исхода культуры весьма важна реакція раствора. При щелочной реакціи большинство растеній быстро отмираетъ или сильно страдаетъ; исключеніе представляютъ лишь водяныя растенія<sup>19)</sup>, развивающіяся въ слабо щелочныхъ растворахъ иногда даже лучше, чѣмъ въ слабо кислыхъ. Для всѣхъ же остальныхъ растеній необходимо заботиться о постоянномъ поддержаніи въ растворѣ слабо-кислой реакціи. Подчасъ реакція раствора сама становится нѣсколько щелочной подъ вліяніемъ избыточнаго поглощенія нѣкоторыхъ іоновъ. Въ такихъ случаяхъ весьма полезно время отъ времени прибавлять къ питательной жидкости по нѣсколько капель раствора фосфорной кислоты, чтобы длительно поддерживать кислую его реакцію<sup>20)</sup>.

На ряду съ составомъ раствора и его реакціей чрезвычайно важна и его концентрація, равно какъ и общее количество примѣняемаго раствора. Обыкновенно растворъ питательныхъ солей примѣняется въ концентраціи отъ 1 до 5 на тысячу; Ноббе<sup>21)</sup>, однако, нашель, что концентрація въ 5‰ уже вредно отзывается на проросткахъ ячменя и совѣтуетъ, поэтому, примѣнять болѣе слабыя концентрации, но зато и болѣе крупныя сосуды. Нѣсколько позднѣе Wortmann<sup>22)</sup> указаль также на необходимость крупныхъ, до 25 литровъ емкостью, сосудовъ для культуръ: въ нихъ растенія разрастаются особенно хорошо и, кромѣ того, не приходится заботиться, въ теченіе всего времени культуры, о смѣнѣ или добавленіи питательныхъ солей.

Особенно легко поддаются культурѣ въ искусственныхъ растворахъ однолѣтнія растенія, дающія вегетаціонный результатъ въ сравнительно короткій промежутокъ времени. Такъ, напримѣръ, удавалось получать отличные урожаи въ водныхъ культурахъ многихъ злаковъ, крестоцвѣтныхъ, гречихи, льна, традесканціи, даже картофеля<sup>23)</sup>; изъ всѣхъ этихъ

<sup>19)</sup> Molisch, 1895 и 1896. Sitzungsber. Wien. 104, I, 783; 105, I, 633.

<sup>20)</sup> Сравнительно недавно Кроне (von der Groone, 1904. Diss. Bonn) предложилъ растворъ, отличающійся отъ Кноповскаго тѣмъ, что фосфорная кислота входитъ въ него въ видѣ трудно растворимыхъ трехметалльных солей кальція и желѣза, а не въ видѣ соли калія. Для нѣкоторыхъ растеній растворъ этотъ, дѣйствительно, оказалъ вполне подходящимъ (овесъ), но въ общемъ, повидимому, его нельзя считать безусловнымъ шагомъ впередъ по сравненію съ прежними. (Benckse, 1909. Zeitsch. für Botanik, 1 235).

<sup>21)</sup> Nobbe, 1867. Versuchstationen, 9, 478.

<sup>22)</sup> Wortmann, 1892. Bot. Ztg. 50, 643.

<sup>23)</sup> Nobbe, 1864—68. Landw. Jahrb. 6, 37; 9, 228; 10, 12.



растений гречиха оказалась наиболее благодарной, разрастаясь такъ пышно и давая такія величины урожая, которыя являются недостижимыми при обычной ея полевой культурѣ (съ 1 на 4786<sup>24</sup>). Подобное же необычайно пышное развитіе въ водной культурѣ было достигнуто Вольфомъ<sup>25</sup>) для овса (нарастаніе сухого вѣса съ 1 до 2359).—Въ водныхъ культурахъ удается воспитывать и древесныя растенія, какъ напримѣръ дубы, конскіе каштаны и ольхи; неудивительно, однако, что нельзя рассчитывать на полной успѣхъ культуры всякаго растительнаго организма, такъ какъ вся обстановка культуръ предполагаетъ со стороны корневой системы растенія значительную способность приспособляться къ весьма неестественнымъ условіямъ существованія; а такія способности присущи, конечно, далеко не всѣмъ растеніямъ. Впрочемъ, когда методъ водныхъ культуръ оказывается неподходящимъ для возвращенія того или другаго растенія, чрезвычайно удобно перейти къ разработанному особенно подробно Гельригелемъ<sup>26</sup>) приему культивированія растеній въ прокаленномъ и промытомъ сѣрною кислотою кварцевомъ пескѣ, къ которому примѣшиваются, въ видѣ раствора, изслѣдуемыя вещества.

При культурѣ низшихъ организмовъ, вродѣ водорослей и грибовъ, необходимо съ особою тщательностью останавливаться на очисткѣ отъ примѣсей примѣняемыхъ въ растворахъ солей, такъ какъ эти организмы, при своей незначительной величинѣ, нуждаются иногда лишь въ исчезающихъ количествахъ минеральныхъ веществъ. Не мало ошибочныхъ результатовъ явилось, напримѣръ, слѣдствіемъ того, что изслѣдователи не обращали вниманія на растворимость въ водѣ стѣнокъ стеклянныхъ сосудовъ<sup>27</sup>).—Но и кромѣ этого, культуры низшихъ обыкновенно сложнѣе, чѣмъ культуры высшихъ растеній, такъ какъ для грибовъ, напримѣръ, необходимо вводить въ растворъ, помимо минеральныхъ, еще органическія питательныя соединенія (глава XIV).

Резюмируя все то, что до сихъ поръ извѣстно въ вопросѣ о значеніи для различныхъ растеній минеральныхъ составныхъ частей золы, особенно подчеркнемъ, что всѣ тѣ 6 зольныхъ элементовъ, которые по Бирнеру и Луканусу являются безусловно необходимыми для вегетации овса, одинаково необходимы и для всѣхъ остальныхъ цвѣтковыхъ растеній; вмѣстѣ съ тѣмъ большая часть растеній обходится этими 6 элементами, не нуждаясь ни въ какихъ иныхъ. Для нѣкоторыхъ водорослей, грибовъ и бактерій<sup>28</sup>) можно считать доказанными еще меньшія затребованія къ питательному раствору: они обходятся безъ кальція, т. е. лишь пятью зольными элементами.

<sup>24</sup>) N o b b e, 1868. Versuchstationen, 10, 1 и 94.

<sup>25</sup>) W o l f f, 1868. Versuchstationen 10, 351.

<sup>26</sup>) P e l l r i e g e l, 1883. Beitr. zu den naturw. Grundlagen des Ackerbaus. Braunschweig.

<sup>27</sup>) B e n e c k e, 1896. Bot. Ztg. 54, 97. 1907. Bot. Ztg. 65, 1, 1.

<sup>28</sup>) B e n e c k e, 1894. Ber. Bot. Ges. 12 (105). 1895. Jahrb. wiss. Bot. 28, 487. 1896. Bot. Ztg. 54, 97. 1898. Bot. Ztg. 56, 83. 1903. Bot. Ztg. 61, 19. 1904. Bot. Ztg. 62, II, 113. 1907. Bot. Ztg. 65, 1, 1.



Потребность растенія въ каждомъ элементѣ выражается нѣкоторыми вполне опредѣленными величинами. Если, поэтому, какого нибудь изъ необходимыхъ для роста элементовъ оказывается чрезчуръ мало, растеніе оказывается задержаннымъ въ своемъ развитіи даже и тогда, когда всѣ остальные элементы присутствуютъ въ избыткѣ. Соотношенія эти можно резюмировать слѣдующимъ образомъ<sup>29)</sup>: величина урожая опредѣляется количествомъ той составной части питательнаго раствора, которая находится въ минимумѣ (такъ называемый „законъ минимума“). Но на чемъ собственно основывается безусловная необходимость этихъ 5 или 6 зольныхъ элементовъ, остается до сихъ поръ, несмотря на безконечный рядъ разностороннѣйшихъ изслѣдованій, почти совершенно неизвѣстнымъ.

Еще кое что можетъ быть сказано о значеніи сѣры и фосфора съ точки зрѣнія ихъ безусловной необходимости для всякаго живого существа: оба эти элемента входятъ въ составъ бѣлковыхъ веществъ, наряду съ углеродомъ, азотомъ, кислородомъ и водородомъ; сѣра является составной частью всѣхъ вообще бѣлковъ, фосфоръ же типиченъ для нѣкоторыхъ сложныхъ соединеній, вродѣ нуклеиновъ, различныхъ глобулиновъ, лецитиновъ и другихъ веществъ, съ которыми мы познакомимся нѣсколько ниже. Любопытно, что далеко не безразлично, въ формѣ какихъ химическихъ соединеній элементы эти предоставляются растенію въ питательномъ растворѣ: изслѣдованія показали, что усваиваться они могутъ лишь въ видѣ высшихъ окисловъ, т. е. въ видѣ солей сѣрной и фосфорной кислотъ. Соли сѣрнистой и сѣрноватистой кислотъ также непригодны для питанія растенія, какъ и фосфористыя и фосфорноватистыя соли; въ большинствѣ случаевъ онѣ отличаются даже рѣзко ядовитыми свойствами; лишь нѣкоторые грибы оказываются способными къ использованию низшихъ ступеней окисленія сѣры. Въ видѣ простыхъ тѣлъ ни сѣра, ни фосфоръ растеніями не усваиваются.—Замѣтимъ, между прочимъ, что изъ всѣхъ необходимыхъ для вегетированія растеній элементовъ лишь одинъ усваивается ими въ видѣ простаго тѣла, именно кислородъ.

Среди необходимыхъ металловъ первое мѣсто занимаетъ калий. Было сдѣлано не мало попытокъ замѣнить его химически близкими ему щелочными металлами, вродѣ литія, натрія, рубидія и цезія. Всѣ онѣ, однако, оказались совершенно безуспѣшными, во всякомъ случаѣ для высшихъ растеній; помимо того соли всѣхъ этихъ металловъ, кромѣ натріевыхъ, обладаютъ рѣзко ядовитыми свойствами. Натрій можетъ, впрочемъ, до извѣстной степени замѣщать собою калий, въ тѣхъ случаяхъ, когда этого металла оказывается чрезчуръ мало въ питательномъ растворѣ. Въ случаѣ недостатка калия растенія развиваются значительно лучше въ присутствіи солей натрія, чѣмъ безъ нихъ; можно, поэтому, предполагать возможность частичнаго замѣщенія калия натріемъ, не забывая однако, что въ цѣломъ рядѣ жизненныхъ функций и, приэтомъ повидимому важнѣйшихъ, такое замѣщеніе невозможно. Сущность же функций

<sup>29)</sup> A. d. Mayer, 1901. Agrikulturchemie, 5 Aufl. 1, 323, Heidelberg.



калійныхъ солей въ жизни высшаго растенія остается еще очень неясной; съ перваго взгляда могло бы казаться, что не трудно было бы ориентироваться въ этомъ направленіи, сравнивая культуру растительнаго организма въ полномъ растворѣ съ культурой въ растворѣ недостаточномъ, лишенномъ калия. На самомъ дѣлѣ, однако, результаты подобныхъ опытовъ, приводимыхъ напр., Шимперомъ<sup>30)</sup>, Вильфартомъ и Виммеромъ<sup>31)</sup> настолько расходятся другъ съ другомъ, что гораздо было бы осторожнѣе не дѣлать изъ нихъ никакихъ, даже предварительныхъ заключеній. Такое расхожденіе въ результатахъ намѣчается и въ другихъ случаяхъ, напримѣръ при культурахъ растеній въ растворахъ, недостаточныхъ по отношенію къ фосфору или кальцію. Ниже мы вернемся къ этому явленію и попробуемъ его нѣсколько пояснить (стр. 140).— Такимъ образомъ, намъ приходится здѣсь, вмѣсто фактическихъ доказательствъ удовольствоваться предположеніемъ, что калий участвуетъ въ построеніи частицы протоплазмы и поэтому и оказывается незамѣнимымъ въ питаніи организма элементомъ. Мы знаемъ, дѣйствительно, что большая часть бѣлковыхъ веществъ заключаетъ въ себѣ зольныя вещества; весьма возможно, что часть ихъ входитъ, какъ необходимый строительный матеріалъ, и въ составъ бѣлковой частицы.

Низшіе растительные организмы относятся уже совершенно иначе къ питанію щелочными металлами. Правда, полная замѣна калия натріемъ, литіемъ или аммоніемъ не привела къ положительнымъ результатамъ; только для цианофидей<sup>32)</sup>, быть можетъ, калий можетъ быть нацѣло замѣщенъ натріемъ, безъ котораго вообще не могутъ обойтись морскія водоросли и діатомеи<sup>33)</sup>. Зато бактеріи<sup>34)</sup> обходятся совершенно безъ калия, если въ питательномъ растворѣ имѣются въ извѣстныхъ концентраціяхъ соли рубидія или цезія. Совершенно такія же отношенія показываютъ и разнообразныя плѣсневые грибки, обходящіеся, для образованія, во всякомъ случаѣ, вегетативнаго мицелія, исключительно солями Rb или Cs; но такъ какъ при такомъ минеральномъ питаніи грибки не образуютъ органовъ размноженія, очевидно, что и для нихъ необходимо присутствіе калия совершенно такъ же, какъ и для цвѣтковыхъ растеній.

Почти то же самое можно сказать и о магніи. Его не удастся замѣстить ни однимъ изъ близкихъ щелочноземельныхъ металловъ и необходимость его для всего растительнаго царства является, поэтому, несомнѣнной. Есть основанія предполагать, что и магній участвуетъ въ образованіи сложныхъ бѣлковыхъ молекулъ, тѣмъ болѣе, что, по Шмидебергу<sup>35)</sup>, кристаллы бѣлка изъ бразильскихъ орѣховъ представляютъ

<sup>30)</sup> Schimper, 1890. Flora, 73, 207.

<sup>31)</sup> Wilfarth und Wimmer, 1903. Journal für Landw. 31, 129.

<sup>32)</sup> Benecke, 1898. Bot. Ztg. 56, стр. 96.

<sup>33)</sup> Richter, 1908. Wiesner—Festschrift, стр. 167. 1909. Sitzungsber. Wien. Akad. 118 (I), 1. Osterhout, 1912. Bot. Gaz. 54, 532.

<sup>34)</sup> Benecke, 1907. Bot. Ztg. 65, 1, 1.

<sup>35)</sup> Schmiedeberg, 1877. Zeitsch. für physiol. Chemie 1, 205.



собой не что иное, какъ магнезіальное соединеніе вителлина; съ другой стороны Грюблеръ<sup>36)</sup> нашелъ въ кристаллическомъ бѣлкѣ, добытомъ изъ сѣмянъ тыквы, довольно значительное количество магнія. Въ видѣ необходимой составной части этотъ металлъ входитъ и въ составъ частицы хлорофилла (смотри главу IX).

Съ другими соотношеніями встрѣтимся мы, переходя къ кальцію. Этотъ металлъ уже нельзя считать за необходимую составную часть бѣлковыхъ веществъ протоплазмы уже по одному тому, что цѣлый рядъ низшихъ организмовъ можетъ, внѣ всякаго сомнѣнія, вполне безъ него обходиться; еще большимъ подтвержденіемъ этому служить то, что эти, не нуждающіяся въ кальціи, растительныя группы весьма разнообразны и, несомнѣнно, построены изъ значительно отличающихся другъ отъ друга бѣлковыхъ веществъ. Цѣлый рядъ соображеній говоритъ, вмѣстѣ съ тѣмъ, противъ основного значенія кальція въ питаніи даже и высшихъ цвѣтковыхъ растений. Какъ указываетъ Шимперъ<sup>37)</sup>, въ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ происходитъ новообразование протоплазмы въ растеніи и гдѣ всегда удается доказать присутствіе К и Mg, именно въ точкахъ роста, кальція нѣтъ; зато его много въ уже возросшихъ органахъ, главнымъ образомъ въ листьяхъ. Отъ чего зависитъ ближе его необходимость для растенія, въ чемъ выражаются его интимныя функціи, остается совершенно неяснымъ. Если бы было возможно замѣщеніе кальція близкими металлами, естественно было бы обратиться къ стронцію, но опыты<sup>37)</sup>, доказывающіе возможность такого замѣщенія, далеко не убѣдительны. Бенеке<sup>38)</sup> утверждаетъ даже, что стронцій ядовитъ для грибныхъ организмовъ.

Казалось, что мы находимся въ значительно лучшемъ положеніи по отношеніи къ желѣзу: его функціональная необходимость издавна считалась гораздо болѣе ясной, чѣмъ для всѣхъ остальныхъ зольныхъ веществъ. Дѣло въ томъ, что отсутствіе желѣза вызываетъ у цвѣтковыхъ растений весьма характерное, бросающееся въ глаза явленіе, такъ называемой хлорозъ, состоящей въ томъ, что молодые листовые органы отличаются свѣтложелтой или даже совершенно бѣлой окраской и вскорѣ послѣ развертыванія начинаютъ отмирать, оказываясь совершенно лишенными хлорофилла, пигмента, играющаго въ питаніи растенія первостепенную роль (глава IX). Чтобы получить хлоротическія растенія, необходимо прежде всего имѣть питательный растворъ, свободный даже отъ малѣйшихъ примѣсей солей желѣза; но и тогда хлорозъ проявляется лишь мало-помалу: первые листья проростковъ всегда окрашены въ нормальный зеленый цвѣтъ, такъ какъ въ ихъ распоряженіи оказывается достаточно желѣза, отложеннаго въ запасахъ сѣмени. Поэтому то растенія съ крупными сѣмядолями въ сѣменахъ, какъ на примѣръ, фасоли (*Phaseolus*) и не особенно пригодны для опытовъ съ хлорозомъ, такъ какъ иногда этого начальнаго запаса оказывается достаточнымъ даже

<sup>36)</sup> Grübler, 1881. Journal für prakt. Chemie 131, 97.

<sup>37)</sup> Haselhoff, 1893. Landw. Jahrb. 22, 831.

<sup>38)</sup> Benceke, 1895. Jahrb. wiss. Bot. 28, 521.



для всего взрослого растенія. Хорошим матеріаломъ для опыта могутъ служить маисъ, гречиха, горохъ и подсолнечникъ. Такъ, на примѣръ, въ опытахъ Молиша <sup>39)</sup> горохъ образовалъ, развиваясь въ не содержащемъ желѣза питательномъ растворѣ сначала 2—3 вполне зеленыхъ листа; слѣдующій за ними листъ былъ окрашенъ уже въ желтовато-зеленый цвѣтъ; всѣ же послѣдующіе листья, вмѣстѣ съ усиками, оказались уже совершенно бѣлыми. У страдающихъ хлорозомъ растеній можно, какъ показалъ впервые Грисъ <sup>40)</sup>, вызвать зеленѣніе лишенныхъ окраски органовъ, вводя желѣзные соли черезъ корни или даже непосредственно въ хлоротическіе листья. Для послѣдняго необходимо, конечно, извѣстная проницаемость для солей кутикулы листьевъ; особенно характерна она, какъ отмѣтилъ Молишъ <sup>39)</sup>, у подсолнечника (*Helianthus*). Во всякомъ случаѣ, зеленѣніе хлоротическихъ органовъ наступаетъ лишь пока они еще молоды; у болѣе взрослыхъ введеніе солей желѣза не приводитъ уже къ образованію пигмента.

Появленіе хлоротическихъ органовъ и исчезновеніе этого заболѣванія при дачѣ желѣза считалось уже давно вполне естественнымъ и понятнымъ, такъ какъ хлорофиллъ тѣснѣйшимъ образомъ связывался съ этимъ металломъ, который, какъ думали, и входилъ въ его составъ. Однако, новѣйшія изслѣдованія <sup>41)</sup> показали съ несомнѣнностью, что въ хлорофиллѣ желѣза нѣтъ вовсе. Вмѣстѣ съ этимъ Молишемъ <sup>39)</sup> и Бенекке <sup>38)</sup> подтверждены были старинныя наблюденія Ролена <sup>42)</sup>, указавшаго, что и лишенные хлорофилла растительные организмы, вродѣ грибовъ, одинаково не могутъ обходиться безъ желѣза. Очевидно, поэтому, что физиологическая функція желѣза уже совершенно иная; весьма вѣроятно, что этотъ металлъ, подобно К и Mg, необходимъ для нормальной химической конституціи протоплазмы и что недостатокъ его вызываетъ у высшихъ растеній рядъ побочных болѣзненныхъ явленій, выражающихся, между прочимъ, въ хлорозѣ.—Является ли хлорозъ признакомъ отсутствія желѣза въ питательномъ растворѣ, или же онъ наступаетъ и тогда, когда этотъ элементъ почему либо оказывается неусвояемымъ для растенія, еще не вполне выяснено. Несомнѣнно, что явленія хлороза могутъ быть вызваны недостаткомъ и нѣкоторыхъ другихъ соединеній въ питательномъ растворѣ <sup>43)</sup>. Замѣна желѣза близкими къ нему по химической природѣ элементами, вродѣ марганца, оказалась неосуществимой.

Мы перебрали по порядку всѣ элементы, входящіе въ составъ нормальнаго питательнаго раствора, за исключеніемъ лишь одного, азота. Присутствіе его въ видѣ солей азотной кислоты совершенно необходимо для удачнаго хода искусственной культуры растенія; безъ азота самая полная смѣсь всѣхъ перечисленныхъ веществъ не сможетъ

<sup>39)</sup> Molisch, 1892. Die Pflanze in ihrer Beziehung zum Eisen. Iena.

<sup>40)</sup> E. Gris, 1843, цитированъ по Молишу (сноска 39).

<sup>41)</sup> Willstätter, смотри сноску 44.

<sup>42)</sup> Raulin, 1869. Ann. sc. natur. (5) 11, 93.

<sup>43)</sup> Сравни Molz, 1906. Bericht der Lehranstalt Geisenheim, 131.



обусловить сколько нибудь чувствительнаго увеличенія сухаго вѣса проростка. Поэтому здѣсь, въ непосредственной связи съ зольными веществами, мы скажемъ нѣсколько словъ и объ азотной кислотѣ, поглощаемой растеніемъ или изъ почвы, или изъ воды питательнаго раствора, хотя, въ сущности, самъ азотъ и не можетъ быть причисленнымъ къ группѣ собственно зольныхъ веществъ. Само собой разумѣется, однако, что то свойство, которое объединяетъ въ одну группу „зольныя“ вещества, именно ихъ огнеупорность, не имѣетъ никакого значенія съ точки зрѣнія обихода растительнаго организма; вмѣстѣ въ тѣмъ совершенно безразлично, въ какомъ видѣ выдѣляется при сгораніи органическихъ веществъ содержащейся въ нихъ азотъ, въ видѣ ли амміака или газообразнаго азота, такъ какъ несомнѣнно, что въ живомъ организмѣ связь его чрезвычайно глубока и прочна и выдѣленіе его въ газообразномъ видѣ совершается лишь въ очень рѣдкихъ случаяхъ. Мы ограничимся, однако, здѣсь лишь указаніемъ на то, что азотъ подобно сѣрѣ и фосфору безусловно необходимъ для питанія всякаго растительнаго организма, входя въ составъ его бѣлковыхъ соединений; ближайшее знакомство съ химической ролью этого элемента мы оставимъ до одной изъ слѣдующихъ главъ (см. главу XI).

Оглядываясь назадъ, мы можемъ сказать, что опредѣленная физиологическая функція можетъ быть установлена для N, S и P, несомнѣнно принимающихъ ближайшее участіе въ постройкѣ частицы живаго вещества; съ нѣкоторой вѣроятностью можемъ мы затѣмъ предполагать, что близки къ предыдущимъ въ своей функциональности и три металла, K, Mg и Fe; болѣе или менѣе очевидно, что такими функціями не обладаетъ кальцій.

Въ чрезвычайно обширной литературѣ вопроса <sup>44)</sup> можно найти большое число предположеній, взглядовъ и гипотезъ относительно функцій неорганическихъ питательныхъ солей. Такъ, напримѣръ, по Либиху, основаніи служатъ, главнымъ образомъ, чтобы усреднять кислоты въ растеніи; это воззрѣніе, конечно, вполнѣ основательное, оставляетъ, однако, совершенно невыясненнымъ, почему же для нейтрализаціи кислотъ оказываются необходимыми лишь вполнѣ опредѣленные щелочные металлы. Высказывались предположенія, что калий необходимъ въ процессѣ образованія осмотически дѣятельныхъ веществъ, другіе же элементы связаны съ процессомъ передвиженія по растенію бѣлковъ, углеводовъ или съ образованіемъ оболочки, вещества ядра или другихъ органовъ клѣтки, или же обусловливаютъ правильное ихъ функционированіе. Мы ограничимся здѣсь этими суммарными указаніями, не останавливаясь на болѣе подробномъ разборѣ литературныхъ данныхъ, такъ

<sup>44)</sup> Укажемъ нѣсколько новѣйшихъ работъ: Loew, 1892. Flora 75, 368. (сравни также 92, 489). Калий: Stoklasa, Bot. Centralblatt, 110, 275; Reed, Annals of Bot. 21; Weevers, 1911 Rec. trav. bot. néer. 8, 289. Кальцій: Reed, l. c.; Loew, 1892. Flora 75, 368.; Loew, 1912 Biochem. Zeitschr. 38, 226. Магній: Reed, l. c.; Willstätter, 1906. Annalen der Chemie 350, 1 и 48.



какъ всѣ подобныя предположенія не имѣютъ подъ собою прочной фактической основы.

Наряду съ безусловно необходимыми для всѣхъ высшихъ растений шестью элементами, растениями нерѣдко въ значительныхъ количествахъ поглощаются и другія вещества, хотя безъ нихъ они, въ сущности, и могли бы вполне обойтись. Однимъ изъ лучшихъ примѣровъ можетъ служить натрій. Несмотря на то, что почти всѣ аналитическія данныя приведенной на стр. 126 таблицы показываютъ значительно большее содержаніе этого элемента, чѣмъ желѣза, водныя культуры съ несомнѣнностью показываютъ, что присутствіе его совершенно не является необходимымъ для нормальнаго развитія организма. Изъ этого не слѣдуетъ выводить заключенія, что натрій и не играетъ вообще никакой роли въ физиологическомъ обиходѣ растений, разъ онъ введенъ въ питательный растворъ. Такъ, напримѣръ, рядъ общихъ физиологическихъ функций, вроде формировапія осмотического давленія или нейтрализаціи кислотъ, выполняются, по всей вѣроятности, наряду съ калиемъ, и замѣщающимъ его отчасти, какъ мы уже указывали выше, натріемъ. Менѣе ясны соотношенія для другихъ элементовъ. Возьмемъ напримѣръ, хлоръ. Многіе изслѣдователи считали его, вплоть до самаго послѣдняго времени, совершенно необходимымъ для произрастанія гречихи<sup>45)</sup>, гороха и овса<sup>46)</sup>. Однако, какъ показали новѣйшія данныя<sup>47)</sup>, растения эти могутъ расти и безъ хлора; весьма вѣроятно, впрочемъ, что многія растения почему то значительно лучше развиваются въ растворахъ, содержащихъ этотъ элементъ. Было бы въ высшей степени интереснымъ ближайшее изслѣдованіе вопроса, какъ отнеслись бы къ исключенію изъ питательнаго матеріала соединенія хлора морскія и береговья растения, нормально воспринимающія значительныя количества этого элемента. Мы знаемъ уже<sup>48)</sup>, что и эти растения могутъ обходиться безъ хлора; остается еще повидимому, невыясненнымъ, отражается ли присутствіе хлора въ субстратѣ благоприятнымъ образомъ на ихъ развитіи, или нѣтъ.

Совершенно такъ же, какъ хлоръ у галофитовъ, у нѣкоторыхъ другихъ растений массами поглощаются иногда и другіе элементы, обычно рѣдкіе въ обиходѣ растительнаго питанія и считающіеся, поэтому, совершенно ненужными. Вполнѣ законно, однако, предположеніе, не имѣемъ ли мы здѣсь дѣло со специфическими различіями организмовъ, обуславливающими необходимость, въ томъ или другомъ случаѣ, такихъ элементовъ, какъ силицій, алюминій или марганецъ.—Кремній въ значительныхъ количествахъ можетъ быть открытъ (въ видѣ кремнекислоты) въ зольнѣ діатомовыхъ водорослей, злаковъ и хвощей (сравни анализы №№ 10 и 11, стр. 126). У злаковъ онъ оказывается локализованнымъ исключи-

<sup>45)</sup> Nobbe, 1862. Versuchstationen 4, 217 и 318.

<sup>46)</sup> Beyer, 1869. Versuchstationen 11, 263.

<sup>47)</sup> König, 1911. Verh. Gesellsch. der Naturforscher, стр. 261.

<sup>48)</sup> Schimper, 1898. Pflanzengeogr. auf physiol. Grundlage. Iena.



тельно лишь въ оболочкахъ взрослыхъ частей, отсутствуя почти совершенно въ молодыхъ органахъ, равно и въ сѣменахъ. Сальмъ-Горстмаръ считалъ кремнекислоту необходимымъ для питанія растений веществомъ, но уже Саксу<sup>49)</sup> удалось показать, что маисъ можно вырастить въ водной культурѣ безъ примѣси кремніа, доведя растения до полного развитія безъ какихъ либо признаковъ страданія. Безусловно доказательными, впрочемъ, опыты эти считаться не могутъ, такъ какъ въ золь растеній маиса, выкультивированныхъ безъ кремніа содержалось все-таки около 0.7% кремнекислоты, (вмѣсто обычныхъ 18—23%); источникомъ ея послужили, вѣроятно, стеклянные стѣнки культурнаго сосуда. Точно также не удалось и Жодену<sup>50)</sup>, проведшему четыре послѣдовательныхъ поколѣнія маиса въ питательномъ растворѣ безъ кремніа, получить растенія, вполне свободныя отъ этого элемента; во второмъ поколѣніи растенія его заключали даже больше  $\text{SiO}_2$ , чѣмъ  $\text{SO}_3$ . Съ другой стороны можно указать не мало изслѣдованій, въ которыхъ съ несомнѣнностью обнаружилось благоприятное дѣйствіе кремнекислоты на ростъ, какъ напр. данныя Свѣдцицкаго<sup>51)</sup>. Такимъ образомъ, приходится лишь констатировать, что злаки, напримѣръ, могутъ обходиться безъ тѣхъ громадныхъ количествъ кремнекислоты, которыя обычны для ихъ золы, и съ большой осторожностью касаться вопроса о томъ, можно ли совершенно исключить этотъ элементъ изъ ихъ обихода. Вопросъ этотъ заслуживаетъ критической обработки, тѣмъ болѣе, что въ работахъ О. Рихтера<sup>52)</sup> мы повидимому, имѣемъ доказательство безусловной необходимости кремніа для нормальнаго произрастанія діатомовыхъ водорослей<sup>53)</sup>. Необходимо затѣмъ указать на то, что кремнекислота, являясь, быть можетъ, элементомъ и излишнимъ съ точки зрѣнія химическаго обмѣна организма, можетъ быть далеко не безразлична въ біологическомъ отношеніи, какъ существенный защитный факторъ.

Какъ кремнекислота у указанныхъ растеній, такъ у другихъ нерѣдокъ и алюминій. Въ золь нѣкоторыхъ плауновъ (*Lycopodium clavatum*, *complanatum*) и хвойнаго *Chamaecyparissus* алюминія оказывается 22—39%; весьма богаты имъ также виды *Symplocos* и *Orites excelsa*; вообще же говоря, присутствіе его въ золь большинства растеній, даже и многихъ плауновъ, выражается минимальными цифрами<sup>54)</sup>. Мы бы не удивились, если бы удалось доказать безусловную необходимость этого элемента для нѣкоторыхъ плауновъ и *Symplocos*.

<sup>49)</sup> Sachs, 1862. Flora, 45, 52.

<sup>50)</sup> Jodin, 1883. Annales de Chimie et de Physique (5), 30, 485.

<sup>51)</sup> Swiecicki, 1900. Ber. aus dem landw. Inst. Halle 14.

<sup>52)</sup> O. Richter, 1906. Sitzungsber. Wien. 115, 1.

<sup>53)</sup> Кремнекислота входитъ у этихъ растеній въ составъ оболочки; можетъ быть и натрій, который также необходимъ для діатомей, обладаетъ той же строительной функціей (образованіе Na — силикатовъ)? Richter, 1909. Sitzb. Wien. Ak. 118 (1), 1337.

<sup>54)</sup> Сравни Rotherf, 1906. Bot. Ztg. 64, 43.



Естественнымъ также, думается намъ, было бы установленіе физиологической необходимости іода для разныхъ морскихъ водорослей, накопляющихъ его въ сравнительно большихъ количествахъ или, напримеръ, литія для тѣхъ растений, которыя отличаются, какъ характерные его накопители <sup>55</sup>). Тоже самое мы сказали бы и о марганцѣ, особенно богато представленномъ въ зольѣ водныхъ и болотныхъ растений <sup>56</sup>).

До сихъ поръ мы имѣли дѣло съ минеральными веществами, къ которымъ мы подходили съ точки зрѣнія ихъ физиологической необходимости для растенія; перейдемъ теперь къ ряду вредныхъ для вегетаціи растительныхъ организмовъ веществъ. Само собой разумѣется, что всякая, даже самая необходимая въ питательномъ отношеніи соль можетъ оказаться вредной уже чисто осмотически, если концентрація, въ которой растеніе ее получаетъ, чрезчуръ высока. Возможны также и чисто химическія поврежденія организма, вызываемыя веществами, обычно соединяемыми въ грунту „ядовитыхъ“ соединений. Такъ, напримеръ, соли тяжелыхъ металловъ уже въ минимальныхъ дозахъ дѣйствуютъ вредно или вызываютъ даже отмираніе растенія. Ядовиты, впрочемъ, и безусловно необходимыя для питанія соли калия. По Штиру <sup>57</sup>) корневые волоски тимфеевой травы (*Phleum*) отмираютъ уже въ 0.5% растворѣ KCl. Еще гораздо болѣе ядовиты соли магнія: для убиванія волосковъ *Phleum* достаточно уже 0.15% MgCl<sup>2</sup>. Иначе говоря, эти питательныя соли должны были бы, несомнѣнно, оказывать свое ядовитое дѣйствіе уже и въ тѣхъ концентраціяхъ, въ которыхъ они входятъ въ составъ питательныхъ растворовъ, если бы ихъ ядовитость не оказывалась нейтрализованной дѣйствіемъ другихъ соединений. Такъ, по Леву <sup>58</sup>) ядовитость солей Mg уничтожается примѣсью соединений кальція. Какъ показалъ Бенеке <sup>59</sup>), кальцій обезвреживаетъ также соли калия и фосфаты; количество изслѣдованій въ этомъ направленіи значительно возросло особенно въ послѣдніе годы <sup>60</sup>).

Ясно теперь, какъ трудно придти, на основаніи данныхъ водныхъ культуръ, къ вполне опредѣленнымъ заключеніямъ о функциональномъ значеніи необходимыхъ для питанія растеній элементовъ. Недостатокъ каждаго изъ нихъ можетъ отразиться на вегетированіи организма сразу въ двухъ направленіяхъ: или благодаря тому, что становится невыполнимой обусловливаемая имъ специфическая функція, или же вслѣдствіе того, что выступаетъ на первый планъ остающаяся уже не нейтрализо-

<sup>55</sup>) Tschermak, 1899. Iust's bot. Jahresber. 27, 2. 188.

<sup>56</sup>) Gössl, 1905. Bot. Cbl. Beih. 18, I, 119.

<sup>57</sup>) Stiehr, 1903. Diss. Kiel.

<sup>58</sup>) Loew, 1892. Flora, 75, 368 (Сравни также 92, 489).

<sup>59</sup>) Benecke, 1904. Bot. Ztg. 62, II, 113.

<sup>60</sup>) Osterhout, 1906. Bot. Gaz. 42, 127 (Bot. Ztg. 63, II, 28). 1908. Jahrb. wiss. Bot. 46, 121. Benecke, 1907. Ber. bot. Ges. 25, 322. Loew, 1908. Bot. Gaz. 46, 302. Portheim und Samec, 1909. Flora 99, 260. Hansteen, 1910. Jahrb. wiss. Bot. 47 289. True and Bartlett, 1912. Bullet. Dep. Agricult. Washington. № 231.



ванной ядовитая функція какого либо другого компонента. Въ связи съ этимъ вполне возможны предположенія, что нѣкоторые изъ такъ называемыхъ необходимыхъ элементовъ, вроде кальція, и не являются вовсе элементами—строителями живого вещества, а играютъ въ его жизненныхъ функціяхъ свою, первостепенной важности роль, лишь какъ противоядія. Мы не станемъ останавливаться на разнообразныхъ объясненіяхъ этого оригинальнаго „нейтрализующаго“ дѣйствія.

Сравнительно недавно было отмѣчено, что различныя ядовитыя вещества, вредно дѣйствующія на растенія въ сравнительно даже очень слабыхъ растворахъ, при дальнѣйшемъ разведеніи уже благопріятнымъ образомъ отзываются на ихъ развитіи. Еще лѣтъ сорокъ тому назадъ Роленъ <sup>62)</sup> показалъ, что марганецъ стимулируетъ процессъ развитія плѣсневыхъ грибовъ. Организмы эти, безъ сомнѣнія, могутъ существовать въ длинномъ рядѣ поколѣній безъ всякихъ слѣдовъ марганца въ питательномъ растворѣ; очевидно, что этотъ элементъ и не можетъ быть, ни въ коемъ случаѣ, причисленъ къ ряду необходимыхъ питательныхъ веществъ. Еще любопытнѣе результаты, полученные Роленомъ съ цинкомъ, вполне подтвержденные Рихардсомъ <sup>61)</sup>. Явственное стимулированіе роста грибка наблюдается уже при дозахъ этого металла, равныхъ лишь 0.0005 ‰, въ расчетѣ на частицу  $ZnSO_4$ ; прибавленіе къ питательному раствору 0.003‰ по вѣсу цинковаго купороса вызывало увеличеніе сухого вѣса грибка уже вдвое. Эта концентрація оказывается наиболѣе благопріятствующей для развитія грибка и дальнѣйшее увеличеніе содержанія цинковыхъ солей въ растворѣ даетъ уже худшіе результаты въ смыслѣ урожая, а затѣмъ начинаетъ дѣйствовать и ядовито, задерживая ростъ организма. Наряду съ двумя указанными, какъ оказывается, еще много и другихъ веществъ даютъ тѣ же характерныя картины: стимуляцію въ слабыхъ растворахъ и задержку при нѣкоторомъ повышеніи концентрации. Такъ, напримѣръ,  $Co SO_4$  даетъ наилучшіе результаты роста въ концентраціи 0.002‰,  $NiSO_4$  при 0.033‰. Оно <sup>62)</sup> констатировалъ у водорослей ускореніе роста при небольшихъ дозахъ  $Li NO_3$ ,  $K_2AsO_3$  и  $NaFl$ ; грибы обнаруживали нѣкоторый стимулъ въ развитіи въ присутствіи минимальныхъ дозъ  $HgCl_2$  и  $CuSO_4$ . Удалось отмѣтить подобныя же стимулированія и для цвѣтковыхъ растеній; агентами могутъ служить, напримѣръ, мѣдный и цинковый купоросы и фтористый натрій <sup>63)</sup>. Подробное изложеніе этихъ интересныхъ явленій сдѣлано Бенеке <sup>64)</sup>. Не касаясь отдѣльныхъ работъ, отмѣтимъ лишь, согласно этой сводкѣ, что стимулирующее дѣйствіе обнаруживается очень многими катионами, равно какъ и нѣкоторыми анионами, вроде хлора, кремнекислоты, марганца и бора. Вполне возможно, поэтому, что указан-

<sup>61)</sup> Richards, 1897. Jahrb. wiss. Bot. 30, 665.

<sup>62)</sup> Оно, 1900. Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo, 13, 141.

<sup>63)</sup> Kanda, 1904; цитировано по Бенеке (Benecke, 1904, Bot. Ztg. 62, II, 113).

<sup>64)</sup> Въ книгѣ: Handbuch der Mykologie Lafar'a, I, 42.

ное выше стимулирующее дѣйствіе хлора на развитіе гречихи принадлежитъ какъ разъ къ описываемому ряду явленій. Нѣкоторые органическіе яды, вродѣ морфія и амигдалина, оказываютъ такое же стимулирующее дѣйствіе; наличность его была установлена также и для неизвѣстныхъ ближе продуктовъ обмѣна нѣкоторыхъ плѣсневыхъ грибовъ, стимулирующихъ развитіе выдѣляющаго ихъ организма <sup>65</sup>).

Ролень считалъ какъ Zn, такъ и Li необходимыми питательными веществами для грибныхъ организмовъ, основываясь на ихъ характерномъ стимулирующемъ дѣйствіи. Къ этому возрѣнію теперь едва ли можно присоединиться; скорѣе <sup>66</sup>) любопытныя явленія, вызываемыя этими веществами нужно толковать какъ „раздраженіе“, приводящее неизвѣстной еще намъ цѣпью процессовъ къ ускоренію развитія живого организма (глава XXV); можно также думать, что мы имѣемъ здѣсь дѣло съ такъ называемыми „катализаторами“ (сравни главу XII), ускоряющими теченіе тѣхъ или иныхъ химическихъ реакцій <sup>67</sup>). Становится, вмѣстѣ съ тѣмъ, совершенно очевиднымъ, насколько трудно разграничить „питательныя“ функціи какого либо элемента отъ его „стимулирующаго“ дѣйствія. Весьма вѣроятно, что нерѣдко обѣ эти функціи являются сочетанными вмѣстѣ въ одномъ и томъ же „питательномъ“ веществѣ.

## ГЛАВА VIII.

### Зольныя вещества растений. II.

Минеральныя вещества, остающіяся послѣ обзоливанія всякаго растительнаго органа, не представляютъ собой какихъ либо случайныхъ загрязненій, попавшихъ извнѣ въ растительный организмъ, а являются, во всякомъ случаѣ въ извѣстной ихъ части, строительными матеріалами для живой плазмы, столь же существенными, какъ углеродъ и азотъ. Въ такомъ положеніи можно было бы свести во едино все то многообразіе фактовъ, о которомъ мы говорили въ предыдущей главѣ.—Отъ точныхъ научныхъ изслѣдованій, произведенныхъ во всеоружіи лабораторной техники, перейдемъ теперь къ тѣмъ наблюденіямъ надъ растениями, которыя доступны въ ихъ естественномъ—дикомъ или культурномъ состояніяхъ; и здѣсь мы съ легкостью отмѣтимъ тѣ же самые характерные факты. Дѣйствительно,

<sup>65</sup>) Nikitinsky, 1904. Jahrb. wiss. Bot. 40, 1.

<sup>66</sup>) Pfeffer. 1895, Jahrb. wiss. Bot. 28, 238.

<sup>67</sup>) Сравни, напримеръ F. F. Blackmann, 1908. Address. to bot. Sect. British Assoc. Dublin. Agulhon, 1910, Comptes rendus Paris 150, 288. Bertrand. 1905. Comptes rendus Paris. 141, 1255.



всѣ мы хорошо знаемъ, что развитіе растительныхъ организмовъ стоитъ въ тѣсной связи съ качествомъ почвы, дающей имъ ихъ зольныя вещества. На бѣдной этими минеральными соединениями песчаной почвѣ растенія разрастаются несравненно хуже, чѣмъ на богатой огородной землѣ; задержанное развитіе наблюдается и тогда, когда въ распоряженіи растенія имѣется лишь сравнительно небольшой объемъ даже и богатой почвы, какъ бываетъ при культурѣ цвѣтовъ въ небольшихъ горшкахъ <sup>1)</sup>). Примѣры эти уже сами по себѣ отбѣняютъ значеніе качества и количества получаемого растеніемъ питанія; намъ придется, однако, познакомиться нѣсколько ближе съ содержаніемъ въ естественныхъ для растенія субстратахъ—почвахъ питательныхъ веществъ и съ тѣмъ, какимъ образомъ эти питательныя вещества оказываются доступными для растеній.

Знакомство наше мы начнемъ не съ обыкновенной полевой или садовой почвы, на которой выросли уже безчисленныя поколѣнія растеній и въ составъ которой входитъ уже не мало веществъ, являющихся продуктами распада растительныхъ организмовъ; наше вниманіе должна привлечь сначала та почва, которая образуется въ природѣ естественнымъ порядкомъ вывѣтриванія и разрушенія каменныхъ породъ <sup>2)</sup>). Такъ какъ и всѣ осадочныя породы образовались изъ первозданныхъ путемъ вывѣтриванія, смѣнивагося осадочными процессами, необходимо всѣ почвы безъ исключенія свести къ общему первоисточнику, именно кристаллическимъ первозданнымъ породамъ. Въ зависимости отъ ихъ химическаго состава, очевидно, будетъ находиться и химизмъ происходящихъ отъ нихъ почвъ. Возьмемъ, какъ примѣръ почвообразующей первичной породы, обыкновенный гранитъ; его составъ выражается, въ процентахъ, слѣдующими цифрами <sup>3)</sup>:

Образцы.	Кремне-кислоты.	Глинозема.	Закиси желѣза.	Извести.	Магнезія.	Кали.	Натра.	Воды.
I	72.6	15.6	1.5	1.3	0.3	5.0	2.3	0.8
II	68.6	14.4	5.0	3.9	0.4	2.8	3.4	1.1

Подобныя же результаты даетъ анализъ гнейса, слюдянаго сланца и другихъ породъ; различія въ составѣ касаются, главнымъ образомъ, количественныхъ соотношеній составныхъ частей; въ качественномъ же отношеніи мы имѣемъ всегда почти одну и ту же картину. Если растолочь такую горную породу, получится какъ бы почва, содержащая изъ ряда необходимыхъ для растенія питательныхъ веществъ металлы К, Са, Mg и Fe; впрочемъ, и оба неметаллическія элемента, S и P, въ видѣ соотвѣствующихъ кислотъ также всегда оказываются налицо, хотя и въ значительно меньшихъ количествахъ; обычные ана-

<sup>1)</sup> Sachs, 1892. Flora, 75, 171.

<sup>2)</sup> Болѣе подробныя данныя о почвахъ смотри у R a m a n n ' a 1911, Bodenkunde, 3 изд.

<sup>3)</sup> по Girard; сравни M a y e r, Agrik. Chemie, II, 1, стр. 12.



лизы ихъ, поэтому, и не отмѣчаютъ; если бы аналитикъ обратилъ бы на ихъ опредѣленіе должное вниманіе, они были бы, конечно, во всѣхъ горныхъ породахъ (Mayer, Agrikultur—Chemie II, 1), сѣра въ видѣ гипса, фосфорная кислота въ формѣ апатита. Оба эти элемента находятся и въ первозданныхъ породахъ въ количествахъ не меньшихъ, чѣмъ въ плодородной огородной землѣ. Но если мы теперь къ такому измельченному граниту прибавимъ единственный недостающій, или, во всякомъ случаѣ, лишь весьма слабо представленный элементъ, именно азотъ въ формѣ азотнокислыхъ солей, попытка выростить какое нибудь растение на такомъ искусственномъ субстратѣ привела бы къ очень жалкимъ результатамъ; причина этого ясна: всѣ щелочные и щелочноземельные металлы связаны въ немъ не съ соляной, сѣрной, фосфорной или азотной кислотами, какъ въ водномъ питательномъ растворѣ, а почти исключительно съ кремнекислотой, образуя чрезвычайно трудно растворимыя соединенія, такъ называемые двойные силикаты. Однако и самые прочные въ химическомъ отношеніи минералы мало по малу поддаются процессу разрушенія и растворяются подъ влияніемъ физическихъ и химическихъ агентовъ; мы говоримъ о процессахъ вывѣтриванія горныхъ породъ. Химизмъ этого процесса прежде относился цѣликомъ на долю углекислоты; теперь же львиную долю въ вывѣтриваніи первозданныхъ породъ приписываютъ водѣ. Подъ влияніемъ ея наступаютъ процессы гидролиза; такъ напримѣръ, изъ ортоклаза (полевого шпата) образуется водный силикатъ глинозема и свободная щелочь. (Эта послѣдняя остается связанной съ воднымъ силикатомъ и можетъ быть получена въ свободномъ состояніи при прибавленіи какихъ либо нейтральныхъ солей, напримѣръ хлористаго аммонія, сравни стр. 148). Углекислота же переводитъ въ растворъ главнымъ образомъ лишь различные карбонаты Са и Mg. Основныя первозданныя породы обыкновенно состоятъ изъ смѣси разнообразныхъ минераловъ, рѣзко отличающихся другъ отъ друга способностью къ вывѣтриванію. Гранитъ, напримѣръ, заключаетъ чрезвычайно трудно поддающіеся разрушенію кварцъ и слюду и гораздо менѣ прочный полевой шпатъ (двойной силикатъ глинозема и калия или натрія). Подъ разрушительнымъ дѣйствіемъ воды полевой шпатъ гранита превращается въ водный силикатъ глинозема (каолинъ), легко вымываемый водою въ видѣ мелкаго, легкаго порошка. Такимъ образомъ, прежняя плотная, сплошная порода оказывается уже изъѣденной въ мѣстахъ растворенія полевого шпата и процессъ разрушенія ея подъ дѣйствіемъ воды можетъ теперь пойти еще быстрѣе. Въ концѣ концовъ мы получимъ распадъ прежней гранитной скалы на массу зеренъ полевого шпата, кварца и слюды, образующей или такъ называемую первичную почву, когда она залегаеть, вмѣстѣ съ продуктами каолинизации, непосредственно на мѣстѣ своего образованія, или же почву вторично-осадочную, если всѣ эти продукты разрушенія были унесены токомъ воды и отложены гдѣ нибудь въ другомъ мѣстѣ. Такая почва уже гораздо болѣе пригодна для вегетаціи растений: это уже не плотный камень, а рыхлая масса, въ которой легко укрѣп-



ляются и распространяются корневые органы, въ ней, кромѣ того, есть уже достаточно растворимыхъ въ водѣ соединений и количество ихъ возрастаетъ все дальше и дальше, пока не будутъ разложены всѣ полевоплатовые минералы.

Поэтому та вода, которая капиллярно удерживается частицами такого субстрата, а также и та, которая просачивается чрезъ него насквозь, всегда содержитъ въ растворѣ минеральныя вещества, хотя и въ сравнительно очень незначительныхъ количествахъ. Нѣкоторое представление объ этомъ могутъ дать аналитическія данныя состава воды ручьевъ и рѣкъ, берущихъ начало среди первозданныхъ породъ <sup>4)</sup>.

Такъ, напримѣръ, въ одномъ литрѣ воды ручья, вытекающаго изъ глетчера, расположеннаго на кристаллическихъ сланцахъ, содержится:

	I (Möll).	II (Oetz).
Углекислой извести . . . . .	0.0084	0.00150
Углекислой магнези . . . . .	0.0035	0.00005
Кремнекислоты . . . . .	0.0072	0.00868
Окиси желѣза . . . . .	0.0010	—
Окиси марганца . . . . .	0.0032	—
Глинозема . . . . .	слѣды	—
Сѣрникой магнези . . . . .	—	0.01301
Сѣрникой соды . . . . .	0.0009	—
Хлористаго натра . . . . .	—	0.00043
Взвѣшенныхъ частицъ . . . . .	0.0019	0.00853
Всего . . . . .	0.0261	0.03520

Такіе же анализы ручьевъ, несущихъ свои воды съ гранитныхъ или гнейсовыхъ породъ, даютъ слѣдующія цифры:

На 1 литрѣ содержится:

	I (Regen).	II (Itz).
Хлористаго натра . . . . .	0.0025	0.0059
Натра . . . . .	0.0058	0.0043
Кали . . . . .	0.0096	0.0058
Извести . . . . .	0.0154	0.0092
Магнези . . . . .	0.0026	0.0029
Окиси желѣза . . . . .	0.0009	0.0027
Сѣрной кислоты . . . . .	0.0020	—
Кремнекислоты . . . . .	0.0072	0.0095
Нерастворимаго осадка . . . . .	0.0018	0.0052
Углекислоты и органич. веществъ . . . . .	0.0335	0.0450
Всего . . . . .	0.0813	0.0905
А безъ CO <sup>2</sup> и органическихъ веществъ . . . . .	0.0478	0.0455

Если сравнить количество содержащихся въ этихъ естественныхъ водахъ зольныхъ веществъ съ концентраціей нашихъ питательныхъ

<sup>4)</sup> Кнорр. 1868. Kreislauf des Stoffes. Прямъч. на стр. 124. Leipzig.



растворовъ, окажется, что они бѣднѣе ими разъ въ 100, да и содержатъ, главнымъ образомъ, лишь ненужныя для растений минеральныя вещества. Очевидно, что растеніе маиса или овса чувствовало бы себя въ такомъ питательномъ растворѣ весьма плохо, даже если бы и предположить, что въ немъ оказались бы достаточныя для опредѣленій аналитическимъ путемъ количества фосфорной и азотной кислотъ. Впрочемъ, обычная вода рѣкъ, озеръ и прудовъ по составу своему близка къ приведеннымъ даннымъ; значительно болѣе объемистый осадокъ, который оставляетъ она нерѣдко при выпариваніи, зависитъ отъ присутствія большаго количества растворенной извести. Ясно, поэтому, почему весьма многія водяныя растенія пронизываютъ своими корнями почву водоемовъ, безусловно нуждаясь въ поглощеніи изъ нея питательныхъ веществъ для своего успѣшнаго роста <sup>5)</sup>.

Содержащаяся въ обыкновенныхъ почвахъ вода представляетъ, по всей вѣроятности, растворъ подобнаго же состава и концентраціи, какъ и вода источниковъ или ручьевъ; непонятнымъ является, поэтому, какимъ же образомъ наши растенія оказываются въ состояніи вегетировать на такихъ субстратахъ.

Присматриваясь, однако, ближе, мы безъ труда замѣтимъ, что на почвенныхъ субстратахъ, произошедшихъ путемъ первичнаго вывѣтриванія горныхъ породъ, никогда не поселяются столь высокія по организаціи и столь требовательныя по обмѣну растенія, какъ овесъ и маисъ; первоначальная флора состоитъ всегда изъ гораздо менѣе требовательныхъ организмовъ. Начинаящія разрушаться подъ влияніемъ вывѣтриванія скалы заселяются всегда лишь синезелеными водорослями и лишайниками, нуждающимися, какъ нужно думать, въ тѣхъ же самыхъ питательныхъ матеріалахъ, какъ и другіе водоросли и грибы (стр. 132), но обходящимися сравнительно гораздо меньшими ихъ количествами; всѣ они отличаются сравнительно медленнымъ ростомъ или же могутъ мириться со средою, обуславливающей такой необыкновенно задержанный темпъ развитія. Такія условія вегетаціи привели бы высшее растеніе съ болѣе энергичнымъ обмѣномъ веществъ къ быстрой гибели. Но вслѣдъ за заселеніемъ первичныхъ почвъ лишайниками и синезелеными водорослями быстро наступаетъ очередь мховъ и папоротниковъ; а за ними, въ концѣ концовъ, появляются и цвѣтковые растенія. При этомъ почва мало по малу испытываетъ радикальныя измѣненія, изъ первобытнаго вывѣтриванія горной породы она превращается въ настоящій почвенный слой, съ каждымъ новымъ поколѣніемъ организмовъ становящійся все болѣе и болѣе пригоднымъ для питанія растеній.

Эта переработка почвы идетъ, во-первыхъ, при помощи той углекислоты, которая выдѣляется при дыханіи веѣми растеніями и является, какъ мы видѣли, однимъ изъ агентовъ дальнѣйшаго вывѣтриванія минеральнаго субстрата; съ другой стороны, всѣ отжившія части растенія,

<sup>5)</sup> P. Pond, 1903. U. S. Fish. Commission Report for 1903, стр. 483. Washington. Snell, 1908. Flora, 98, 213.



не только находящіяся въ почвѣ корни, но и различныя наземныя части, какъ листья, вѣтви, даже цѣлыя стволы древесныхъ растений падаютъ на почву и разлагаются на ней. Ихъ органическія вещества частью разрушаются нацѣло, давая начало углекислотѣ, частью же превращаются въ трудно поддающіяся процессамъ разложенія гумусовыя вещества, придающія почвамъ характерную бурю до черной окраски. Благодаря постоянному выдѣленію углекислоты при разложеніи органическихъ остатковъ въ почвѣ почвенный воздухъ обыкновенно сравнительно богатъ ею—по Вольни <sup>6)</sup>, на примѣръ, минимальное содержаніе  $\text{CO}_2$ , именно въ теченіе зимы, равно 0.7%;—очевидно что и съ этой стороны заселеніе растениями будетъ приводить къ дальнѣйшему разрушенію оставшихся въ почвѣ осколковъ горныхъ породъ. Съ появленіемъ гумусовыхъ веществъ связаны, кромѣ того, весьма важныя, какъ физическія, такъ и химическія измѣненія свойствъ почвы. Въ физическомъ отношеніи гумусъ, размѣщаясь между минеральными частицами, дѣлаетъ почвы гораздо болѣе рыхлыми и вмѣстѣ съ тѣмъ значительно повышаетъ ихъ влагоемкость (стр. 43). Сущность химическаго измѣненія сводится къ накопленію особыхъ, такъ называемыхъ гуминовыхъ веществъ <sup>7)</sup>. Такъ какъ эти вещества для большинства растений не могутъ служить питательнымъ матеріаломъ, мы и не будемъ здѣсь на нихъ останавливаться; укажемъ лишь, что они представляютъ собой мало изученныя соединенія O, H, N и C и по химической природѣ своей или весьма недѣятельны, или же являются слабыми кислотами. Къ послѣднимъ намъ придется вскорѣ вернуться. Наряду съ гуминовыми веществами въ гумусовой почвѣ находятся, конечно, и тѣ зольныя вещества, которыя были въ растеніяхъ, давшихъ начало гумусу; крайне важно то, что эти вещества содержатся въ гумусѣ въ такомъ видѣ, который сравнительно затрудняетъ ихъ вымываніе водой, но не препятствуетъ зато ихъ поглощенію корневою системою растений.

Въ основѣ этого лежитъ явленіе, представляющее кардинальную важность для экономіи міра растений, явленіе, извѣстное подъ названіемъ „поглотительной способности“ почвъ <sup>8)</sup>. Сущность его состоитъ въ томъ, что находящіяся въ водномъ растворѣ вещества, приходя въ соприкосновеніе съ частичками почвы, вызываютъ въ нихъ процессы химическаго обмѣна, приводящаго къ связыванію почвой растворенныхъ до тѣхъ поръ веществъ и выдѣленію въ растворѣ находившихся въ связанномъ состояніи.

<sup>6)</sup> Wollny, 1897, Zersetzung der org. Stoffe und die Humusbildungen, стр. 145. Heidelberg. Сравни также Stoklasa, 1905. Cbl. Bakt. II, 14, 723.

<sup>7)</sup> Гуминовыя вещества играютъ важную роль въ питаніи нѣкоторыхъ микроорганизмовъ; а такъ какъ эти послѣдніе, въ свою очередь, принимаютъ самое оживленное участіе въ процессѣ вывѣтриванія почвообразующихъ породъ, то и въ этомъ можно отмѣтить косвенное значеніе гумусовыхъ веществъ для экономіи зеленаго растенія.

<sup>8)</sup> Сравни подробное изложеніе вопроса въ курсахъ почвовѣднія. Ramann, 107. 1911. Bodenkunde, 3 Aufl.



Явление поглотительной способности почвы легко демонстрировать, фильтруя сквозь достаточный слой гумусовой почвы раствор индиго-кармина (краски) или окрашенную в желтый цвет навозную жижу; сбгающая вниз вода окажется совершенно безцветной. Конечно, если бы эта поглотительная способность ограничивалась одними лишь красящими веществами, значение ее для растений было бы совершенно ничтожно; оказывается, однако, что почвой задерживаются и некоторые минеральные вещества, так что их растворы, фильтруясь через почву, становятся менее концентрированными, а иногда и совершенно лишаются некоторых составных своих частей.

Такъ, напримеръ, если какой нибудь изъ приведенныхъ на стр. 130 питательныхъ растворовъ фильтровать черезъ почву, задержанными окажутся К и фосфорная кислота, а затѣмъ и амміакъ; гораздо слабѣе связываются почвой Са и Mg. Изъ кислотъ, помимо фосфорной, совершенно не связываются азотная и соляная, сѣрная же лишь сравнительно слабо.

Поглотительная способность присуща далеко не всякой почвѣ: песчанья почвы ей лишены, въ сильной степени обладаютъ ей почвы гумусовыя и содержащія водные силикаты (цеолиты). Когда растворъ солей приходитъ въ соприкосновеніе съ водными силикатами, устанавливается определенное равновѣсіе между солями, водою и силикатомъ. При увеличеніи количества воды возрастаетъ и общее количество находящихся въ растворѣ веществъ; при потерѣ воды испареніемъ известное количество находившихся прежде въ растворѣ веществъ оказывается уже вновь связаннымъ.

При этомъ наступаетъ, главнымъ образомъ, процессъ обмѣна основаній. Въ ряду К,  $\text{NH}^4$ , Mg, Na, Са, каждый предыдущій элементъ оказывается способнымъ вытѣснить всѣ слѣдующіе изъ ихъ химической съ силикатами связи; поэтому то обыкновенно и вымываются, при прибавленіи къ почвѣ солевого раствора, известковыя соли. Такъ какъ при всѣхъ явленіяхъ поглощенія руководящими являются законы массъ и равновѣсія, то, измѣняя соотвѣтственно концентраціи фильтрующагося раствора, мы можемъ придти и къ совершенно обратнымъ результатамъ: значительнымъ избыткомъ кальція вытѣснить калий изъ цеолитной почвы.

Въ почвахъ, богатыхъ гумусомъ явленія поглощенія совершаются, если гумусъ представляетъ химически нейтральное тѣло, также путемъ обмѣннаго разложенія. Иначе пойдутъ процессы въ такъ называемомъ „кисломъ перегноѣ“. Тутъ мы имѣемъ дѣло съ коллоидальными веществами (ср. стр. 152), почти не реагирующими съ солями сильныхъ кислотъ, но энергично разлагающими соли слабыхъ кислотъ и связывающими освобожденныя основанія, особенно К, Na, Са и  $\text{NH}^4$ . Въ такихъ гумусовыхъ почвахъ могутъ оказаться связанными и окислы металловъ, и водныя окиси ихъ. Связанныя гумусомъ основанія могутъ быть затѣмъ обмѣнены на другія. Наряду съ основаніями связывается гумусомъ также и фосфорная кислота. Однако, главная масса фосфорной



кислоты оказывается связанной въ почвѣ благодаря тому, что она, входя въ соединеніе съ глиноземомъ, окисью желѣза, магніемъ и кальціемъ, переходитъ въ нерастворимое въ водѣ состояніе; такъ какъ соли азотной и соляной кислотъ легко растворимы въ водѣ, кислоты эти и не удерживаются почвой.

Поглотительная способность почвы важна для растительнаго міра прежде всего тѣмъ, что, благодаря ей, въ почвѣ, произошедшей вывѣтриваніемъ горныхъ породъ и вначалѣ бѣдной питательными солями, мало по малу скопляется значительный ихъ запасъ. Поглощенные частицами почвы вещества оказываются уже въ значительной степени иммобилизованными и лишь трудно вымываются, на примѣръ, дождевыми водами, оставаясь, при этомъ, вполне доступными растительному организму. Конечно, нельзя говорить о безусловно стойкомъ, прочномъ поглощеніи; но, во всякомъ случаѣ, какъ показали между прочимъ опыты Петерса <sup>9)</sup>, нужно пустить въ ходъ громадныя количества промывныхъ водъ, чтобы удалить изъ почвы поглощенное ею соединеніе: на 1 часть поглощеннаго кали приходится употребить 28.000—36.000 частей воды. Кромѣ того чрезвычайно важно то обстоятельство, что поглощаемыя почвою вещества, входя съ нею въ тѣсную и сравнительно прочную связь, оказываются, вмѣстѣ съ тѣмъ, въ высшей степени тонкомъ въ ней распредѣленіи; вскорѣ намъ будетъ ясно, насколько это облегчаетъ растенію ихъ усвоеніе. Помимо питательныхъ веществъ поглощаются почвой и другія вещества, на примѣръ соли тяжелыхъ металловъ. Большинство изъ нихъ чрезвычайно ядовиты для растений: поглощая ихъ, почва обезвреживаетъ ядовитый растворъ. Однако, наряду съ рядомъ несомнѣнно выгодныхъ для растенія сторонъ поглотительной способности, нужно отмѣтить и обратную сторону медали. Такъ, на примѣръ, при смачиваніи почвы растворомъ калийной или натронной селитры, почва будетъ терять свои запасы Mg и Ca, переходящихъ въ растворъ. Иначе говоря, можно неосторожнымъ, черезчуръ богатымъ удобреніемъ почвы селитрой привести къ существенному ея обѣднѣнію другими необходимыми питательными веществами.

Въ распоряженіи растенія оказывается, какъ мы видимъ, лишь чрезвычайно слабый почвенный растворъ питательныхъ веществъ; по мѣрѣ поглощенія изъ него необходимыхъ солей, запасъ ихъ пополняется раствореніемъ части поглощенныхъ соединеній. Не слѣдуетъ, однако, думать, что растенія могутъ воспользоваться исключительно лишь растворенными въ почвенной водѣ веществами; ихъ корневая система оказываются способными использовать и твердыя частицы почвеннаго субстрата, переводя ихъ частью въ растворенное состояніе. Выше (стр. 45) мы уже имѣли случай говорить, въ главѣ о поглощеніи воды, о разростаніи корневой системы растеній въ почвѣ. Поглощеніе корнемъ воды и питательныхъ веществъ, въ общемъ, идетъ вполне одновременно и извѣстно лишь очень немного приспособленій, направленныхъ къ тому,

<sup>9)</sup> Peters, 1860. Versuchstationen 2, 135.



чтобы поглощать специально лишь питательныя минеральныя вещества. Къ нимъ нужно отнести, прежде всего, способность корневыхъ волосковъ срастаться съ частицами почвы,—явленіе, на которомъ мы еще не останавливались. Разростаясь въ почвѣ, корневые волоски не могутъ имѣть, безъ сомнѣнія, тѣхъ правильныхъ очертаній, которыя такъ характерны для корневыхъ волосковъ водяныхъ растений, напр. *Hydrocharis*; на каждомъ шагѣ наталкиваются они на препятствія, побѣдить которыхъ имъ не подь силу, и которыя приходится обходить. Благодаря этому, вышній видъ волоска становится чрезвычайно неправильнымъ (рис. 21) и всѣ его изгибы настолько плотно прилегаютъ къ огибаемымъ ими препятствіямъ т. е. крошечнымъ частичкамъ субстрата, что можно вполне говорить о срастаніи волоска съ частичками почвы. И дѣйствительно, если осторожно вытащить молодой проростокъ изъ земли, на той зонѣ корня, которая покрыта волосками, остаются приставшими частицы почвы, рѣзко отгнѣя ее



Рис. 21. Кончикъ корневаго волоска, сросшагося съ частичками почвы. Увел. 250. Изъ «Учебника для Высш. Учебн. Заведеній».



Рис. 22. Проростки бѣлой горчицы:  
I только вынутый изъ земли съ приставшимъ чехломъ почвенныхъ частичекъ.  
II—послѣ отмыванія ихъ водою.  
По Саксу.

отъ блага кончика корня, на которомъ еще не успѣли образоваться корневые волоски и отъ болѣе старыхъ частей корня, уже успѣвшихъ сбросить эти поглощающіе органы.—На зонѣ съ волосками остается какъ бы чехликъ изъ почвенныхъ частицъ (рис. 22). Тѣсное срастаніе съ почвенными частицами значительно облегчаетъ корню воспріятіе тѣхъ веществъ, которые переходятъ въ растворъ лишь при помощи растворяющихъ агентовъ; ими и являются такъ называемыя корневыя выдѣленія поглощающихъ волосковъ.

Уже издавна были извѣстны попадающіеся нерѣдко въ природѣ на плитахъ известняка отпечатки корней. Саксу<sup>10)</sup> удалось получить ихъ искусственно, заставляя растеніе разрастаться своей корневой системой въ бѣломъ пескѣ, покрывающемъ отполированныя мраморныя пластинки. По истеченіи нѣсколькихъ дней или недѣль на гладкой по-

<sup>10)</sup> Sachs, 1865. Handb. der Experimentalphysiologie, стр. 189. Leipzig.



верхности мрамора оказываются слѣды вытравленія, совпадающіе съ направлениемъ развѣтвленій корневой системы; такъ, напримѣръ, у боба рѣзко отпечатался на мраморѣ слѣдъ главного корня и ближайшихъ его развѣтвленій въ видѣ ясно замѣтныхъ, до  $\frac{1}{2}$  милл. шириною, но совершенно поверхностныхъ желобковъ, вокругъ которыхъ намѣтилась тонкая, какъ бы туманная загушеванность—слѣдъ футляра корневыхъ волосковъ. Къ подобнымъ же результатамъ пришелъ Саксъ, примѣняя пластинки доломита, магнезита и остеолита; опыты эти служатъ доказательствомъ того, что наряду съ углекислою известью могутъ быть растворены и углекислый магній, и фосфорнокислый кальцій. Къ тому же мы можемъ придти, анализируя данныя водныхъ или песчаныхъ культуръ. Оказывается, что растеніемъ могутъ быть восприняты даже чрезвычайно трудно растворимыя вещества, разъ они находятся въ тонко раздробленномъ видѣ и, слѣдовательно, могутъ придти въ соприкосновеніе съ большой поверхностью корневой системы растенія. Мы видѣли, напримѣръ, что въ водной культурѣ фосфорную кислоту можно вводить въ видѣ нерастворимаго трехкальціеваго фосфата или такой же желѣзной соли; источниками фосфора могутъ служить трудно растворимый фосфатъ глинозема или даже минераль апатитъ; въ качествѣ источника калия могутъ, въ большей или меньшей степени, служить двойные силикаты калия и глинозема, вродѣ мусковита, нефелина и др. <sup>11)</sup>

Эту растворяющую способность необходимо, до извѣстной степени, приписать дѣйствию углекислоты, выдѣляемой, какъ и всякими другими живыми кѣлками, и корневыми волосками. Однако, необходимо отмѣтить, что растеніе поглощаетъ изъ почвы значительно больше питательнаго матеріала, чѣмъ можно извлечь изъ нея при помощи насыщенной углекислотою воды. Приведемъ, для иллюстраціи, слова старика Либиха <sup>12)</sup>:

„Проростокъ ржи, посаженный въ плодородную почву, кустится, развивая подчасъ отъ 30 до 40 отдѣльныхъ соломинъ, увѣчаныхъ колосьями; урожай его можетъ достигнуть 1000 и болѣе зеренъ. Все свое минеральное питаніе это растеніе ржи воспринимаетъ изъ сравнительно маленькаго объема почвы, изъ котораго путемъ самаго настойчиваго выщелачиванія чистой или углекислоту-содержащей водой не удается выдѣлить и сотой части того количества фосфорной кислоты и азота, пятидесятой части кали и кремнекислоты, которыя оказываются поглощенными изъ почвы растеніемъ. Немыслимо предположеніе, что одна вода своей растворяющей способностью могла бы обезпечить всю потребность растительныхъ организмовъ въ питательномъ матеріалѣ“.

Для того, чтобы получить представленіе о богатствѣ той или иной почвы доступными для растенія минеральными веществами, принять осо-

<sup>11)</sup> Prianschnikow, 1912. Versuchstationen 77, 399; 1901. Versuchstationen 56, 107 1905. Versuchstationen 63, 151.

<sup>12)</sup> Liebig. 1862. Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur. 7 Aufl. II стр. 108. Braunschweig.



бый методъ аналитическаго изслѣдованія: именно, почва извлекается не углекислоту-содержащей водой, а слабымъ (1%) растворомъ лимонной кислоты; основаніемъ этому методу послужило наблюдение, что растеніе оказывается способнымъ поглотить изъ почвы минеральныя вещества въ масштабѣ, соответствующемъ какъ бы выдѣленію корнемъ, въ качествѣ растворяющаго вещества, слабой лимонной кислоты<sup>12а)</sup>. Но не можетъ ли растеніе выдѣлять корнями какия либо другія, болѣе сильныя, чѣмъ СО<sub>2</sub>, кислоты? Вопросъ этотъ послужилъ предметомъ длиннаго ряда изслѣдованій, приводившихъ одинаково и къ положительнымъ, и къ отрицательнымъ результатамъ. Такъ, напримѣръ, еще недавно Кунце<sup>13)</sup> утверждалъ, что въ корневыхъ выдѣленіяхъ нѣкоторыхъ, во всякомъ случаѣ, растеній, находится муравьиная кислота. Другіе авторы<sup>14)</sup> указывали, однако, что подобныя кислотныя выдѣленія наступаютъ лишь тогда, когда корни страдаютъ отъ недостатка воздуха. Вопросъ этотъ далеко еще нельзя считать рѣшеннымъ; во всякомъ случаѣ, необходимо отмѣтить, что въ почвахъ идетъ рядъ характерныхъ процессовъ, приводящихъ къ растворенію горныхъ породъ. Такъ, напримѣръ:

1) И корневые волоски, и клѣтки чехлика корня сравнительно эфемерны: по мѣрѣ образованія новыхъ, старые отмираютъ и спадаютъ съ корня. При этомъ ихъ клѣточный сокъ, конечно, выходитъ наружу и своими кислотными составными частями дѣйствуетъ растворяющимъ образомъ на частицы почвы.

2) Опыты Бауманна и Гюлли<sup>15)</sup> показали, что клѣточные оболочки торфяного мха (*Sphagnum*) обладаютъ способностью, разлагая соли, адсорбировать основанія и освобождать, такимъ образомъ, кислоты. Повидимому процессъ этотъ идетъ не потому, что въ составъ оболочекъ у мховъ входятъ кислоты, а лишь благодаря ихъ особенному, благоприятному для процессовъ адсорбціи коллоидальному состоянію. Вилеръ<sup>16)</sup> пришелъ къ подобнымъ же результатамъ и съ другими растительными оболочками; онъ предполагаетъ, что всѣ вообще оболочки способны къ такимъ отложеніямъ минеральныхъ веществъ въ своей толщѣ. Въ пользу возрѣнія Вилера говорятъ весьма красивые результаты, полученные имъ опытнымъ путемъ; однако не мѣшаетъ, вѣсело, отнестись къ нимъ съ осторожностью и подождать дальнѣйшихъ изслѣдованій.—Такъ называемыя „кислыя“ гуминовыя вещества (стр. 148) обязаны, по Вилеру, своей кислой реакціей тѣмъ же особенностямъ, какъ и клѣточная оболочка.

3) Въ процессахъ почвеннаго растворенія играютъ, безъ сомнѣнія, большую роль выдѣляемыя микроорганизмами кислоты или кислыя соли. Ниже мы познакомимся съ процессами выдѣленія кислоты различными

<sup>12а)</sup> Сравни также König, 1907. Versuchstationen 66, 401.

<sup>13)</sup> Kunze, 1906. Jahrb. wiss. Bot. 42, 357. Сравни также Lemmermann, 1907. Versuchstationen. 67, 207.

<sup>14)</sup> Stoklasa, 1908. Jahrb. wiss. Bot. 46, 55.

<sup>15)</sup> Baumann und Gully. 1910. Mitt. Bayr. Moorkulturanstalt, Heft. 4, 31.

<sup>16)</sup> Wieler, 1912. Ber. Bot. Ges. 30, 394.



бактеріями <sup>17)</sup>, обычными обитателями почвъ. Здѣсь укажемъ лишь на нитробактеріи, образующія изъ амміака азотную кислоту и благодаря этому несомнѣнно вызывающія процессы почвеннаго разложенія. Наибольше благоприятными для нихъ являются минеральныя естественныя почвы; для другихъ бактеріальныхъ организмовъ, выделяющихъ кислоты, оказываются необходимыми уже органическія соединенія. Ихъ царство— въ культурныхъ, воздѣлываемыхъ почвахъ, гдѣ питаніемъ имъ и служатъ остатки органической жизни. Росту этихъ бактеріальныхъ организмовъ благоприятствуютъ и тѣ органическія вещества, которыя попадаютъ въ почву вмѣстѣ съ естественнымъ удобреніемъ— навозомъ; понятно, поэтому, что навозное удобреніе нерѣдко даетъ гораздо болѣе высокіе урожаи, чѣмъ удобреніе чисто минеральное, хотя высшія растения и поглощаютъ изъ почвы исключительно лишь минеральныя вещества <sup>18)</sup>.

4) Не слѣдуетъ пройти безъ вниманія и мимо высшихъ грибныхъ организмовъ, образующихъ въ связи съ водорослями лишайники. Многие изъ нихъ <sup>19)</sup> способны своими кислыми выделениями растворять слюду, гранаты и даже кварцы. Эти вещества, поглощенные ими изъ „нерастворимыхъ“ частей горной породы, затѣмъ уже легко дѣлаются достояніемъ другихъ растений.

5) Укажемъ, въ концѣ концовъ, на микоризу, о которой ближе будетъ рѣчь въ главѣ XVIII <sup>20)</sup>.

Выше было указано уже на постоянное новообразование корневыхъ волосковъ на поверхности растущаго корня; на это опять таки нужно указать, какъ на весьма важный фактъ, значительно облегчающій, наряду со способностью волосковъ срастаться съ частичками почвы, воспріятіе изъ нея питательныхъ веществъ растеніемъ. Несчетныя арміи корневыхъ волосковъ образуются день за днемъ на корневой системѣ

<sup>17)</sup> A. Koch und E. Kröber, 1906. (Fühlings landw. Ztg.). Bot. Cbl. 102, 329. Kröber, 1909. Bot. Cbl. 113, 140 (Ref.).

<sup>18)</sup> Методика для культивирования высшихъ растений въ питательныхъ субстратахъ, свободныхъ отъ бактерій, выработана Шуловымъ (Schulow), 1911. Ber. Bot. Ges. 29, 504.

<sup>19)</sup> Bachmann, 1907. Jahrb. wiss. Bot. 44. 1; 1911. Ber. Bot. Ges. 29, 261 (тутъ же и литературныя указанія).

<sup>20)</sup> Слѣдуетъ указать, что переводъ питательныхъ матеріаловъ въ растворенное состояніе можетъ происходить благодаря тому, что корни, отнимая у раствора нѣкоторые катионы, дѣлаютъ его кислымъ и, слѣдовательно, способнымъ растворять. Такъ, напримѣръ, Прянишниковъ (Prjänischnikow, 1901. Versuchstationen, 56, 107) показалъ, что культурные злаки лишь тогда способны утилизировать въ качествѣ источниковъ фосфора различные трудно растворимые минералы (апатитъ), когда азотистое питаніе дается имъ не въ видѣ селитры, а въ видѣ амміачной соли сѣрной кислоты. Авторъ объясняетъ это явленіе болѣе скорымъ поглощеніемъ іона  $\text{NH}_4^+$ , чѣмъ  $\text{SO}_4^{2-}$ ; послѣдніе накапливаются въ растворѣ и дѣйствуютъ растворяюще на фосфорнокислый кальцій. Новыя изслѣдованія Прянишникова (1905, Ber. Bot. Ges. 23, 8), указываютъ на подобное же дѣйствіе и азотно-амміачной соли; трудно сказать, сводится ли и здѣсь дѣло къ тому же, какъ и при сѣрно-амміачной соли, тѣмъ болѣе, что по Руланду (Ruhland, 1909. Z. f. Bot. 1, 747), такое поглощеніе однихъ іоновъ безъ обмѣннаго разложенія, повидимому, невозможно. Слѣдовало-бы изслѣдовать, какимъ путемъ обмѣнная реакція могла бы привести къ измѣненію реакціи питательнаго раствора.



высшаго растенія, пронизываютъ все новые и новые участки почвы, обрастаютъ почвенныя частички, высасывая изъ нихъ растворы или переводя въ растворъ нерастворенныя части. Благодаря этому, растеніемъ шагъ за шагомъ используется все бѣльшій и бѣльшій почвенный объемъ. Если бы растенію приходилось поглощать одну лишь воду и водные растворы, такое поступательное движеніе корневой системы не представляло бы большихъ выгодъ, такъ какъ за использованіемъ почвеннаго раствора гдѣ либо въ одномъ мѣстѣ послѣдовало бы, конечно, передвиженіе почвенныхъ водъ, уравновѣшивающее расходъ.

Такое передвиженіе неосуществимо, конечно, для твердыхъ веществъ; для воспріятія ихъ растеніемъ и важны явленія срастанія волосковъ съ частицами почвы и ихъ постоянного новообразованія.

Наряду съ растеніями, образующими корневые волоски, какъ основной поглотительный аппаратъ, есть немало и такихъ, у которыхъ корневыхъ волосковъ не бываетъ вовсе, или они, въ зависимости отъ тѣхъ или иныхъ условій, напримѣръ при культурѣ въ водныхъ растворахъ, не развиваются. Въ этомъ случаѣ питательныя вещества воспринимаются или обыкновенными эпидермальными клѣтками, или же, какъ чрезвычайно часто бываетъ, грибными гифами, поселяющимися на поверхности или даже внутри корня (сравни главу XVIII). На нормально развитыхъ корняхъ способность поглощать питательныя матеріалы оказывается присутствующей молодымъ эпидермальнымъ клѣткамъ, еще не образовавшимъ корневыхъ волосковъ <sup>21)</sup>.

Остановимся еще на одномъ. Цѣлымъ рядомъ изслѣдованій было показано, что поглощеніе питательныхъ веществъ корнями ускоряется еще и тѣмъ, что органы эти гораздо обильнѣе разрастаются и вѣтвятся въ богатой почвѣ, чѣмъ въ почвѣ бѣдной. Ноббе <sup>22)</sup>, напримѣръ, получилъ красивое подтвержденіе этому, посѣявъ клеверъ и кукурузу въ ящикѣ съ почвой, въ которой слои неудобренные чередовались со слоями, обильно пропитанными питательнымъ растворомъ. Тиль и Гевелеръ <sup>23)</sup> пришли къ тѣмъ же результатамъ, примѣняя почвы изъ чередующихся слоевъ песка и гумусоваго перегноя. Всѣ эти опыты, однако, не выдерживаютъ строгой научной критики; неудивительно, поэтому, что въ литературѣ попадаются и совершенно инныя указанія <sup>24)</sup>.

Познакомившись съ тѣмъ, въ какомъ видѣ растеніе находитъ въ почвѣ питательныя вещества и какимъ образомъ оно воспринимаетъ ихъ

<sup>21)</sup> Клу, 1898. *Ber. Bot. Ges.* 16, 216.

<sup>22)</sup> Nobbe, 1862. *Versuchstat.* 4, 217 и 318; 1868. *Versuchstat.* 10, 1 и 94.

<sup>23)</sup> Thiel, цит. по Sachs, *Handbuch der Experimental-Physiologie*, 1865, стр. 178. Pöveler, 1892. *Jahrb. wiss. Bot.* 24, 294.

<sup>24)</sup> Сравни W. Magnus, 1912. *Nachrichten aus dem Klub der Landwirte*, стр. 5308. Мёбиусъ (Meibius, 1904. *Ber. Bot. Ges.* 22, 563), находилъ у дурнишника (*Xanthium*) больше развѣтвленій на корняхъ, пронизывавшихъ бѣдные питательными веществами слои почвы; зато у кукурузы корни разрастаются такъ, какъ указываетъ Ноббе. Бенекке (Beneske, 1903, *Bot. Ztg.* 61, 19), указываетъ на значительное увеличеніе въ длину корневой системы растенія, вегетирующаго на бѣдной питательными веществами, въ особенности азотомъ, почвѣ.



своими корнями, посмотримъ, какъ отъзывается химическій составъ почвъ и ихъ различія на заселеніи ихъ растеніями. Мы уже сказали нѣсколько словъ о заселеніи первыми піонерами голыхъ скалъ, мало по малу пре-вращающихся, подъ воздѣйствіемъ этихъ нетребовательныхъ организ-мовъ, въ настоящіе вегетаціонные субстраты — почвы. Мы отмѣтили также, что наряду съ образованіемъ и накопленіемъ въ почвъ гумуса, являющагося результатомъ переживанія не только растительныхъ, но и животныхъ остатковъ, увеличивается и плодородіе почвы. Слѣдуетъ имѣть въ виду, однако, что въ природѣ иногда попадаются и такія почвы, которыя, по разнообразнымъ причинамъ, совершенно лишены раститель-ности. Это можетъ зависѣть, прежде всего, отъ необыкновенной стой-кости и трудной разлагаемости нѣкоторыхъ минераловъ; отличнымъ при-мѣромъ могутъ служить лавовые потоки, покрывающіеся растительностью лишь крайне медленно и скудно <sup>25)</sup>.

Бываетъ также, что горная порода, вывѣтриваясь, даетъ субстратъ, не содержащій всѣхъ необходимыхъ для питанія растений веществъ, или, наоборотъ, въ почвъ скопляется такое количество растворимыхъ мине-ральныхъ солей, вродѣ, напримѣръ, поваренной соли, что процессы роста обазываются сильно задержанными; наконецъ, можетъ быть и недоста-токъ въ водѣ. Участки земной поверхности, лишены всякой расти-тельности, получаютъ названіе пустынь. Большая часть земной суши представляетъ, однако, необходимыя для произростанія растительныхъ организмовъ условія и покрыта поэтому растительностью; но этотъ ра-стительный покровъ, въ зависимости отъ мѣстныхъ условій, принимаетъ крайне разнообразный, специфичный въ каждомъ случаѣ обликъ. Основ-ными причинами этого различія, сводящагося къ распредѣленію различ-ныхъ растений по поверхности земли, являются прежде всего климати-ческія, а затѣмъ и почвенныя условія. Остановливаясь лишь на послѣд-нихъ, укажемъ хотя бы на давнымъ-давно извѣстный фактъ существо-ванія характерныхъ флоръ, обусловленныхъ качествомъ почвы: на про-питанныхъ солью морскихъ берегахъ развивается совершенно свое-обычная флора, точно такъ же, какъ на известковыхъ почвахъ материка встрѣчаются уже инныя растительныя сообщества, чѣмъ на бѣдныхъ известью песчаныхъ почвахъ или первозданныхъ породахъ. Въ географіи растений принято различать растенія, тѣсно связанныя появленіемъ своимъ съ опредѣленными почвенными условіями отъ мирящихся съ самыми раз-нообразными субстратами.

Такъ, напримѣръ, существуетъ не мало такъ называемыхъ „солон-чаковыхъ“ растений, встрѣчающихся въ естественныхъ условіяхъ преимущественно или исключительно на почвахъ, содержащихъ много поваренной соли, напримѣръ, по морскимъ берегамъ, гдѣ въ почвъ можно

<sup>25)</sup> Сравни наблюденія Трейба (Treub, 1888. Ann. Buitenzorg) и Эрнста (Ernst, 1907. Vierteljahrsschrift Naturf. Ges. Zürich) надъ лавами Кракатау, Ш им пер а (Schimper, 1898. Pflanzengeographie auf. physiol. Grundlage, стр. 200), надъ вулка-номъ Гунунгъ-Гунтуръ на Явѣ.



считать около 3% по вѣсу хлористаго натра. Насколько извѣстно, поваренная соль не играетъ въ ихъ обмѣнѣ веществъ какой либо особенной, въ сравненіи съ другими растеніями роли и, соответственно этому, растенія эти могутъ отлично произрастать на почвахъ, содержащихъ лишь слѣды этой соли, или даже совершенно лишенныхъ ея (сравни стр. 138). Передъ другими растеніями у нихъ то преимущество, что они способны безъ вреда для себя переносить значительныя количества соли, губельныя, вѣдъ всякаго сомнѣнія, для другихъ, несолончаковыхъ, растеній. Благодаря этой выносливости организмы эти успѣшно заселяютъ мѣста, недоступныя для обыкновенныхъ растеній; на обычныхъ же почвахъ жизненная конкуренція для нихъ оказывается чрезвычайно тяжелой. Пропитанная солью почва отражается вредно на обычныхъ растеніяхъ съ одной стороны сильно повышеннымъ осмотическимъ дѣйствіемъ концентрированнаго почвеннаго раствора, приводящаго къ затрудненію поступленія въ клѣтки воды, а съ другой стороны воспринятая внутрь клѣтокъ поваренная соль обладаетъ какимъ то, ближе еще неяснымъ, ядовитымъ воздѣйствіемъ. Солончаковыя растенія отвѣчаютъ на затрудненный доступъ воды ея общимъ болѣе экономнымъ расходованіемъ; вырабатывается рядъ приспособленій, уменьшающихъ испареніе и придающихъ растенію характерный внѣшній обликъ. Любопытно, что есть солончаковыя растенія, противодѣйствующія избыточному накопленію хлористаго натра въ своихъ тканяхъ, путемъ выдѣленія этой соли черезъ гидатоды (сравни стр. 97).

Сравнительно мало знаемъ мы еще о причинахъ, приводящихъ къ преимущественному произрастанію однихъ растеній на почвахъ, богатыхъ известью, другихъ же,—наоборотъ, бѣдныхъ ею. Здѣсь нѣтъ, повидимому, какой либо непосредственной связи съ затребованіями этихъ организмовъ на кальцій, какъ на питательный элементъ. Дѣйствительно, крайне маловѣроятно, что обычныя песчанныя почвы настолько бѣдны кальціемъ, чтобы нельзя было обезпечить необходимыми его количествами всю массу растительности безъ исключенія. Съ другой стороны и такъ называемые „известкофобы“ нуждаются въ кальціи совершенно точно такъ же, какъ и „известколюбы“, и на самомъ дѣлѣ поглощаютъ изъ сланцевъ или гранитовъ, на которыхъ произрастаютъ, значительное количество этого элемента. Выясненіе этого вопроса затрудняется еще и тѣмъ, что одинъ и тотъ же видъ растенія можетъ мѣнять, такъ сказать, свои привычки въ зависимости отъ мѣстообитанія. Лишь сравнительно немного растеній, какъ оказывается, постоянно избѣгаютъ богатыхъ известью почвъ; таковы, на примѣръ, виды торфяного мха (*Sphagnum*) и нѣкоторые водяные мхи; изъ водорослей—большинство десмидіевыхъ; изъ цвѣтковыхъ—*Sarothamnus scorarius*, настоящій каштанъ (*Castanea vesca*), *Pinus Pinaster*. Особенно подробно изучено распространеніе послѣдняго растенія; цѣлый рядъ наблюдений, собранныхъ Валло<sup>26)</sup>, рѣзко подчеркиваютъ необыкновенную при-

<sup>26)</sup> Vallot, 1883. Rech. physico-chimiques sur la terre végétale. Paris.



хотливость его на почву. Такъ, напримѣръ, вездѣ, гдѣ были зарегистрированы случаи появленія этой сосны на почвѣ, содержащей, казалось болѣе 3% извести, удалось болѣе точнымъ наблюдениемъ показать существованіе бѣдныхъ известью оазисовъ съ чрезвычайно ограниченной площадью, позволявшихъ такое мѣстное, какъ бы вкраплениями, появленіе растенія. Чрезвычайно интересны опыты, поставленные въ Дижонѣ Бонне<sup>27)</sup> и вполнѣ подтвержденные Магненомъ<sup>28)</sup> въ Безансонѣ.

Въ этихъ мѣстностяхъ совершенно не удается разводить каштановое дерево; оказалось, однако, получить пышный ростъ этой древесной породы, прививъ ее на стволъ „известколюба“—обыкновеннаго дуба<sup>29)</sup>. Фактъ этотъ указываетъ на то, что избытокъ извести въ почвѣ вредно отзывается на корневой системѣ растенія; правильность этого возрѣнія подтверждается и не разъ уже описанными опытами съ торфянымъ мхомъ (*Sphagnum*) и другими растеніями, попадающимися въ природѣ въ однихъ съ нимъ сообществахъ, вродѣ, напримѣръ, росняки (*Drosera*). Растенія эти быстро погибаютъ отъ поливки ихъ жесткой водой. Пауль<sup>30)</sup> показалъ, что нѣкоторые торфяные мхи не выносятъ поливки растворомъ солей съ 0.03—0.008% углекислой извести, между тѣмъ такъ гипсъ на нихъ не производитъ почти никакого дѣйствія. Еще раньше были получены Эльманномъ<sup>31)</sup> подобные же результаты и данныя Вебера<sup>32)</sup>, расходящіяся съ ними, являются, поэтому, нѣсколько непонятными.

Такъ какъ  $\text{CaSO}_4$  сравнительно безразличенъ для известкофобовъ, между тѣмъ какъ  $\text{CaCO}_3$  обладаетъ чрезвычайно ядовитымъ на нихъ дѣйствіемъ, необходимо думать, что дѣйствіе іоновъ кальція здѣсь непрямое. По всей вѣроятности, явленія эти связаны съ какимъ то непрямымъ воздѣйствіемъ извести на растительность. Намекъ на это можно найти въ изслѣдованіяхъ Флиша и Грандо<sup>33)</sup>, анализировавшихъ золу деревьевъ, выросшихъ на нормальной почвѣ, и сравнившихъ составъ ея съ золой экземпляровъ, выросшихъ, хотя и съ большимъ трудомъ, на богатыхъ известью почвахъ. Оказалось, что растенія и на песчаныхъ почвахъ обладали золой съ 40—45% извести, на известковыхъ же содержаніе извести въ золѣ возросло до 56—75%, между тѣмъ какъ запасы калия оказались значительно уменьшенными (съ 16—22% упали на 4—6%). Возможно, что такое уменьшенное поглощеніе калия вызывается непосредственно тѣмъ, что углекислый кальцій быстро нейтрализуетъ

<sup>27)</sup> Смотри Vallot, 1883 (споска 26), стр. 202.

<sup>28)</sup> По Roux, 1900. *Traité des rapports des plantes avec le sol.* стр. 131. Montpellier.

<sup>29)</sup> О такихъ же опытахъ смотри у Winkler, 1912. *Untersuchungen über Pflanz-, bastarde* 1, 40. Jena.

<sup>30)</sup> Paul, 1906. *Ber. Bot. Ges.* 24, 148.

<sup>31)</sup> Oehlmann, 1898. *Veg. Fortpflanz. d. Sphagnaceen nebst ihrem Verh. gegen Kalk.* Diss. Freiburg (Schweiz). Braunschweig.

<sup>32)</sup> Цитировано у графа Сольм-Лаубаха. (S o l m s - L a u b a c h, 1905. *Die leitenden Gesichtspunkte der Pflanzengeographie.* Leipzig).

<sup>33)</sup> Fliche et Grandeau. *Annales de Chimie et de Physique* (4), 2.



кисляя выдѣленія корней и другія почвенныя кислоты <sup>34)</sup> и такимъ образомъ прерываетъ растворяющее дѣйствіе ихъ на трудно растворимыя частицы почвы. Весьма вѣроятно, вмѣстѣ съ тѣмъ, что растенія—известкофобы вообще сильно нуждаются въ кали. Такъ, напримѣръ, Арнольдъ Энглеръ <sup>35)</sup> указываетъ, что не выносящій извести каштанъ отлично развивается на богатыхъ известью песчаникахъ и мергеляхъ, если только почвы эти достаточно богаты калиемъ. Впрочемъ, при ростѣ на богатыхъ известью почвахъ наряду съ калиемъ обычно уменьшается содержаніе въ растеніяхъ и другихъ питательныхъ веществъ, именно Mg и Fe. Въ недостаткѣ желѣза и видитъ Шимперъ <sup>36)</sup> причину гибели известкофобовъ на богатыхъ известью почвахъ. Лишнимъ доказательствомъ въ пользу этого воззрѣнія можетъ служить фактъ, что известкофобы легко становятся хлоротичными <sup>37)</sup> на известковыхъ почвахъ, причемъ хлорозъ этотъ легко излечивается поливкой желѣзными солями <sup>38)</sup>.

Болѣе полного, охватывающаго всю совокупность фактовъ взгляда на сущность растеній—известкофобовъ дать пока еще нельзя и придется ограничиться приведенными отрывочными намеками. Въ лучшемъ положеніи находимся мы по отношенію къ известколюбамъ. Господствовавшее прежде воззрѣніе, что они избѣгаютъ кремнекислоты, оказалось совершенно несостоятельнымъ. Способность ихъ выносить гораздо большія количества извести, по сравненію съ другими растеніями сама по себѣ очевидна, но непонятной вначалѣ является та выгода, которую извлекаетъ изъ этого избытка растеніе. Большой заслугой Турманна <sup>39)</sup> является то, что онъ указалъ на физическія различія почвъ песчаныхъ и почвъ известковыхъ, особенно на разницу въ содержаніи воды: первыя ею богаты, вторыя—бѣдны; эти соотношенія и опредѣляютъ собой распредѣленіе растительныхъ организмовъ. По Турманну известколюбы являются растеніями ксерофитнаго характера, известкофобы, наоборотъ,—гигрофитами; дѣйствительно, удается найти въ самыхъ разнообразныхъ мѣстностяхъ примѣры известковыхъ растеній, растущихъ и на гранитахъ, если только мѣстообитаніе оказывается очень сухимъ. Такъ, напримѣръ, Турманнъ подчеркиваетъ, что на югѣ Франціи цѣлая группа известколюбовъ пріурочена къ гранитнымъ и гнейсовымъ почвамъ. По всей вѣроятности, здѣсь дѣло кроется не только въ содержаніи воды, но и во всей совокупности физическихъ свойствъ почвы, въ томъ числѣ, и, быть можетъ, на одномъ изъ первыхъ мѣстъ, и температурныхъ условій.

<sup>34)</sup> На нейтрализующемъ дѣйствіи  $\text{CaCO}_3$  основывается и его вредное на торфяныя мхи вліяніе. Усредняя кислоты, освобождающіяся благодаря разложенію солей,  $\text{CaCO}_3$  препятствуетъ растворенію минеральныхъ частицъ, приносимыхъ вѣтромъ въ видѣ пыли на торфяныя болота. Совершенно также дѣйствуютъ и щелочныя соли K или Na. Paul, 1908. Mitt. Kgl. bayr. Moorkulturanstalt.

<sup>35)</sup> Arnold Engler, 1901. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 11, 23 (Bot. Cbl. 89, 269).

<sup>36)</sup> Schimper, 1898. Pflanzengeographie. стр. 110. Jena.

<sup>37)</sup> Roux, 1900. См. сноску 28.

<sup>38)</sup> По устному сообщенію проф. Шталя.

<sup>39)</sup> Thurmann, 1849. Essai de phytostatique appl. à la chaîne du Jura.



Температура почвы была подробно изучена очень недавно (1911) Гр. Краусом<sup>40)</sup> для некоторых известковых почв. Оказалось, что температуры в почве не стоят в непосредственной связи с температурой воздуха, а определяются, главным образом, двумя факторами: инсоляцией и содержанием воды. А так как последнее, с своей стороны, зависит от размеров почвенных частиц, то и оказывается, что температура почвы представляет собой функцию ее строения. Ближайшее изучение биологии флоры известняков показало далее, что в дневные часы вегетационного периода не только почва, но и ближайšie к ней воздушные слои нагреваются до температур, значительно больше высоких, чем атмосферных; уже в Апрель этот температурный перепад достигает до 15°, а в Сентябрь еще может равняться 12°! Если типичные известколюбы являются растениями, приспособленными к таким температурным условиям, естественно предположить, что они могут отлично расти и на почве, бедной известью, если только с физической стороны она построена так, как характерная известковая почва. Подобный пример отмечен Краусом на прострел (Pulsatilla), одинаково хорошо растущем и на известняках Краины и на бедных известью песчаниках Лейты. Об эти почвы, чрезвычайно различные химически, сравнительно близки в своих физических свойствах, как хорошо видно из приводимой ниже таблицы. Сходство это выступает еще ярче, если рядом с почвою, характерной для мѣста обитания прострѣла (P) поставить обыкновенную лѣсную почву (W).

	%	Известняки		Песчаники	
		P	W	P	W
Почвенного скелета		76.4	14.6	74.0	4.4
Воды		7.4	17.11	7.15	13.5

Температура 15 сентября между 12 и 1 ч. дня.

Воздуха . . . . .	21.2		20.0
Почва. . . . .	26.0	17.5	26.5 16.0

Знакомства с химизмом почвы и ее физическими свойствами еще далеко не достаточно, чтобы объяснить законности распределения растений по земной поверхности; в классической работѣ на это указал в 1865 году Негели<sup>41)</sup>, обративший в тоже самое время и еще два новых, до тѣх пор совершенно не привлекавших вниманія фактора, регулирующих распределение растительных организмов. Отправной точкой для него является указанный уже выше фактъ, что растения, в одной мѣстности связанные своим мѣстообитаніемъ лишь со строго-определенными почвами, в другой оказываются селящимися на самыхъ разнообразныхъ субстратахъ; в одной мѣстности, напримѣръ, являются строгими известкофобами, а в другой — известколюбями. Знамениты наблюденія Негели надъ двумя видами тысячелистника (*Achillea atrata* и *moschata*); на этомъ выдающемся примѣрѣ мы нѣсколько и остановимся. В одной изъ мѣстностей ихъ совмѣстнаго обитанія Негели нашли ихъ в видѣ строгихъ спеціалистовъ: видъ *atrata* на известнякахъ, а *moschata* на сланцахъ; „тамъ же, гдѣ смѣняются сланцы известняками, тотчасъ исчезаетъ видъ *moschata* и появляется на мѣстѣ

<sup>40)</sup> Gr. Kraus. 1911. Boden und Klima auf kleinstem Raum. Iena.

<sup>41)</sup> Nägeli. 1865. Sitzungsberichte München. (Bot. Mitteil. 2, 1).



его *atrata*». Въ другихъ мѣстахъ, гдѣ попадается уже только одинъ изъ этихъ видовъ, онъ растетъ одинаково хорошо и на сланцахъ, и на известнякахъ, совершенно какъ бы не обращая вниманія на химическій составъ почвы. Такимъ образомъ, оба эти вида, встрѣчаясь поодиночкѣ, не связаны мѣстообитаніемъ своимъ ни съ какой опредѣленной почвой; когда же между ними обнаруживается борьба за мѣсто, они оказываются уже специалистами, строго приспосабливающимися къ химическимъ свойствамъ субстрата; физическія условія существованія уже не играютъ здѣсь роли: оба вида одинаково хорошо растутъ и на сырыхъ, и на сухихъ почвахъ, на гумусѣ, пескѣ и на скалахъ. Только обостренная конкуренція изъ за мѣста между двумя весьма близкими другъ къ другу видами и обуславливаетъ характерное ихъ взаимное исключеніе. Каждый видъ выживаетъ лишь на той почвѣ, которая обезпечиваетъ для него лучшія условія существованія. Изслѣдованія Негели не даютъ, однако, отвѣта на вопросъ, какія именно выгоды представляетъ для *A. atrata* известковая почва, а для *moschata*—сланцевая. Не будемъ забывать, что достаточно уже минимальнаго перевѣса въ сторону одного изъ организмовъ, чтобы природа рѣшила для него вопросъ „быть или не быть“. Не мало извѣстно примѣровъ чрезвычайно быстрого размноженія у насъ американскихъ сорныхъ растений, вытѣсняющихъ прежнія растенія, уничтожающихъ даже цѣлыя флоры; и тутъ мы не знаемъ также, что даетъ такой перевѣсъ пришлецамъ надъ мѣстной флорой. Наши культурныя растенія могутъ служить характернымъ примѣромъ организмовъ, преуспѣвающихъ лишь тогда, когда всякая конкуренція оказывается исключенной; въ дикомъ состояніи они не выдержали бы борьбы и вымерли бы. Поэтому, если ближайшія и причины преобладая въ одномъ случаѣ *Achillea atrata*, а въ другомъ—*moschata* и остаются для насъ темными, не слѣдуетъ всетаки забывать о взаимной борьбѣ между организмами, какъ могучемъ факторѣ, регулирующемъ распредѣленіе растеній на земной поверхности.

Негели указалъ еще на одну существенную причину неравнобѣрнаго распредѣленія растительныхъ организмовъ, о которой здѣсь мы скажемъ мимоходомъ лишь нѣсколько словъ; отсутствіе растенія въ мѣстности, крайне подходящей для него, какъ по химизму и физическимъ свойствамъ почвы, такъ и по составу растительныхъ сообществъ, покрывающихъ ее, наконецъ, по климатическимъ условіямъ, это отсутствіе можетъ объясняться просто тѣмъ, что почему либо не осуществилось попаданіе въ эту мѣстность сѣмянъ этого растенія (историческій факторъ въ географіи растеній).

Этимъ, скорѣе эскизными набросками мы здѣсь и ограничимся; за подробностями отошлемъ къ Энглеру, Шимперу и Сольмсу<sup>42)</sup>. Одно лишь хотѣлось бы намъ выставить съ особой отчетливостью, это именно то, что затронутыя нами задачи географій растеній въ высшей степени запутаны и не могутъ быть разрѣшены сразу, съ плеча. Къ несчастью, чересчуръ распространенное стремленіе искать для объясненія явленія одну какую либо причину, а не цѣлый ихъ рядъ, ихъ сложную совокупность, во многихъ случаяхъ привело не къ выясненію, а лишь къ дальнѣшему затемненію вопроса. Весьма вѣроятно, что будущіе изслѣдователи, подробно изслѣдуя затронутыя нами вопросы, должны будутъ намѣтить еще болѣе сложную причинную зависимость, чѣмъ указанная выше.—Во всякомъ случаѣ, работа ихъ будетъ успѣшна лишь тогда, когда они—какъ и слѣлалъ Краусъ,—отойдутъ отъ обычныхъ теперь суммарныхъ пріемовъ и станутъ подробнѣе и точнѣе изслѣдовать различныя стороны изучаемаго явленія;—несомнѣнно, что и въ свойствахъ почвеннаго субстрата, и въ природѣ самихъ растеній можно будетъ отмѣтить рядъ индивидуальных и специфическихъ отклоненій, о которыхъ нельзя было даже и подозрѣвать по прежнимъ работамъ.

Наряду съ солончаковыми, известковыми и песчаными почвами слѣдуетъ упомянуть и о почвахъ береговыхъ, гумусныхъ, характерныхъ опять таки спеціальными растительными сообществами. Къ этимъ почвамъ мы вернемся, впрочемъ, нѣсколько позже (глава XVIII).

<sup>42)</sup> Engler, 1879—82. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Leipzig. Schimper, 1898. Pflanzengeographie auf physiol. Grundlage. Iena. Solms, 1905, цитир. въ выносѣ 32.



Заканчивая наше знакомство съ зольными составными частями растений, скажемъ нѣсколько словъ о нашихъ культурныхъ полевыхъ и лѣсныхъ растеніяхъ; здѣсь открывается передъ нами обширная область примѣненій минеральныхъ питательныхъ веществъ, представляющая громадное практическое значеніе.

Въ природѣ, какъ уже мы и указывали выше, заселеніе почвы растительными организмами приводитъ къ обогащенію ея доступными для растений питательными матеріалами, такъ какъ растительные органы, отмирая, возвращаютъ въ землю тѣ вещества, которыя были поглощены изъ нея, но уже въ такой формѣ, которая позволяетъ другимъ растеніямъ съ легкостью использовать этотъ запасъ. Конечно, и въ природѣ не всякая частица вещества возвращается именно туда, откуда она была воспринята растеніемъ; немало листьевъ и вѣтвей окажется далеко унесенными вѣтромъ и водою, а при крупныхъ катастрофахъ далеко уносятся и цѣлыя деревья, даже цѣлые лѣса увлекаются лавинами, унося съ собою весь свой запасъ минеральныхъ составныхъ веществъ. Но такіе переносы зольныхъ запасовъ въ природѣ являются, всетаки, исключеніями; въ практикѣ же сельскаго хозяйства они уже правило. Созрѣвшія растенія собираются въ видѣ урожая и съ поля отчуждаются ихъ плоды, листья, иногда и цѣлые облиственные стебли; обычно остается на мѣстѣ лишь корневая система. При минимальномъ даже содержаніи золы въ каждомъ отдѣльномъ растеніи, при пересчетѣ на цѣлое поле мы будемъ имѣть уже весьма значительныя цифры; по Чапеку<sup>43)</sup>, напримѣръ, гектаръ (около десятины) полевыхъ культурныхъ растеній или древесныхъ насажденій поглощаетъ изъ почвы въ годъ отъ 50 до 350 килограммовъ золы:

Сосна	Колосовые злаки	Букъ	Картофель	Клеверъ.
49 кило	196 кило	210 кило	217 кило	343 кило.

Если вспомнить, что процессъ этотъ повторяется годъ за годомъ въ одномъ и томъ же масштабѣ, само собой напрашивается заключеніе, что уже вскорѣ всѣ поглощенные почвою питательныя вещества будутъ извлечены и унесены, и дальнѣйшее произростаніе растеній окажется возможнымъ лишь за счетъ процессовъ дальнѣйшаго вывѣтриванія скелетныхъ частицъ.—Процессъ этотъ идетъ далеко не быстро и наши сельскохозяйственныя культурныя растенія ни въ коемъ случаѣ не могутъ получить за его счетъ достаточнаго количества зольныхъ веществъ. Такимъ образомъ, повторная культура, какъ мы видѣли, „истощаетъ“ почву.—Однако, такая истощенная почва далеко не является еще потерянной для сельскаго хозяина; ея плодородіе можно легко возстановить или, вѣрнѣе, предотвратить ея обѣдненіе своевременнымъ примѣненіемъ различныхъ, выработанныхъ практикой и легко понятныхъ съ теоретической точки зрѣнія пріемовъ. Различныя культурныя растенія используютъ почву далеко не одинаково: одни поглощаютъ, напр., болѣе кали, другія больше

<sup>43)</sup> Czapek, 1905. Biochemie der Pflanzen. II, стр. 842. Iena.



известии и т. д.; благодаря этому, плодородіе почвы можетъ быть сохранено, прежде всего, путемъ плодосмѣна.

Во время развитія на культурномъ участкѣ растенія съ ярко выраженной потребностью въ извести, почва его путемъ постепеннаго вывѣтриванія вновь обогащается кали и на слѣдующій годъ оказывается уже вновь пригодной для культуры нуждающагося въ избыткѣ этого элемента растенія. Но, такъ какъ нѣкоторые питательныя вещества, вродѣ фосфатовъ, находятся въ почвѣ всегда въ очень незначительныхъ количествахъ, а всѣми растеніями поглощаются очень жадно, понятно, что на одной плодосмѣнной системѣ нельзя построить рациональнаго хозяйства. Другой методъ состоитъ въ такъ называемой паровой или залежной системѣ; полевые участки засѣваются не каждый годъ культурными растеніями, а чередуютъ съ періодами культуръ періоды пара, когда почва остается незасѣянной и зарастаетъ сорными растеніями; при послѣдующей обработкѣ растительность эта запахивается, своимъ разложеніемъ увеличивая количество гумусовыхъ составныхъ частей почвы.—Но практически наиболѣе важной является, конечно, та хозяйственная система, которая предусматриваетъ доставленіе въ почву извнѣ питательныхъ матеріаловъ, иначе говоря непосредственное возмѣщеніе потерь, испытываемыхъ ею при культурѣ. Этотъ возвратъ носить названіе „удобренія“ почвы и вошелъ въ общее употребленіе еще задолго до того, какъ было постигнуто его значеніе и смыслъ для жизни растенія; издавна собирали пометъ домашнихъ животныхъ и вмѣстѣ съ подстилкой и различными городскими нечистотами вывозили на поля. Въ этомъ удобреніи возвращается полю, конечно, нѣкоторая часть взятыхъ съ него, вмѣстѣ съ урожаемъ, минеральныхъ веществъ. Великую заслугу Либиха составляетъ доказательство и популяризація положенія, что лишь неорганическія<sup>44)</sup> составныя части естественныхъ удобрительныхъ веществъ обуславливаютъ ихъ благопріятныя для растеній свойства; лишь благодаря этому оказалось возможнымъ перейти отъ „естественныхъ“ къ „искусственнымъ“, минеральнымъ удобрениямъ. Въ современномъ рациональномъ хозяйствѣ искусственныя удобрения играютъ основную, руководящую роль. Задачи удобрения сводятся, въ концѣ концовъ, къ тому, чтобы внести въ почву, помимо азота, о которомъ будемъ говорить ниже, еще кали, фосфорную кислоту и известъ. Послѣдней въ природѣ такой избытокъ, что сельско-хозяйственная практика едва-ли можетъ опасаться въ ней недостатка; не то съ кали и фосфорной кислотой. Ихъ приходится доставать уже изъ специальныхъ мѣстоахожденій, чтобы переносить на наши поля; такъ, кали доставляется въ избыткѣ изъ залежей карналлита, каинита и сильвинита; изъ числа этихъ минераловъ каинитъ ( $KCl MgSO^4 3H^2O$ ), содержащій, помимо калия еще и необхо-

<sup>44)</sup> На стр. 153 было указано, между прочимъ, на косвенное значеніе органическаго вещества въ питаніи растеній. Впрочемъ, и неорганическія вещества, напр. известъ, могутъ играть роль такого-же косвеннаго удобрения, вызывающаго усиленное развитіе и дѣятельность почвенныхъ бактерій. В. Г. О. П. 1912. Centr. Bakt. II, 34.



димый для растений Mg в видѣ сѣрноокислой соли, является особенно пригоднымъ для цѣлей удобрения. Въ качествѣ отличнаго источника фосфорной кислоты примѣняется теперь такъ называемый томасовъ шлакъ, заводскій отбросъ, получаемый при обработкѣ фосфорсодержащихъ желѣзныхъ рудъ. Фосфорная кислота въ немъ содержится въ видѣ трети-чаго кальціеваго фосфата  $[Ca^3(PO^4)_2]$ , нерастворимаго въ водѣ; однако, такъ какъ это удобрительное средство вносится въ почву въ видѣ весьма тонко размолотой муки, растеніе оказывается способнымъ съ легкостью поглощать изъ него питательныя вещества.—Конечно, упоминая о каинитѣ и томасовомъ шлакѣ, мы далеко не исчерпали разнообразіе сельско-хозяйственныхъ удобрительныхъ средствъ; на дальнѣйшемъ разсмотрѣніи ихъ мы, однако, не будемъ останавливаться, отсылая интересующихся къ специально сельско-хозяйственной литературѣ<sup>45)</sup>.

## ГЛАВА IX.

### Процессъ ассимиляціи углерода у зеленыхъ (автотрофныхъ) растений. I.

Какъ мы видѣли только что, въ водныхъ культурахъ зеленныя растенія могутъ достигнуть чрезвычайно пышнаго развитія и во много разъ увеличить входящее въ ихъ составъ сухое вещество. (стр. 129). Главной составной частью этого сухого вещества являются, однако, не тѣ минеральныя соли, которыя были даны растенію въ питательномъ растворѣ, а новой элементъ—углеродъ; на его долю приходится примѣрно половина сухого вѣса растительнаго организма. Углеродъ входитъ, какъ необходимая составная часть, во всѣ почти соединенія, встрѣчающіяся въ растительномъ тѣлѣ, и то громадное разнообразіе, которое при-суще органическимъ веществамъ растительнаго и животнаго происхожденія, стоитъ въ непосредственной связи съ ярко выраженной способностью этого элемента входить въ безконечно разнообразныя сочетанія съ другими простыми тѣлами.—Нѣсколько удивительнымъ можетъ, поэтому, показаться то обстоятельство, что въ составѣ искусственныхъ питательныхъ растворовъ нѣтъ соединеній углерода, да и весь вопросъ объ его доставленіи растенію проходитъ полнымъ молчаніемъ.

Источники углерода, если охватить весь растительный міръ въ его цѣломъ, будутъ уже далеко не такъ однообразны для различныхъ физиологическихъ типовъ, какъ это было для минеральныхъ питательныхъ веществъ; одни изъ нихъ способны утилизировать неорганическіе источники углерода (углекислоту), другіе же всю свою потребность въ этомъ строительномъ матеріалѣ могутъ пополнить лишь за счетъ сложныхъ органическихъ веществъ. Первый типъ растений всѣ необходимыя имъ питательныя вещества заимствуетъ

<sup>45)</sup> Напр. Ad. Mayer. 1901. Agrikulturchemie 3 Aufl. Heidelberg.



непосредственно изъ минеральныхъ соединеній не живой природы и въ питаніи своемъ, поэтому, совершенно независимъ отъ какихъ либо иныхъ организмовъ; поэтому они и получили названіе автотрофныхъ.

Всѣ остальные организмы — гетеротрофы — въ своемъ питаніи находятся въ полной зависимости отъ первыхъ и безъ нихъ не могли бы существовать. Ясно, какая громадная роль въ экономіи природы выпадаетъ на долю автотрофныхъ растений. Съ нихъ мы и начнемъ наше знакомство. — Задачей нашей будетъ установить не только, въ какомъ видѣ и какими растительными органами воспринимается извнѣ углеродъ, но и въ какія соединенія переходитъ онъ въ тѣлѣ растенія. Процессъ превращенія питательнаго вещества въ органическую составную часть растений носитъ названіе ассимиляціи этого вещества, а получающіеся при этомъ продукты называются ассимилятами. Изучая минеральное питаніе растений мы не говорили объ ассимиляціи минеральныхъ составныхъ частей отчасти потому, что въ этой области еще сравнительно много неяснаго, отчасти же предполагая вернуться къ этому вопросу нѣсколько ниже (глава XI).

У растений, выращиваемыхъ въ водныхъ культурахъ, не бываетъ въ распоряженіи какихъ либо органическихъ соединеній углерода, такъ какъ въ воздухѣ ихъ нѣтъ, или настолько мало, что они не могли бы играть сколько нибудь существенной роли, а питательный растворъ, въ которомъ развиваются корни, состоитъ изъ однихъ минеральныхъ солей. И если оказывается, что кукуруза, гречиха, и много другихъ зеленыхъ растений развиваются въ водныхъ культурахъ во всякомъ случаѣ также хорошо, какъ и на обыкновенной почвѣ, то уже это одно указываетъ, что находящіяся въ каждой естественной почвѣ органическія вещества или не воспринимаются вовсе растеніемъ, или, во всякомъ случаѣ, не безусловно для него необходимы. Исключая, такимъ образомъ, рядъ возможныхъ источниковъ углерода, мы естественно должны придти къ единственному выводу, что источникомъ этимъ для зеленыхъ растений можетъ быть только углекислота воздуха. Ее всегда можно открыть, хотя и въ сравнительно небольшихъ количествахъ, въ атмосферномъ воздухѣ и точно также оказывается она растворенной и во всѣхъ естественныхъ водахъ. Всегда присутствуетъ углекислота и въ водѣ питательнаго раствора, если только противъ этого не было принято какихъ либо специальныхъ мѣръ; въ почвахъ углекислоты, обыкновенно, особенно много. Такимъ образомъ, нельзя сказать а priori, какъ воспринимаетъ высшее растеніе углекислоту: при помощи ли листьевъ изъ атмосферы или корнями, вмѣстѣ съ почвеннымъ растворомъ. Вопросъ этотъ можетъ быть рѣшенъ исключительно опытнымъ путемъ; оказалось, что сухопутныя растенія, не получая углекислоты изъ атмосферы, совершенно останавливаются въ своемъ развитіи, иначе говоря, что той углекислоты, которая можетъ быть воспринята корнями, далеко не достаточно въ ихъ обиходѣ. Съ другой стороны не трудно показать, что водныя растенія, живущія погруженными подъ поверхностью водо-



емовъ, весь свой углеродъ получаютъ изъ растворенной въ водѣ углекислоты, воспринимаемой ими всей ихъ поверхностью.

Важнѣйшими стадіями въ ассимиляціи углерода автотрофными растениями являются слѣдующія: углекислота разлагается въ хлоропластахъ живыхъ клѣтокъ подъ дѣйствіемъ солнечнаго луча; углеродъ ея идетъ на образованіе съ водою такъ называемыхъ углеводовъ; кислородъ же разложенной углекислоты становится свободнымъ и выдѣляется изъ растений въ атмосферу.

Чтобы сдѣлать вполне очевидными эти чрезвычайно важныя въ физиологіи растений положенія, мы послѣдовательно изучимъ: 1) процессъ разложенія углекислоты; 2) роль въ этомъ процессѣ хлорофилла; 3) участіе въ немъ солнечнаго луча, и 4) получающіеся при этомъ ассимилаты.

Разложеніе углекислоты проще всего можетъ быть доказано появленіемъ кислорода. Основанный на этомъ методъ, одинаково пригодный и для цѣлей демонстраціи на лекціи, и для лабораторной опытной практики зиждется на особенностяхъ строенія и біологіи водныхъ растений. Если отрѣзанный побѣгъ водяной чумы (*Elodea canadensis*) или подводный листъ рдеста (*Potamogeton*) привязать къ стеклянной палочкѣ и подвергнуть ихъ подъ водою освѣщенію солнечными лучами или дѣйствію искусственнаго свѣта, изъ мѣста срѣза вскорѣ начинаютъ выходить маленькіе пузырьки газа, правильной чередой подымающіеся на поверхность. Происхожденіе этого тока газа объясняется крайне просто. Если наше растение передъ опытомъ находилось нѣкоторое время въ темнотѣ, въ его чрезвычайно сильно развитыхъ межклетникахъ должно было накопиться, наряду съ кислородомъ и азотомъ, и нѣкоторое количество углекислоты. Образующійся при разложеніи ея кислородъ будетъ занимать, какъ требуютъ того общеизвѣстныя свойства газовъ, тотъ же объемъ, какъ и исчезнувшая углекислота; иначе говоря, въ межклетникахъ не будетъ нарушено равновѣсія и газъ, слѣдовательно, не долженъ будетъ выходить изъ срѣза. Не то будетъ, если на мѣсто исчезнувшей углекислоты станутъ извнѣ поступать, путемъ диффузіи (смотри стр. 190), новыя количества углекислоты, вызывая этимъ уже повышенное въ межклетникахъ растенія давленіе. Создающійся переви́съ давленія остается въ значительныхъ предѣлахъ постояннымъ, пока извнѣ въ растеніе не перестаетъ поступать углекислота, а внутри его органовъ продолжается процессъ ея разложенія.

Если устроить приспособленіе для улавливанія газа, выходящаго сразу изъ нѣсколькихъ ассимилирующихъ на свѣту вѣтвей водяного растенія, наприимѣръ, если расположить надъ ними наполненную водою пробирку (B на рис. 23), нетрудно познакомиться и ближе со свойствами выдѣленнаго и собраннаго въ пробиркѣ газа. Вспыхиваніе въ немъ тлѣющей лучинки покажетъ намъ, что въ газѣ этомъ много кислорода; точный газовый анализъ, дѣйствительно, открываетъ въ этомъ газѣ сравнительно высокое содержаніе кислорода; никогда, однако, вы-



дѣляющіеся пузырьки не представляютъ собой совершенно чистаго кислорода, такъ какъ къ нему всегда примѣшанъ, въ большей или меньшей степени, азотъ.—Да иначе и не можетъ быть (сравни стр. 190), такъ какъ внутри межкѣтничковъ растенія все время диффундируетъ изъ окружающей жидкости азотъ, да и каждый отдѣльный пузырекъ газа, проходя черезъ слой воды, а затѣмъ и вся накопляющаяся понемногу масса газа обогащается азотомъ путемъ диффузіи. Можно было бы, конечно, поставить опытъ и въ такія рамки, чтобы получать въ выдѣляющемся газѣ безусловно чистый кислородъ; для этого необходимо удалить изъ воды весь растворенный въ ней азотъ и, доставляя необходимую для процесса углекислоту, устранять возможность доступа новыхъ количествъ азота. Постановка опыта въ его основномъ, приведенномъ вначалѣ, видѣ можетъ вызвать рядъ многоразличныхъ возраженій: такъ, напримѣръ, токъ пузырьковъ могъ бы быть поставленъ въ зависимость, во всякомъ случаѣ, вначалѣ опыта, отъ расширенія наполняющаго межкѣтнички воздуха подъ вліяніемъ нагреванія; токъ этотъ могъ бы затѣмъ продолжаться путемъ термодиффузіи. Но непосредственное доказательство того, что выдѣленіе газа безусловно зависитъ отъ присутствія въ водѣ углекислоты лишаетъ силы всѣ эти возраженія.

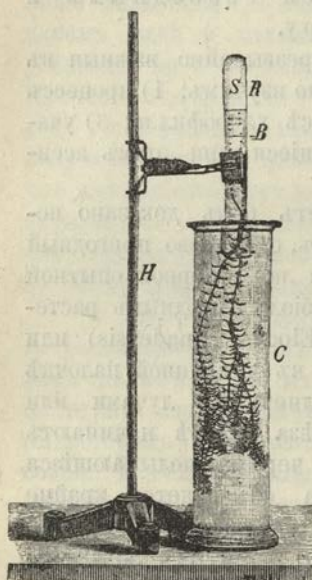


Рис. 23. Выдѣленіе пузырьковъ газа изъ освѣщенныхъ частей воднаго растенія. По Ноллю. С—наполненный водою цилиндръ съ водою чумою (*Elodea*). В—пузырьки газа. R—пробирка. S—выдѣлившійся газъ.

Достаточно прибавить небольшое количество извести  $[Ca (HO)_2]$ , къ водѣ, т. е. химически связать растворенную въ ней углекислоту <sup>1)</sup>, или же употребить для опыта свѣже-прокипяченную воду, чтобы прервать выдѣленіе на свѣту пузырьковъ, нисколько не вредя, при этомъ, самому растенію.

Описанный методъ можетъ играть роль не только качественного, но и количественнаго: считая число пузырьковъ, выдѣляемыхъ какимъ либо объектомъ въ единицу времени, мы получаемъ и указаніе на энергію процесса. Конечно, нельзя сравнивать другъ съ другомъ различные объекты, такъ какъ энергично ассимилирующій побѣгъ можетъ выдѣлять сравнительно немного крупныхъ пузырьковъ, а другой, слаборазлагающій  $CO_2$  — наоборотъ, много мелкихъ. Размѣры пузырьковъ зависятъ, главнымъ образомъ, отъ поверхности сѣза растенія и могутъ колебаться даже и для одного и того же экземпляра.

Методъ „счета пузырьковъ“ многократно примѣнялся, благодаря своей простотѣ, и далъ цѣлый рядъ цѣнныхъ количественныхъ резуль-

<sup>1)</sup> F. Schwarz, 1881. Unters. Tübingen. 1, 97.



татовъ; но, во всякомъ случаѣ, онъ примѣнимъ исключительно для работы надъ водяными растениями. Въмѣстѣ съ тѣмъ, все основныя данныя количественнаго характера, имѣющія значеніе абсолютныхъ, а не относительныхъ величинъ, получены уже другими методами. Въ этихъ случаяхъ необходимо перейти къ такъ называемому эвдіометрическимъ опредѣленіямъ, основнымъ принципомъ которыхъ является экранирование свѣтовымъ лучамъ ассимилирующихъ органовъ растенія, главнымъ образомъ листьевъ, помѣщенныхъ въ замкнутое пространство, наполненное обогащеннымъ углекислотою воздухомъ, съ цѣлью послѣдующаго изслѣдованія измѣненій въ составѣ этой уединенной атмосферы<sup>2)</sup>. Результаты эвдіометрическихъ опытовъ показали, что объемъ газа въ теченіе ассимиляціоннаго процесса остается почти безъ измѣненія, такъ какъ на объемъ исчезающей, при разложеніи, углекислоты появляется равный ему объемъ кислорода. Такъ, на примѣръ, Боннье и Манженъ<sup>3)</sup> нашли отношеніе  $\frac{O_2}{CO_2}$  равнымъ: для плюща 1.08, для конскаго каштана и сирени 1.06. Въ сущности, выдѣляется немного больше кислорода, чѣмъ исчезаетъ углекислоты. Этотъ кислородный излишекъ у нѣкоторыхъ растеній можетъ достигать, какъ мы увидимъ ниже (глава XV), очень значительныхъ размѣровъ<sup>4)</sup>.

Такъ какъ съ ассимиляціей углекислоты непосредственно связано выдѣленіе кислорода, возможны и другіе, кромѣ двухъ указанныхъ, методы констатированія этого процесса. Въ качествѣ индикатора на кислородъ могутъ быть примѣнены разнообразныя вызываемыя имъ процессы,

<sup>2)</sup> Газовый анализъ производится нерѣдко по выработанному Бунзеномъ, чрезвычайно точному, но вмѣстѣ съ тѣмъ крайне кропотливому, методу; Боннье и Манженъ ввели въ употребленіе, взаимѣ этого классическаго метода, свой весьма удобный, особенно въ послѣдней улучшенной конструкціи, приборъ, позволяющій производить анализы газа сравнительно быстро и безъ длинныхъ и скучныхъ поправокъ и перечетовъ. Aubert, 1891. *Revue gén. de bot.* 3, 97. Объ обращеніи съ этимъ приборомъ сравни также Schmidt, 1902. *Atmung d. Blätter*. Diss. Leipzig. Небезосновательную, можетъ быть, критику точности газоваго анализа по Боннье и Манжену можно найти у Polacci, 1903. *Atti d. Istit. Bot. Pavia* 9. Другіе аппараты, предназначенныя, между прочимъ, къ экспериментированію надъ водяными растениями, предложили F. Blackmann (1911, *Proc. R. Soc. B.* 83, 374) и Кньер (Handw. d. Naturw. 7, 784).

\* Въ практикѣ русскихъ изслѣдователей издавна упрочился чрезвычайно удобный и точный методъ газоваго анализа по Дойеру (Doeye. *Ann. de Chimie et de Physique* (III) 38, 5). Измѣненія его дали начало ряду интересныхъ и удобныхъ приборовъ. См. Тимирязевъ, Объ усвоеніи свѣта растеніемъ. СПб. 1875. Половцевъ, Изслѣдованія надъ дыханіемъ растеній. 1902. Весьма удобнымъ и простымъ видоизмѣненіемъ прибора Боннье и Манжена является приборъ Баранецкаго. Практическія указанія для работы съ этимъ приборомъ, равно и съ приборомъ Половцева, измѣненнымъ Рихтеромъ, смотри въ статьѣ Палладина и Костычева въ *Anderhalden's Handbuch d. biochemischen Arbeitsmethoden* III. 479. 1910.\*

<sup>3)</sup> Vonnier et Mangin. 1886. *Annales. sc. nat. Bot.* (7) 3, 1.

<sup>4)</sup> Чрезвычайно сомнительны указанія, что при ассимиляціи углекислоты выдѣляются и другіе газы, на примѣръ, водородъ. (Polacci, 1903. *Atti d. Istit. Bot. Pavia* (2). 10).



как чисто химического, такъ и физиологическаго характера. Начнемъ съ химическихъ реакцій; такъ, напримѣръ, Бейеринкъ <sup>5)</sup> показалъ, что редуцированный и обезцвѣтившійся при этомъ индигокармиъ снова окрашивается въ синій цвѣтъ въ присутствіи ассимилирующихъ растений; Гоппе <sup>6)</sup> запаивалъ кусокъ элодеи (*Elodea*) въ стеклянную трубку со слабымъ растворомъ гнилой крови; процессы гніенія быстро удаляютъ изъ жидкости весь содержащійся въ ней кислородъ, вызывая этимъ появленіе характерныхъ оптическихъ признаковъ возстановленнаго гемоглобина; но стоитъ лишь выставить трубку на солнце, чтобы получить превращеніе гемоглобина въ оксигемоглобинъ, легко отличаемый по типичнымъ полосамъ поглощенія въ спектрѣ. Бейеринкъ <sup>7)</sup> обратилъ, далѣе, вниманіе на другія, уже „физиологическія“ реакціи; онъ смѣшивалъ съ зелеными водорослями культуру свѣтящихся бактерий и замѣчалъ свѣченіе этихъ организмовъ лишь во время ассимиляціоннаго процесса зеленыхъ клѣтокъ; извѣстно, вмѣстѣ съ тѣмъ, что при недостаткѣ кислорода свѣченіе бактерий прекращается. Нерѣдко примѣняется и другой физиологическій методъ, а именно предложенный Энгельманномъ <sup>8)</sup> такъ называемый бактеріальный методъ. Онъ основанъ на свойствахъ нѣкоторыхъ бактерий, вродѣ *Bacterium Termo*, активно передвигаться лишь въ присутствіи кислорода. Если каплю воды съ разбѣшанной въ ней чистой культурой этого организма помѣстить на предметное стекло и обвести покровное стеклышко вазелиномъ, чтобы отрѣзать доступъ атмосферному кислороду, бактерии сначала оживленно передвигаются. Мало-по-малу подвижность все болѣе и болѣе падаетъ и, когда весь свободный кислородъ будетъ использованъ ими же въ ихъ каплѣ воды, бактерии окончательно успокаиваются и останавливаются. Но если подъ покровнымъ стекломъ случайно окажутся заключенными пузырьки воздуха, они долго еще служатъ, благодаря содержащемуся въ нихъ кислороду, мѣстами привлеченія бактерий; вокругъ нихъ скопляются эти организмы и продолжаютъ въ ихъ непосредственной близости свои оживленные движенія еще и въ то время, когда въ остальной части капли наступилъ уже полный покой. Всѣ эти явленія оказываются совершенно независимыми отъ свѣта и ходъ ихъ остается совершенно однимъ и тѣмъ же, будетъ ли бактеріальный препаратъ освѣщенъ или оставленъ въ тѣни. Если подъ покровное стекло вмѣсто пузырька воздуха помѣстить одну или нѣсколько зеленыхъ клѣтокъ какой нибудь одноклѣтной водоросли, въ темнотѣ всѣ подвижныя бактерии быстро прекратятъ свои движенія; но какъ только на препаратъ упадетъ лучъ свѣта и зеленая клѣтка начнетъ выдѣлять кислородъ, спокойно до этого лежавшія вокругъ нея бактерии начинаютъ двигаться, устремляются къ

<sup>5)</sup> Beijerinck, 1890. Bot. Ztg. 48, 741.

<sup>6)</sup> Hoppe, 1879. Zeitschr. f. phys. Chemie 2, 425.

<sup>7)</sup> Beijerinck, 1901. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam. Proceedings, 1901, 45; сравни также Molisch, 1904. Bot. Ztg, 62, 1.

<sup>8)</sup> Подробное изложеніе метода см. въ Pflügers Archiv. 1894, 57, 375.



водорослямъ и скопляются вокругъ нихъ оживленно кишачей толпой (рис. 24, I, II). Если прекратить освѣщеніе, бактеріи снова разсѣиваются въ окружающемъ клѣтку полѣ зрѣнія микроскопа и мало-по-малу теряютъ подвижность, чтобы вновь приобрести способность къ передвиженію и скопиться вокругъ клѣтки при каждомъ новомъ освѣщеніи ея. Бактеріальный методъ отличается необыкновенно высокой степенью чувствительности, благодаря чему нерѣдко и находить себѣ примѣненіе; при помощи его можно констатировать ничтожнѣйшіе слѣды кислорода. Примѣненіе, въ качествѣ реактива, различныхъ другихъ бактерій, напр., спирилль, а также и разнообразныхъ организмовъ изъ другихъ классовъ живого міра, вродѣ инфузорій, флагоеллатъ, даже сперматозоидовъ морскихъ ежей, позволяетъ выбирать различныя градаціи этой чувствительности, такъ какъ одни изъ нихъ реагируютъ лишь на значительно

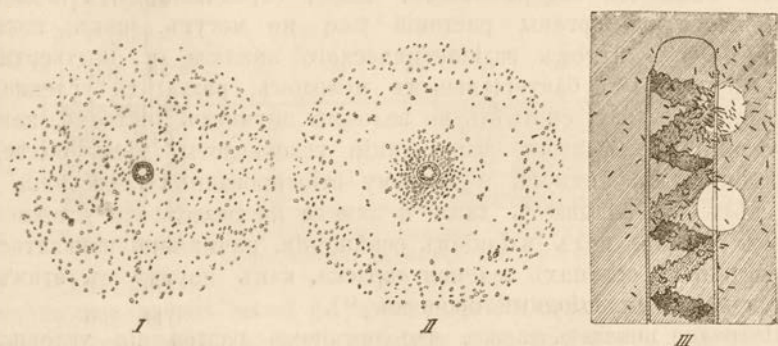


Рис. 24. I—въ центрѣ препарата шарообразная зеленая водоросль, окруженная равномерно разсѣянными въ жидкости бактеріями (въ темнотѣ). Увел. 150.—II—Тотъ же препаратъ послѣ кратковременнаго освѣщенія. III—Клѣтка спирогиры, освѣщенная двумя свѣтовыми зайчиками; скопленіе бактерій замѣчается только тамъ, гдѣ освѣщена хлорофильная лента. Увел. 250. По Энгельману. 1894.

большія количества кислорода, чѣмъ *Bacterium Termo*, другіе же являются даже еще болѣе чувствительными, чѣмъ они. Методъ этотъ, конечно, имѣетъ и свои отрицательныя стороны и долженъ быть примѣняемъ, какъ намъ придется убѣдиться ниже, всегда со строгимъ критическимъ къ нему отношеніемъ.

Мы имѣемъ, такимъ образомъ, въ своемъ распоряженіи рядъ методовъ для доказательства того, что зеленая часть растений ассимилируютъ на свѣту углекислый газъ. Фактъ этотъ является однимъ изъ наиболѣе обоснованныхъ во всей физиологии растений. Весьма не трудно показать, что способность къ ассимиляціи присуща только зеленымъ органамъ растений. Проба на ассимиляцію, продѣланная съ грибнымъ организмомъ, или съ участкомъ корневой системы высшаго растенія безъ ошибки даѣтъ отрицательные результаты; наоборотъ, тѣ органы растеній, которые по преимуществу являются носителями зеленой окраски, именно листья, уже давно отмѣчены, какъ наиболѣе дѣятельные агенты разложенія углекислоты. Нерѣдко, впрочемъ, процессъ ассимиляціи  $\text{CO}_2$



наблюдается и на окрашенных въ иные цвѣта растительныхъ органахъ; однако, точное наблюденіе показываетъ всегда, что въ такихъ ассимилирующихъ органахъ всегда содержится зеленое красящее вещество, лишь замаскированное другими пигментами. Носителями зеленой окраски въ клѣткѣ являются такъ называемые хлоропласты, особые органы клѣтки, размножающіеся исключительно путемъ дѣленія и вырабатывающіе въ своей стромѣ зеленый пигментъ въ извѣстныхъ, строго опредѣленныхъ условіяхъ. Такъ, напримѣръ, образованіе пигмента можетъ быть устранено недостаткомъ желѣза въ питательномъ растворѣ (сравни стр. 135), или же, во всякомъ случаѣ для высшихъ растений, недостаткомъ свѣта; и въ томъ, и въ другомъ случаѣ въ клѣткахъ растительнаго органа оказываются вполне сформированные хлоропласты, но совершенно безцвѣтные или желтоватые, такъ какъ образованіе зеленого пигмента оказалось задержаннымъ. Такіе, страдающіе отъ недостатка желѣза хлорозомъ органы растений уже не могутъ, какъ показалъ Пфефферъ<sup>9)</sup> путемъ эдіометрическаго анализа и подтвердилъ и Циммерманъ<sup>10)</sup> бактеріальнымъ методомъ, разлагать углекислоты; естественно, поэтому, смотрѣть на зеленый пигментъ листьевъ, какъ на существеннѣйшій факторъ ассимиляціи углекислоты, тѣмъ болѣе, что у выросшихъ въ темнотѣ и поэтому этиолированныхъ растений вначалѣ свѣтъ не вызываетъ даже и намека на разложеніе углекислоты. Но какъ только, подъ вліяніемъ освѣщенія, начинаетъ появляться въ этиолированныхъ органахъ зеленая окраска, какъ наряду съ этимъ начинается и ассимиляціонный процессъ<sup>11)</sup>.

Нетрудно показать также, что органомъ разложенія углекислоты являются именно лишь хлоропласты, а не вся содержащая ихъ клѣтка цѣликомъ. Если отбросить, напримѣръ, на окруженную двигающимися бактеріями нить водоросли спирогиры съ нечерезчуръ крутыми оборотами хлорофильной ленты два небольшихъ свѣтовыхъ зайчика такъ, чтобы одинъ изъ нихъ пришелся какъ разъ на хлоропластъ, а другой только на безцвѣтную протоплазмъ, скопленіе бактерій появится только въ одномъ первомъ случаѣ (рис. 24, III).

Мы установили, такимъ образомъ, что ассимиляціоннымъ органомъ въ клѣткѣ является исключительно хлоропластъ, и притомъ только тогда, когда онъ окрашенъ въ зеленый цвѣтъ. Спрашивается теперь, не является ли процессъ разложенія углекислоты и непосредственно связаннымъ съ этимъ зеленымъ пигментомъ, хлорофилломъ, являясь, такимъ образомъ уже независимымъ отъ плазматической основы хлоропластовъ фотохимическимъ процессомъ?

<sup>9)</sup> Pfeffer, 1881. Pflanzenphysiologie 1 Aufl. 1, 185.

<sup>10)</sup> Zimmermann, 1893. Beitr. zur Morphologie und Physiologie 1, 29.

<sup>11)</sup> Высказывались нѣсколько разъ предположенія, что и этиолированные хлоропласты способны ассимилировать углекислоту. Ошибочность этого взгляда, однако, съ несомнѣнностью показана Молишемъ (Molisch, 1906. Congrès internat. Wien. 1905. Ergebnisse, стр. 179) и въ особенности Ирвингомъ (Irving, 1910. Annals of Bot. 24, 803).



Чтобы разобраться в этомъ вопросѣ, необходимо прежде всего ближе познакомиться съ физическими свойствами и химическимъ строениемъ пигмента, носящаго названіе хлорофилла <sup>12)</sup>.

У нѣкоторыхъ растений въ безцвѣтной стромѣ хлоропластовъ удается различать окрашенныя въ зеленый цвѣтъ зернышки или капельки; при помощи различныхъ растворителей, какъ напр. спирта, эфира и т. д. можно также извлечь изъ хлоропластовъ ихъ пигментъ. Лучше всего производить экстрагированіе по слѣдующему, разработанному Вильштеттеромъ, методу: быстро высушенные и измельченные въ порошокъ листья извлекаются сначала бензоломъ для удаленія жировыхъ веществъ, воска и т. п. Оставшійся нераствореннымъ хлорофиллъ извлекается вслѣдъ за тѣмъ спиртомъ. Получаемая экстрагированіемъ растительныхъ органовъ хлорофильная вытяжка чрез-

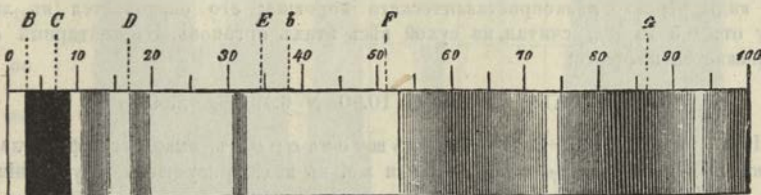


Рис. 25. Спектръ поглощенія спиртовой вытяжки зеленыхъ листьевъ (такъ называемой хлорофильной вытяжки). По Краусу.

вычайно характерна своей флуоресценціей и спектромъ поглощенія. Въ проходящемъ свѣтѣ растворъ кажется ярко зеленымъ, въ отраженномъ же—крово-краснымъ. Явленіе флуоресценціи хлорофилла наблюдается, однако, только въ растворахъ, оставаясь совершенно незамѣтнымъ на отдѣльныхъ хлоропластахъ; по Молишу <sup>13)</sup> зависитъ это отъ того, что оптическія условія свѣторазсѣянія въ клеткѣ неблагоприятны для проявленія флуоресценціи. Спектръ поглощенія хлорофильной вытяжки представленъ на рис. 25; онъ характеренъ своими семью полосами поглощенія, изъ которыхъ три находятся въ болѣе преломляемой части спектра (за фраунгоферовой линіей F), а остальные четыре—въ менѣе преломляемой.—Каждый хлоропластъ въ отдѣльности и весь зеленый листъ пѣликомъ даютъ совершенно такіе же спектры поглощенія, какъ и вытяжка изъ нихъ, съ тѣмъ только различіемъ, что полосы поглощенія оказываются сдвинутыми нѣсколько въ одну сторону, къ красному концу спектра <sup>14)</sup>.

Хлорофильная вытяжка не представляетъ собой, однако, раствора какого либо одного вещества. Уже Краусу <sup>15)</sup> удалось, взбалтывая спиртовую вытяжку зеленыхъ

<sup>12)</sup> R. Willstaetter. 1906—11. *Annalen der Chemie* 350—385. Willstaetter въ *Abderhalden's Bioch. Handlexikon*. Bd. 6. Marchlewski 1909. *Die Chemie der Chlorophylle etc.* Braunschweig. Tswett. 1907. *Bioch. Zeitschr.* 5, 6; 1912 *Revue gén. des sciences*.

<sup>13)</sup> Molisch, 1906, цитир. въ сноскѣ 11.

<sup>14)</sup> Сравни Iwanowski 1907. *Ber. Bot. Ges.* 25, 416.

<sup>15)</sup> Kraus, 1872. *Zur Kenntniss der Chlorophyllfarbstoffe*. Stuttgart.



листьевъ съ бензиномъ, получить раздѣленіе пигментовъ на синевато-зеленый, переходящій въ бензиновый слой и желтый, остающійся въ нижнемъ, спиртовомъ.

Этотъ послѣдній желтый пигментъ, какъ мы уже видѣли, не играетъ никакой роли въ ассимиляціонномъ процессѣ; поэтому мы и будемъ особенно кратки въ знакомствѣ съ нимъ. Въ получаемой желтой вытяжкѣ заключается опять таки не одинъ пигментъ, а сложная ихъ смѣсь; два изъ нихъ изучены лучше другихъ<sup>16)</sup>; это:

1) Каротинъ, представляющій съ химической точки зрѣнія непредѣльный углеводородъ состава  $C_{40}H_{56}$ , легко получаемый въ кристаллическомъ видѣ и несомнѣнно идентичный съ чрезвычайно распространеннымъ въ растительныхъ органахъ оранжевымъ пигментомъ (цвѣты, корень моркови и т. п.).

2) Ксантофиллъ. Пигментъ этотъ является продуктомъ окисленія каротина, своимъ составомъ отвѣчая формулѣ  $C^{40}H^{56}O^2$ . Оба эти пигменты въ оптическомъ отношеніи весьма близки, обладая въ спектрѣ поглощенія двумя полосами въ синихъ лучахъ и конечнымъ сплошнымъ поглощеніемъ.

Перешедшій въ бензинъ или петролейный эфиръ зеленый пигментъ очищается при помощи метилового спирта и выпадаетъ при удаленіи послѣднихъ слѣдовъ его въ видѣ чернаго мелкокристаллическаго порошка; его оказывается въ листьяхъ по вѣсу отъ 0.5 до 1%, считая на сухой вѣсъ этихъ органовъ. Элементарный составъ его выражается цифрами:

C 72.13 H 7.79 O 10.90 N 6.19 Mg 2.89.

Нѣтъ ни Fe, ни P. Отсюда Вильштеттеромъ выводится формула, выражающая его составъ:  $C_{33}H_{72}O_6N_4Mg$ , или же, въ видѣ, рисуящемъ внутреннія структурныя соотношенія:

$[C_{33}H_{59}N_4Mg](CO_2CH_3)(CO_2H)(CO_2C_{20}H_{39})$ .

Формула эта говоритъ, что хлорофиллъ является эфиромъ трикарбоновой кислоты, состоящей изъ хромогеннаго ядра  $C_{33}H_{59}N_4Mg$ , такъ называемаго фитохромина и трехъ карбоксилловъ. Первый изъ нихъ оказывается въ хлорофиллѣ связанымъ съ метиловымъ спиртомъ, второй остается свободнымъ, а третій сочетанъ съ высшимъ непредѣльнымъ спиртомъ  $C_{20}H_{39}OH$ . Этотъ послѣдній получилъ названіе фитолла и составляетъ по вѣсу  $\frac{2}{3}$  часть хлорофилла.

Если экстрагировать растительныхъ органовъ спиртомъ ведется недостаточно быстро, наступаетъ частичное омыливаніе сложнаго эфира, представляемаго хлорофилломъ; при этомъ процессѣ, идущемъ подъ воздѣйствіемъ особаго энзима (хлорофиллазы), отщепляется фитолъ и на его мѣсто становится этиловый спиртъ; получающееся, такимъ образомъ, новое соединеніе (этилхлорофиллидъ по Вильштеттеру) легко выпадаетъ въ прекрасныхъ кристаллахъ. Кристаллы эти были получены еще раньше Монтеверде, считавшимъ ихъ за настоящій хлорофиллъ; впрочемъ, и самъ Вильштеттеръ вначалѣ впасть въ ту же самую ошибку; въ неразложенномъ же пигментѣ этого кристаллическаго хлорофилла нѣтъ вовсе, какъ уже давно утверждалъ Цвѣтъ. Совершенно точно также можно получить и метилхлорофиллидъ, а самъ естественный зеленый пигментъ, по аналогіи, долженъ быть названъ фитилхлорофиллидомъ.

Но и этотъ, выдѣленный Вильштеттеромъ, хлорофиллъ еще не является химически чистымъ веществомъ; онъ состоитъ, какъ недавно доказалъ Вильштеттеръ, подтверждая этимъ старинныя данныя Сорби, Цвѣта и др., изъ двухъ близко родственныхъ другъ другу веществъ, различающихся лишь на одинъ атомъ кислорода въ составѣ фитохроминной группы. Иначе говоря, мы имѣемъ здѣсь дѣло съ различными ступенями окисленія одного и того же вещества. Соотношенія эти выступаютъ особенно ярко, когда фитольная группа оказывается замѣщенной группой мети-

<sup>16)</sup> Willstätter. Annalen d. Chemie. 355, 1.







Эти тѣла отличаются другъ отъ друга своей окраской. Хлорофиллъ а—синева-зеленаго цвѣта и въ спектрѣ поглощенія имѣетъ 8 абсорбціонныхъ полосъ (рис. 25 а 1); хлорофиллъ в, болѣе желтовато-зеленаго оттѣнка, несетъ въ спектрѣ уже 10 полосъ поглощенія (рис. 25 а, 2).

При воздѣйствіи на оба этихъ пигмента кислотъ и щелочей получаютъ чрезвычайно характерные продукты распада.

Подъ дѣйствіемъ кислотъ надѣло отщепляется изъ частицы хлорофилла магній и получающійся продуктъ принимаетъ бурый оттѣнокъ; это—смѣсь эфировъ, называвшаяся прежде хлорофилланомъ, а теперь получившая названіе феофитина; при прибавленіи солей мѣди или желѣза феофитинъ окрашивается въ интенсивно зеленый цвѣтъ. При помощи щелочей феофитинъ разлагается сначала на фитолъ и фитохроминное ядро (уже лишенное магнія), дающее рядъ хорошо кристаллизующихся кислотъ, изъ которыхъ наиболѣе важнымъ являются фитохлоринъ  $C_{34}H_{34}O_5N_4$  (зеленаго цвѣта въ растворѣ), получаемый изъ хлорофилла а, и фитородинъ  $C_{34}H_{34}O_7N_4$ , (краснаго цвѣта),—изъ хлорофилла в. Оба эти вещества отличаются въ своемъ составѣ такъ же, какъ каротинъ и ксантофиллъ.

При обработкѣ хлорофилла щелочами получаютъ солеобразныя соединенія, удерживающія магній въ прежней комплексной связи.—Прежде всего получаютъ трехъ-основные хлорофиллины, представляющіе собой смѣсь продуктовъ распада обоихъ хлорофилловъ. Изъ числа образующихся затѣмъ соединеній изученъ лишь рядъ хлорофилла а, а именно:

1. Дикарбоновыя кислоты, состава  $(Mg N_4 C_{81} H_{32}) (COOH)_2$ :

Глаукофиллинъ  
Родофиллинъ

2. Монокарбоновыя кислоты, состава  $(Mg N_4 C_{31} H_{33}) (COOH)$ :

Пиррофиллинъ  
Филлофиллинъ

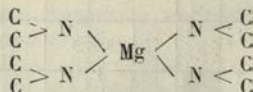
Изъ нихъ, путемъ отщепленія магнія, получаютъ:

Глаукопорфиринъ }  
Родопорфиринъ } состава  $(C_{31} H_{34} N_4) (COOH)_2$

и

Пирропорфиринъ }  
Филлопорфиринъ } состава  $(C_{31} H_{35} N_4) (COOH)$

Связь, въ которой находится магній въ частицѣ хлорофилла, выражается формулой:



Совершенно также и въ красящемъ веществѣ крови въ комплексной связи находится атомъ желѣза, соединенный съ 4 азотами. Чрезвычайно характерно, поэтому, что цѣлый рядъ продуктовъ распада гемоглобина представляетъ необыкновенное сходство съ производными хлорофилла, какъ напримѣръ, геминъ съ родофиллиномъ, гематопорфиринъ съ филлопорфириномъ. Гематопорфиринъ представляетъ собой діокси—филлопорфиринъ и характеренъ спектромъ поглощенія, весьма близкимъ къ спектру филлопорфирина (рис. 26).

Мы не станемъ здѣсь останавливаться на пигментахъ, окрашенныхъ въ иные, кромѣ зеленаго, цвѣта хромофоровъ красныхъ, бурныхъ и синезеленыхъ водорослей; отмѣтимъ лишь, что и эти растенія заключаютъ въ клѣткахъ своихъ хлорофиллъ, не идентичный, однако, съ хлорофилломъ высшихъ (въ составъ его входитъ лишь хлорофиллы а и



с, а хлорофилла в нѣтъ вовсе), а наряду съ ними и другіе пигменты—растворимые въ водѣ протеиды (фикоціанъ и фикоэритринъ) <sup>17)</sup>.

Вернемся теперь, составивъ себѣ представленіе о химизмѣ и физическихъ свойствахъ хлорофилла, къ вопросу объ участіи его въ процессѣ ассимиляціи; зависитъ ли этотъ процессъ цѣликомъ и единственно отъ присутствія пигмента, или же для осуществленія его необходима и вся сложная организація клѣтки съ ея живой протоплазмой и живыми хлоропластами. Нерѣдко высказывались предположенія, что хлорофиллъ и въ растворенномъ состояніи, внѣ какой либо живой клѣтки, оказывается способнымъ разлагать углекислоту, выдѣляя изъ нея кислородъ. Однако Кн и <sup>18)</sup> вполне отчетливо показали, что это не такъ; изслѣдуя при помощи бактериальнаго метода окрашенныя хлорофилломъ капельки масла, онъ не могъ замѣтить ни малѣйшихъ слѣдовъ выдѣленія кислорода. Чапекъ <sup>19)</sup> пошелъ еще дальше: ему удалось включить въ безцвѣтную живую протоплазму содержація хлорофиллъ масляныя капельки,

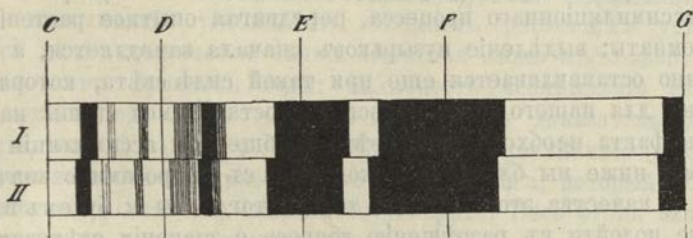


Рис. 26. Спектры поглощенія: I—филлопорфиринъ (въ эфирѣ), II—гематопорфиринъ (въ эфирѣ). По Мархлевскому въ «Roscoe-Schorlemmers Ausf. Lehrb der Chemie» 8 Bd. 1901.

но и здѣсь, въ такихъ искусственно снабженныхъ зеленымъ пигментомъ клѣткахъ не наблюдалось и слѣда выдѣленія кислорода. Такимъ образомъ, для функционированія ассимиляціоннаго аппарата одинаково необходимъ и пигментъ, и та плазматическая основа, съ которой онъ связанъ въ живой клѣткѣ, а другія части клѣточной плазмы не могутъ брать на себя функцій стромы хлоропластовъ <sup>20)</sup>.

<sup>17)</sup> Tswett, 1912. Revue gén. des sciences. Kylin. 1912. Z. phys. Chemie. 76, 396.

<sup>18)</sup> Кн у, 1897. Ver. Bot. Ges. 15, 388.

<sup>19)</sup> Чапекъ, 1902. Ver. Bot. Ges. 20, (44).

<sup>20)</sup> Сравнительно недавнія изслѣдованія, къ которымъ мы еще вернемся (глава XVI), даютъ, впрочемъ, нѣкоторое право предполагать, что „хлорофильная“ функція выполняется нѣкоторыми химическими соединеніями, не связанными непосредственно съ жизнью клѣтки. Поштки Фриделя (Friedel, 1901. Compt. rendus, 132, 1131) и Маккиати (Macchiati, 1903. Revue gén. de bot. 15, 20) изолировать эти вещества не могутъ, однако, считаются удачными (Herzog, 1902. Zeitsch. f. physiol. Chemie, 35, 439. Bernard, 1904 и 1905. Bot. Cbl. Beih. 16, 36, 19, 59. 1907. Bot. Cbl. 105, 652. Molisch, 1904. Bot. Ztg. 62. 1). Тѣмъ не менѣ Молишу (Molisch, 1904. Bot. Ztg.



Не разъ бывали отмѣчены случаи ассимиляціи отдѣльныхъ хлоропластовъ, выдѣленныхъ изъ клѣтки, между тѣмъ какъ безцвѣтная плазма сама по себѣ остается совершенно инактивной. Споръ <sup>21)</sup> о томъ, должны ли такіе сохраняющіе способность къ ассимиляціи хлоропласты быть одѣты снаружн плазматической оболочкой, или нѣтъ, не можетъ, съ нашей точки зрѣнія, представлять большого интереса, такъ какъ несомнѣнно, что сколько нибудь продолжительно останется способнымъ къ ассимиляціи лишь тотъ хлоропластъ, который находится въ связи съ плазмой, а, слѣдовательно, дѣло сводится лишь къ тому, какъ скоро прекратится его функціональная активность послѣ выдѣленія изъ живой плазмы.

Третьимъ необходимымъ компонентомъ въ процессѣ ассимиляціи является солнечный лучъ. Каждый изъ приведенныхъ выше методовъ отмѣняетъ съ полной отчетливостью, что выдѣленіе кислорода происходитъ только на свѣту и только въ непосредственно освѣщенной части растенія. Нетрудно демонстрировать на методѣ счета пузырьковъ быстрое паденіе ассимиляціоннаго процесса, передвигая опытное растеніе съ окна вглубь комнаты; выдѣленіе пузырьковъ сначала замедляется, а потомъ и совершенно останавливается еще при такой силѣ свѣта, которая вполне достаточна для нашего глаза. Здѣсь мы остановимся лишь на констатированіи факта необходимости свѣта вообще для ассимиляціи углерода растеніями; ниже мы ближе познакомимся съ вопросами о значеніи количества и качества этого агента; только тогда мы и будемъ въ состояніи ближе подойти къ разрѣшенію вопроса о значеніи свѣтового луча въ процессѣ ассимиляціи. Теперь же займемся вопросомъ о продуктахъ, получаемыхъ при разложеніи углекислоты, или такъ называемыхъ „первыхъ продуктахъ ассимиляціи“.

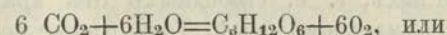
Руководящую нить въ этомъ направленіи даютъ результаты изслѣдованія газообмѣна, именно одинаковость объемовъ разлагаемой углекислоты и выдѣляющагося на ея мѣсто кислорода. Такія объемныя соотношенія отвѣчали бы, на примѣръ, разложенію углекислоты на С и O<sub>2</sub>. Весь опытный матеріалъ, однако, не допускаетъ возможности выдѣленія свободного углерода: его никогда не бываетъ въ живой клѣткѣ, да и переработать его въ дальнѣйшія органическія соединенія она бы не была въ состояніи. Во всѣхъ органическихъ тѣлахъ содержится, наряду съ углеродомъ, еще по крайней мѣрѣ водородъ, источникомъ котораго можетъ служить лишь всюду присутствующая въ растеніи вода. Но если бы предположить образованіе въ процессѣ ассимиляціи простѣйшихъ органическихъ соединеній, именно углеводородовъ, кислородъ долженъ былъ бы быть выдѣленнымъ не только изъ углекислоты, но и изъ воды, и мы

62, 1) и Бальдассерони (Baldasseroni, 1906. Bot. Cbl. 104, 199) пришлось наблюдать, методомъ свѣтящихся бактерій, ассимиляцію углерода и на хлоропластахъ мертвыхъ, высушенныхъ листьевъ; не беремъ судить, насколько безупреченъ былъ, въ данномъ случаѣ, методъ изслѣдованія.

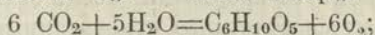
<sup>21)</sup> Сравни Кну, 1897. Ber. Bot. Ges. 15, 388; 1898. Bot. Cbl. 73, 426. Ewart, 1898. Bot. Cbl. 75, 33.



получили бы, въ концѣ концовъ, гораздо больше кислорода, чѣмъ оказывается на самомъ дѣлѣ. Кромѣ того опыты Буссенго <sup>22)</sup> показали, что углеводороды сами по себѣ не могутъ быть далѣе переработаны растительнымъ организмомъ. Наблюдаемая соотношенія между воспринятой углекислотой и выдѣленнымъ кислородомъ отлично согласуются, зато, съ образованіемъ такъ называемыхъ углеводовъ. Дѣйствительно, для чисто схематическаго изображенія образованія глюкозы или крахмала изъ углекислоты и воды вполне пригодны формулы:



углекислота вода глюкоза кислородъ



крахмаль.

Въ обоихъ случаяхъ отношеніе  $\frac{\text{O}_2}{\text{CO}_2} = 1$ , т. е. равно тому, которое обыкновенно получается и аналитическимъ путемъ. Образованіе углеводовъ при ассимиляціи углекислоты зеленымъ растеніемъ установлено, на самомъ дѣлѣ, совершенно точно. Остается лишь нѣсколько въ тѣни участіе въ этомъ процессѣ воды: наличность ассимиляціи ея основывается до сихъ поръ лишь на рядѣ косвенныхъ доказательствъ; такъ, напримѣръ, еще Соссюръ <sup>23)</sup> отмѣтилъ, что увеличеніе сухого вѣса при ассимиляціи значительно больше того прѣвѣса, который можно было бы ожидать по количеству связаннаго углерода. Весь этотъ излишекъ и падаетъ на долю ассимилируемой воды.

Среди углеводовъ, образующихся при ассимиляціи, прежде всего отмѣченъ былъ изслѣдователями крахмалъ, какъ наиболѣе легко открываемый и непосредственно связанный съ хлоропластами продуктъ. Подъ микроскопомъ удается иногда послѣ очень короткаго освѣщенія замѣтить крахмальные зернышки въ хлоропластахъ; конечно, необходимо позаботиться о томъ, чтобы они, къ началу опыта, были свободны отъ крахмала. Такого обезкрахмаливанія нетрудно достигнуть, помѣщая растенія на нѣкоторое время въ темноту, причемъ оказывается прекращеннымъ не только дальнѣйшій процессъ образованія крахмала, но мало по малу исчезаютъ, растворяясь, и находившіяся раньше зернышки его. Если, напримѣръ, обезкрахмаленный листъ, связанный еще со стеблемъ растенія, выставить съ утра на яркое солнце, можно при помощи окраски іодомъ констатировать постепенное, съ часу на часъ, увеличеніе содержанія крахмала; къ вечеру хлоропласты оказываются настолько богатыми зернами крахмала, что іодный растворъ вызываетъ появленіе густой, черной окраски. Чтобы особенно отчетливо воспроизвести такую „іодную“ пробу, необходимо горячимъ спиртомъ извлечь зеленый пигментъ, чтобы онъ своей окраской не мѣшалъ реакціи; если

<sup>22)</sup> Boussingault, 1868. *Agronomie* 4, 300 и 375.

<sup>23)</sup> G. de Saussure. 1804, *Recherches sur la végétation*. (*Ostwald's Klassiker* 15 и 16).



нужно открыть небольшія количества крахмала, удобно заставить разбухнуть его мелкія зернышки, обрабатывая ихъ хлоралгидратомъ, или кипящею водою <sup>24</sup>). На обезкрахмаленномъ листѣ можно также легко продемонстрировать, что образование крахмала совершается исключительно на свѣту и при этомъ только въ тѣхъ мѣстахъ, куда падаетъ свѣтъ.

Стоитъ лишь затѣнить часть листа кускомъ бумаги, пробкой или чѣмъ либо другимъ, чтобы получить при реакціи изображеніе этихъ мѣстъ въ видѣ свѣтлыхъ, т. е. свободныхъ отъ крахмала пятенъ на общемъ темномъ, крахмальномъ фонѣ. Точно также можно закрыть листъ непрозрачнымъ шаблономъ съ прорѣзями; послѣ освѣщенія и іодной пробы вырѣзанныя буквы окажутся отчетливо отпечатанными на листѣ (рис. 27).



Рис. 27. Опытъ съ накопленіемъ ассимиляціоннаго крахмала въ листѣ *Ariopsis pellata*. Уменьшено.

Нетрудно замѣтить, что различныя растенія въ одно и то-же время образуютъ различныя количества крахмала; нерѣдко, впрочемъ, количества отлагаемаго крахмала почти постоянны въ предѣлахъ пѣлаго семейства. Такъ, напримѣръ, у пасленовыхъ и мотыльковыхъ отлагается очень много крахмала, у маковыхъ, толстянковыхъ, бурачниковыхъ, губоцвѣтныхъ и т. д. много, а у многихъ горечавковыхъ и касатиковыхъ сравнительно лишь мало; у лука же, пролѣски (*Scilla*), ластовни (*Asclepias Cornuti*) и многихъ другихъ

лилейныхъ и амариллисовыхъ, отчасти также и орхидныхъ, крахмалу не образуется вовсе <sup>25</sup>).

Опытъ показываетъ, однако, что и у тѣхъ растеній, которыя не образуютъ крахмала, наблюдается энергичное выдѣленіе на свѣту кислоты, и что и здѣсь объемныя соотношенія его съ разлагаемой углекислотою, какъ обычно, равны 1. Отсюда можно съ большою долей вѣроятности вывести заключеніе, что у этихъ растеній продуктами ассимиляціи являются какіе то другіе углеводы. Но даже и у наиболѣе богатыхъ крахмаломъ растеній этотъ углеводъ едва ли можетъ быть признанъ за дѣйствительно первый продуктъ ассимиляціи. — Прежде всего невѣроятно само по себѣ, чтобы продуктомъ реакціи являлось непосредственно твердое кристаллическое тѣло—крахмаль, а затѣмъ, даже въ условіяхъ наиболѣе благоприятныхъ для ассимиляціи, крахмаль появляется лишь нѣкоторое время спустя начала ассимиляціоннаго процесса.

По Краусу <sup>26</sup>), напримѣръ, первые слѣды крахмала появляются въ хлоропластахъ спирогиры лишь черезъ 5 минутъ послѣ начала освѣ-

<sup>24</sup>) Упрощенную методику „іодной“ пробы предлагаетъ Негеръ (Neger, Ver. Bot. Ges. 30, 93); но примѣненіе его эфирнаго раствора іода возможно только на листьяхъ съ открытыми устьицами.

<sup>25</sup>) A. Meyer, 1885. Bot. Ztg. 43, 417.

<sup>26</sup>) Kraus, 1869. Jahrb. wiss. Bot. 12, 288.



щения, иногда же и гораздо позже; бактериальный же метод позволяет съ точностью установить, что разложение углекислоты начинается въ моментъ паденія на зеленую клѣтку свѣтоваго луча. Очевидно, что сначала образуются растворимые продукты ассимиляціи, изъ которыхъ уже затѣмъ и формируются крахмальные зерна. Мейеръ<sup>25)</sup> точными аналитическими данными подошелъ къ рѣшенію этого вопроса: онъ показалъ, что въ необразующихъ крахмала растеніяхъ во время ассимиляціи появляется много растворимыхъ углеводовъ, какъ возстановляющихъ окись мѣди, такъ и не способныхъ къ этой реакціи, а въ тѣхъ растеніяхъ, которыя накопили крахмалъ, всегда можно открыть нѣкоторое количество такихъ же самыхъ сахаровъ. Исслѣдованія Шимпера<sup>27)</sup> подтвердили эти результаты и дали ему право сдѣлать слѣдующій выводъ: различіе въ степени накопленія крахмала у различныхъ растений зависитъ не отъ специфической интенсивности ассимиляціи, а оттого, что одни изъ нихъ накопили растворимые углеводы, какъ таковыя, другія же переводятъ ихъ въ крахмалъ; потому то и приходится говорить о „крахмалѣ“—и „сахарѣ“—накопляющихъ листьяхъ (сравни стр. 183). Удалось, на примѣръ, доказать, что у многихъ обычно не содержащихъ крахмала растений появляется этотъ углеводъ, если концентрація образующагося при ассимиляціи сахара окажется достаточно высокой. Къ этому можно придти разнообразными путями: или отдѣлить ассимилирующій листъ отъ стебля, задержавъ этимъ выносъ образующихся въ немъ углеводовъ, или же повысить содержаніе углекислоты въ окружающемъ листъ воздухѣ, чтобы вызвать усиленіе ассимиляціоннаго процесса<sup>28)</sup>, или же ввести растворимые углеводы въ листъ извнѣ; такъ, на примѣръ, Шимперу<sup>27)</sup> удалось вызвать образованіе крахмала въ несодержащихъ его обыкновенно листьяхъ касатика, выдерживая ихъ на поверхности 20% раствора сахара.

Методъ этотъ былъ, впрочемъ, еще значительно ранѣе примѣненъ Бёмомъ<sup>29)</sup>, а затѣмъ и Мейеромъ, Лораномъ, Клебсомъ и Требу<sup>30)</sup>, чтобы вызывать у предварительно обезкрахмаленныхъ растений появленіе крахмала въ темнотѣ на растворахъ различныхъ сахаровъ. Очевидно, что здѣсь образованіе крахмала уже не связано непосредственно съ ассимиляціей углекислоты: появленіе зернышекъ крахмала наблюдается во всякихъ пластидахъ, обладаютъ ли онѣ хлорофилломъ, или нѣтъ, освѣщены ли, или находятся въ темнотѣ, въ зависимости лишь отъ накопленія значительныхъ количествъ растворимыхъ углеводовъ въ клѣткѣ. Несомнѣнно, вмѣстѣ съ тѣмъ, что та концентрація сахаровъ, которая приводитъ къ образованію крахмала, далеко не одинакова для различныхъ растений. Указанные авторы, а

<sup>27)</sup> Schimper, 1883. Bot. Ztg. 43, 737.

<sup>28)</sup> Godlewski, 1877. Flora, 60, 218 (у банана (Musa) и Strelitzia. Schimper, 1885, цитир. въ сноскѣ 27 (у касатика).

<sup>29)</sup> Böhm, 1883. Bot. Ztg. 41, 33.

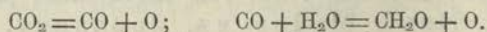
<sup>30)</sup> A. Meyer, 1886. Bot. Ztg. 44, 81. Laurent, 1887. Bull. soc. bot. Belg. 26, 243. Klebs, 1888. Unters. Tübingen 2, 489. Treboux 1909. Ber. Bot. Ges. 27, 428 и 507.



также и нѣкоторые другіе показали далѣе, что помимо декстрозы и левулозы, вызывавшихъ появленіе крахмала у многихъ растений, цѣлый рядъ другихъ органическихъ соединений приводитъ къ тому же результату; такъ, на примѣръ, дѣйствуютъ углеводы: манноза, галактоза и сахароза и даже спирты, какъ глицеринъ, маннитъ, эритритъ, адонитъ, сорбитъ (во всякомъ случаѣ для нѣкоторыхъ растений). Тотъ фактъ, что изъ глицерина у многихъ растений можетъ образоваться крахмаль, можетъ служить намъ особенно яркимъ указаніемъ, какъ осторожно нужно дѣлать изъ подобныхъ опытовъ выводы о происхожденіи въ процессѣ ассимиляціи въ качествѣ первыхъ ея продуктовъ тѣхъ веществъ, изъ которыхъ въ растеніи образуется крахмаль; какъ разъ для глицерина возможность его образованія въ процессѣ ассимиляціи является въ высшей степени маловѣроятной.

Итакъ, мы будемъ считать прочно установленнымъ, что первымъ констатируемымъ продуктомъ ассимиляціи являются растворимые углеводы <sup>31)</sup>, формируемые растеніемъ путемъ присоединенія воды къ углероду углекислоты воздуха.

Съ чисто химической точки зрѣнія положеніе это далеко не удовлетворительно. Вполнѣ справедливо указываютъ на сравнительно сложный составъ углеводовъ, въ предположеніи, что дѣйствительно первымъ продуктомъ ассимиляціоннаго процесса должно быть какое либо другое, гораздо проще построенное тѣло. Съ цѣлью намѣтить этотъ первичный ассимиляціонный продуктъ было создано немало гипотезъ, изъ числа которыхъ упомянемъ здѣсь лишь о тѣхъ, которыя сыграли важную роль въ физиологій растений, приведя къ ряду опытныхъ провѣрокъ. Исходя изъ сходства между красящимъ веществомъ крови и хлорофилломъ, Байеръ <sup>32)</sup> предположилъ, что и зеленый пигментъ листьевъ обладаетъ той же способностью связывать окись углерода, какъ и гемоглобинъ крови. Подъ вліяніемъ солнечнаго луча, думалъ онъ, двуокись углерода распадается на окись углерода и кислородъ; окись углерода затѣмъ соединяется съ водою и даетъ, при новомъ выдѣленіи пая кислорода, сложное тѣло — формальдегидъ. На языкѣ формулъ процессы эти можно выразить такъ:



Едва ли можно настаивать теперь на проведеніи полной аналогіи между хлорофилломъ и пигментомъ крови, послужившей отправнымъ пунктомъ для спекуляцій Байера. Маловѣроятно также, чтобы промежуточнымъ въ реакціи продуктомъ служила окись углерода, такъ какъ растеніе, какъ мы увидимъ еще нѣсколько ниже, не способно перерабатывать далѣе это соединеніе. Тѣмъ не менѣе и Лѣбъ <sup>33)</sup> построилъ свою гипотезу, отправляясь отъ тѣхъ же предпосылокъ. Во всякомъ случаѣ, чрезвычайно

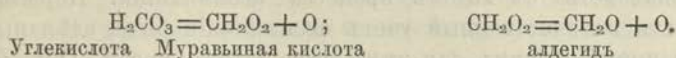
<sup>31)</sup> Появленіе у нѣкоторыхъ растений, въ качествѣ ассимилятовъ, жирнаго масла не можетъ еще считаться вполнѣ доказаннымъ. Наоборотъ, провѣрка ряда указаній на подобныя факты дала отрицательные результаты. Впрочемъ, возможность образованія, при ассимиляціи, масла не исключена для *Voucheria*, смотри *Fleissig*, 1900, *Diss. Basel*) и діатомовыхъ водорослей. На ассимилятахъ у бурыхъ и красныхъ водоросляхъ мы останавливаться не станемъ. Сравни о нихъ *Oltmanns*, 1903. *Morphologie und Biologie der Algen* II, 147.

<sup>32)</sup> *Bayer*, 1870. *Ber. Chem. Ges.* 3, 68.

<sup>33)</sup> *Loeb*, 1906. *Landw. Jahrb.* 35, 541. Согласно Крашенинникову (1909. *Rev. gén. de bot.* 21, 177) возможно, что окись углерода ассимилируется растеніемъ въ моментъ образованія (*in statu nascendi*).



интересно, съ точки зрѣнія всѣхъ этихъ гипотезъ, что подѣ влияніемъ тихаго электрическаго разряда и внѣ растенія удается осуществить образованіе формальдегида. Возможно, однако, что въ растеніи процессъ этотъ идетъ инымъ путемъ, напримеръ по схемѣ Эрленмейера, съ образованіемъ вначалѣ муравьиной кислоты:



Фентону <sup>34)</sup> удалось достигъ восстановления двуокиси кислорода до алдегида при помощи магнія; однако, возникаютъ нѣкоторыя сомнѣнія въ правильности констатированныхъ имъ присутствій алдегида въ продуктахъ реакціи.

Разъ, тѣмъ или инымъ путемъ, осуществился синтезъ формальдегида, дальнѣйшая конденсация его до сахаровъ не представляетъ, во всякомъ случаѣ, внѣ растенія, особымъ затрудненій. Подобнаго рода уплотненія были воспроизведены еще Вутлеровымъ и Лёвомъ <sup>35)</sup> съ помощью простѣйшихъ химическихъ агентовъ; приэтомъ получалась такъ называемая формоза, т. е. смѣсь сахаровъ состава  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ . Въ послѣднее время подобный же синтезъ удалось воспроизвести и инымъ путемъ <sup>36)</sup>. Однако, еще недавно приводилось много серьезныхъ возраженій противъ того, чтобы признать формальдегидъ за промежуточный продуктъ ассимиляціи и въ растеніи. Такъ, всѣ попытки безуспречно доказать присутствіе этого вещества въ растеніяхъ оказывались совершенно неудачными; правда, что нельзя и было ожидать сколько нибудь большихъ количествъ этого алдегида, такъ какъ онъ, появляясь лишь въ качествѣ промежуточнаго продукта, долженъ тотчасъ же перерабатываться въ дальнѣйшую, болѣе стойкую форму. Курціусъ и Франценъ <sup>37)</sup> восполнили этотъ пробѣлъ: переработавъ 180 килограммовъ буквыхъ листьевъ, они выдѣлили оттуда 0.155 граммовъ формальдегида.—Для физиолога, конечно, необходимо еще связать этотъ формальдегидъ съ процессомъ ассимиляціи.—Вторымъ возраженіемъ служило указаніе на ядовитость формальдегида и неспособность растенія переработать его въ дальнѣйшія соединенія. Кажется, однако, что ядовитыя свойства формальдегида были значительно переоцѣнены; въ газообразномъ видѣ вещество это почти безвредно, особенно для листовыхъ органовъ. Кроме того Вокорни <sup>38)</sup> замѣтилъ образованіе крахмала за счетъ формальдегида въ хлоропластахъ спирогиры и въ условіяхъ полной темноты, а Графе <sup>36)</sup> нашелъ у фасоли (*Phaseolus*) накопленіе въ тѣхъ же условіяхъ сахара (формальдегидъ здѣсь какъ будто бы задерживаетъ образованіе крахмала). Если, поэтому, и нельзя говорить опредѣленно о полной доказанности гипотезы Байера, не слѣдуетъ, однако, и закрывать глаза на то, что послѣдніе годы принесли съ собой много новыхъ данныхъ, говорящихъ въ ея пользу.

Разрѣшеніе вопроса о природѣ перваго продукта ассимиляціи углерода въ томъ или другомъ направленіи, въ сущности, не имѣетъ глубокаго значенія для физиологіи. Въ дальнѣйшемъ мы и ограничимся лишь тѣми ассимиляціонными продуктами, которые дѣйствительно удается открыть всюду и вездѣ, т. е. углеводами, не стремясь проникнуть дальше къ началу процесса.

<sup>34)</sup> Fenton, 1907. Bot. Cbl. 108, 11. Реф.

<sup>35)</sup> Butlerow, 1861. Compt. rendus. 53, 145. Loew, 1886. Journ. f prakt. Chemie. 33, 321; 34, 51 (сравни также Bot. Ztg. 1886, 44, 849).

<sup>36)</sup> Сравни Grafe 1911. Bioch. Zeitschr. 32, 114. Здѣсь же обзоръ различныхъ представленій о процессѣ редукціи  $\text{CO}_2$  (стр. 115). Сравни также Meldola. 1906. Trans. Chem. Soc. 89, 749. Czapek, Biochemie I, 503.

<sup>37)</sup> Curtius und Franzen. 1912. Sitz. Heidelb. Acad.. A. 7. Они указываютъ, между прочимъ, что всѣ предшествовавшие имъ исследователи пользовались для открытія формальдегида совершенно неподходящими реакціями.

<sup>38)</sup> Wokorny, 1911. Bioch. Zeitschr. 36, 84. Образованіе крахмала идетъ въ 0.001 % растворѣ формальдегида; 0.005% дѣйствуетъ еще ядовито.



Перейдемъ теперь отъ тѣхъ чисто качественныхъ данныхъ, которыя насъ интересовали до сихъ поръ, къ изслѣдованіямъ уже количественнаго характера; лишь они смогутъ намъ дать въ руки нить для дальнѣйшаго знакомства съ ходомъ процесса ассимиляціи. Первые попытки произвести количественный учетъ ассимиляціи были сдѣланы еще Саксомъ<sup>39)</sup> примѣнившимъ для этого свою іодную пробу. Онъ бралъ хорошо сформированные и вполне развитые листья растущихъ на свободѣ растений, выбирая крупнолистные виды (какъ напримѣръ, подсолнечникъ, тыкву, ревенъ), срѣзалъ у нихъ рано утромъ одну изъ половинокъ вдоль срединной жилки и вырѣзалъ изъ нея, стараясь не захватить крупныя жилки, куски точно измѣренной величины, отъ 50 до 100 квадр. сант., въ общемъ до 500 кв. сант.; затѣмъ опредѣлялся высушиваніемъ при 100° ихъ сухой вѣсъ. Вечеромъ вырѣзались такія же листовыя площади изъ той половинки листа, которая оставалась на растеніи и могла разлагать двуокись углерода, и точно также высушивались. Во всѣхъ случаяхъ наблюдалось значительное увеличеніе сухого вѣса, достигавшее, при пересчетѣ на квадратный метръ ассимилирующей площади и часть ассимиляціи, слѣдующихъ величинъ:

Подсолнечникъ 0.914 гр.; тыква 0.680 гр.; ревенъ 0.652 гр.

Цифры эти, однако, далеко не выражаютъ собой истинныхъ величинъ ассимиляціоннаго пріивѣса: извѣстно, прежде всего, что всѣ растительные органы постоянно теряютъ въ вѣсъ, разрушая въ процессѣ дыханія (глава XV) образовавшееся при ассимиляціи органическое вещество, а затѣмъ крупный недочетъ можетъ произойти вслѣдствіе утечки ассимилятовъ въ видѣ растворенныхъ углеводовъ изъ листа въ стебель (глава XIII).

Мы не можемъ здѣсь останавливаться на томъ, какъ именно удалось Саксу установить величины этихъ потерь; приведемъ лишь его окончательныя цифры, говорящія, что у подсолнечника въ часъ новообразуется на 1 квадратный метръ листовой площади 1.7—1.88 граммовъ, у тыквы 1.5 граммовъ сухого вещества. На основаніи этихъ цифръ Саксъ и дѣлаетъ расчетъ, что въ теченіе яснаго и теплаго лѣтняго дня сильное растеніе подсолнечника можетъ образовать до 36 граммовъ ассимилятовъ, тыква же до 185 граммовъ этихъ продуктовъ. — Еще недавно Мюллеръ<sup>40)</sup> повторилъ эти опредѣленія на рядѣ разнообразныхъ растений и пришелъ къ слѣдующимъ результатамъ:

На квадр. метръ и часъ синтезировано углеводовъ, въ граммахъ:

У крахмалонакопителей:	Nymphaea	Petasites	Rumex	Helianthus	Nicotiana
	2.373	2.045	2.215	1.823	1.378
У сахаронакопителей:	Tulipa	Arum	Colchicum		Allium
	1.267	1.004	/	1.217	1.193.

<sup>39)</sup> J. Sachs, 1884. Arb. Würzburg 31. Въ своемъ критическомъ изслѣдованіи Соде (Thoday, 1910. Proc. R. Soc. B. Vol. 82, 421) вполне подтвердилъ точность данныхъ Сакса.

<sup>40)</sup> Arno Müller, 1904. Jahrb. wiss. Bot. 40, 443.



Величина ассимиляции, полученная Мюллеромъ для подсолнечника, хорошо сходится съ данными Сакса. У другихъ растений ассимиляціонный процессъ шель даже еще интенсивнѣе, значительно отставая лишь у тѣхъ четырехъ растений, которыя помѣщены во второй строкѣ таблички. А всѣ они сахаронакопители (сравни стр. 179) не образующіе, въ обычныхъ условіяхъ, крахмала. Повидимому, энергія ассимиляции всегда выше въ листьяхъ, накапливающихъ крахмаль, чѣмъ въ листьяхъ растений, его не образующихъ.

Наличность различныхъ, крахмаль и сахаръ накапливающихъ растений естественно приводитъ къ необходимости прослѣдить количественнымъ порядкомъ образованіе при ассимиляции различныхъ углеводовъ, о присутствіи которыхъ мы заключали до сихъ поръ лишь на основаніи качественныхъ реакцій. До сихъ поръ мы говорили лишь о приращеніи сухого вещества или же увеличеніи количества углеводовъ. Саксъ же въ своей классической работѣ говоритъ всегда о накопленіи крахмала, такъ какъ въ его время думали, что всѣ ассимиляты безъ исключенія отлагаются въ растеніе въ видѣ крахмала. Десять лѣтъ спустя Браунъ и Моррисъ<sup>41)</sup> повторили опыты Сакса, пользуясь его „методомъ половинокъ“ и въ общемъ пришли къ тѣмъ же результатамъ, получивъ, правда, нѣсколько болѣе низкія цифры. Имъ удалось, вмѣстѣ съ тѣмъ, показать, что въ видѣ крахмала отлагается лишь часть ассимиляціоннаго привѣса; въ одномъ опытѣ, на примѣръ, на квадратный метръ листа подсолнечника прибыло въ 12 часовъ освѣщенія 8.566 граммовъ, къ которымъ необходимо прибавить 4 грамма, вынесенныхъ въ тотъ же промежутокъ изъ листа въ стебель; но и въ числѣ этихъ 8.5 граммовъ на крахмаль приходилось только 1.4 грамма, все же остальное оказалось сахаромъ. Результатъ этотъ не былъ неожиданнымъ, благодаря приведеннымъ выше указаніямъ Мейера и цѣлому ряду другихъ работъ, появившихся въ теченіе десятилѣтія; больше интереса, поэтому, представляютъ изслѣдованія этихъ авторовъ надъ природою накапливающихся при ассимиляции сахаровъ, для чего имъ послужили, главнымъ образомъ, листья капуцины (Tropaeolum). Приведемъ нѣсколько цифровыхъ результатовъ ихъ опытовъ, не останавливаясь на методѣ ихъ полученія. Въ приводимой таблицѣ цифры обозначаютъ граммы на 100 граммовъ сухого вѣса листа. (См. слѣд. страницу).

Опыты эти представляютъ высокій интересъ, такъ какъ они даютъ единственный до сихъ поръ подробный количественный учетъ ассимилятовъ; разобравшись въ ихъ результатахъ, однако, далеко не просто. Получающіеся при ассимиляции углеводы могутъ быть, прежде всего, разбиты на двѣ фізіологически отличныя группы:

1) прибывающіе въ количествѣ во время ассимиляціоннаго на свѣту процесса (I и II опыты): сахароза, мальтоза и крахмаль (ди—и полисахариды).

<sup>41)</sup> Brown and Morris. 1893. Journal of the chem. Soc. Transact. 63, 604.



2) прибывающіе въ темнотѣ (III и IV): глюкоза, фруктоза (моносахариды).

Результатъ этотъ на первый взглядъ можетъ казаться нѣсколько страннымъ, такъ какъ, казалось, можно было бы ждать при ассимиляціи появленія какъ разъ простѣйшихъ сахаровъ (глюкозы и фруктозы).

Нѣтъ сомнѣнія, что такъ оно и есть, но эти сахара тотчасъ же испытываютъ дальнѣйшія превращенія, не накопляясь въ сколько нибудь замѣтныхъ количествахъ. Они расходуются въ трехъ, по крайней мѣрѣ, направленіяхъ: прежде всего масса ихъ выносятся изъ листа въ стебель (сравни Ie съ Ib), затѣмъ они потребляются на процессъ дыханія и, наконецъ, на ихъ счетъ формируется саха-

	I.			II.		III.		IV.	
	a	b	c	a	b	a	b	a	b
Крахмала . . . . .	1.23	3.91	4.5	3.24	4.22	3.69	2.98	5.43	0.91
Сахарозы . . . . .	4.65	8.85	3.86	4.94	8.02	9.98	3.49	7.33	3.35
Глюкозы . . . . .	0.97	1.20	0.00	0.81	0.00	0.00	0.58	0.00	1.34
Фруктозы . . . . .	2.99	6.44	0.39	4.78	1.57	1.41	3.46	2.11	3.76
Мальтозы . . . . .	1.18	0.69	5.33	1.21	3.62	2.25	1.86	2.71	1.28
Всего сахаровъ . . . . .	9.79	17.18	9.58	11.74	13.21	13.64	9.39	12.15	9.73

Опытъ I. а) Листья сняты въ 5 часовъ утра и тотчасъ же анализированы.

б) Листья срѣзаны въ 5 часовъ утра и анализированы послѣ 12 часового ассимилированія.

с) Листья оставались на растеніи и анализировались послѣ 12 часовой ассимиляціи.

Опытъ II. Листья снимались съ растенія для анализа: а) въ 9 часовъ, б) въ 4 часа дня.

Опыты III и IV. Срѣзанія съ растеній листья: а) анализировались тотчасъ же послѣ срѣзанія утромъ, б) черезъ 24 часа пребыванія въ темнотѣ.

роза и крахмалъ. Но наряду съ образованіемъ болѣе сложныхъ углеводовъ всегда идетъ и встрѣчный процессъ расщепленія ихъ вновь на гексозы, оказывающійся уже преобладающимъ въ темнотѣ (III и IV). Если глюкозу и фруктозу отнести въ группу первичныхъ продуктовъ ассимиляціи, придется сахарозу и крахмалъ считать уже за вещества запаснаго характера, мимоходомъ отлагаемыя про запасъ ассимилирующей кѣткой, такъ какъ процессъ отведенія ассимилятовъ уступаетъ въ скорости процессу ихъ накопленія на свѣту. Мы не станемъ входить въ болѣе подробное толкованіе приведенныхъ цифръ, хотя, конечно, многое въ этой таблицѣ и остается не вполне понятнымъ; несомнѣнно, что область эта далеко не исчерпана и новые изслѣдованія бросятъ свѣтъ въ ея темные уголки. Браунъ и Мор-



рисъ указываютъ и на существующую, по ихъ мнѣнію, связь между ди- и полисахаридами: крахмалъ, предполагаютъ они, образуется изъ сахарозы, а мальтоза опять таки изъ крахмала; однако съ такимъ возрѣніемъ едва ли можно согласиться, тѣмъ болѣе, что оно мало бросаетъ свѣта на рядъ непонятныхъ данныхъ опыта.

Во всякомъ случаѣ, нельзя считать доказаннымъ мнѣніе указанныхъ авторовъ, что весь ассимилированный растеніемъ углеродъ сначала оканчивается въ видѣ сахарозы; въ другихъ случаяхъ количество этого, какъ разъ, сахара оказывается значительно уменьшившимся<sup>42)</sup>. Высказывались также предположенія, что углеродъ, ассимилированный зеленымъ листомъ, тотчасъ входитъ въ сложныя соединенія съ азотомъ, и лишь благодаря позднѣйшему расщепленію этихъ соединеній и получаютъ углеводы.— Еще Мейеръ<sup>25)</sup> указывалъ на вѣроятность образованія бѣлковыхъ веществъ въ теченіе ассимиляціоннаго процесса, не приводя, впрочемъ, ближайшихъ основаній для подкрѣпленія своего взгляда. Сапожниковъ<sup>43)</sup> подробно изслѣдовалъ этотъ интересный вопросъ; онъ попробовалъ опредѣлить, какую часть всего привѣса при ассимиляціи составляютъ углеводы и нашелъ, что ихъ количество не превышаетъ въ среднемъ, для разныхъ опытовъ, 68, 87 и 64%. Онъ тотчасъ высказалъ предположеніе, что недостатка въ 32, 13 и 36% должна быть отнесена на долю бѣлковъ, что и постарался ближе обосновать въ своихъ дальнѣйшихъ работахъ (1895). Для этого онъ сравнивалъ прибыль углеводовъ и бѣлковъ въ отдѣленныхъ отъ растенія листьяхъ за время ихъ инсоляціи. Оказалось возможнымъ констатировать энергичный процессъ синтеза бѣлковыхъ веществъ, въ особенности когда листья черешками своими были погружены въ содержащій нитраты питательный растворъ; уменьшеніе интенсивности свѣта приводило также къ тому, что образованіе углеводовъ задерживалось, а прибыль бѣлковыхъ веществъ, наоборотъ, сравнительно возрастала. Однако, ни изъ этихъ, ни изъ другихъ опытовъ Сапожникова не вытекаетъ непосредственно того заключенія, которое онъ посѣпшилъ сдѣлать, именно что бѣлокъ является однимъ изъ „первыхъ продуктовъ“ ассимиляціи углерода; опыты его являются лишнимъ подтвержденіемъ взгляда, что бѣлковыя вещества синтезируются уже вторичнымъ порядкомъ за счетъ ранѣе образованныхъ углеводовъ и солей азотной кислоты.

Приведенныя выше количественныя данныя были получены путемъ предложеннаго Саксомъ метода «листовыхъ половинокъ» или же весьма близкимъ къ нему. Неизбѣжны при измѣреніи площадей листа ошибки,

<sup>42)</sup> Если вполнѣ довѣрять даннымъ Стракоса (Strakosch 1907. Sitzungsber. Wien. Acad. math.—phys. Kl. 116, 1, 835), въ листѣ сахарной свекловицы сначала является исключительно лишь глюкоза, къ которой затѣмъ присоединяется и фруктоза; сахароза же образуется изъ этихъ двухъ сахаровъ уже позднѣе, въ ткани проводящихъ пучковъ. По Руланду (Ruhand 1911. Jahrb. wiss. Bot. 50, 220), однако, данныя Стракоса далеко не точны: уже и въ паренхимѣ зеленыхъ листьевъ можно открыть много сахарозы.

<sup>43)</sup> Saposchnikow 1890, Ber. Bot. Ges. 8, 233.



конечно, могутъ быть сведены къ минимальнымъ величинамъ, но зато къ сравнительно большей неточности метода можетъ повести неодинаковая толщина симметрическихъ половинокъ листа; кромѣ того, сравненіе допустимо лишь между половинками одного и того же листа, такъ какъ примѣненіе участковъ, взятыхъ у различныхъ листьевъ, привело бы къ очень существеннымъ ошибкамъ. Не мѣшаетъ, поэтому, упомянуть здѣсь и о методѣ Крейсlera, являющемся наиболѣе точнымъ для опредѣленія прироста ассимилятовъ, такъ какъ онъ совершенно не зависитъ отъ случайныхъ анатомическихъ различій въ структурѣ листа. Крейслеръ<sup>44)</sup>, заключалъ отрѣзанныя вѣтви въ герметически замкнутые стеклянные колокола, чрезъ которые протягивался опредѣленный объемъ воздуха съ точно извѣстнымъ содержаніемъ углекислоты. Устанавливалось, затѣмъ, сколько углекислоты проходило чрезъ аппаратъ неразложеной, а также производились опредѣленія выдѣленія ея растеніемъ въ процессѣ дыханія; всѣ эти отчеты позволяли точно установить количество  $\text{CO}_2$ , поглощенной ассимилирующей вѣткой. Не трудно рассчитать количество углеводовъ, которое будетъ образовано за счетъ разложившейся  $\text{CO}_2$ ; конечно, расчетъ этотъ приведетъ къ нѣсколькимъ различающимся величинамъ, въ зависимости отъ того, будемъ ли мы считать продуктомъ ассимиляціи сахаръ или крахмалъ. Въ среднемъ на каждый граммъ образовавшагося углевода должно быть затрачено 784 куб. сант., т. е. круглымъ счетомъ, 1.5 грамма  $\text{CO}_2$ . Крейслеръ работалъ съ воздухомъ, значительно обогащеннымъ углекислотою, освѣщая свои объекты электрическимъ свѣтомъ; его результаты, поэтому, и не могутъ дать отъправныхъ точекъ для сужденія о количествѣ разлагаемой въ естественныхъ условіяхъ ассимиляціи  $\text{CO}_2$ ; мы и не будемъ на нихъ далѣе останавливаться. Джилъте и Браунъ<sup>45)</sup> примѣнили методъ Крейсlera въ нѣсколько измѣненномъ видѣ: въ ихъ опытахъ сквозь приборъ пропускался атмосферный воздухъ, содержаніе углекислоты въ которомъ было точно опредѣлено; освѣщеніе было нормальное, дневное, а въ приемники вводились листья, оставшіеся въ связи съ материнскимъ растеніемъ и поэтому гораздо вѣрнѣе сохранявшіе всю свою свѣжесть, чѣмъ отрѣзанные. Джилъте произвелъ значительное число опытовъ, какъ въ Европѣ, такъ и подъ тропиками, въ Индіи; если его результаты перечислить на квадратный метръ листовой площади и часъ инсоляціи, получатся привѣсы въ 0.4—0.8 гр. для европейскихъ условій и 0.4—1.4 гр. для тропиковъ. Такимъ образомъ, оказывается, что ассимиляція подъ тропиками лишь сравнительно очень мало превышаетъ процессъ этотъ въ климатическихъ условіяхъ Средней Европы. Интересно, что подсолнечникъ далъ и въ Европѣ, и на Явѣ одни и тѣ же среднія числа, именно 0.58 грамма. Совершенно такія же цифры даетъ и Браунъ: для подсолнечника 0.4—0.5 граммовъ, для нѣкоторыхъ другихъ расте-

<sup>44)</sup> Kreusler 1885—90. Land. Jahrb. 1885 14, 913; 1887 16, 711; 1888 17, 161; 1890 19, 649.

<sup>45)</sup> Giltay 1898 Annales Buitenzorg 15, 43. Brown 1899 British Assoc. Dover. Adress to the Chem. Section.; 1905. Proc. R. Soc. (B) 76, 29.



ній еще меньше; максимумъ ассимиляціи пришелся на гречиху (*Polygonum*), достигнувъ 0.593 граммовъ.

Исслѣдованія Джильте и Брауна привели, какъ мы видимъ, къ результатамъ, значительно отличающимся отъ данныхъ Сакса и Мюллера, полученныхъ методомъ половинокъ. По мнѣнію Соде<sup>46)</sup> различіе это зависитъ отъ условій самой постановки опытовъ: именно, подъ яркими лучами солнца въ герметически замкнутыхъ приемникахъ, заключающихъ ассимилировавшіе листья, настолько повышалась температура, что наступало страданіе ассимиляціоннаго аппарата; на умѣренномъ же свѣту, весьма вѣроятно, наступало частичное закрытіе устьичныхъ отверстій. По Соде методъ половинокъ даетъ, во всякомъ случаѣ, гораздо болѣе точные результаты, чѣмъ методъ Крейсера.

## ГЛАВА X.

### Ассимиляция углерода зеленымъ автотрофнымъ растеніемъ II.

Повторимъ вкратцѣ главныя положенія предыдущей главы: зеленныя растенія разлагаютъ содержащуюся въ воздухѣ или водѣ углекислоту, отщепляя изъ нея кислородъ и синтезируя за счетъ остающагося въ клѣткахъ углерода сложныя соединенія—углеводы. Процессъ этотъ протекаетъ только въ хлоропластахъ и только на свѣту. Въ настоящей главѣ мы познакомимся съ посредственнымъ или прямымъ воздействием различныхъ внѣшнихъ условій и агентовъ на процессъ ассимиляціи углекислоты.

Прежде всего займемся вопросомъ, какъ растеніе получаетъ необходимую ей  $\text{CO}_2$ . Въ одномъ изъ опытовъ Брауна<sup>1)</sup> квадратный листъ листовой поверхности подсолнечника разлагалъ въ часъ 440 куб. сант. углекислоты, круглымъ счетомъ поллитра; безъ сомнѣнія, при ассимиляціи въ свободной атмосферѣ количества усвоенной  $\text{CO}_2$  могутъ быть еще значительнѣе. Спрашивается, каково же содержаніе въ воздухѣ этого газа и достаточно ли оно для того, чтобы покрыть потребность растительнаго организма?

Содержаніе углекислоты въ воздухѣ послужило предметомъ многочисленныхъ и весьма точныхъ опредѣленій; оказалось, что оно колеблется въ очень узкихъ предѣлахъ, практически являясь постояннымъ, если только для изслѣдованія не брать почвеннаго воздуха или тѣхъ слоевъ атмосферы, которые непосредственно соприкасаются съ почвой. Въ новѣйшее время анализы воздуха производились Брауномъ<sup>1)</sup>, нашед-

<sup>46)</sup> Thoday 1910. Proc. R. Soc. (B). 82, 421.

<sup>1)</sup> Brown. 1905. Proc. R. Soc. (B). 76, 29.



шимъ въ Англіи на 10.000 объемныхъ единицъ воздуха въ среднемъ 2.94 части  $\text{CO}_2$ . (Минимумъ—2,43, максимумъ—3.60). Число это хорошо согласуется съ болѣе старыми данными, напр. анализами Рейзета, нашедшаго 2.9 части по 10.000 и опредѣленіями Лабораторіи Монсури (въ Парижѣ), приведшими къ цифрѣ 3.0, какъ средней изъ массы отдѣльныхъ анализовъ. Колебанія въ содержаніи  $\text{CO}_2$  въ атмосферѣ не представляютъ интереса для фізіолога, такъ какъ предѣлы ихъ настолько узки, что они не могутъ играть никакого значенія въ жизни растенія. Выше, на стр. 164, мы уже касались вопроса, необходима ли атмосферная углекислота для растеній и не могутъ ли они покрыть всю свою въ ней потребность изъ  $\text{CO}_2$  почвы? Мы дали тогда отрицательный отвѣтъ, и теперь еще разъ вернемся къ этому вопросу, чтобы познакомиться нѣсколько ближе съ опытами, давшими основаніе для такого отрицанія. Рядъ старыхъ изслѣдователей, въ особенности Унгеръ<sup>2)</sup>, старались доказать, что запаса углекислоты въ атмосферѣ недостаточно для ассимиляціоннаго процесса растеній, и что они безусловно должны утилизировать также и углекислоту почвы. Моллю<sup>3)</sup>, однако, удалось показать, что растеніе, поставленное въ условія возможности воспріятія углекислоты только при помощи корней, никогда не образуетъ крахмала въ своихъ листьяхъ и очевидно страдаетъ отъ недостатка  $\text{CO}_2$ . Фактъ этотъ станетъ вполне понятнымъ, если вспомнить, какъ великъ путь отъ корня до листа, на сколько, слѣдовательно, замедлена должна быть передача углекислоты, задерживаемой при этомъ и разлагаемой въ главной своей части уже хлорофиллоносными клѣтками коровой паренхимы стебля.

Несомнѣнно, т. о., что источникомъ углекислоты для зеленого растенія является атмосферный воздухъ; но тогда естественно рождается вопросъ, какимъ же образомъ содержаніе этого газа въ атмосферѣ остается въ почти постоянныхъ предѣлахъ, несмотря на то, что растенія постоянно обдѣляютъ его, разлагая углекислоту въ процессѣ ассимиляціи. И дѣйствительно, количества углекислоты, поглощаемыя всей вообще земной растительностью, должны быть очень и очень значительны. Приведемъ небольшой примѣрный расчетъ<sup>4)</sup>. Вполнѣ развитое растеніе подсолнечника обладаетъ, въ среднемъ, листовой поверхностью, равною 1.5 квадрат. метрамъ. Если въ основу расчета положить приведенныя выше опытыя данныя, то въ теченіе часа одно такое растеніе разложитъ 660 куб. сант. углекислоты, т. е. около 1.3 граммовъ этого газа. Если предположить, что ассимиляціонная дѣятельность листьевъ продолжается въ теченіе 10 часовъ ежедневно, то за мѣсяцъ нашимъ подсолнечникомъ окажется разложеннымъ круглымъ счетомъ 400 граммовъ углекислоты.—Представимъ себѣ, что вся суша нашей земли сплошь засажена под-

<sup>2)</sup> Unger 1855. Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Pest, Wien, Leipzig.

<sup>3)</sup> Molli. 1877. Land. Jahrb. 6, 327. Повтореніе въ болѣе широкомъ масштабѣ и полное подтвержденіе этихъ опытовъ у Zijlstra, Proefschrift Groningen 1909.

<sup>4)</sup> По Саксу (Sachs 1884. Arb. Würzburg 3, 1).



солнечниками, такъ что на каждомъ квадратномъ метрѣ находится по одному растенію, а слѣдовательно, на квадратный километръ приходится миллионъ растеній; тогда всѣ подсолнечники, распределенные на 135 миллионѣхъ квадр. километровъ земной суши разложили бы въ мѣсяць 54 билліоновъ килограммовъ  $\text{CO}_2$ ; а такъ какъ въ атмосферѣ обычно считается содержащимся 2500 билліоновъ килограммовъ углекислоты, то этого запаса и хватило бы только на 50 мѣсяцевъ. Лишь на немного дольше хватило бы атмосферной углекислоты, если бы въ основаніе нашихъ расчетовъ мы положили данныя Эбермайера <sup>5)</sup> относительно потребности лѣсной растительности въ этомъ газѣ. Во всякомъ случаѣ, всякій подобный расчетъ показываетъ, что содержащаяся въ настоящее время въ воздухѣ углекислота должна была бы быть цѣлкомъ разложена дѣятельностью растеній въ теченіе лишь нѣсколькихъ лѣтъ. А такъ какъ запасъ углекислоты въ атмосферѣ, какъ показываютъ анализы, остается постояннымъ, не обнаруживая какой либо наклонности къ уменьшенію, очевидно, что на землѣ должны идти процессы, приводящіе къ образованію углекислоты въ количествахъ, вполне покрывающихъ ея распадъ.

Скажемъ здѣсь нѣсколько словъ объ этихъ процессахъ, значеніе которыхъ для существованія на землѣ организованныхъ существъ само собою понятно. Источниковъ углекислоты немало: въ неорганической природѣ массы  $\text{CO}_2$  выдѣляются вулканами и разнообразными насыщенными ею источниками; въ природѣ органической ведемъ извѣстнымъ источникомъ углекислоты является процессъ дыханія животнаго міра. Крайне трудно произвести, хотя бы приблизительно, учетъ этимъ процессамъ; лишь о массахъ углекислоты, выдѣляемыхъ людьми <sup>6)</sup>, мы можемъ составить себѣ нѣкоторое представленіе; оказывается что все человѣчество выдѣляетъ ежедневно 1200 миллионѣхъ килограммовъ  $\text{CO}_2$ , а въ годъ, слѣдовательно, 0,438 билліоновъ, т. е. около одной 6.000-ой части всего атмосфернаго запаса. Человѣкъ обогащаетъ также углекислотой атмосферу, сжигая массы дровъ и угля; по Ноллю <sup>7)</sup>, напримѣръ, заводы Круппа одни выбрасываютъ ежедневно въ атмосферу  $2\frac{1}{2}$  миллионѣхъ килограммовъ углерода въ видѣ углекислоты. Ко всѣмъ этимъ источникамъ необходимо прибавить и дыханіе растительнаго міра. Если, такимъ образомъ, и нельзя произвести точный подсчетъ образованія и потребленія углекислоты на землѣ, то и приведенныхъ суммарныхъ данныхъ, какъ намъ кажется, достаточно, чтобы уяснить себѣ возможность осуществленія наблюдающагося въ природѣ баланса. Понятно также, что постоянныя передвиженія атмосферы быстро уравниваютъ содержаніе углекислоты въ разныхъ мѣстахъ земной поверхности, приводя ее къ общей цифрѣ 0,03%.

<sup>5)</sup> Ebermayer. 1885. Sitzungsber. München. 15, 303.

<sup>6)</sup> Pfeffer. Physiologie, 2 Aufl. 1, 279.

<sup>7)</sup> Noll, 1894 въ Учебникѣ ботаники для высшихъ Уч. Заведеній, 1 Aufl. стр. 166.



Въ водной средѣ этотъ необходимый для питанія растений элементъ распределенъ далеко не такъ равномерно. Извѣстно, что количество поглощеннаго водою газа зависитъ отъ его парціального давления и отъ температуры. Въ зависимости отъ того, откуда будетъ поступать въ водоемъ углекислота—изъ воздуха или изъ почвы, могутъ быть растворены водою весьма различныя ея количества; вліяніе температуры на растворимость углекислоты въ водѣ настолько велико, что при 0° поглощается вдвое больше, чѣмъ при 20°C. 15-ти градусная вода, стоящая на воздухѣ, содержитъ углекислоты почти столько же, сколько и въ атмосферѣ т. е. 0.03%.—Но помимо растворенной въ водѣ углекислоты водныя растения могутъ использовать также и связанную въ видѣ карбонатовъ и бикарбонатовъ. Можно было бы думать, что соли эти, проникая внутрь клѣтокъ растения, оказываются разложенными содержащимися въ нихъ кислотами. Оказывается, однако, что карбонаты одни не обуславливаютъ еще возможности ассимиляціи, и лишь изъ бикарбонатовъ растения могутъ черпать углекислоту. Въ водномъ растворѣ и карбонаты и бикарбонаты диссоціируютъ, давая іонъ состава  $\text{HCO}^3$ . Если бы этотъ іонъ могъ быть переработанъ или воспринятъ растеніемъ (о воспріятіи іоновъ смотри стр. 36, сноски 23), для ассимиляціи были бы одинаково пригодны и карбонаты и бикарбонаты; а такъ какъ этого нѣтъ, то очевидно, что бикарбонаты даютъ какія либо иные продукты распада, пригодные для разложенія растеніемъ. По всей вѣроятности, въ растворѣ бикарбонатовъ іонъ  $\text{HCO}^3$  распадается на  $\text{CO}^2$  и  $\text{HO}$ ; иначе говоря, растворъ этотъ постоянно оказывается насыщеннымъ углекислотой. Только ли этимъ объясняется благоприятное воздѣйствіе бикарбонатовъ на ассимиляцію или нѣтъ, мы здѣсь уже не станемъ разбирать<sup>8)</sup>. Конечно, и въ водной средѣ различія въ содержаніи углекислоты быстро уравниваются при помощи теченій.

Наблюденіе показываетъ, что сравнительно незначительное содержаніе углекислоты въ атмосферномъ воздухѣ вполне достаточно для энергичнаго ассимиляціоннаго процесса у растеній и для ихъ вполне успѣшнаго произрастанія. Опыты показали, однако, что вмѣстѣ съ повышеніемъ содержанія углекислоты въ воздухѣ<sup>9)</sup> повышается, обыкновенно, и количество ассимилятовъ. Выше намъ уже приходилось указывать на то, что есть растенія, образующія крахмалъ лишь въ атмосферѣ, обогащенной углекислотой; у нихъ появленіе крахмала стоитъ въ непосредственной связи съ повышеніемъ содержанія образующагося при ассимиляціи сахара. И на самомъ дѣлѣ, все новѣйшія изслѣдованія согласно показали, что повышеніе содержанія углекислоты въ воздухѣ влечетъ за собой и повышеніе ассимиляціи. Съ другой стороны, однако,

<sup>8)</sup> Сравни Angelstein 1910. Beitr. z. Biologie 10, 87. Nathansohn. 1910. Der Stoffwechsel. стр. 164. Leipzig. Kniep. 1912 Handwörterbuch d. Nat. 7, 793.

<sup>9)</sup> Godlewski 1873. Arb. Würzburg 1, 343. Kreuzler 1883. Landwirtschafts. Jahrb. 14, 913. Brown and Escombe 1902, Proc. R. Soc. 70, 397. Pantanelli 1904. Jahrb. wiss. Bot. 39, 167. Blackman and Matthaei 1905. Proc. R. Soc. (B). 76, 402. Blackman and Smith 1911. Proc. R. Soc. (B). 83, 389.



известно, что высокое содержаніе  $\text{CO}_2$  въ воздухѣ приводитъ къ закрыванію устьичныхъ отверстій<sup>10)</sup> и этимъ, конечно, вредно отзывается на ассимиляціи; при дальнѣйшемъ повышеніи содержанія этого газа мы придемъ уже къ ядовитымъ его концентраціямъ, губительно отзывающимся на всѣхъ жизненныхъ функціяхъ организма<sup>11)</sup>. Такимъ образомъ, наиболѣе благоприятной будетъ нѣкоторая средняя величина содержанія  $\text{CO}_2$  въ атмосферѣ<sup>12)</sup>. Оптимумъ этотъ не можетъ, однако, считаться чѣмъ нибудь постояннымъ, такъ какъ ассимиляціонная энергія растенія зависитъ отъ многихъ и иныхъ факторовъ, напр. отъ температуры и свѣта. Можетъ случиться, что содержаніе углекислоты въ воздухѣ, наиболѣе благоприятное для ассимиляціи при данной силѣ падающаго на растеніе свѣта, при повышеніи инсоляціи окажется уже ниже оптимальнаго и т. п.<sup>13)</sup>.

Перейдемъ теперь къ вопросу, какимъ образомъ углекислота поступаетъ изъ воздуха внутрь листа и далѣе, въ ассимилирующія клѣтки. Тутъ уже необходимо отмѣтить рѣзкое различіе между наземными и водяными растеніями. Растенія водяныя воспринимаютъ газы только изъ растворовъ ихъ въ водѣ, проникающихъ путемъ диффузіи сквозь плотно сомкнутыя эпидермальныя клѣтки внутрь организма. Проникнувъ сквозь внѣшнія стѣнки эпидермиса, газы уже легко диффундируютъ въ растворенномъ видѣ далѣе отъ клѣтки къ клѣткѣ а, вмѣстѣ съ тѣмъ, проходя чрезъ внутреннія стѣнки эпидермальныхъ клѣтокъ, проникаютъ и въ воздухоносныя вмѣстилища, столь богато развитыя, обыкновенно, у водныхъ растений; въ этихъ межклетникахъ газы передвигаются уже въ свободномъ состояніи, диффундируя по пути въ прилегающія къ воздухоноснымъ ходамъ живыя клѣтки. Процессъ диффузіи сквозь эпидермальный слой въ межклетные ходы регулируется тѣми же законностями<sup>14)</sup>, которыя установлены были Эккнеромъ для диффузіи газовъ сквозь водныя перепонки, а именно съ прямо пропорціональной растворимости ихъ и обратно пропорціональной квадрату ихъ плотности (удѣльному вѣсу) скоростью диффузіи. Иначе говоря, эта скорость для кислорода вдвое больше, чѣмъ для азота, углекислота же диффундируетъ скорѣе этого газа въ 55 разъ! Диффузионный токъ можетъ привести, въ концѣ концовъ, къ состоянію равновѣсія; тогда въ межклетникахъ составъ воздуха будетъ и по составу, и по давленію подобенъ атмосферному. Процессъ дыханія (глава XV) едва ли можетъ вызвать въ этомъ равновѣсіи

<sup>10)</sup> Darwin 1898. Phil. Transactions (B). 190, 531.

<sup>11)</sup> Lorigere 1895. Jahrb. wiss. Bot. 28, 531.

<sup>12)</sup> Въ послѣдніе годы стали совѣтовать обогащать воздухъ  $\text{CO}_2$  и для практическихъ цѣлей (въ садоводствѣ); сравни напр. Hansen 1912. Naturwissensch. Rundschau. Fischer 1912. Ber. bot. Ges. 30, 598. Непонятны результаты Brown and Escombe (1902. Proc. R. Soc. 70, 397), показывающіе, что уже небольшое противъ нормальнаго увеличеніе содержанія углекислоты въ воздухѣ неблагоприятно отзывается на растеніяхъ. Сравни Demoussy 1903. Compt. rend. Acad. Paris 136, 325.

<sup>13)</sup> Blackmann 1905. Annals bot. 19, 281. Сравни также Jost, Biol. Cbl. 26, 225.

<sup>14)</sup> Devaux 1889 Ann. sc. nat. (7) 9, 95.



какія либо существенныя измѣненія; зато разложеніе углекислоты, несомѣнно, сильно отражается на немъ. Дѣйствительно, по мѣрѣ того какъ исчезаетъ разлагаемая углекислота, извнѣ быстро притекають все новыя и новыя ея количества, между тѣмъ какъ появляющійся на мѣсто ея кислородъ можетъ лишь сравнительно медленно диффундировать наружу; благодаря этому въ межклетникахъ устанавливается повышенное давленіе, приводящее, въ концѣ концовъ, къ выдѣленію наружу пузырьковъ газа изъ случайныхъ или намѣренно сдѣланныхъ пораненій. Объ этомъ токѣ пузырьковъ намъ уже приходилось не разъ говорить, какъ объ одномъ изъ способовъ измѣренія энергіи ассимиляціоннаго процесса.

Теперь, послѣ знакомства съ основными сторонами диффузионнаго процесса, становится вполне понятнымъ, почему выходящій изъ пораненій стебля газъ не представляетъ собой чистаго кислорода, а состоитъ изъ газовой смѣси, лишь обогащенной кислородомъ по сравненію съ воздухомъ. Азотъ также диффундируетъ изъ воды въ межклетныя пространства съ тѣмъ большею скоростью, чѣмъ богаче кислородомъ становится внутренняя атмосфера, благодаря разложенію углекислоты. Если бы онъ обладалъ большею скоростью диффузии, въ выходящемъ изъ растений газѣ постоянно поддерживалось бы то же самое отношеніе между O и N, какъ и въ атмосферѣ.

Укажемъ здѣсь и на другую причину выдѣленія пузырьковъ газа изъ водяныхъ растений, такъ какъ смѣшеніе двухъ въ корнѣ различныхъ явленій можетъ привести, подчасъ, къ недоразумѣнію. Нерѣдко случается, что, при демонстраціяхъ метода счета пузырьковъ, токъ ихъ не останавливается даже и въ полной темнотѣ. Явленіе это связано съ перенасыщеніемъ газами употребляемой для опытовъ воды, или же—что приводитъ къ тому же—съ значительнымъ поднятіемъ ея температуры. Избытокъ газа, конечно, стремится выдѣлиться изъ раствора; на стѣнкахъ сосуда и на поверхности растенія появляются отдѣльные пузырьки и, на ряду съ этимъ внутрь растенія диффундируетъ значительное количество газа, вызывая повышеніе давленія и, какъ слѣдствіе этого „токъ пузырьковъ“<sup>15)</sup>. Для ассимиляціонныхъ опытовъ слѣдуетъ, поэтому, употреблять не воду, взятую прямо изъ подъ крана, а постоявшую нѣсколько времени на воздухѣ.

Уже иначе, чѣмъ у водяныхъ растений, происходитъ воспріятіе извнѣ углекислоты листомъ наземныхъ растений. Эпидермисъ здѣсь покрытъ сверху защитной пленкой, такъ называемой кутикулой, почти совершенно непроницаемой для воды; углекислота, однако, хорошо сквозь нее диффундируетъ. Напомнимъ, что газъ этотъ легко диффундируетъ и сквозь масло, не пропускающее сквозь себя воду. Однако, количества углекислоты, проходящія непосредственно черезъ кутикулу, сравнительно очень ничтожны, въ зависимости отъ того незначительнаго парціального давленія, подъ которымъ находится этотъ газъ въ атмосферѣ. Поэтому, если углекислота можетъ проникать въ листъ только сквозь кутикуляр-

<sup>15)</sup> Devaux 1889. Цит. въ сноскѣ 14. Pantanelli 1904. Цит. въ сноскѣ 9.



ную пленку, то обыкновенно и не удается замѣтить даже и слѣдовъ ассимиляціи. Если же значительно повысить содержаніе углекислоты въ воздухѣ, окружающемъ листья, то удастся, какъ показали Буссенго <sup>16)</sup> и Блэкманъ <sup>17)</sup>, констатировать образованіе крахмала даже и въ такихъ органахъ, которые могли воспринимать газы лишь непосредственно черезъ кутикулу.

Очевидно, что въ естественныхъ условіяхъ всё болѣе сложно построенные листья получаютъ необходимую имъ углекислоту инымъ путемъ, именно чрезъ щели устьичныхъ аппаратовъ. Проникнувъ внутрь межклетниковъ, углекислота уже легко распределяется путемъ осмоса по отдѣльнымъ клеткамъ листа, растворяясь вначалѣ въ водѣ, пропитывающей клеточныя стѣнки. Такимъ образомъ, возможность и интенсивность ассимиляціоннаго процесса стоитъ въ непосредственной зависимости отъ числа, распределенія на поверхности листа и степени открытости щелей устьичныхъ аппаратовъ. Это изясно показано было опытами Штала и Мейсснера <sup>18)</sup>: достаточно нанести на нижнюю поверхность листьевъ, только на ней и несущихъ устьица, слой смѣси воска съ вазелиномъ (операція, переносимая растеніемъ безъ всякаго для него вреда), чтобы воспрепятствовать появленію даже и слѣдовъ крахмала. Но достаточно теперь уже на верхней сторонѣ такого листа устроить нѣчто вродѣ искусственныхъ устьицъ при помощи уколовъ иглой или надрѣзовъ бритвой, или просто удалить на нѣкоторомъ протяженіи кутикулу или весь эпидермисъ, чтобы вызвать немедленное появленіе крахмала вблизи мѣсть, ставшихъ проходимыми для углекислоты. Вполнѣ естественно, что крахмалообразованіе въ этихъ условіяхъ ограничивается лишь небольшими участками, такъ какъ прилегающія къ разрыву эпидермиса клетки быстро используютъ нацѣло весь, сравнительно незначительный, запасъ углекислоты въ соприкасающемся съ ними объемѣ воздуха. Припомнимъ, что и въ опытахъ Молля и Цильстра <sup>19)</sup> крахмалообразованіе всего скорѣе шло лишь въ тѣхъ частяхъ листа, которые могли воспринимать углекислоту непосредственно изъ атмосферы, и что растенія совершенно не были въ состояніи использовать углекислоту, поглощенную корнями вмѣстѣ съ почвенной водой.

Межклетныя пространства, отрывающіяся наружу устьичными отверстиями, играютъ самую существенную роль въ процессѣ распределенія углекислоты между отдѣльными хлорофиллоносными клетками. Каждая изъ нихъ всегда гдѣ нибудь граничитъ съ ними и находится, такимъ образомъ, въ непосредственной связи съ внѣшней атмосферой. Передвиженіе углекислоты въ межклетникахъ совершается прежде всего, конечно,

<sup>16)</sup> Boussingault 1868. *Agronomie* 4, 300 и 375.

<sup>17)</sup> Blackman 1895. *Phil. Transactions* B. 186, 504.

<sup>18)</sup> Stahl. 1894. *Bot. Ztg.* 52, 117. Meissner 1894. *Beitr. zur Kenntniss der Assimilationstätigkeit der Blätter*. Diss. Bonn.

<sup>19)</sup> Moll. 1877. *Landw. Jahrb.* 6, 327. Zijlstra. 1909. *Kohlensäuretransport in Blättern*. Groningen.



диффузионнымъ путемъ; само собой разумѣется, что перемѣшиваніе воздуха въ межклетникахъ ускоряется измѣненіями общаго и парціального давленій<sup>20)</sup>, мѣстнымъ нагрѣваніемъ, деформациями, вызываемыми сгибаніемъ листа отъ вѣтра и т. п.

Предположимъ, что устьица на листѣ находятся въ состояніи наиболѣе широко открытомъ; если мы вспомнимъ, насколько незначительны ихъ щели, можетъ показаться невѣроятной возможность снабженія черезъ нихъ листа, несмотря на ихъ громадное число (стр. 65), атмосферной углекислотой въ такомъ масштабѣ, чтобы, какъ показываютъ опыты надъ подсолнечникомъ, могло бы образоваться на часть и квадратный метръ поверхности листа вплоть до 5 граммовъ углеводовъ.

Чрезвычайно важныя данныя въ этомъ отношеніи принесли съ собой изслѣдованія Брауна и Эскомба<sup>21)</sup>. Мы уже въ общихъ чертахъ говорили о нихъ, касаясь устьичнаго испаренія: отдача водяного пара является такимъ же процессомъ газовой диффузии сквозь устьице, только въ обратномъ углекислотѣ направленіи. Вкратцѣ изложимъ здѣсь еще разъ существенныя стороны работы этихъ двухъ англійскихъ изслѣдователей. Исходнымъ пунктомъ для нихъ послужилъ опытъ чисто физическаго характера: они изучали процессъ диффузии углекислоты сквозь узкія отверстія въ тонкой перепонкѣ, замыкавшей сосудъ съ растворомъ ѣдкаго кали на днѣ. Оказалось, что количества прошедшаго при диффузии газа зависятъ не отъ площади отверстія, а отъ линейныхъ величинъ его поперечника. Такъ, напримѣръ, если чрезъ отверстіе діаметромъ въ 4 миллиметра въ единицу времени проходитъ количество углекислоты, обозначаемое числомъ 2, то въ то же время чрезъ отверстіе діаметромъ 2 милл. пройдетъ количество  $\text{CO}_2$ , равное 1; количества прошедшей  $\text{CO}_2$  относятся, какъ 2:1, площади же отверстій, какъ 4 къ 1. Такимъ образомъ, съ уменьшеніемъ величины отверстій относительная скорость диффузии газа возрастаетъ. При суммированіи другъ съ другомъ эффектовъ диффузии, вызываемыхъ большимъ числомъ мелкихъ отверстій, разбѣянныхъ въ непроницаемой для газа перегородкѣ, возможны случаи, когда прохожденіе газа сквозь поры въ перегородкѣ идетъ съ такою же скоростью, какъ если бы этой перегородки не существовало вовсе. Браунъ указываетъ, что случай этотъ имѣетъ мѣсто тогда, когда отдѣльныя отверстія находятся другъ отъ друга на разстояніи, равномъ десятикратному ихъ поперечнику; тогда ихъ диффузионная дѣятельность идетъ совершенно независимо другъ отъ друга, не налагаясь на сосѣдей и не задерживая ихъ. Если результаты этихъ опытовъ съ физическими приборами<sup>22)</sup> приложить къ процессу проника-

<sup>20)</sup> Сравни также стр. 64.

<sup>21)</sup> Brown and Escombe, 1900. Phil. Transact. B. 193, 223; 1905. Proc. R. Soc. (B) 76, 29. Rehner, 1911. Flora, 103, 171.

<sup>22)</sup> Опыты Брауна-Эскомба были проверены и физиками-специалистами (P. Neill, 1905. Annalen der Physik (4) 18 323), не вполне, впрочемъ, подтвердившими данныя авторовъ.



ніа въ листья углекислоты, нужно прежде всего имѣть въ виду, что щели устьицъ имѣютъ видъ не круга, а эллипса. Опытъ показалъ, что такіа эллиптическія поры въ смыслѣ диффузіи равнозначущи съ круглыми, равной съ ними площади; поэтому ихъ нужно сначала пересчитать на равныя по площадямъ круговыя отверстія и принимать попереки послѣднихъ за величины, регулируюція процессъ диффузіи. Такъ, напримѣръ, Браунъ и Эскомбъ опредѣлили величину щели между замыкающими клѣтками на листѣ подсолнечника равной 0.0000908 квадр. миллиметра; это соответствуетъ кругу съ діаметромъ въ 0.0107 миллиметра. Отстояніе другъ отъ друга отдѣльныхъ устьицъ равняется приблизительно ихъ 8-кратному діаметру; иначе говоря, они нѣсколько мѣшаютъ другъ другу въ своей работѣ, но лишь очень немного. Если принять затѣмъ, что поглощеніе углекислоты клѣтками мезофилла совершается надѣло, оказывается, что соотвѣтственно числу устьицъ могло бы быть поглощено въ часъ на квадратный сантиметръ поверхности листа круглымъ счетомъ 2 куб. сант.  $\text{CO}_2$ . На самомъ же дѣлѣ листъ поглощаетъ для формированія максимальныхъ количествъ крахмала, т.-е. около 1.5 граммовъ на квадратный метръ листа, лишь около 0.12 куб. сант. углекислоты на квадр. сантиметръ, т.-е. лишь около 6% теоретически возможной величины. Расхожденіе это стоитъ въ связи<sup>23)</sup> прежде всего съ тѣмъ, что поглощеніе углекислоты происходитъ въ клѣткахъ мезофилла, т.-е. сравнительно далеко отъ самой щели устьица, а, во-вторыхъ, зависитъ, во всякомъ случаѣ въ неподвижномъ воздухѣ, и оттого, что и снаружи отъ щелей устьица упругости  $\text{CO}_2$  не тотчасъ же достигаютъ своей наивысшей для атмосферы величины; чѣмъ крупнѣе листья, чѣмъ гуще расположены они на растеніи, тѣмъ дальше отъ поверхности ихъ отступаетъ эта зона максимальнаго парціального давленія  $\text{CO}_2$ . Благодаря этому, значительно умѣряется крутизна паденія разностей давленія и диффузія оказывается замедленной. Ее можно себѣ представить происходящей уже не чрезъ отверстія въ очень тонкой перегородкѣ, а по системѣ узкихъ капиллярныхъ трубокъ.

Устьичныя щели далеко не всегда открыты надѣло; величина ихъ измѣняется, какъ мы уже видѣли въ главѣ объ испареніи, въ зависимости отъ ряда внѣшнихъ условій. Отмѣтимъ, что уменьшеніе щели гораздо менѣе сильно отзывается на поступленіи внутрь углекислоты, чѣмъ на выводѣ наружу водяного пара, такъ какъ щель устьица представляетъ, въ сущности, лишь часть того сложнаго аппарата, который регулируетъ диффузію. Отдача воды наружу можетъ уже почти прекратиться, между тѣмъ какъ процессъ поглощенія  $\text{CO}_2$  идетъ своимъ чередомъ, почти въ прежнемъ масштабѣ. Съ точки зрѣнія ассимиляціи  $\text{CO}_2$  приходится учитывать лишь крайніе случаи: или открытое, или замкнутое состояніе устьицъ. Въ широкомъ открываніи устьицъ подъ влияніемъ яркаго свѣта необходимо видѣть типичное приспособленіе, въ высшей степени важное для процесса ассимиляціи углекислоты; дѣйствительно, вмѣстѣ съ повы-

<sup>23)</sup> Renner, 1911, цитир. въ сноскѣ 21.



шеніемъ интенсивности падающаго свѣта возрастаетъ и энергія ассимиляціоннаго процесса (сравни стр. 20<sup>4</sup>), если только у ассимилирующихъ клѣтокъ имѣется въ распоряженіи достаточно углекислоты. Съ другой стороны, какъ мы уже говорили, на состояніе устьиць вліяетъ и влажность воздуха, вызывая ихъ открываніе при возрастаніи своемъ, и закрываніе—при паденіи. Такъ какъ клѣтки, замыкающія устьица, по положенію своему на органахъ растенія должны быть особенно чувствительными къ смѣнѣ влажности воздуха, замыканіе ихъ щелей наступаетъ нерѣдко еще тогда, когда на листь нельзя замѣтить даже и малѣйшихъ слѣдовъ увяданія. Замыканіе устьичной щели чрезвычайно существенно для жизни растенія, которому угрожаетъ смерть отъ высыханія; являясь, такимъ образомъ, защитнымъ противъ избыточнаго испаренія приспособленіемъ, оно, вмѣстѣ съ тѣмъ, должно крайне вредно отзываться на процессѣ ассимиляціи углекислоты. Размахъ ассимиляціи въ высокой степени зависитъ, какъ показали многіе опыты, отъ того, достаточно ли богаты водою ассимилирующіе листья; Крейсслеръ <sup>9)</sup>, напримѣръ, замѣтилъ, что энергія ассимиляціи отрѣзанныхъ вѣтвей быстро падаетъ, если ихъ подвергать сильному освѣщенію. Когда же потеря воды становится на столько большой, что листья начинаютъ увядать <sup>24)</sup>, ассимиляція останавливается совсѣмъ. Причиной этой остановки является исключительно лишь замыканіе устьиць, приводящее къ недостатку углекислоты внутри листа: у тѣхъ растеній, которыя воспринимаютъ углекислый газъ путемъ диффузіи чрезъ клѣточные оболочки (мхи и лишай), потеря воды не отзывается такъ сильно на ассимиляціи, какъ у настоящихъ листовыхъ органовъ <sup>25)</sup>. У водорослей ассимиляція можетъ продолжаться вплоть до начала плазмолиза и даже позже <sup>26)</sup>. Последнее наблюденіе, однако, не нужно черезчуръ обобщать; обычно паденіе тургорнаго давления отзывается на ассимиляціи, еще задолго до первыхъ признаковъ плазмолиза значительно понижая ее <sup>27)</sup>. Кромѣ свѣта и влажности воздуха на дѣятельности устьиць отзываются и многіе другіе факторы. Укажемъ, напримѣръ, что по Дарвину <sup>10)</sup> сама углекислота можетъ вызывать замыканіе устьиць; къ сожалѣнію, авторъ не указываетъ соотвѣтственныхъ концентрацій этого газа.

Такимъ образомъ, растеніе въ устьичномъ аппаратѣ располагаетъ приспособленіемъ, въ высшей степени важнымъ для процесса ассимиляціи и зависящимъ въ своемъ функціонированіи отъ цѣлаго ряда внѣшнихъ агентовъ. Необходимо прибавить къ этому, что въ зависимости отъ внѣшняго міра стоитъ и само развитіе устьиць. Въ темнотѣ, напримѣръ, устьица остаются почти совершенно недоразвитыми; можно, пожалуй, отчасти провести параллель съ хлорофилломъ, въ возникновеніи своемъ и своихъ функціяхъ также находящимся въ тѣсной зависимости отъ внѣшнихъ условий. Какъ извѣстно, хлорофиллъ въ темнотѣ образуется лишь у водорослей <sup>28)</sup> и проростковъ

<sup>24)</sup> Nagamatz, 1887. Arb. Würzburg 3, 389.

<sup>25)</sup> Bastit, 1891. Rev. gén. de Bot. 3, 522. Jumelle, 1892. Rev. gén. de Bot. 4, 166.

<sup>26)</sup> Klebs, 1888. Untersuch. Tübingen 2, 489.

<sup>27)</sup> Pantanelli, 1904. Jahrb. wiss. Bot. 39, 167. Trébooux, 1903. Flora 92, 49.



хвойныхъ <sup>29)</sup>, у всѣхъ же остальныхъ высшихъ растений въ темнотѣ накапливаются лишь безцвѣтные предшественники хлорофилла (лейкофилль), переходящіе подъ вліяніемъ освѣщенія въ хлорофилль даже и въ мертвыхъ растительныхъ органахъ <sup>30)</sup>. Присутствующій въ листьяхъ хлорофилль въ темнотѣ также подпадаетъ то медленному, то сравнительно быстрому процессу распаденія, завися, такимъ образомъ, и происхожденіемъ своимъ и продолжительностью существованія отъ свѣта. Достаточно, впрочемъ, уже короткаго освѣщенія слабымъ источникомъ свѣта, чтобы вызвать позеленіе хлоропластовъ у органовъ, помѣщенныхъ потомъ снова въ полную темноту; зеленіе это вызывается, повидимому, не специальными какими либо лучами, а всей вообще видимой частью спектра, хотя и съ различной для лучей разной длины волны скоростью <sup>31)</sup>. Для образованія хлорофилла необходима также опредѣленная, не чрезчуръ низкая температура, такъ какъ между 0° и 5° С на свѣту увеличивается лишь количество желтыхъ пигментовъ <sup>32)</sup>; проростки хвойныхъ зеленѣютъ въ темнотѣ также лишь при температурахъ не ниже 9° С.

Мы коснулись выше нѣкоторыхъ факторовъ, отзывающихся на образованіи устьицъ и хлорофилла, или на ихъ функціяхъ и, благодаря этому, играющихъ роль въ ассимиляціонной дѣятельности зеленого листа. Перейдемъ теперь къ тѣмъ агентамъ внѣшняго міра, которые уже непосредственно вліяютъ на процессъ ассимиляціи углерода. Рѣзкой границы между прямымъ воздѣйствіемъ и непрямымъ вліяніемъ, конечно, провести нельзя, тѣмъ болѣе, что одинъ и тотъ же факторъ можетъ играть, при случаѣ, и ту, и другую роль. Такъ, на примѣръ, углекислота въ сравнительно высокой концентраціи вызываетъ замыканіе устьицъ, а, слѣдовательно, и замедленіе ассимиляціи, вмѣсто необходимаго, казалось, по чисто физическимъ причинамъ, ея усиленія. Прибавимъ къ сказанному, что углекислоту, повидимому, нельзя замѣнить никакимъ другимъ соединеніемъ углерода. Ближайшимъ и наиболѣе вѣроятнымъ замѣстителемъ являлась бы окись углерода; однако газъ этотъ, какъ несомнѣнно установлено рядомъ изслѣдованій, ни въ какомъ случаѣ не можетъ замѣнить собою углекислоту въ процессѣ ассимиляціи <sup>33)</sup>.

Нѣсколько словъ о роли продукта ассимиляціи — кислорода. Весьма вѣроятно, что для начала ассимиляціи нѣтъ необходимости въ

<sup>28)</sup> Heuricher, 1883. Ber. Bot. Ges. 1, 441. Schimper, 1885. Jahrb. wiss. Bot. 16, 1.

<sup>29)</sup> Burgerstein, 1900. Ber. Bot. Ges. 18, 168.

<sup>30)</sup> Процессъ этотъ, повидимому, далеко не такъ простъ: сначала образуются окрашенные предшественники хлорофилла, именно хлорофиллогенъ; изъ него уже получается хлорофилль или вмѣсто него новый продуктъ распаденія, протохлорофилль. Во всѣхъ вытяжкахъ изъ этиолированныхъ растительныхъ органовъ, недостаточно тщательно убитыхъ, находится постоянно протохлорофилль. Ligo, 1908. Annal. Ac. Fennicae. Ser. A, 1. Monteverde und Lubimenko, 1912. Biol. Centrbl. 31, 449.

<sup>31)</sup> Reinke, 1893. Sitzungsber. Berlin, 527.

<sup>32)</sup> Elfving, 1880. Arb. Würzburg 2, 495.

<sup>33)</sup> Just, 1882. Forsch. a. d. Gebiet d. Agrikulturphysik. 5, 79. Richards and Mc Dougal, 1904. Bull. Torrey bot. Club. 31, 57 (Czapek Biochemie I, 428). Seeländer, 1909. Beihefte z. bot. Cbl. 24 (1) 357. Krascheninnikoff, 1909. Rev. gen. d. bot, 21, 177.



присутствіи этого газа; даже слѣды его могутъ вполне отсутствовать. Фактъ этотъ любопытенъ уже потому, что всѣ вообще жизненные процессы зеленого растенія тѣсно связаны съ присутствіемъ кислорода въ окружающей средѣ. Въ описанномъ выше (стр. 168) демонстраціонномъ опытѣ съ ассимиляціей въ растворѣ гніющаго гемоглобина свободного кислорода нѣтъ, по всей вѣроятности, вовсе, но при освѣщеніи ассимиляціонный процессъ немедленно вступаетъ въ свои права; дальнѣйшее теченіе ассимиляціи уже выходитъ за рамки нашего вопроса, такъ какъ свободный кислородъ, какъ таковой, находится налицо уже съ первыхъ моментовъ процесса. Исслѣдованія Иварта <sup>34)</sup> познакомили насъ съ оригинальнымъ свойствомъ нѣкоторыхъ растительныхъ пигментовъ непрочно связывать кислородъ воздуха; напрашивается мысль, что свойство это распространено шире, чѣмъ обыкновенно думаютъ и что въ опытахъ, подобно Гоппе-Зейлеровскому, если и не было свободного кислорода, но зато въ распоряженіи растеній этотъ элементъ находился въ состояніи непрочно соединенія съ какимъ либо пигментомъ. Со временемъ, во всякомъ случаѣ, способность растенія начинать ассимиляцію въ безкислородной средѣ исчезаетъ; было бы небезынтереснымъ установить, связанъ ли этотъ моментъ съ использованіемъ всего этого непрочно связаннаго кислорода, или же ассимиляціонная способность растенія оказывается нарушенной, вслѣдствіе инактивированія хлоропластовъ.

Объ инактивированіи <sup>35)</sup> хлоропластовъ говорятъ, когда тотъ или другой факторъ задерживаетъ ассимиляцію углерода, не отзываясь на другихъ жизненныхъ процессахъ клѣтки, на примѣръ на дыханіи, и когда хлоропласты, при этомъ, не несутъ никакого видимаго вреда, снова начиная ассимилировать, какъ только инактивирующій факторъ окажется устраненнымъ. Такимъ дѣйствіемъ обладаетъ цѣлый рядъ анестетиковъ, жаропонижающихъ, кислотъ и щелочей. Большія концентраціи углекислоты приводятъ къ тѣмъ же результатамъ; даже одно накопленіе углеводовъ при ассимиляціи вызываетъ временное инактивированіе хлоропластовъ. Такіе случаи могутъ, незамѣтно для изслѣдователя, наступать и въ теченіе ассимиляціонныхъ опытовъ, особенно если въ качествѣ матеріала примѣняются отрѣзанные листья, не способные уже отводить ассимиляты <sup>36)</sup>. Въ томъ же направленіи дѣйствуютъ и высокая температура и слишкомъ сильная инсоляція. Къ нимъ мы вскорѣ вернемся.—Перечисленные выше инактивирующія вещества въ меньшихъ концентраціяхъ начинаютъ дѣйствовать уже какъ стимуляторы; съ подобными явленіями стимулированія ядами мы уже познакомились выше. Стимулирующее дѣйствіе на ассимиляцію установлено, на примѣръ, для

<sup>34)</sup> Ewart, 1897. Journal of the Linn. Soc.; Botany 31, 554.

<sup>35)</sup> Ewart, 1896. Тамъ же, 31, 364. Pantanelli, 1904. Jahrb. wiss. Bot. 39, 167.

<sup>36)</sup> Сравни Sapozhnikoff, 1895. Bot. Sbl. 63, 246. (Сапожниковъ. Вѣлки и углеводы зеленыхъ листьевъ, какъ продукты ассимиляціи, Томскъ 1894.) и любопытныя данныя Brown'a и Escombe'a, 1905. Proc. R. Soc. B. 76, 50.



весьма слабыхъ минеральныхъ кислотъ<sup>37)</sup>; весьма вѣроятно, что это же явленіе будетъ констатировано и для другихъ веществъ.

Температурныя условія, кладущія такой глубокой отпечатокъ на всю жизнь растительнаго міра, оказываютъ существенное вліяніе и на процессъ ассимиляціи углерода. Установленіе количественныхъ соотношеній ассимиляціоннаго процесса, въ зависимости отъ температуры, принадлежитъ къ числу далеко не легкихъ экспериментальныхъ задачъ, такъ какъ наряду съ образованіемъ продуктовъ ассимиляціи постоянно идетъ и ихъ разложеніе въ процессъ дыханія, въ свою очередь зависящимъ, но въ совершенно иныхъ соотношеніяхъ, отъ температурныхъ условій. Наиболѣе точные опыты въ этой области принадлежатъ Маттеи<sup>38)</sup>, Исслѣдовательница эта работала при искусственномъ освѣщеніи со сѣянными листьями, опредѣляя ходъ ассимиляціи по методу Крейсlera. Листья подвергались въ началѣ опыта дѣйствію изслѣдуемой температуры въ теченіе 1½ часовъ; лишь послѣ этого начинались опредѣленія часовыхъ величинъ ассимиляціи. Результаты опытовъ переданы графически на рисунокѣ 28. На оси абсциссъ отложены температуры, ординаты показываютъ количества разложенной углекислоты въ миллиграммахъ на 50 квадр. сантиметровъ листовой поверхности. Непрерывной линіей отмѣчены результаты, полученные въ теченіе перваго часа опытныхъ отсчетовъ. Какъ видно, количества углекислоты, разложенной листомъ, сначала быстро возрастаютъ съ температурой, а затѣмъ, примѣрно около 37.5° С, начинаютъ рѣзко падать, сходя на нѣтъ около 45° С; при температурахъ ниже нуля удается замѣтить слабую ассимиляцію даже до—5° С. Совершенно такую же картину представляютъ и многія другія стороны жизненныхъ отправленій растенія въ зависимости своей отъ температуры; Саксъ<sup>39)</sup>, впервые обратившій вниманіе на эти соотношенія, назвалъ температуру, при которой та или другая функція становится осуществимой—ея температурнымъ минимумомъ; температуру, наиболѣе благоприятствующую—оптимумомъ, и, наконецъ, тотъ высшій температурный предѣлъ, при которомъ отправленіе является уже нарушеннымъ—температурнымъ максимумомъ. Этими тремя точкамъ: минимуму, максимуму и оптимуму Саксъ далъ названіе кардинальныхъ. Съ того времени было произведено много изслѣдованій съ цѣлью опредѣлить положеніе этихъ точекъ какъ для процесса ассимиляціи углерода<sup>40)</sup>, такъ и для разнообразныхъ другихъ жизненныхъ отправленій растенія. Чрезвычайный интересъ и значеніе работы Маттеи заключается въ томъ, что непосредственнымъ выводомъ изъ нея слѣдуетъ воз-

<sup>37)</sup> Tréboix, 1903. Flora 92, 49. По Кегелю (1903. Diss. Göttingen) стимулируетъ ассимиляцію также и эфиръ и хлороформъ. Schröder (1909. Flora 99, 136) показалъ, однако, что въ эту работу вкрались экспериментальныя ошибки. По Irving'у (1911. Annals of Bot. 25, 1077) уже самыя слабыя дозы хлороформа оказываютъ вредное вліяніе на ассимиляцію.

<sup>38)</sup> Matthaei. 1904. Phil. Transactions B, 197, 47.

<sup>39)</sup> Sachs, 1860. Jahrb. wiss. bot. 2, 338.

<sup>40)</sup> Въ особенности Крейслеромъ (Kreusler, 1890. Landw. Jahrb. 19, 649).



возможность легкаго перемѣщенія этихъ, казалось, неизблемыхъ основныхъ температурныхъ точекъ. Если процессъ ассимиляціи идетъ при сравнительно низкихъ температурахъ, уровень его держится почти на одной и той же высотѣ въ теченіе ряда часовъ: листъ работаетъ съ постоянной энергіей. Если же поднять температуру среды выше  $23.7^{\circ}\text{C}$ , становится замѣтнымъ паденіе энергіи ассимиляціи, съ часу на часъ становящееся все болѣе и болѣе отчетливымъ. На рис. 28 эти полученные въ слѣдующіе часы величины ассимиляціи отмѣчены пунктирными линиями II, III и IV; онѣ представляютъ собой, слѣдовательно, данныя отсчетовъ за 1, 2-ой или 3 часъ послѣ перваго часового опытнаго промежутка. Благодаря такому быстро съ температурой возрастающему паденію процесса оптимальная его точка, лежавшая при первомъ отсчетѣ на  $37.5^{\circ}\text{C}$ , постепенно передвигается въ сторону болѣе низкихъ темпе-

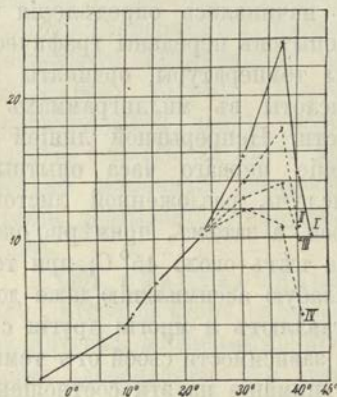


Рис. 28. Зависимость ассимиляціи отъ температуры. По Маттеи.

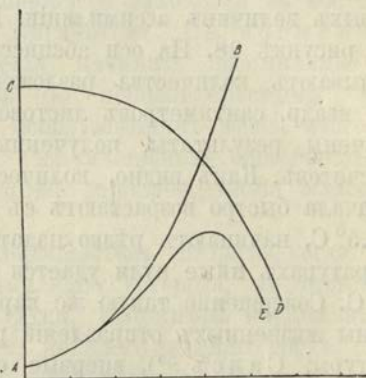


Рис. 29.

ратуръ: такъ въ кривой IV она лежитъ на  $30.5^{\circ}\text{C}$ ; если бы первый отсчетъ былъ произведенъ не черезъ часъ послѣ начала опыта, а раньше, весьма вѣроятно, что оптимумъ оказался бы и выше нормальнаго.

Блэкману <sup>41)</sup> обязаны мы интереснымъ теоретическимъ анализомъ хода ассимиляціонной кривой. Исходя изъ указанія, сдѣланнаго еще Каницемъ <sup>42)</sup>, что кривая ассимиляціи (I) между  $0^{\circ}$  и  $37^{\circ}$  слѣдуетъ правилу Вантъ-Гоффа, опредѣляющему зависимость скорости теченія химическихъ реакцій отъ температуры, Блэкманъ стремится показать, что вся эта кривая съ ея двумя вѣтвями является выраженіемъ двухъ противоположныхъ другъ другу процессовъ. Ассимиляція углерода, какъ чисто химическій процессъ, должна была бы слѣдовать съ поднятіемъ температуры ходу кривой АВ на рис. 29. Но, съ другой стороны, повышение температуры отзывается и на хлоропластахъ, „инактивируя“ ихъ.

<sup>41)</sup> Blackman, 1905. *Annals of Bot.* 19, 281. Сравни также Jost, *Biol. Cbl.* 26, 225.

<sup>42)</sup> Kanitz, 1905. *Zeitschr. f. Elektrochemie* (сравни также *Biol. Cbl.* 27, 11).



Чѣмъ выше температура, тѣмъ скорѣе достигаетъ это инактивированіе своей максимальной величины; этотъ процессъ инактивированія изображенъ на рис. 29 совершенно произвольной кривой CD. Сочетаніе ускоряющаго и замедляющаго воздѣйствій повышенія температуры даетъ суммарную кривую съ оптимальной точкой (AE), которую мы и наблюдаемъ въ нашихъ опытахъ.

Перейдемъ теперь къ значенію свѣта въ процессѣ ассимиляціи; различныя стороны воздѣйствія этого фактора представляютъ глубокий интересъ и могутъ быть исчерпывающе изложены лишь послѣ основательнаго знакомства съ тѣмъ разнообразіемъ фактовъ, о которомъ мы говорили выше. Тѣснѣйшая связь ассимиляціоннаго процесса со свѣтовымъ лучомъ устанавливается на опытѣ чрезвычайно просто и легко; какъ мы видѣли, ее можно демонстрировать на каждомъ отрѣзкѣ элодеи или другого водянаго растенія (сравни стр. 165). Выдѣленіе пузырьковъ съ извѣстной скоростью слѣдующихъ другъ за другомъ у ярко освѣщеннаго окна, ясно ослабѣваетъ, если перенести растеніе въ глубь комнаты, и останавливается совсѣмъ уже при такой интенсивности свѣта, которую для нашего глаза никакъ нельзя назвать „темнотой“. Опыты эти, указанные нами уже выше, строго говоря, далеко не вполне убѣдительны. Мы знаемъ, дѣйствительно, что въ каждой зеленой кѣлѣткѣ наряду съ процессомъ ассимиляціи, т.-е. разложеніемъ углекислоты, идетъ процессъ дыханія, т.-е. выдѣленіе этого газа. Послѣдній процессъ можетъ считаться совершенно независимымъ отъ условій освѣщенія; онъ идетъ съ одинаковой интенсивностью и на солнцѣ, и въ темнотѣ. Такимъ образомъ, при нѣкоторой силѣ свѣта оба эти процесса должны сравняться и при ассимиляціи будетъ разлагаться какъ разъ столько  $\text{CO}_2$ , сколько выдѣляется въ то же время дыханіемъ; очевидно, что тогда прекратится токъ пузырьковъ изъ срѣза элодеи, перестанутъ реагировать чувствительнѣйшіе реактивы на кислородъ—бактеріи, и мы должны будемъ заключить объ отсутствіи ассимиляціоннаго процесса;—одинъ лишь количественный газовый анализъ можетъ открыть намъ его наличность, если опредѣлить величину дыхательнаго обмѣна растительнаго органа. При все увеличивающемся затѣненіи наличность ассимиляціи выразится, въ концѣ концовъ, въ паденіи величинъ, выражающихъ энергію дыханія; лишь когда эти послѣднія перестанутъ измѣняться, можно быть увѣреннымъ, что ассимиляціонный процессъ прекратился совершенно.

Точныхъ цифровыхъ данныхъ, выражающихъ минимальныя свѣтовые интенсивности, при которыхъ еще возможна ассимиляція, къ сожалѣнію нѣтъ въ научной литературѣ<sup>42а)</sup>; нужно думать, что для различныхъ растений интенсивности эти значительно разнятся между собой. Всѣмъ, конечно, хорошо извѣстно, что большая часть растений не удаются въ комнатной культурѣ, что и нужно поставить въ связь съ плохими, сравнительно, условіями освѣщенія нашихъ жилыхъ помѣщеній. И если нѣкоторыя растенія, въ родѣ *Clivia*, *Aspidistra* и др., и могутъ быть куль-

<sup>42а)</sup> Сравни, однако, Любименко въ Трудахъ И. Сиб. Общ. Ест. Т. 41. 1910.



тивируемы въ комнатахъ, то можно бы, пожалуй, изъ этого вывести заключеніе, что у нихъ минимумъ свѣтовой интенсивности лежитъ ниже, чѣмъ у другихъ растений; фактъ этотъ еще не является точно доказаннымъ ни для нихъ, ни для другихъ тѣневыхъ растений, зато хорошо извѣстна другая сторона ихъ жизненныхъ отправленій, играющая, несомнѣнно, немалую роль въ ихъ стойкости: интенсивность дыханія ихъ сравнительно очень мала, иначе говоря, они разлагаютъ мало органическаго вещества и, слѣдовательно, мало и требовательны въ пополненіи запасовъ.

Съ возрастаніемъ интенсивности свѣта растеть и энергія ассимиляціоннаго процесса. Начиная, однако, съ нѣкоторыхъ высокихъ степеней интенсивности свѣта, примѣрно равныхъ прямому солнечному свѣту, прямой пропорціальной зависимости между обоими процессами уже не наблюдается. Это зависитъ отъ многихъ причинъ. Съ одной стороны, высокія интенсивности свѣта дѣйствуютъ, какъ и высокія температуры, инактивирующимъ образомъ на хлорофильный аппаратъ; Панта-нелли <sup>35)</sup> нашель, на примѣръ, что у элодеи процессъ ассимиляціи первыя 50 минутъ идетъ совершенно равномѣрно какъ при интенсивности свѣта, равной 1 (= солнечному свѣту), такъ и при  $\frac{1}{4}$ ; на свѣту же усиленномъ (= 4) уже черезъ 15 минутъ замѣчается рѣзкое пониженіе скорости. Съ другой стороны, количество разлагаемой углекислоты можетъ остаться и постояннымъ, несмотря на возрастаніе интенсивности свѣта, если количества углекислоты, доставляемой листу, уже не хватаетъ, чтобы покрыть возрастающій расходъ на ассимиляцію. Наконецъ, и температура можетъ сыграть ограничивающую роль въ процессѣ ассимиляціи углерода.—Подъ вліяніемъ перваго изъ названныхъ факторовъ кривая зависимости ассимиляціи отъ освѣщенія приметъ форму кривой съ „оптимальной“ верхней точкой, передвигающейся, при увеличеніи продолжительности опыта, въ сторону меньшихъ свѣтовыхъ интенсивностей. Вліяніе недостатка  $\text{CO}_2$  или чрезчуръ низкой температуры выразится въ томъ, что кривая ассимиляціи сначала поднимется вмѣстѣ съ усиленіемъ интенсивности свѣта, а затѣмъ приметъ уже горизонтальное теченіе. На рис. 30 всѣ эти соотношенія изображены въ видѣ схемы <sup>43)</sup>.—И здѣсь, такимъ образомъ, мы видимъ въ полной силѣ законъ минимума: тотъ факторъ, который остается въ минимумѣ, опредѣляетъ скорость образованія органическаго вещества.

Блэкманъ и Маттеи <sup>44)</sup> показали, что въ природѣ даже и на разсѣянномъ свѣтѣ никогда не бываетъ достигнутъ возможный ассимиляціонный максимумъ, благодаря недостатку въ воздухѣ углекислоты. Если же увеличить содержаніе  $\text{CO}_2$  въ омывающемъ растеніи воздухѣ, выдвигаются впередъ уже температурныя условія со своимъ задерживающимъ вліяніемъ: для полного использования всего солнечнаго свѣта температура листьевъ оказывается

<sup>43)</sup> Сравни Blackman and Smith 1911. Proc. R. Soc. (B). 83, 389.

<sup>44)</sup> Blackman and Matthaei 1905. Proc. R. Soc. (B). 76, 402.



всегда черезчуръ низка, для разсѣянаго—только въ холодные дни. Въ теплые же дни не хватаетъ уже интенсивности разсѣянаго свѣта для того, чтобы растеніе могло достичь возможнаго въ повышенныхъ температурныхъ условіяхъ ассимиляціоннаго максимума. Солнечный свѣтъ, какъ извѣстно, состоитъ изъ лучей различной преломляемости, различной длины волны и, для нашего глаза, различной окраски. Давно уже, поэтому, возникалъ вопросъ, одинакова ли ихъ ассимиляціонная дѣятельность или нѣтъ. Вопросу этому посвящена цѣлая научная литература, результаты которой далеко не отвѣчаютъ массѣ затраченной на нее работы: на пути къ разрѣшенію этой задачи стояло, вѣрнѣе сказать, еще стоитъ и теперь немало затрудненій; намъ кажется, что и теперь опытъ не сказалъ своего окончательнаго въ этомъ вопросѣ слова.

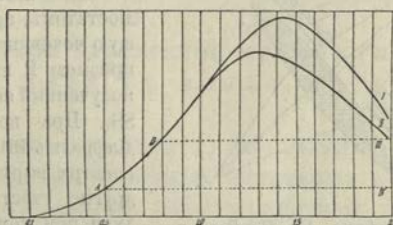


Рис. 30. На оси абсциссъ отложены интенсивности свѣта, на оси ординатъ величины ассимиляціи. Кривая I представляетъ собой ходъ ассимиляціи при достаточномъ содержаніи въ атмосферѣ углекислоты и высокой температурѣ; кривая II выражаетъ ходъ процесса въ тѣхъ же самыхъ условіяхъ, но нѣсколько времени спустя; кривая III отмѣчаетъ ходъ ассимиляціи при достаточно высокой температурѣ, но при недостаткѣ углекислоты: достигнувъ точки B кривая становится горизонтальной, такъ какъ дальнѣйшему повышенію ассимиляціи препятствуетъ недостатокъ  $\text{CO}_2$ ; кривая IV изображаетъ ходъ ассимиляціи при достаточномъ количествѣ  $\text{CO}_2$ , но при низкой температурѣ: послѣ достиженіи точки A всякое дальнѣйшее повышеніе энергичности хода процесса становится невозможнымъ, благодаря температурнымъ условіямъ.

Первые опыты въ этомъ направленіи были поставлены Добени<sup>45)</sup>, культивировавшимъ растенія на свѣту, прошедшемъ сквозь окрашенныя стекла; этотъ старый методъ можетъ быть и теперь съ успѣхомъ примѣненъ, тѣмъ болѣе, что въ настоящее время фабрикуется стекла, пропускающія лишь опредѣленные спектральные участки сравнительно, притомъ, высокой свѣтловой интенсивности<sup>46)</sup>.

Вмѣсто цвѣтныхъ стеколъ можно, конечно, пользоваться и окрашенными растворами<sup>47)</sup>. Въ большинствѣ новѣйшихъ работъ окрашенныя среды употребляются, впрочемъ, лишь въ качествѣ вспомогательныхъ средствъ, главное же вниманіе обращается на получение окрашеннаго свѣта путемъ разложенія пучка бѣлаго свѣта на его составныя спектральныя части. Дреперу<sup>48)</sup> принадлежитъ заслуга перваго примѣненія солнечнаго спектра къ изученію процесса ассимиляціи; вполнѣдствіи съ мето-

<sup>45)</sup> Daubeny. Phil. Transactions 1839. стр. 149.

<sup>46)</sup> Заводъ Шотта (Schott) въ Ленѣ prepares красныя и синія стекла (сравни Knier und Minder. Zeitsch. f. Bot. 1, 632).

<sup>47)</sup> Ландольтъ (Landolt. 1894 Sitzungsber. Berliner Acad.) указалъ на рядъ окрашенныхъ растворовъ, пропускающихъ монохроматическій свѣтъ; сравни также Knier und Minder. 1909. Z. f. Bot. 1, 632.

<sup>48)</sup> Draper 1843. Philosoph. Magazine 23, 161.



домъ этимъ работало много физиологовъ<sup>49)</sup>. Его нельзя, однако, считать безусловно точнымъ, свободнымъ отъ всякихъ возраженій, такъ какъ прежде всего уже способъ получения спектра путемъ преломленія приводитъ къ значительно большому свѣтослабѣнію въ сильнѣ преломляемыхъ лучахъ, такъ что одинаковыя ассимиляціонныя поверхности, получающія свѣтъ въ красной и синей частяхъ спектра, уже по одному этому должны дать различныя ассимиляціонныя результаты; съ другой стороны, нерѣдко для повышенія яркости спектральныхъ участковъ изслѣдователи брали настолько большую ширину щели прибора, что спектръ уже ни въ коемъ случаѣ не могъ считаться чистымъ. Первое изъ этихъ затрудненій можно было бы обойти при помощи нормального, дифракціоннаго спектра; опытовъ съ нимъ до сихъ поръ еще не было сдѣлано, но зато Рейнке<sup>49)</sup> построилъ аппаратъ, дающій возможность получать сравнимыя въ разныхъ частяхъ спектра данныя и безъ необходимости прибѣгать къ дифракціонной рѣшеткѣ. Принципъ „спектрофора“ (рис. 31) Рейнке состоитъ въ слѣдующемъ:

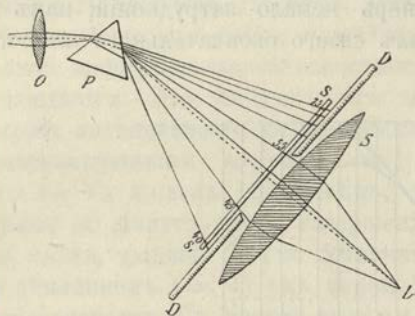


Рис. 31. Диаграмма спектрофора. По Рейнке, Bot. Ztg. 1884, табл. I, рис. 2. *O*—собирающая чечевица, *P*—призма, *S,S*—шкала длины волнъ отъ  $\lambda=40$  до  $\lambda=75$ , *D*—диафрагма для исключенія вырѣзываемыхъ частей спектра, *S*—собирающая чечевица, *L*—мѣсто изслѣдуемаго растительнаго организма.

экранѣ шкалы, нетрудно намѣтить на ней (по наблюденіямъ за линиями Фраунгофера) длины волнъ и сравнивать, такимъ образомъ, совершенно равноцѣнные участки спектра, взявъ, наприкладъ, для одного опыта свѣтоты волнъ между  $\lambda\lambda$  700 и 640  $\mu$ , въ другомъ между 640 и 580 и, наконецъ, въ третьемъ между 580 и 520  $\mu$ .<sup>50)</sup>

Примѣненіе спектра можно варьировать въ самыхъ разнообразныхъ направленіяхъ: работать съ методами счета пузырьковъ, зрѣометрическимъ или опредѣленіемъ ассимилятовъ въ микроскопическомъ спектрѣ; или же отбрасывать микроскопическій спектръ на предметное стекло, изслѣдуя бактеріальнымъ методомъ ассимиляціонный процессъ у клетокъ водоросли. Иногда, при достаточномъ числѣ бактерій, ихъ густая скопленія въ опредѣленныхъ частяхъ спектра служатъ непосредственнымъ указаніемъ на тѣ участки, гдѣ происходитъ максимальная работа разложенія  $\text{CO}_2$ ; можно придти и къ точнымъ количественнымъ даннѣмъ, помѣщая одинъ и тотъ же объектъ въ разные участки спектра и устанавливая каждый разъ, путемъ суженія щели спектроскопа, ту наименьшую свѣтовую интенсивность, при которой начинается быть замѣтнымъ движеніе бактерій. Наиболее дѣятельные лучи дадутъ, конечно, ассимиляціонный эффектъ при наиболѣе узкой щели, и наоборотъ.

<sup>49)</sup> Pfeffer 1872. Bot. Ztg. 30, 425. Reinke 1884. Bot. Ztg. 42, 1. Engelmann 1884. Bot. Ztg. 42, 81. Timiriazeff 1885. Ann. Sc. nat. (7) 2, 99; 1903. Proc. R. Soc. (B) 72, 424.

<sup>50)</sup> Приборъ этотъ впоследствии (Bot. Ztg. 1885) подвергся еще дальнѣйшему усовершенствованію, но въ своей новой установкѣ, повидимому, не былъ примѣненъ для физиологическихъ опытовъ.



Всѣ, безъ исключенія, изслѣдованія сходятся въ слѣдующемъ:

1. Активными въ процессѣ ассимиляціи углерода являются, главнымъ образомъ, лишь тѣ лучи спектра, которые воспринимаются и нашимъ глазомъ, т. е. съ длинами волнъ между 390 и 770  $\mu$ . Очень слабый ассимиляціонный эффектъ приписывается Боннье и Манженомъ <sup>51)</sup> также и ультра—фіолетовымъ лучамъ.

2. Ассимиляціонный эффектъ различныхъ лучей неодинаковъ; однако, нельзя сказать, чтобы одни изъ лучей были типично активны, другіе, лежащіе, по длинѣ волны, рядомъ съ ними, совершенно недействительны. Если на оси абсциссъ нанести длины волнъ, а ординатами обозначить соответствующій каждому лучу ассимиляціонный эффектъ, получится связанная кривая, совершенно, при этомъ, не совпадающая съ полученной Ланглеемъ кривой распредѣленія энергіи въ солнечномъ спектрѣ.

3. Наиболѣе рѣзко выраженный максимумъ ассимиляціонной кривой лежитъ въ менѣе преломляемыхъ лучахъ спектра.

Спорными являются вопросы: 1) въ предѣлахъ какихъ именно длинъ волнъ располагается этотъ главный максимумъ и 2) имѣется ли кромѣ него еще и другой подъемъ ассимиляціонной кривой въ лучахъ съ меньшей длиною волны.—Начнемъ нашъ критическій обзоръ со втораго вопроса.

Если помѣстить растенія подъ двойными стеклянными колпаками, наполненными растворомъ двухромовислаго кали въ водѣ или гидрата окиси мѣди въ амміакѣ, и, слѣдовательно, пропускающихъ сквозь себя „желтый“ и, соответственно, „синій“ свѣтъ, окажется, что въ желтомъ свѣтѣ ассимиляція идетъ примѣрно съ такой же энергіей, какъ и на бѣломъ, между тѣмъ какъ въ синихъ лучахъ процессъ этотъ чрезвычайно слабъ. Гораздо точнѣе вести изслѣдованіе, исключивъ совершенно поглощающія среды и пользуясь спектрофоромъ Р е й н к е. Полученный при его помощи спектръ дѣлится на двѣ части по линіи D и каждая изъ половинокъ собирается въ одно цвѣтное пятно при помощи собирающихъ чечевицъ. Такимъ образомъ, оказывается возможнымъ подвергать растеніе воздействию пучка лучей съ большой длиною волны, или другого такого же, но съ малой длиною волны. Всѣ работавшіе такимъ методомъ авторы сходятся въ томъ, что въ первомъ изъ нихъ ассимиляціонный эффектъ значительно выше, чѣмъ во второмъ. Тимирязевъ <sup>52)</sup>, напримѣръ, приписываетъ ему двойную, сравнительно съ синимъ концомъ, ассимиляторную силу. Фактъ этотъ представляетъ глубокое теоретическое значеніе и интересъ. Оказывается, такимъ образомъ, что въ природѣ при ассимиляціи углекислоты играютъ главную роль уже совсѣмъ другіе лучи, чѣмъ въ процессѣ разложенія серебряныхъ

<sup>51)</sup> Bonnier et Mangin 1886 Compt. rendus 102, 123.

<sup>52)</sup> Timiriazeff 1903, цитировано въ сноскѣ 49.



солей. И если активнымъ въ фотохимическомъ разложеніи этихъ солей синимъ, фіолетовымъ и др. лучамъ дается физиками названіе „химическихъ“, это, очевидно, является лишь неполнѣй правильнымъ обобщеніемъ.

Въ синей части спектра кривая ассимиляціи, по мнѣнію однихъ (прежде всего Рейнке <sup>49</sup>) все время опускается книзу, между тѣмъ какъ по Энгельманну <sup>49</sup>) у Фраунгоферовой линіи F она подымается кверху, давая второй ассимиляціонный максимумъ (сравни рис. 32 и 33). Энгельманнъ доказалъ существованіе этого максимума при помощи своего бактеріальнаго метода; однако, провѣрка этого результата Пфефферомъ <sup>53</sup>), произведенная тѣмъ же методомъ, не привела къ подтвержденію положенія Энгельманна. Въ послѣднее время, однако, Книпъ и Миндербъ <sup>47</sup>) подтвердили путемъ метода счета пузырьковъ данныя Энгельманна, показавъ, въ тоже самое время, что дѣйствіе синихъ лучей можетъ быть весьма значительнымъ. Если пустить въ дѣло

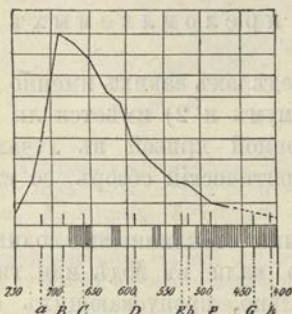


Рис. 32. Кривая хода выдѣленія пузырьковъ газа при ассимиляціи, построенная въ зависимости отъ спектра поглощенія живыхъ листьевъ. По Рейнке.

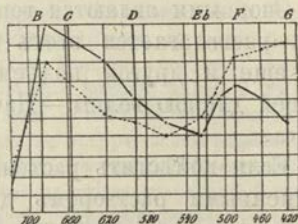


Рис. 33. Кривыя ассимиляціи (сплошная кривая) и абсорбціи (пунктирная кривая) у зеленыхъ клѣтокъ въ предѣлахъ видимаго спектра ( $\lambda=420-750$ ). По Энгельманну <sup>49</sup>).

красные и синіе лучи одинаковой интенсивности, ассимиляціонный эффектъ получится почти одинъ и тотъ же. Въ обычныхъ же условіяхъ синіе лучи играютъ гораздо меньшую въ ассимиляціи роль, такъ какъ въ дневномъ свѣтѣ они значительно уступаютъ краснымъ. Зеленые лучи почти совершенно не вызываютъ ассимиляціи.

Много было споровъ относительно положенія главнаго максимума ассимиляціи въ красной половинѣ спектра: по Рейнке онъ лежитъ между Фраунгоферовыми линіями а и В ( $\lambda = 720 - 685 \mu$ ); по Энгельманну и Тимирязеву между В и С ( $\lambda = 685 - 655 \mu$ ), а по Пфефферу <sup>54</sup>) между D и C ( $\lambda = 655 - 590 \mu$ ). Казалось бы, что вопросъ этотъ сравнительно легко разрѣшимъ и вообще не представляетъ существенной теоретической важности. Однако, къ тѣмъ

<sup>53</sup>) Pfeffer Physiologie, I, 334.

<sup>54</sup>) Pfeffer 1871. Arb. Würzburg 1, 1.



экспериментальнымъ трудностямъ, на которыя мы уже указывали (какъ напримѣръ, полученіе достаточно яркаго и, вмѣстѣ съ тѣмъ, чистаго спектра) присоединяются и другія обстоятельства, на которыя указывалъ еще Энгельманнъ и которыя особенно подчеркиваетъ Пфефферъ<sup>55)</sup> Абсорбція свѣта хлорофилломъ, какъ извѣстно, неодинакова въ разныхъ лучахъ спектра, и какъ разъ въ области ассимиляціоннаго максимума расположена рѣзкая полоса поглощенія (при линіи С,  $\lambda = 661$ , рис. 25). Если бы эта, крайне интенсивная, полоса поглощенія опредѣляла бы собой и положеніе ассимиляціоннаго максимума, соотношеніи эти могли бы быть вполне ясными и полными лишь при объектахъ незначительной толщины; если же мы поставимъ опытъ съ обыкновеннымъ зеленымъ листомъ, уже самыя верхніе слои его кѣлокъ поглотятъ своимъ пигментомъ все лучи съ длиною въ 660  $\mu$ . и лежащіе подъ ними элементы листа окажутся уже въ темнотѣ. Сосѣдніе же лучи, напримѣръ, съ длиною волны равною 630  $\mu$  будутъ поглощены гораздо слабѣе и проникнуть, поэтому, значительно глубже въ ткань листа, оказываясь, поэтому, способными произвести значительно большую ассимиляціонную работу, чѣмъ тѣ, которые быстро исчезаютъ при абсорбціи. Съ теоретической точки зрѣнія, конечно, особенный интересъ представляетъ не та кривая ассимиляціи, которая на самомъ дѣлѣ получается при экспериментированіи съ толстыми объектами, а такъ называемая „первичная кривая“, изслѣдованная только однимъ Энгельманномъ. Уже при очень небольшой толщинѣ хлорофиллоноснаго слоя первичная кривая оказывается покрытой вторичными, какъ легко можно видѣть изъ сопоставленія данныхъ, полученныхъ Энгельманномъ на верхней, непосредственно освѣщаемой и нижней сторонахъ кѣлки водоросли *Cladophora*, толщиною лишь въ 0.028 милл.:

Фраунгоферовы линіи	B—C	D	D <sup>1</sup> / <sub>2</sub> b	E—V	F	F <sup>1</sup> / <sub>2</sub> G
Ассимиляція сверху .	100.0	48.5	37.0	24.0	36.5	10.0
„ снизу .	36.5	94.0	100.0	52.0	22.0	12.0.

Изъ этой таблицы легко сдѣлать вполне опредѣленный выводъ, что при ассимиляціи въ сравнительно толстыхъ зеленыхъ органахъ максимумъ долженъ оказаться сдвинутымъ въ сторону болѣе преломляемыхъ лучей<sup>55а)</sup>.

<sup>55)</sup> Pfeffer, Physiologie I § 60.

\* <sup>55а)</sup> Въ соображенія автора вкралась, какъ намъ кажется, небольшая ошибка: изъ приведенной таблицы Энгельманна можно сдѣлать лишь тотъ выводъ, что нижній ассимиляціонный горизонтъ кѣлки кладофоры находится въ условіяхъ иного по окраскѣ освѣщенія, чѣмъ верхній: въ немъ, дѣйствительно, значительно ослаблены сильнѣе всего поглощаемые лучи краснаго конца и весь процессъ разложенія зависитъ, главнымъ образомъ, отъ остальныхъ не поглощенныхъ выше лучей; движенія бактерій и отмѣчаютъ это, приуроченное къ вполне опредѣленнымъ горизонтамъ, сдвиганіе максимума. При общемъ же учетѣ ассимиляціи въ зеленыхъ органахъ достаточной толщины положеніе максимума можетъ зависѣть исключительно лишь



Попробуемъ теперь отвѣтить на вопросъ, почему же задача точнаго установленія наиболѣе активныхъ въ ассимиляціи лучей привлекла къ себѣ столько интереса и вызвала столько работъ. Основа этого лежитъ въ томъ, что нерѣдко изслѣдователями проводится тѣсная связь между поглощеніемъ свѣта (абсорбціей) и ассимиляціей: утверждаютъ, что максимумы абсорбціи, т. е., иначе говоря, характерныя полосы поглощенія въ спектрѣ хлорофилла, совпадаютъ съ максимумами ассимиляціи. Несомнѣнно, конечно, что при ассимиляціи необходимо должно наступить поглощеніе свѣта, но изъ этого еще не слѣдуетъ выводить, что это приводитъ къ полному его въ этихъ мѣстахъ исчезновенію. Многіе пигменты, присущіе организмамъ, обладаютъ, какъ и хлорофиллъ, весьма характерными спектрами поглощенія, но изъ этого вовсе не слѣдуетъ, что поглощаемый ими свѣтъ играетъ какую либо особую роль въ организмѣ. Вспомнимъ, напримѣръ, о красящемъ веществѣ крови, обладающемъ весьма характернымъ спектромъ, но, безъ сомнѣнія, важномъ для организма животнаго вовсе не этими оптическими свойствами. Далѣе, для іодистаго серебра <sup>56)</sup>, напримѣръ, ясный максимумъ фотохимическаго разложенія лежитъ у линіи G, между тѣмъ какъ абсорбція свѣта здѣсь остается сравнительно незначительной. Но главное возраженіе противъ гипотезы о совпаденіи абсорбціи и ассимиляціи даютъ непосредственно сами фізіологическіе опыты: какъ намъ кажется, оно особенно рѣзко выступаетъ въ фактѣ, что удавалось найти совпаденіе лишь въ положеніи ассимиляціоннаго максимума въ красныхъ лучахъ съ полосой поглощенія между В и С, рѣже въ синей части спектра (Энгельманнъ), но никогда никто не могъ установить подъемъ ассимиляціонной кривой на мѣстѣ остальныхъ полосъ хлорофилла.

Итакъ, если между абсорбціей и ассимиляціей и существуетъ опредѣленная зависимость, то она чрезвычайно сложна и далеко еще недостаточно изслѣдована. Новая переработка этого вопроса была бы тѣмъ болѣе умѣстна, что въ пользу существованія связи между абсорбціей и ассимиляціей приводились и нѣкоторыя другія, частью біологическаго характера, соображенія. Такъ, напримѣръ, Энгельманнъ <sup>49)</sup> далъ рядъ чрезвычайно интересныхъ наблюденій надъ не-зелеными водорослями. Такъ какъ вода обильнѣе поглощаетъ лучи съ большой длиной волны, тѣмъ синіе, то вглубь моря проникаютъ всегда лишь лучи съ сравнительно короткой волной. Окраска хроматофоровъ морскихъ водорослей и является, по Энгельманну, дополнительной къ преобла-

---

отъ количества живой силы, приносимой лучемъ и способностью его быть поглощеннымъ цвѣтнымъ экраномъ листа; такъ, фіолетовые лучи, поглощаемые нацѣло, не могутъ дать максимума, такъ какъ ихъ живая сила сравнительно мала; не могутъ дать его и зеленые или инфра-красные лучи, сравнительно богатые энергіей, но проходящіе далеко вглубь органовъ и даже пронизывающіе ихъ насквозь. Не вполне точнымъ было бы, также, представленіе, что листъ поглощаетъ нацѣло всѣ красные, напримѣръ, лучи: часть ихъ, очень, правда, ослабленная, проходитъ насквозь. Сравни Рихтеръ, цит. въ сноскѣ 57. \*

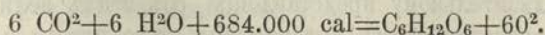
<sup>56)</sup> Сравни Ostwald. Allgemeine Chemie II. 1070.



дающему въ окружающей ихъ средѣ свѣту и, слѣдовательно, приспособленной къ его поглощенію. Красные хромофоры флоридей показываютъ особенно сильное поглощеніе въ синихъ лучахъ и, соответственно этому, и максимумъ ассимиляціи у этихъ водорослей лежитъ въ болѣе преломляемомъ концѣ спектра <sup>57)</sup>.

Въ послѣднее время къ Энгельманну присоединился и Шталь <sup>58)</sup>. Онъ обращаетъ вниманіе на то, что въ природѣ на растенія падаютъ не только прямыя солнечныя лучи, какъ при освѣщеніи гелиостатомъ въ темной комнатѣ при физиологическихъ опытахъ надъ ассимиляціей. Наряду съ ними растеніе получаетъ весьма много разсѣяннаго свѣта, происходящаго вслѣдствіе диффузнаго свѣторазсѣянія въ воздухѣ. Прямой солнечный свѣтъ, проходя черезъ толщи атмосферы, теряетъ, благодаря абсорбціи, свои синіе и фіолетовыя лучи; въ разсѣянномъ же свѣтѣ оказываются ослабленными уже, наоборотъ, желтыя и красныя лучи. Но какимъ же образомъ растеніе выработало въ хлорофиллѣ специальный пигментъ, поглощающій лишь красныя и синіе лучи, а пропускающій насквозь зеленые? Отсутствіе поглощенія зеленыхъ, равно и ультракрасныхъ лучей объясняется, по Шталю, тѣмъ, что оба эти сорта лучей представлены въ разсѣянномъ свѣтѣ настолько слабо, что растеніе вполне можетъ обходиться безъ нихъ, а въ прямомъ солнечномъ свѣтѣ настолько сильны, что легко могли бы привести, при абсорбціи, къ вредному для растенія перегрѣванію. Черезчуръ сильное поглощеніе тепловыхъ лучей и устраняется тѣмъ, что растеніе оказывается окрашеннымъ не въ сѣрый или черный, а въ зеленый цвѣтъ.

Мы уже указывали, что участіе свѣта въ процессѣ ассимиляціи углерода таково, что съ нимъ необходимо должно быть связано его поглощеніе. Это ясно уже по чисто теоретическимъ соображеніямъ. Ассимиляты, крахмалъ ли это, или сахаръ, при сгараніи выдѣляютъ значительныя количества тепла, между тѣмъ какъ исходный матеріалъ—углекислота, являясь сама конечнымъ продуктомъ сгаранія, дать тепла при горѣніи уже не можетъ. Такимъ образомъ, ассимиляція углерода представляетъ собою эндотермическій процессъ. Если вычислить (полагая въ основу расчета теплоту сгаранія глюкозы) количество калорій, необходимыхъ для ассимиляціоннаго процесса, формула его приметъ видъ <sup>59)</sup>:



<sup>57)</sup> Рихтеръ, старавшійся установить близкое совпаденіе между абсорбціей и ассимиляціей для хлорофиллоносныхъ органовъ (Rev. gén. de bot. 1902, 14, 151), отрицаетъ такое совпаденіе для хромофилловъ морскихъ водорослей. Онъ утверждаетъ (Ver. Bot. Ges. 1912 30, 280) что у флоридей ихъ красный добавочный пигментъ играетъ также мало роли въ ассимиляціи, какъ, напримѣръ, растворенный въ клеточномъ соку антоціанъ. Необходимы дальнѣйшія изслѣдованія. Сравни Кнѣер, Zeitsch. f. Bot. 5, 123.

<sup>58)</sup> Stahl 1909. Zur Biologie des Chlorophylls. Jena.

<sup>59)</sup> Euler, Pflanzenchemie 3, 161.



Та энергія, которую запасаетъ растеніе при образованіи органическихъ веществъ, имѣетъ своимъ источникомъ исключительно солнце, и его лучи, превращаясь въ химическую скрытую энергію частицы крахмала, исчезаютъ, поглощаясь въ пигментъ хлорофильнаго зерна.

Юлій Робертъ Мейеръ, открывшій законъ сохраненія энергіи въ природѣ, вполне ясно представлялъ себѣ эту основную для всего органическаго міра связь между лучемъ свѣта и процессомъ ассимиляціи въ растеніи; приведемъ его слова <sup>60)</sup>:

„Природа поставила себѣ задачей уловить на лету падающія на земную поверхность свѣтовые лучи и претворить въ неподвижную форму запаснаго матеріала самую неуловимую изъ всѣхъ видовъ энергій.

Съ этою цѣлью покрыла она земную поверхность организованными существами, поглощающими въ своемъ жизненномъ процессѣ свѣтовые лучи и претворяющими ихъ живую силу въ запасъ химически связанной энергіи. Этими организмами являются растенія. Растительный міръ служитъ тѣмъ резервуаромъ, въ которомъ улавливается мимолетный солнечный лучъ, отлагаясь затѣмъ про запасъ, для слѣдующихъ поколѣній“.

Эта, такъ ярко и смѣло брошенная, мысль Роб. Мейера оправдалась самымъ блестящимъ образомъ; въ процессѣ ассимиляціи углерода зеленымъ растеніемъ мы должны видѣть основной источникъ всей органической жизни на землѣ, всѣ свои движущія силы получающей отъ солнца въ его лучахъ. Только одно зеленое растеніе способно къ подобному связыванію энергіи солнечнаго луча, всѣ же его незеленныя части и всѣ незеленые организмы зависятъ или прямо, или косвенно отъ этого основнаго и важнѣйшаго синтеза органическаго вещества, интимно сочетаннаго съ накопленіемъ связанной энергіи (сравни главу XIV).

Глубокая важность процесса ассимиляціи придаетъ, конечно, особый интересъ вопросу, насколько полно используютъ солнечную энергію зеленныя кѣтки растеній, какая часть падающаго на нихъ свѣта остается въ нихъ въ связанномъ состояніи и какая проходитъ мимо, оставаясь не использованной.

Къ приблизительному представленію объ этихъ величинахъ можно придти чисто теоретическимъ путемъ. Для этого нужны слѣдующія данныя: 1) количества образующихся въ единицу времени и на единицу поверхности углеводовъ, 2) теплоты образованія этихъ углеводовъ и 3) величины солнечной энергіи, падающей на единицу поверхности въ единицу времени. Первая изъ этихъ величинъ, какъ мы уже видѣли, была неоднократно опредѣляема, вторую принимаютъ равной теплотамъ

<sup>60)</sup> J. Rob. Mayer 1845. Die organische Bewegung im Zusammenhang mit dem Stoffwechsel. Heilbronn.



старанія, а третья опредѣлена рядомъ физическихъ работъ, а недавно еще и Брауномъ и Эскомбомъ <sup>61)</sup>. Авторы эти приходятъ къ заключенію, что изъ всей падающей на листь энергіи утилизируется въ процессѣ фотосинтеза только 0.66—0.72 %. Подобныя же цифры найдемъ мы и у Пфеффера <sup>62)</sup>, и у Ад. Мейера <sup>62)</sup>; онѣ уже не такъ точны, такъ какъ величина падающей на листь солнечной энергіи не опредѣлялась, какъ у Брауна, въ моментъ ассимиляціи.

При фотосинтезѣ, такимъ образомъ, растеніемъ утилизируется лишь очень небольшая часть падающей на листь энергіи.—На ряду съ болѣе или менѣе косвенными расчетами, приводящими къ этому заключенію, была сдѣлана также и экспериментальная попытка опредѣлить количество используемой растеніемъ энергіи. Детлефзенъ <sup>63)</sup> измѣрялъ величину поглощенія свѣта листомъ при помощи термоэлемента, помѣщая листь то въ богатую углекислотой (10<sup>0</sup>/о!) атмосферу, то въ воздухъ, не содержащій этого газа.

Въ первомъ случаѣ, т. е. при ассимиляціи, свѣта, дѣйствительно, поглощалось листомъ нѣсколько болѣе, чѣмъ безъ нея, въ первомъ опытѣ на 0.9<sup>0</sup>/о всей падающей на листь энергіи, во второмъ—0.3<sup>0</sup>/о и въ третьемъ 1.1<sup>0</sup>/о. Не слѣдуетъ придавать этимъ цифрамъ большого абсолютнаго значенія, такъ какъ источниковъ погрѣшностей, весьма приэтомъ серьезныхъ, было достаточно; но во всякомъ случаѣ опытами Детлефзена сдѣланъ интересный починъ, которой слѣдовало бы возобновить съ лучшей аппаратурой въ рукахъ. Могло бы быть вполне допустимымъ, что при ассимиляціи свѣта поглощается равно столько же, сколько и безъ нея, такъ какъ вся энергія, идущая на ассимиляционную работу могла бы, при невозможности ея совершенія, перейти въ тепловую энергію совершенно также, какъ и остальная весьма значительная часть свѣта, поглощаемая и мертвымъ листомъ, и даже растворомъ хлорофилла <sup>63a)</sup>. Листъ задерживаетъ, дѣйствительно, очень много свѣта и внѣ какой бы то ни было фотосинтетической работы. Въ опытахъ Брауна сквозь листь подсолнечника прошло только 19<sup>0</sup>/о падающаго свѣта, т. е. оказалось поглощенными 81<sup>0</sup>/о; но изъ этихъ 81<sup>0</sup>/о 80.3<sup>0</sup>/о пошли на работу испаренія воды и лишь 0.7<sup>0</sup>/о на фотосинтезъ. Количество солнечнаго тепла, идущаго на транспираціонный процессъ,

<sup>61)</sup> Brown and Escombe. 1905. Proc. R. Soc. (B). 76, 29.

<sup>62)</sup> Ad. Mayer 1897. Versuchstat. 48, 67.

<sup>63)</sup> Detlefsen. 1888. Arb. Würzburg. 3, 534.

\* <sup>63a)</sup> Опыты Детлефзена подтверждены изслѣдованіями Пуриевича (Записки Кіевского Общества Естествоиспытателей, Т. XXIII), изучившаго при помощи болометра и столбика Рубенса поглощеніе энергіи листомъ ассимилирующимъ и лишеннымъ возможности ассимилировать. Листья разнообразныхъ растений (Aristolochia, Catalpa, Acer, Helianthus, Tilia) дали избытки энергіи, поглощаемой ассимилирующимъ листомъ, приближающіеся къ цифрамъ Детлефзена: отъ 1<sup>0</sup>/о до 2.6<sup>0</sup>/о, если считать на всю падающую на листь энергію; при перерѣзѣ на ту часть энергіи, которая поглощается листомъ, мы получимъ избытки, доходящіе до 11<sup>0</sup>/о. Наибольшая разница въ поглощеніи падаетъ на лучи, преимущественно используемые въ процессѣ фотосинтеза.\*



несомнѣнно постоянно подвергается сильнымъ измѣненіямъ, въ зависимости отъ условій температуры и влажности; поэтому и не представляется возможнымъ изъ наблюденій надъ количественными измѣненіями проходящей сквозь листъ части свѣта выводить какія либо заключенія о той части свѣтовой энергіи, которая утилизируется при фотосинтезѣ.

Почему разложеніе углекислоты въ растеніяхъ связано всегда съ присутствіемъ хлорофилла, въ чемъ его ближайшая роль, остается совершенно неизвѣстнымъ. Неоднократно высказывались соображенія, что пигментъ этотъ играетъ роль такъ называемаго сенсibilизатора. Какъ извѣстно, соли серебра чувствительны только для лучей опредѣленной длины волны и не разлагаются совершенно, какъ хорошо знаютъ всѣ фотографы-практики, напр. въ красныхъ лучахъ. Если же къ нимъ подмѣшать нѣкоторыя красящія вещества, поглощающія красный свѣтъ<sup>64</sup>), можно сдѣлать ихъ чувствительными и къ красному цвѣту. Однако, роль этихъ красокъ далеко еще не выяснена, такъ какъ далеко не всѣ онѣ, поглощая красные лучи, могутъ въ тоже время играть роль сенсibilизаторовъ. Но и помимо того между этими чисто физическими процессами и явленіями, разыгрывающимися въ хлорофильномъ зернѣ, имѣется неоспоримое, глубокое различіе. Серебряныя соли сами по себѣ свѣточувствительны и это ихъ свойство лишь оказывается расширеннымъ на другія области спектра при помощи сенсibilизатора; хлоропласты же сами по себѣ, безъ участія хлорофилла, не способны воспроизводить разложенія углекислоты, такъ что, въ сущности, и нельзя называть пигментъ листьевъ настоящимъ „сенсibilизаторомъ“. Если же главное значеніе сенсibilизаторовъ видѣть въ переносѣ энергіи поглощаемаго свѣта на разлагаемое вещество, тогда, конечно, можно съ полнымъ правомъ и хлорофиллъ причислить къ группѣ сенсibilизаторовъ<sup>65</sup>). Во всякомъ случаѣ, укажемъ еще разъ, что хлорофильная вытяжка сама по себѣ совершенно не способна къ процессу разложенія углекислоты (сравни стр. 175).

Образованіе органическаго вещества, какъ совершенно ясно, необходимо связано съ магазинированіемъ притекающей извнѣ энергіи. Возможно, однако, вопросъ, единственно ли одна энергія солнца или вообще энергія свѣтовыхъ лучей можетъ играть эту основную синтетическую

<sup>64</sup>) Напримѣръ, и хлорофиллъ, какъ показалъ Тимирязевъ (1903. Proc. R. Soc. (B). 72, 424).

<sup>65</sup>) Сравни Molisch 1906. Congrès intern. Wien. 1905. Ergebnisse, стр. 179. Tswett 1911. Bot. Cbl. 120, 536. Гаусманъ (Hausmann. 1909. Jahrb. wiss. Bot. 46, 599) указалъ на то, что хлорофиллу присущи фотодинамическія свойства, характерныя, по Талпейнеру (Tarrainer 1909. Ergebnisse der Physiologie, 8, 698), для всѣхъ флуоресцирующихъ веществъ. Всѣ они являются сенсibilизаторами для лучей съ длинной волной; въ присутствіи кислорода краски эти оказываются на свѣту рѣзко ядовитыми для протоплазмы, являясь совершенно для нея безвредными въ темнотѣ. Есть ли какая либо закономѣрная связь между этой особенностью хлорофилла и его ассимиляціонной ролью, какъ говоритъ Гаусманнъ, очень и очень еще трудно сказать съ увѣренностью.



роль. Естественно было бы предположить, что и другія формы энергіи, какъ тепловая, электрическая и химическая могутъ принять участіе въ созиданіи органическаго сложнаго вещества; и, дѣйствительно, весьма вѣроятно, что существуютъ организмы, строящіе органическія соединенія своего тѣла изъ неорганическаго субстрата, пользуясь для этого химической энергіей. Ближайшее знакомство съ этими процессами „хемосинтеза“, какъ ихъ называютъ въ отличіе отъ „фотосинтетическихъ“ явленій <sup>66)</sup>, мы отложимъ до одной изъ слѣдующихъ главъ.— Теперь же, заканчивая нашъ обзоръ ассимиляціи углерода зеленымъ растеніемъ, приведемъ нѣсколько данныхъ, касающихся исторіи разработки этого кардинальнаго по своей важности процесса <sup>67)</sup>.

Основанія къ изученію процесса ассимиляціи углерода были положены рядомъ работъ въ теченіе послѣдней трети восемнадцатаго столѣтія. Пристлей зналъ, что обыкновенный воздухъ „портится“ подъ влияніемъ дыханія животныхъ, процессовъ гніенія и горѣнія, и систематически искалъ корректива этому процессу въ явленіяхъ природы. Въ 1771 году ему и удалось констатировать, что эту задачу „исправления“ атмосферы выполняетъ растительный міръ. Онъ же обратилъ вниманіе на выходненіе изъ частей растенія, отчасти погруженныхъ въ воду, пузырьковъ газа, болѣе богатаго кислородомъ, чѣмъ обыкновенный воздухъ. Въ стеклянныхъ сосудахъ, которые онъ употреблялъ для своихъ опытовъ, развились при продолжительномъ стояніи зеленыя массы, также выдѣлявшія на свѣту кислородъ; не подозрѣвая о существованіи водорослей, Пристлей думалъ видѣть въ этомъ чисто-химическій процессъ, приводящій къ выдѣленію кислорода.— Повидимому, Пристлею осталась еще не вполне выясненной необходимость для „улучшенія воздуха“ солнечнаго свѣта; на эту сторону указалъ впервые Ингенгузъ, установившій въ то же самое время, что лишь зеленныя части растеній способны выдѣлять кислородъ. Онъ показалъ затѣмъ, что источникомъ кислорода и основой для построенія всего органическаго вещества является углекислота воздуха, а перегной почвы самъ по себѣ никакого питательнаго значенія для растенія не имѣетъ. вмѣстѣ съ тѣмъ, у него было несомнѣнно вполне правильное представленіе и о процессахъ дыханія. Его, поэтому, и надлежитъ считать основателемъ ученія объ обмѣнѣ веществъ у растеній; факты, установленные имъ, и теперь являются краеугольными камнями этого ученія. И Ингенгузъ, и Пристлей придерживались еще флогистонной теоріи; первымъ, ставшимъ въ нашей области на почву созданной Лавуазье современной химіи, былъ Сенебье, языкъ котораго намъ, поэтому, гораздо ближе и понятнѣе, чѣмъ его предшественниковъ. Большого шага впередъ его работы, однако, не представляютъ <sup>68)</sup>. Необыкновенно крупной фигурой въ исторіи нашей науки

<sup>66)</sup> Pfeffer, Physiologie I, стр. 346.

<sup>67)</sup> Сравни Sachs 1873. Geschichte der Botanik. München. Pfeffer, Physiologie I, стр. 289. Brown 1899 British Assoc. Dover. Address to the chem. Section. Wiesner 1903. Jan Ingen-Housz. Wien.

<sup>68)</sup> Wiesner 1903, цитир. въ сноскѣ 67.



является Соссюръ <sup>69)</sup>, своими точными, уже количественными опытами давший прочный фундаментъ учению объ обменѣ веществъ у растений. Въ дальнѣйшемъ, къ сожалѣнію, правильныя представленія о питаніи растений были забыты, снова стали приписывать „гумусу“ значеніе питательнаго матеріала для зеленаго растенія, пока острый умъ Либиха и экспериментальныя изслѣдованія Буссенго не сдѣлали положенія Соссюра общепризнанными основаніями физиологіи растений. Первые наблюдатели не говорили ничего о природѣ продуктовъ ассимиляціи; впоследствии ихъ стали считать вообще углеводами, пока Сакс не указалъ на крахмалъ, какъ на первый видимый ассимиляціонный продуктъ. Съ дальнѣйшимъ развитіемъ нашихъ свѣдѣній мы уже знакомы; указывалось также, что хлоропласты образуютъ крахмалъ не только изъ  $\text{CO}_2$ , а также и изъ находящихся въ растворѣ углеводовъ; за счетъ послѣднихъ и идетъ питаніе всѣхъ незеленыхъ частей высшаго растенія, равно какъ и всѣхъ безчисленныхъ грибныхъ и др. организмовъ, не обладающихъ хлорофилломъ и, слѣдовательно, не способныхъ ассимилировать углеродъ изъ углекислоты. Къ изученію жизненныхъ процессовъ у этихъ гетеротрофныхъ органовъ и организмовъ мы перейдемъ нѣсколько ниже.

## ГЛАВА XI.

### Ассимиляція азота автотрофнымъ растеніемъ.

Синтезирующіеся въ хлорофильномъ зернѣ углеводы даютъ, въ своихъ превращеніяхъ, длинный рядъ весьма важныхъ въ экономіи растенія веществъ, превращаясь въ вещества клѣточной оболочки, жиры и различныя органическія кислоты. Въ составъ всѣхъ ихъ входятъ лишь три элемента: углеродъ, водородъ и кислородъ. Но кромѣ нихъ въ растеніи встрѣчается масса и другихъ соединеній, содержащихъ четвертый элементъ, именно азотъ, и хотя они почти нигдѣ и не являются преобладающей по вѣсу частью, но вмѣстѣ съ тѣмъ безусловно вездѣсущи въ живыхъ клѣткахъ (смотри главу I, стр. 4).—Форма, въ которой азотъ можетъ быть усвоенъ растеніемъ, весьма различна для разныхъ типовъ растительнаго міра; въ нашемъ изложеніи мы ограничимся сначала лишь знакомствомъ съ усвоеніемъ азота зеленымъ растеніемъ, чтобы создать себѣ законченное представленіе о процессѣ воспріятія имъ питательныхъ веществъ. Къ сожалѣнію, свѣдѣнія наши въ области ассимиляціи азота далеко не такъ полны и разработаны, какъ для углерода; между тѣмъ, азоту можно приписывать еще болѣе глубокое и важное значеніе,

<sup>69)</sup> Th. de Saussure 1804. Recherches sur la Végétation. (Ostwald's Klassiker 15 и 16).



какъ питательнаго матеріала, такъ какъ само живое вещество, протоплазма, всегда содержитъ азотъ, всѣ же соединенія тройнаго типа (изъ С, Н и О) не могутъ быть отнесены къ типичнымъ носителямъ жизни.

Вернемся къ воднымъ или песчанымъ искусственнымъ культурамъ, давшимъ намъ такіе ясные результаты при изученіи потребностей растенія въ минеральныхъ веществахъ. Въ такихъ культурахъ, какъ мы видѣли, можно получить роскошное развитіе растенія, сопровождающееся значительнымъ увеличеніемъ сухого вѣса (см. стр. 129); иначе говоря, тѣ питательные растворы, которые даются растеніямъ, являются полными, заключающими всѣ необходимыя для развитія растенія вещества.

Азотъ входитъ въ составъ раствора къ видѣ нитратовъ, то въ качествѣ  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ , то какъ калийная селитра,  $\text{KNO}_3$ . Спрашивается, дѣйствительно ли необходимо давать въ растворѣ эти соединенія азота; вѣдь въ атмосферѣ растеніе могло бы, пожалуй, найти неисчерпаемый источникъ этого элемента, составляющаго  $\frac{4}{5}$  воздушной оболочки земли. Опытъ отвѣчаетъ на это безусловно отрицательно. Не смотря на то, что въ неживой природѣ есть рядъ процессовъ, переводящихъ свободный газообразный азотъ въ его соединенія, не смотря даже на то, что, какъ мы увидимъ ниже (глава XVIII), есть и растенія, какъ напримѣръ бобовыя, которыя могутъ использовать свободный азотъ атмосферы, для міра зеленыхъ растеній въ его совокупности вопросъ объ усвояемости газообразнаго азота долженъ быть рѣшенъ полнымъ отрицаніемъ.

Руководящими въ этой области являются классическія изслѣдованія Буссенго <sup>1)</sup>; характерно, что ему остались неизвѣстными особенности азотнаго питанія бобовыхъ растеній, не смотря на то, что онъ ставилъ много опытовъ и съ этими растеніями. Къ нимъ мы вернемся ниже, въ главѣ XVIII, теперь же все свое вниманіе посвятимъ обыкновеннымъ, не—бобовымъ растеніямъ, взявъ для примѣра одинъ изъ объектовъ Буссенго, декоративный подсолнечникъ (*Helianthus argophyllus*). Съ нимъ Буссенго поставилъ три серіи опытовъ: въ первой растенія развивались въ чистомъ пескѣ безъ какой либо примѣси минеральныхъ солей; особенное вниманіе было обращено на полное исключеніе соединеній азота. Во второй серіи къ тому же геску были примѣшаны зольныя составныя части и калийная селитра, а въ третьей на ряду съ золою, какъ замѣна селитры, углекислый калий (поташъ). Результаты опыта сведены въ таблицѣ:

Въ просткахъ:	Сухого вещества, считая вѣсъ съ мени = 1.	Синтезированнаго органическаго вещества въ граммахъ.	Прибыль углерода за 86 дней въ граммахъ.	Прибыль азота за 86 дней въ граммахъ.
I. Песокъ . . . . .	3.6	0.285	0.114	0.0023
II. Песокъ + зола + селитра . . . . .	198.3	21.111	8.444	0.1666
III. Песокъ + зола + поташъ . . . . .	4.6	0.391	0.156	0.0027

<sup>1)</sup> Boussingault 1860—61. Agronomie. T. I и II.



Цифровыя данныя ясно показываютъ, что въ серияхъ I и III удалось, дѣйствительно, почти совершенно устранить всякія соединенія азота: та ничтожная прибыль его, которая намѣчается въ послѣднемъ столбцѣ, зависитъ, по всей вѣроятности, отъ поглощенія газообразнаго амміака изъ воздуха. Но, наряду съ исключеніемъ изъ обихода растенія связаннаго азота рѣзко оказалось выраженной и незначительность прибыли какъ углерода, такъ и органическаго вещества, и сухого вѣса вообще. Любопытно, что увеличеніе сухого вѣса, сравнительно съ сѣменемъ, все-таки произошло, и что этотъ привѣсъ оказался болѣе значительнымъ при дачѣ зольныхъ веществъ, чѣмъ въ чистомъ пескѣ. Такимъ образомъ, того азота, который заключается въ сѣмени, оказывается достаточно, чтобы обусловить развитіе проростка въ большей степени, чѣмъ это допускаетъ ничтожно малый запасъ зольныхъ веществъ.

Еще, пожалуй, демонстративнѣе и убѣдительнѣе, чѣмъ приведенныя въ таблицѣ цифры, являются рисунки Буссенго, показывающіе различіе въ развитіи растенія на разныхъ почвахъ. На рис. 34 мы воспроизведемъ, при одинаковомъ уменьшеніи, два опытныхъ растенія Буссенго, одно (1) изъ серіи II и другое (2), которое одинаково могло бы сойти за растеніе изъ серіи I или III, такъ какъ вышнее ихъ развитіе шло почти совершенно одинаково. Прибавимъ еще, что нормальныя растенія достигли вышины въ 64—74 сантиметровъ и образовали хорошо развитое соцвѣтіе, между тѣмъ, какъ растенія, возросшія безъ азота, были ростомъ лишь около 11—14 сантиметровъ и лишь начали завязывать совершенно карликовое соцвѣтіе.

Опытъ этотъ показываетъ чрезвычайно рельефно, что атмосферный азотъ, азотъ въ газообразномъ видѣ не можетъ быть усвоенъ подсолнечникомъ <sup>2)</sup>.

Изъ него вытекаетъ затѣмъ, что калийная селитра представляетъ вполне подходящий источникъ азотистаго питанія, такъ какъ сухой вѣсъ растеній во II-ой серіи возросъ примѣрно разъ въ 60 больше, чѣмъ въ I. Это мощное нарастаніе сухого вещества представитъ особый интересъ,

<sup>2)</sup> О новыхъ доказательствахъ неспособности не-бобовыхъ растеній усвоить газообразный азотъ смотри у Otto und Kooper 1911, Landw. Jahrb. 39, 929.



Рис. 34. *Helianthus argophyllus*, выросшій: 1—съ селитрой въ почвѣ, 2—безъ нея (оба уменьшены въ одинаковомъ масштабѣ). По Буссенго <sup>1)</sup>.



если обратить вниманіе на то, какія, въ сущности, незначительныя количества селитры были даны въ распоряженіе организма. Въ культурный сосудъ, заключавшій  $1\frac{1}{2}$  килограмма песка, было понемногу, въ теченіе 3 мѣсяцевъ культуры, внесено всего 1.4 грамма калийной селитры, вполне обезпечившихъ развитіе цѣлыхъ двухъ растеній.—Со времени Буссенго было продѣлано много сотенъ водныхъ и песчаныхъ искусственныхъ культуръ и всѣ онѣ подтвердили тотъ основной результатъ, съ которымъ мы только что познакомились, именно, что для большинства цвѣтковыхъ растеній отличнымъ источникомъ азота могутъ служить соли азотной кислоты. Въ сущности, довольно безразлично для успѣха культуры, съ какимъ основаніемъ связана она; но выгоднѣе, конечно, брать тѣ соли, у которыхъ растеніе получить заразъ и необходимый ему металлическій элементъ, напр. калийную или известковую селитру, вмѣсто сравнительно дешевой натровой.

Послѣ опытовъ Буссенго, показавшихъ отличную усвояемость азотно-кислыхъ солей растеніемъ, проводившіяся особенно Либихомъ <sup>3)</sup> старыя воззрѣнія, по которымъ главнымъ источникомъ азота для растеній служили амміачныя соли, должны были отойти на задній планъ. Были даже высказываемы мнѣнія, что амміачныя соли представляютъ собой гораздо менѣе пригодный въ питательномъ отношеніи матеріалъ, чѣмъ селитра, а всѣ опытные данныя, подтверждавшія благотворное дѣйствіе амміачныхъ солей, безъ обиняковъ объяснялись тѣмъ, что вводимыя въ почву амміачныя соли оказывались въ ней переведенными въ азотно-кислыя соединенія дѣятельностью микроорганизмовъ (глава XVII). Однако, нужно думать, что такое отрицательное отношеніе къ амміачной теоріи Либиха не слѣдуетъ проводить такъ далеко. Дѣйствительно, рядъ опытовъ новѣйшаго времени <sup>4)</sup> показалъ, что и въ условіяхъ полной стерильности культуръ, т. е. въ отсутствіи всякихъ микроорганизмовъ, амміачныя соли отлично усваиваются растеніемъ, иногда даже превосходя своимъ питательнымъ значеніемъ соли азотной кислоты. Неблагопріятные результаты съ питаніемъ растеній амміачными соединеніями, нерѣдко отмѣчавшіяся въ литературѣ, зависѣли, повидимому, отъ того, что уже сравнительно небольшая концентрація ихъ плохо переносится корневой системой растеній.

Особенно рѣзко наступаютъ явленія отравленія корней при употребленіи углекислаго амміака, вреднаго, повидимому, благодаря своей щелочной реакціи; наоборотъ, сѣрноаммонійная соль и всѣ труднѣе растворимыя соединенія, какъ, напримѣръ, магнезіо-амміачная фосфорно-кислая соль, совершенно безвредны для растенія.

<sup>3)</sup> Liebig 1840. Die org. Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur. Braunschweig.

<sup>4)</sup> Pitsch 1896. Versuchstationen 47, 357. Mazé 1900. Annales Inst. Pasteur 14, 26. Treboux 1904. Ber. Bot. Ges. 22, 570. Gerlach und Vogel 1905. Cbl. Bakt. II 14, 124. Soave 1906. Annali di bot. 4, 99 (Bot. Cbl. 102, 303). Pantanelli e Severini 1910 и 1911. Staz. sperimentali agr. Ital. 43, 449; 44, 873.



Затѣмъ необходимо упомянуть и о нитритахъ, т. е. соляхъ азотистой кислоты, питательное значеніе которыхъ въ качествѣ источника азота все болѣе и болѣе выдвигается данными новѣйшей литературы <sup>5)</sup>.

Не слѣдуетъ, наконецъ, забывать и о гуминовыхъ веществахъ, всегда богатыхъ азотомъ и широко распространенныхъ въ природѣ; можно считать весьма вѣроятнымъ, хотя и не вполне доказаннымъ, что извѣстная, во всякомъ случаѣ, часть содержащагося въ нихъ азота можетъ быть использована высшими растениями <sup>6)</sup>.

Посмотримъ, какими источниками азота располагаетъ растеніе въ природѣ. Минераловъ или вообще веществъ неорганическаго происхожденія, содержащихъ связанный азотъ, или нѣтъ, или, во всякомъ случаѣ, они очень рѣдки <sup>7)</sup>.

Казалось бы, что громадныя залежи натронной (чилійской) селитры говорятъ какъ разъ противъ высказаннаго положенія; нѣтъ сомнѣнія, однако, что вся эта масса азотно-кислыхъ солей накопилась въ природѣ, какъ результатъ переработки отбросовъ организмовъ. Весьма вѣроятно, что весь азотъ, находящійся въ настоящее время въ видѣ соединеній на поверхности земли, въ былое время былъ газообразенъ и связанъ лишь позднѣйшими процессами. Такіе процессы совершаются постоянно и теперь, но на ряду съ ними немало идетъ и такихъ реакцій, которыя вновь освобождаютъ свободный газообразный азотъ изъ его сочетаній. Переходъ отъ азота свободного къ азоту связанному знаменуетъ собой для зеленого растенія созданіе цѣннаго питательнаго матеріала изъ вещества, не имѣющаго никакого питательнаго значенія, и, наоборотъ, образованіе газообразнаго азота изъ его соединеній влечетъ за собой потерю части запаса питательныхъ веществъ. Поэтому ходъ этихъ обоихъ процессовъ связыванія и освобожденія азота въ природѣ и представляетъ кардинальное значеніе для занимающаго насъ вопроса, и намъ придется на немъ остановиться нѣсколько подробнѣе; впрочемъ, мы нерѣдко будемъ ограничиваться ссылками на факты, знакомство съ которыми намъ предстоитъ въ ближайшемъ будущемъ.

Прибыль связаннаго азота можетъ быть обусловлена различными обстоятельствами. Въ лабораторіи, въ чисто природныхъ условіяхъ, постоянно идутъ два различныхъ типа процессовъ связыванія азота;

<sup>5)</sup> Gréboux 1904, цит. въ сноскѣ 4. Stutzer 1906, реф. въ Bot. Cbl. 105, 569. Schulze 1911, реф. въ Bot. Cbl. 117, 334. По Кельнеру (Keilner, Versuchstat. 72, 311) въ опытахъ Перчъябоско и Россо гречиха отлично развивалась въ вполнѣ стерильныхъ питательныхъ растворахъ, имѣя источникомъ азота исключительно лишь соли азотистой кислоты.

<sup>6)</sup> Никитинскій 1902 (Nikitinsky. Jahrb. wiss. Bot. 40, 365).

<sup>7)</sup> Эрманиъ (Erdmann 1906. Ver. Chem. Ges. 29, 1710), анализируя совершенно свободныя отъ примѣсей первозданная породы Сѣвера, нашель въ нихъ связанный азотъ, но въ чрезвычайно малыхъ количествахъ (0.028% и меньше).



съ однимъ изъ нихъ, вызываемымъ дѣятельностью микроорганизмовъ, мы подробно познакомимся ниже (глава XVIII); о другомъ скажемъ сейчасъ нѣсколько словъ. Сущностью этого, чисто химическаго процесса, является окисленіе свободнаго азота въ азотную и азотистую кислоту, идущее подъ вѣдѣніемъ электрическихъ разрядовъ и поэтому совершающееся и въ атмосферѣ, особенно во время грозы. И, дѣйствительно, каждый дождь, туманъ или снѣгъ приносятъ съ собой на поверхность земли вполне ощутимыя количества этихъ азотистыхъ соединений, какъ удалось съ исчерпывающей полнотою показать уже Буссенго <sup>8)</sup>. Наибольшія количества азотной кислоты, найденныя имъ, достигали 6 миллиграммовъ на литръ дождевой воды; обыкновенно же въ этомъ объемѣ заключается только 3, 2, 1 миллиграммовъ или даже меньше. Какойнибудь вполне определенной зависимости между числомъ грозовыхъ дней и количествомъ азотной кислоты въ осадкахъ установить не удастся; даже и въ тѣ періоды, когда грозъ не бываетъ, въ дождевой водѣ всегда оказываются въ большемъ или меньшемъ количествѣ соединенія азота. Это зависитъ, по всей вѣроятности, отъ того, что для перевода азота въ связанное состояніе достаточно уже слабыхъ электрическихъ разрядовъ, постоянно происходящихъ въ атмосферѣ, а, можетъ быть, должно быть объяснено и тѣмъ, что часть разсѣянныхъ въ воздухѣ азотно-кислыхъ солей попали въ атмосферу вмѣстѣ съ пылью, поднятой и развѣянной вѣтромъ съ поверхности почвы. Подъ тропиками содержаніе соединеній азота въ дождевой водѣ значительно превышаетъ наши европейскія цифры; въ Каракасѣ, на примѣръ, Мюнцъ и Маркано <sup>9)</sup> нашли до 16 mgr. азотной кислоты на литръ дождевой воды.

Если подвести итогъ прибыли связаннаго азота, выпадающаго вмѣстѣ съ осадками изъ атмосферы на поверхность земли, мы получимъ лишь сравнительно очень небольшія цифры: по расчетамъ Ад. Майера <sup>10)</sup> въ годъ выпадаетъ на гектаръ (около десятины) лишь немного болѣе 1 килограмма (подъ тропиками больше—до 6 килограммовъ); а между тѣмъ, по Буссенго, растенія, покрывающія ту же самую площадь, заимствуютъ въ теченіе года свыше 50 кило азота въ видѣ соединений. Необходимо принять, поэтому, что развитіе растительности на одной и той же почвѣ обуславливается въ природѣ тѣмъ, что азотосодержащія остатки отмирающаго растительнаго покрова снова поступаютъ въ почвенный слой и утилизируются новымъ поколѣніемъ организмовъ. Азотистые органическіе остатки отмершихъ растеній и животныхъ разлагаются дѣятельностью микроорганизмовъ и переводятся, во всякомъ случаѣ, въ извѣстной своей части, въ амміачныя соли (глава XVI); часть азота остается въ видѣ трудно растворимыхъ гуминовыхъ соединений. Аммонійныя соли энергично поглощаются почвеннымъ слоемъ; такимъ образомъ, въ видѣ запаса связаннаго азота фиксируется въ почвѣ часть образова-

<sup>8)</sup> Boussingault 1861. Agronomie II, 325.

<sup>9)</sup> Muntz et Marciano 1889. Compt. rend. 108, 1026.

<sup>10)</sup> A. d. Mayer. Agrikulturchemie 1, 205.



вшагося при процессахъ гніенія амміака. Другой рядъ мікробіологическихъ процессовъ вызываетъ затѣмъ окисленіе амміака до азотистой и азотной кислотъ (такъ называемая нитрификація, глава XVII).

Убыль въ соединеніяхъ азота въ природѣ можетъ быть чисто мѣстной. Образующійся при сгниваніи органическихъ остатковъ амміакъ, — если онъ не подвергается дальнѣйшему окисленію — поглощается почвой лишь отчасти; извѣстная, нерѣдко весьма значительная доля его улетаетъ въ видѣ газа въ атмосферу, гдѣ его и можно найти въ сочетаніи съ азотистой и азотной кислотами, а также въ видѣ углекислаго аммонія. И этотъ амміакъ вновь возвращается въ почву съ атмосферными осадками. По А. Майеру въ годъ выпадаетъ на гектаръ въ среднемъ около 2 килограммовъ азота въ формѣ амміака, приносимыхъ дождемъ вмѣстѣ съ тѣмъ килограммомъ азотной и азотистой кислотъ, о которомъ мы говорили раньше. Такимъ образомъ, переходъ амміака въ газообразное состояніе не знаменуетъ еще потери его для растительности вообще, но влечетъ за собой, конечно, обѣднѣніе азотомъ однихъ почвъ и обогащеніе имъ другихъ; попадая, вмѣстѣ съ осадками, въ море, онъ оказывается, конечно, потеряннымъ для наземной флоры. Такіе же процессы круговорота совершаются и съ азотной кислотой; образовавшись изъ амміака путемъ нитрификаціи, азотная кислота только тогда будетъ использована мѣстнымъ растительнымъ покровомъ, если соли ея тотчасъ же окажутся поглощенными корневою системою растительныхъ организмовъ. Иначе она, такъ какъ почва не обладаетъ по отношенію къ солямъ азотной кислоты сколько нибудь выраженными поглотительными свойствами, будетъ вымыта изъ почвеннаго слоя дождевою водою и унесена въ рѣки, а затѣмъ и въ море. Всѣ эти процессы не представляютъ собой, однако, настоящей убыли соединеній азота; въ нихъ необходимо видѣть лишь перемѣщенія запасовъ его съ мѣста на мѣсто на поверхности земли; несравненно важнѣе, съ общей точки зрѣнія, процессы, приводящіе къ освобожденію азота въ газообразномъ видѣ изъ его соединеній, т. е. къ настоящей убыли послѣднихъ. Въ циклѣ развитія высшихъ растений процессовъ образованія газообразнаго азота не наблюдается никогда<sup>11)</sup>; вообще говоря, высшее растеніе обходится съ поглощаемымъ имъ азотистымъ матеріаломъ чрезвычайно бережливо, никогда не растрачивая его, какъ типично, наоборотъ, для животнаго міра. Освобожденіе азота констатировано, зато, при различныхъ мікробіологическихъ процессахъ разложенія органическихъ веществъ (глава XVI), а также и при явленіяхъ горѣнія ихъ. Эта убыль въ соединеніяхъ азота была бы уже невозвратимой, если бы не существовало организмовъ, способныхъ утилизировать газообразный азотъ. Такіе организмы извѣстны теперь въ довольно большемъ разнообразіи; ихъ жизнедѣятельность является, несомнѣнно, чрезвычайно важной для круговорота азота въ природѣ.

Къ знакомству съ этими организмами мы вернемся нѣсколько позже (глава XVIII); ясное представленіе о сущности процессовъ, вызываемыхъ

<sup>11)</sup> Castoro 1904. Versuchstat. 60, 41.



ими, теперь было бы для насъ еще затруднительнымъ. Укажемъ лишь, что, несмотря на широкую разработку въ послѣднія десятилѣтія вопроса о связываніи газообразнаго азота, мы все же не имѣемъ никакихъ данныхъ о его количественныхъ въ природѣ соотношеніяхъ, такъ что и нельзя вполне опредѣленно сказать, преобладаютъ ли на земной поверхности процессы убыли или прибыли соединеній азота, или же объ эти реакціи взаимно уравниваются другъ друга. Если вспомнить, что вначалѣ на землѣ не было, по всей вѣроятности, ни слѣда соединеній азота, можно было бы, пожалуй, предполагать, что и теперь еще продолжается этотъ процессъ избыточнаго связыванія азота, приводящій къ нарастанію его запаса на землѣ; а съ этимъ связана и возможность существованія на земной поверхности все большаго и большаго количества организмовъ.

Въ связи съ формою, въ которой находится связанный азотъ въ природѣ, стоитъ и поглощеніе его растеніемъ:

1) Почвенный азотъ въ видѣ абсорбированнаго амміака или азотно-кислыхъ солей почвеннаго раствора поступаетъ въ растеніе чрезъ его корневую систему.

2. Находящійся въ атмосферѣ газообразный амміакъ можетъ быть поглощенъ непосредственно листовою поверхностью зеленого растенія.

3. Выпадающія вмѣстѣ съ осадками соединенія азота могутъ быть, опять-таки, вмѣстѣ съ дождевою водою восприняты листьями растительныхъ организмовъ.

Сколько нибудь существеннымъ для экономіи зеленого растенія является, конечно, лишь первый случай; правда, вполне доказана возможность поглощенія газообразнаго амміака листьями зеленого растенія<sup>12)</sup>; но практически процессъ этотъ не можетъ играть замѣтной роли въ природѣ, такъ какъ въ атмосферномъ воздухѣ содержатся лишь ничтожныя слѣды амміака. Обогащеніе воздуха газообразнымъ амміакомъ можетъ происходить лишь вблизи значительныхъ массъ естественнаго удобрения (прѣющаго навоза); въ этихъ случаяхъ вполне допустимо, что окружающая растительность способна пышнѣе развиваться за счетъ утилизируемаго ею изъ атмосферы азотнаго питанія<sup>13)</sup>. Не нужно, однако, забывать, что уже въ сравнительно небольшихъ концентраціяхъ амміакъ оказывается ядовитымъ и утилизація его зеленымъ листомъ ограничена, поэтому, лишь очень узкими рамками.—Точно также, несомнѣнна и способность зеленыхъ листьевъ воспринимать вмѣстѣ съ водою осадковъ и различныя соединенія азота, растворенныя въ ней, но и здѣсь количества этихъ веществъ оказываются настолько незначительными, что вполне исчезаютъ въ общемъ балансѣ и единственнымъ, въ сущности, источникомъ для азота у зеленыхъ растеній является почвенный слой.

<sup>12)</sup> Schloesing. 1874. Compt. rend. 78, 700.

<sup>13)</sup> Kerner. 1887. Pflanzenleben, 1, 60.



Посмотримъ теперь, сколько азота содержится въ почвѣ; начнемъ съ естественныхъ, никогда не бывшихъ подъ культурою почвъ. Содержаніе въ нихъ амміака было многократно опредѣляемо; не касаясь обширной по этому вопросу литературы, приведемъ нѣсколько цифръ, полученныхъ Бауманомъ<sup>14)</sup>.

На 1 килограммъ сухаго почвеннаго матеріала содержится амміачнаго азота въ миллиграммахъ:

Суглинокъ, образовавшійся изъ гранитовъ	(Фихтельгебирге)	22.27
Продукты вывѣтриванія гнейсовъ	"	11.05
" " порфировъ	(Рейнпфальцъ)	17.71
" " песчаниковъ	"	4.43
" " базальтовъ	(Рейнпфальцъ)	23.37
Лѣссы, не содержащіе перегноя	(Мюнхенъ)	6.58
Песчанья почвы	(Шробенгаузенъ)	2.23
Торфяниковыя почвы	(Мюнхенъ)	1.60

Такимъ образомъ, содержаніе амміака въ различныхъ необработанныхъ и никогда не удобрявшихся почвахъ сильно колеблется: больше всего его въ почвахъ, образовавшихся изъ гранитовъ и базальтовъ, меньше всего въ песчаныхъ и торфяниковыхъ почвахъ. Вместе съ тѣмъ, наблюдается быстрое паденіе въ содержаніи амміака, по мѣрѣ углубленія въ болѣе глубокіе почвенные горизонты.

Опредѣляя количество азотной кислоты въ необработанныхъ почвахъ, тотъ же авторъ наталкивался обычно лишь на такіе исчезающіе ея слѣды, что какія либо количественныя опредѣленія оказывались совершенно неосуществимыми.

Итакъ, вообще говоря, растеніе въ природныхъ условіяхъ располагаетъ въ почвѣ лишь очень незначительными количествами соединеній азота; если, тѣмъ не менѣе, растенія и способны пышно развиваться, то лишь благодаря указаннымъ выше особенностямъ строенія корневой системы, позволяющимъ имъ использовать сразу значительный объемъ почвы, извлекая изъ него въ достаточныхъ количествахъ даже и очень бѣдно представленныя въ почвѣ соединенія. Нужно думать, однако, что азотъ нерѣдко оказывается въ почвѣ въ „минимумѣ“ и количествомъ его соединеній и опредѣляется пышность развитія растительности въ природѣ<sup>15)</sup>.

Непрерывное другъ за другомъ развитіе поколѣній растительныхъ организмовъ на естественныхъ почвахъ служитъ, во всякомъ случаѣ, непосредственнымъ доказательствомъ того, что дикія растенія широко одарены способностью добывать себѣ необходимый имъ азотъ. Иныя соотношенія представляютъ наши культурныя растенія.

<sup>14)</sup> А. Baumann. 1887. Versuchstation. 33, 247.

<sup>15)</sup> Cp. Vater 1909. Tharandt. forstl. Jahrb. 59, 213.



Сельскій хозяинъ, снимая урожай съ своего участка, обѣдняетъ его, на ряду съ зольными веществами, и значительнымъ количествомъ соединеній азота. Среднимъ числомъ съ гектара почвы отчуждается въ годъ по 50 килограммовъ азота въ видѣ урожая; при естественномъ возвратѣ въ видѣ атмосферныхъ осадковъ, едва-едва достигающемъ 3 килограммовъ, такіа потери чрезвычайно быстро привели бы къ сильнѣйшему обѣдненію почвы азотомъ, если бы хозяинъ не восполнялъ ихъ путемъ удобренія.

Часть азота, отчужденнаго съ поля, оказывается затѣмъ въ изверженіяхъ скота и въ нихъ возвращается на поле; этимъ, въ главныхъ чертахъ, и объясняется благотворное дѣйствіе навоза на искусственныя культуры, извѣстное и примѣняемое съ давнѣйшихъ временъ въ наиболѣе примитивныхъ по методамъ полевыхъ культурахъ. Однако и этого содержанія соединеній азота въ навозѣ далеко не достаточно, чтобы покрыть всю убыль. Часть азота, снятаго съ поля въ видѣ урожая, поступаетъ въ продажу или непосредственно въ видѣ растительныхъ продуктовъ или же переработанная въ мясо животного; та же часть, которая поступаетъ въ навозъ, превращается, главнымъ образомъ, въ амміачныя соединения, легко теряющія азотъ при частичномъ улетучиваніи амміака или вымываніи образовавшейся путемъ нитрификаціи селитры; дальнѣйшимъ источникомъ потерь могутъ служить процессы освобожденія свободнаго азота, идущіе нерѣдко въ навозныхъ кучахъ. Изъ этихъ сопоставленій становится ясною вся неизбѣжность искусственныхъ азотистыхъ удобреній для рациональнаго сельскаго хозяйства. Въ качествѣ таковыхъ уже давно примѣняется добываемая въ громадныхъ Перуанскихъ залежахъ натронная селитра (такъ называемая чилійская селитра); первыя попытки ея примѣненія были сдѣланы въ Англій въ 30-хъ годахъ прошлаго столѣтія; и теперь еще примѣняется она въ громадныхъ количествахъ. Наряду съ селитрой, какъ удобрительное средство, примѣняется и сѣрнокислый амміакъ, получаемый въ видѣ побочнаго продукта при газовомъ производствѣ; его удобрительное дѣйствіе почти также сильно, какъ и селитры. Чрезвычайно важны, затѣмъ, для сельскаго хозяйства тѣ растенія, которыя связываютъ атмосферный азотъ; о нихъ рѣчь будетъ въ XVIII-й главѣ. Въ послѣднее время техника выработала методы дешеваго перевода газообразнаго азота атмосферы въ его соединенія; однимъ изъ нихъ является, между прочимъ, такъ называемый циан-амидъ кальція,  $\text{Ca}(\text{CN})_2$ , разлагаемый въ почвѣ микробиологическими процессами до амміака, поглощаемого и используемого уже высшими растеніями<sup>16)</sup>. Другими техническими удобрительными продуктами является добываемая при помощи электрической вольтовой дуги известковая селитра, непосредственно уже годная для цѣлей удобренія.

Зная, какія соединенія азота могутъ быть перерабо-

<sup>16)</sup> Gerlach. 1904. Jahrb. d. D. Landw.-Ges., стр. 33. Löhns 1903. Cbl. Bakt. II. 14, 878.



таны растеніемъ, установивъ, что поглощеніе ихъ обусловливается почти исключительно дѣятельностью корневой системы, мы должны перейти теперь къ вопросу, гдѣ и какъ усваиваются соединенія эти въ тѣлѣ растенія, вопросу, еще сравнительно мало выясненному экспериментальнымъ путемъ.

Конечными продуктами ассимиляціи азота растеніемъ являются, несомнѣнно, бѣлковыя вещества. Мы уже не разъ отмѣчали эти соединенія, какъ особенно существенныя для жизни организма; поэтому остановимся здѣсь на нихъ нѣсколько болѣе подробно. Къ сожалѣнію, во всѣхъ работахъ, давшихъ въ послѣдніе годы такой могучій толчокъ изученію химизма бѣлковыхъ веществъ<sup>17)</sup>, бѣлки растительнаго происхожденія постоянно оставались на заднемъ планѣ. Мы не можемъ поэтому сказать съ увѣренностью, встрѣчаются ли у растеній тѣ же типы бѣлковыхъ соединеній, которые такъ характерны для животнаго міра и сравнительно плохо ориентированы и въ вопросѣ о специфическихъ отличіяхъ растительныхъ бѣлковъ. Естественно, поэтому, что нашъ небольшой обзоръ, въ основу котораго положены изслѣдованія Конгейма, будетъ страдать значительной неполнотой.

Бѣлковые или протеиновыя вещества не удастся охарактеризовать по химическому ихъ составу, выразивъ его опредѣленной химической формулой, какъ мы это дѣлали, напримѣръ, для углеводовъ или жировъ. Въ составъ ихъ входятъ обычно 5 элементовъ: Н, О, N, С, S; нерѣдко къ нимъ присоединяется и Р. Относительныя количества этихъ составныхъ частей колеблются въ широкихъ предѣлахъ и данныя процентныхъ ихъ соотношеній даютъ, въ сущности, весьма мало для ближайшаго съ ними знакомства. Общими для всѣхъ бѣлковыхъ веществъ являются нѣкоторыя физическія ихъ свойства, характерныя «бѣлковыя» реакціи и, въ особенности, типичныя по своему постоянству продукты распада; эти три ряда признаковъ заставляютъ предполагать, что въ классѣ бѣлковъ мы имѣемъ, дѣйствительно, естественную группу соединеній, а не случайную пеструю смѣсь веществъ, еще не распредѣленныхъ по другимъ, лучше изученнымъ группамъ соединеній органической химіи.

Съ физической точки зрѣнія особенно характерны коллоидальныя свойства бѣлковыхъ веществъ. Всѣ бѣлки не способны диффундировать ни черезъ животныя перепонки, ни сквозь растительный пергаментъ; очевидно, здѣсь играютъ роль особенно крупныя размѣры ихъ молекулъ. Растворы бѣлковыхъ веществъ сравнительно очень нестойки; уже при воздѣйствіи весьма слабыхъ агентовъ бѣлокъ легко выпадаетъ изъ раствора и съ этой, такъ называемой, коагуляціей связаны обычно очень глубокія измѣненія въ частицѣ; бѣлковый коагулятъ сохраняетъ

<sup>17)</sup> См. указаніе на стр. 5 учебника физиологической химіи и своды Консейма (Conheim. Chemie du Eiweisskörper. Braunschweig. 2 Aufl.), Косселя (Kosel, 1901. Ber. Chem. Ges. 34, 3214), Гофмейстера (Hofmeister 1902. Ergebn. der Physiologie 1 (Biochemie). и Эмиля Фишера (Emil Fischer 1907. Sitzungsber. Berl. Akad.).



способность разбухать, но уже не переходитъ въ растворъ безъ какихъ либо глубокихъ химическихъ измѣненій. Коагуляцію бѣлковъ можно вызвать прибавленіемъ спирта, повышеніемъ температуры до кипѣнія, сильными минеральными кислотами и такъ называемыми реактивами на алкалоиды (фосфорно-вольфрамовой кислотой, танниномъ и пр.). При помощи высаливанія (особенно сѣрно-амміачною солью) удается, однако, перевести бѣлки въ осадокъ, нерѣдко даже кристаллической формы, безъ какого либо химическаго ихъ измѣненія; полученные путемъ высаливанія бѣлки сохраняютъ всю свою исходную растворимость.

Реактивами на бѣлки могутъ служить, съ одной стороны, указанные выше коагулирующіе агенты, а съ другой, и рядъ соединений, дающихъ характерныя красочныя „бѣлковыя“ реакціи. Перечислимъ здѣсь наиболѣе важныя изъ нихъ.

1. Біуретовая реакція. Подщелоченный растворомъ ѣдкой щелочи ( $\text{NaHO}$ ) растворъ бѣлковыхъ веществъ даетъ, при прибавленіи нѣсколькихъ капель слабаго раствора мѣднаго купороса сине-фіолетовую, до красноватой окраску.

2. Ксантопротеиновая реакція. При нагреваніи бѣлка съ крѣпкой азотной кислотой получается желтое окрашиваніе.

3. Миллонова реакція. Кипяченіе съ растворомъ азотно-кислой ртути, содержащимъ нѣкоторое количество азотистой кислоты даетъ осадокъ, окрашенный въ различные оттѣнки краснаго цвѣта, отъ розоваго до темно-, почти черно-краснаго.

4. Реакція Молиша. Прибавленіе спиртоваго раствора а-нафтола и концентрированной сѣрной кислоты вызываетъ появленіе фіолетовой окраски.

5. Реакція на сѣру. При кипяченіи съ ѣдкой щелочью ( $\text{NaHO}$ ) и солью свинца выпадаетъ черный осадокъ сѣрнистаго свинца.

Всѣ эти реакціи обуславливаются, за исключеніемъ одной лишь біуретовой, не всей частицей бѣлка въ ея полномъ составѣ, а отдѣльными, входящими въ ея составъ химическими группировками; Миллонова реакція, напимѣръ, обнаруживаетъ другую элементарную группировку, чѣмъ реакція на сѣру, а эта—другую, чѣмъ реакція Молиша. Бѣлковая частица состоитъ, по представленію химиковъ, изъ ряда сочетанныхъ другъ съ другомъ группировокъ или „ядеръ“, къ познанію которыхъ ближе подошли путемъ изученія процессовъ расщепленія бѣлка. Особенно цѣнные результаты достигнуты при помощи гидролиза бѣлковой частицы, не вызывающаго, повидимому, сколько-нибудь глубокихъ распадений въ самихъ продуктахъ гидролиза. Гидролитическое расщепленіе бѣлковыхъ веществъ можетъ быть воспроизведено и минеральными кислотами при нагреваніи, и дѣятельностью энзимъ (протеазы, сравни главы XII и XIII); и въ томъ, и въ другомъ случаѣ процессъ распада приводитъ къ однимъ и тѣмъ же продуктамъ; въ дальнѣйшемъ мы будемъ говорить, главнымъ образомъ, объ энзиматическомъ распадѣ.



Частица натурального бѣлка подѣ дѣйствіемъ протеолитическихъ энзимъ распадается сначала на молекулы меньшаго размѣра, но еще обладающія многими характерными для бѣлковъ свойствами; образуются альбумозы, уже неспособныя къ коагуляціи, но легко высаливаемые изъ раствора: изъ альбумозъ получаютъ затѣмъ пептоны, потерявшіе уже и способность къ высаливанію, но дающіе еще біуретовую реакцію. Продукты дальнѣйшаго расщепленія уже не даютъ и этой реакціи, т. е. уже не представляютъ собой бѣлковой частицы; альбумозы же и пептоны можно еще считать бѣлками, хотя, на примѣръ, многіе пептоны и не содержатъ совершенно сѣры. При расщепленіи пептоновъ, наряду съ углеводами, амміакомъ и гуминовыми веществами, получаютъ, какъ главная масса продуктовъ распада, аминокислоты, изъ числа которыхъ большая часть выдѣлена въ чистомъ видѣ, изучена съ точки зрѣнія строенія частицы и даже получена синтетическимъ путемъ. Перечислимъ вкратцѣ эти соединенія <sup>18)</sup>.

### I. Жирный рядъ.

1. Моноаминокислоты: Гликоколь, аланинъ, аминоионово-леріановая кислота, лейцинъ, изолейцинъ. — Серинъ. — Аспарагиновая кислота; глутаминовая кислота.

2. Діаминокислоты: Лизинъ, аргининъ.

3. Сѣросодержащія аминокислоты: Цистеинъ, цистинъ.

### II. Ароматическій рядъ.

Фенилаланинъ, тирозинъ.

### III. Гетероциклическія соединенія.

Пирролидинкарбоновая кислота (пролинъ), триптофанъ, оксипролинъ.

Добавимъ къ этому перечисленію, что изъ числа указанныхъ выше бѣлковыхъ реакцій ксантопротеиновая и Миллонова реакціи указываютъ на присутствіе тирозиннаго «ядра», реакція Молиша вызывается присутствіемъ углеводной группы, а реакція на сѣру обнаруживаетъ сѣросодержащія группировки; только одна біуретовая реакція указываетъ на связанную цѣпь бѣлковой молекулы.

Весьма вѣроятно, что всѣ эти аминокислоты образуются при гидролитическомъ расщепленіи безъ какого либо глубокаго измѣненія частицы бѣлка. Иначе говоря, бѣлковая молекула состоитъ въ общемъ и цѣломъ изъ большого числа различныхъ и различнымъ образомъ сочетанныхъ другъ съ другомъ аминокислотъ. И дѣйствительно, путь къ синтезу бѣлковъ намѣченъ опытами Фишера <sup>19)</sup>, которому удалось, сочетая другъ съ другомъ аминокислоты по двѣ или по нѣскольку, получить такъ

<sup>18)</sup> По Абдергальдену (Abderhalden 1906. Lehrbuch der physiol. Chemie. стр. 160. Berlin).

<sup>19)</sup> E. Fischer, 1906. Untersuchungen über Aminosäuren, Polypeptide und Protein, Berlin.



называемые полипептиды, т. е. соединенія, стоящія уже очень недалеко отъ настоящихъ пептоновъ.

Будущая группировка бѣлковыхъ веществъ должна, несомнѣнно, стоять въ прямой связи съ составомъ ихъ изъ различныхъ аминокислотъ. Теперь же приходится довольствоваться совершенно случайнымъ подраздѣленіемъ, основаннымъ на признакахъ растворимости, легкости осажденія и т. п. Мы сгруппируемъ бѣлковыя тѣла слѣдующимъ образомъ:

### I. Настоящіе бѣлки.

1. Альбумины. Растворимы въ чистой водѣ и могутъ быть получены въ кристаллическомъ видѣ.

2. Глобулины. Нерастворимы въ чистой водѣ. Растворимы въ слабыхъ растворахъ нейтральныхъ солей; по удаленіи солей выпадаютъ изъ нихъ въ неизмѣненномъ видѣ.

3. Нуклеоальбумины. Содержать фосфоръ.

II. Протеиды. Сложныя сочетанія бѣлковъ съ другими веществами; молекулы еще болѣе сложны, чѣмъ у настоящихъ бѣлковъ.

1. Нуклеопротеиды. Соединенія бѣлка съ „нуклеиномъ“; сохраняются, главнымъ образомъ, въ клѣточномъ ядрѣ.

2. Гемоглобины. Соединенія бѣлка и гематина; однимъ изъ продуктовъ гематина является гематопорфиринъ; см. стр. 174.

Насколько извѣстно, настоящіе растительные бѣлки относятся, главнымъ образомъ, къ типу глобулиновъ и нуклеоальбуминовъ. Альбумины встрѣчаются, во всякомъ случаѣ, гораздо рѣже <sup>20)</sup>.

Вернемся теперь къ поставленному нами основному вопросу, гдѣ и какъ совершается ассимиляція азотной кислоты и амміака въ растеніяхъ.

Несомнѣнно, что азотнокислыя соли легко могутъ быть восприняты изъ почвы корнями растенія. Непроницаемость плазмы для нитратовъ, находящая себѣ такое яркое выраженіе въ примѣненіи калийной селитры ( $KNO_3$ ) для воспроизведенія плазмолиза, лишь очень относительна и не обнаруживается въ случаѣ такихъ слабыхъ растворовъ, которые растеніе встрѣчаетъ въ землѣ.

Воспріятіе и передвиженіе нитратовъ по растенію нетрудно иногда прослѣдить при помощи дифениламина; нерѣдко, однако, реакція эта оказывается задержанной различными побочными процессами, такъ что на основаніи отрицательныхъ ея результатовъ еще нельзя судить объ отсутствіи нитратовъ.

<sup>20)</sup> Сравнительно трудной растворимостью растительнаго бѣлка, на которую указывалъ еще Винтерштейнъ (Winterstein. 1901. Ber. Bot. Ges. 19, 326) объясняются, повидимому, тѣ странные случаи, когда въ растительной клѣткѣ не удавалось вовсе найти бѣлковыхъ соединеній, какъ напр. у *woherii* (Reinke 1883, цит. по *Theoretische Biologie* 1901, стр. 326); весьма вѣроятно, что экстрагированіе по методу Винтерштейна, при помощи 20% соляной кислоты, раствора барита и т. п. дало бы возможность открыть бѣлокъ и въ этихъ случаяхъ.



У многихъ растений поглощенная изъ почвы азотная кислота чрезвычайно быстро исчезаетъ, подвергаясь, очевидно, дальнѣйшей переработкѣ; у другихъ нитраты сначала накапливаются въ значительномъ количествѣ и расходуются лишь на болѣе позднихъ стадіяхъ развитія растенія, напримѣръ, ко времени образованія плодовъ. Изъ числа нашихъ культурныхъ растений; а к о п л я ю щ и х ъ н и т р а т ы, назовемъ: табакъ, свекловицу, подсолнечникъ, картофель и пшеницу. У двухъ послѣднихъ количество нитратовъ можетъ достигать 1,5—2,8%, при расчетѣ на сухое вещество. Еще больше селитры (до 15%) скопляется въ клѣткахъ амарантуса (*Amaranthus*) и нѣкоторыхъ другихъ такъ называемыхъ сорныхъ растений какъ напримѣръ у лебеды (*Chenopodium*), крапивы и т. п. Наибольшія количества нитратовъ заключаютъ, обычно, корни растенія; меньше ихъ содержится въ стеблѣ и листьяхъ и совсѣмъ не бываетъ ихъ въ сѣменахъ. Всѣ эти растенія, какъ показала Франкъ <sup>21)</sup>, содержать въ своихъ тканяхъ нитраты лишь тогда, когда соединенія эти были поглощены ихъ корневою системою; если же ихъ выращивать въ питательномъ растворѣ, не содержащемъ соединенія азота, или заключающемъ лишь амміачныя соли, нитратовъ въ нихъ не окажется совершенно. Отсюда слѣдуетъ съ полной несомнѣнностью, что нитраты не образуются, какъ предполагали Бертелло и Андрэ <sup>22)</sup>, въ самомъ растеніи, а воспринимаются, какъ таковые, изъ окружающей ихъ среды и отлагаются лишь про запасъ въ клѣткахъ растенія.

Гдѣ и въ какихъ условіяхъ совершается въ растеніи дальнѣйшая переработка воспринятой азотной кислоты, приводящая, въ концѣ концовъ, къ образованію бѣлковыхъ веществъ, остается еще очень темнымъ и спорнымъ вопросомъ; общепринятымъ лишь является возрѣніе, что къ синтезу бѣлковъ изъ нитратовъ способны всѣ вообще растительныя клѣтки. Было время, когда господствовало мнѣніе, что образованіе бѣлковыхъ соединеній идетъ только въ хлоропластахъ и только на свѣту <sup>23)</sup>. Неправильность его была доказана тѣмъ, что, какъ показали изслѣдованія ряда ученыхъ <sup>24)</sup>, нитраты несомнѣнно могутъ быть переработаны далѣе не содержащими пигмента клѣтками и, приэтомъ, въ полной темнотѣ. Не мало, однако, и здѣсь крупныхъ разногласій. Такъ, напримѣръ, по Годлевскому, количества бѣлка, образованнаго на свѣту, значительно превышаютъ синтезъ его въ темнотѣ и, слѣдовательно, руководящая роль въ образованіи бѣлковыхъ веществъ въ природѣ принадлежитъ зеленому листу. Къ этому необходимо еще прибавить, что, по мнѣнію Годлевскаго, свѣтъ непосредственно вліяетъ благоприятствующимъ образомъ на синтезъ бѣлковъ, а не какъ факторъ, обуславливающий накопленіе углеводовъ при ассимиляціи углерода. Возможно, что свѣтъ важенъ здѣсь лишь въ процессѣ окончательной пере-

<sup>21)</sup> Frank 1888. Landw. Jahrb. 17, 421.

<sup>22)</sup> Berthelot et André 1884. Comptes rendus 99, 683.

<sup>23)</sup> Schimper 1888. Bot. Ztg. 46, 65; 1890. Flora 73, 207.

<sup>24)</sup> Zaleski 1900. Bot. Cbl. 87, 277. Suzuki 1898. Bot. Cbl. 75, 289. Godlewski 1903. Bull. acad. Crac. 313.

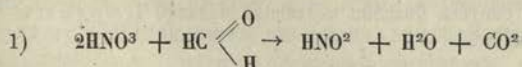


работки первыхъ продуктовъ ассимиляции (напр., въ реакціи сочетанія въ цѣпь бѣлковой молекулы составляющихъ ее аминокислотъ). Въ другихъ случаяхъ удалось, однако, доказать <sup>25)</sup>, что въ темнотѣ образуется ровно столько же бѣлка, сколько и на свѣту, если только имѣется достаточно большой запасъ углеводовъ. Можетъ быть, та энергія, которая въ другихъ условіяхъ доставляется свѣтовымъ лучемъ, здѣсь является результатомъ окисленія этихъ углеводовъ.

Также недостаточны наши свѣдѣнія и о мѣстѣ переработки амміака. Накопленія его въ тканяхъ, столь частаго для нитратовъ, никогда не наступаетъ; повидимому, вслѣдъ за воспріятіемъ, растеніе тотчасъ перерабатываетъ аммонійныя соли. Впрочемъ неизбѣжность этого вытекаетъ изъ того, что амміачныя соли сами по себѣ ядовиты. Но гдѣ происходитъ переработка этихъ солей и играетъ ли при этомъ какую либо роль свѣтовой лучъ, мы не знаемъ <sup>26)</sup>.

Переходя теперь къ химизму синтеза бѣлковыхъ веществъ, придется, за недостаткомъ какихъ либо опредѣленныхъ данныхъ, оставаться лишь на почвѣ предположеній. Весьма вѣроятнымъ является мнѣніе, что синтезъ бѣлковой частицы въ главныхъ своихъ чертахъ представляетъ собой процессъ, обратный гидролитическому ихъ расщепленію. Первой ступеню должно служить образованіе аминокислотъ, затѣмъ синтезируются полипептиды, пептоны и альбумозы и, наконецъ, настоящіе бѣлки.

Посмотримъ, какимъ образомъ можно себѣ представить образованіе аминокислотъ. Возможно, что процессъ этотъ сводится къ сочетанію азота съ углеводами. Такъ, напримѣръ, Абдергальденъ <sup>27)</sup> выставляетъ предположеніе, что глицероза (C<sup>3</sup>H<sup>6</sup>O<sup>3</sup>) можетъ явиться исходнымъ для синтеза аминокислотъ матерьяломъ; онъ же указываетъ и на то, что изъ глюкозы путемъ образованія глюкозамина могутъ формироваться аминокислоты. Эрленмейеръ jun. <sup>28)</sup> доказалъ возможность образованія гликоля, простѣйшей аминокислоты, изъ глюксилевой кислоты; послѣдняя представляетъ собой алдоглицидокислоту состава CO<sup>2</sup>H—CHO, и была находима въ незрѣлыхъ плодахъ. Франценъ <sup>29)</sup> показалъ, однако, что всѣ α-кетоникислоты, изъ которыхъ легко получить соответственными реакціями высшія аминокислоты, въ растеніяхъ не встрѣчаются вовсе. Онъ выставляетъ гипотезу, что образованіе аминокислотъ идетъ по типу Штреккероваго синтеза. Первыми ступенями являются азотистая кислота и образующійся изъ нея ціанистый водородъ, съ одной стороны, и первый продуктъ ассимиляціи углерода—формальдегидъ,—съ другой. Ціанистый водородъ, сочетаясь съ алдегидомъ, даетъ оксинитрилъ, переходящій въ α-аминокислоты подъ дѣйствіемъ амміака и производящихъ омыленіе агентовъ. Въ случаѣ аминокислотной кислоты (гликоля) процессъ этотъ выразился бы, напримѣръ, рядомъ слѣдующихъ реакцій:



<sup>25)</sup> Zaleski 1909. Ber. Bot. Ges. 27, 56.

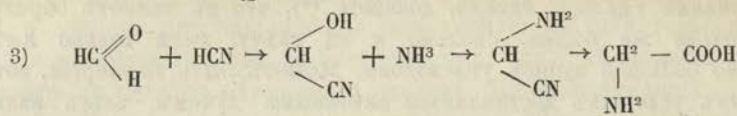
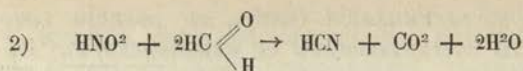
<sup>26)</sup> Laurent et Marchal 1904. Bull. acad. Bruxelles, Cl. des sc. 53. Hansteen 1899. Jahrb. wiss. Bot. 33, 417.

<sup>27)</sup> Abderhalden Phys. Chemie 1906, стр. 330.

<sup>28)</sup> Erlenmeyer und Kunlin 1902. Ber. Chem. Ges. 35, 2438.

<sup>29)</sup> Franzen 1900. Sitzb. Heidelb. Akad. 9 Abt. Смотри у него же критику теоріи синтеза бѣлковъ по Леву. Сравни Loeuw. 1912. Bioch. Zeitsch. 41, 224.





Формальдегидъ.

Оксинитрилъ.

Гликоколь.

Такимъ же образомъ могутъ быть получены и всѣ остальные аминокислоты, образующіяся при гидролизѣ бѣлка; всѣ они являются  $\alpha$ -аминокислотами. Первымъ продуктомъ ассимиляціи азота въ растеніяхъ, по этой теоріи, является, слѣдовательно, синильная кислота. И на самомъ дѣлѣ оказывается, что это соединеніе крайне широко распространено въ растительныхъ тканяхъ, хотя и не въ свободномъ состояніи, а въ видѣ глюкозидовъ. Во всѣхъ этихъ случаяхъ синильная кислота является, по всей вѣроятности, въ видѣ соединеній, играющихъ роль побочныхъ продуктовъ обмѣна веществъ; тѣ же массы, гораздо болѣе значительныя, которыя идутъ на образованіе аминокислотъ, ускользаютъ, вѣроятно, отъ наблюденія. Изъ ботаниковъ въ защиту теоріи образованія бѣлка чрезъ стадію синильной кислоты особенно убѣжденно высказывался Трейбъ<sup>30)</sup>. Исслѣдованія Францена показали, что подобное направленіе процесса является весьма вѣроятнымъ; однако еще далеко нельзя считать эту гипотезу вполне доказанной<sup>31)</sup>.

Другіе авторы<sup>32)</sup>, впрочемъ, относятся къ гипотезѣ Францена совершенно отрицательно. Образованіе бѣлка, съ цианистымъ водородомъ, какъ промежуточнымъ продуктомъ, представляетъ, во всякомъ случаѣ, кружный путь, такъ какъ послѣ образованія цианистыхъ соединеній необходимо еще вторичное воздѣйствіе того же амміака, между тѣмъ какъ образованіе гликоля можно себѣ представить непосредственно идущимъ изъ амміака и формальдегида. Изъ продукта уплотненія формальдегида, гликолевого алдегида, легко могутъ быть получены, съ одной стороны, гликолевая кислота, а съ другой гликоль, т. е. органическая кислота и одинаковаго строенія спиртъ. Соединяясь съ амміакомъ и теряя частицу воды, гликолевая кислота даетъ гликоколь, простѣйшую аминокислоту. Такимъ же образомъ изъ глицериноваго алдегида образуется глицеринъ и глицериновая кислота, а отъ послѣдней легко вывести серинъ. Для полученія высшихъ аминокислотъ пришлось бы предположить предварительное образованіе полимеровъ формальдегида съ 5 или 6 атомами углерода въ частицѣ, или же выводить ихъ уже изъ серина.

Возможность превращенія алдегида въ соответствующую кислоту и спиртъ (реакція К а н н и ц а р о) доказана, во всякомъ случаѣ, для животнаго организма<sup>33)</sup>; едва ли можно, поэтому, сомнѣваться, что эта реакція протекаетъ также гладко и въ растительныхъ клеткахъ. Путемъ ея формируются исходные матеріалы не только для синтеза бѣлковъ, но и лецитиновъ и жировъ, такъ что въ тѣснѣйшей связи съ образованіемъ формальдегида въ растеніи стоятъ и дальнѣйшіе процессы образованія бѣлковыхъ веществъ, синтеза лецитиновъ и жировъ.

Нѣсколько иную теорію синтеза бѣлковъ выставилъ недавно Баудишъ<sup>34)</sup>. На ней мы не станемъ останавливаться.

<sup>30)</sup> Treub. 1895. Annales jard. Buitenzorg 13, 1; 1905 (Ser. 2) 4, 86; 1907 (Ser. 2) 6, 79; 1909 (Ser. 2). 8, 85. Euler Pflanzenchemie 3, 134.

<sup>31)</sup> Совершенно неясно также, почему нитраты ассимилируются лишь въ присутствіи солей кальція (Ernakow 1908. Bot. Cbl. III, 99).

<sup>32)</sup> Trier. 1912. Ueber einfache Pflanzenbasen und ihre Beziehungen zum Aufbau der Eiweisstoffe und Lecithine. Berlin.

<sup>33)</sup> Parnas, Batelli und Stern, сравни Trier (цит. въ 32) стр. 34.

<sup>34)</sup> Baudisch. 1911. Ber. Chem. Ges. 44, 1009; 1912. Cbl. Bakt. II 32, 520.



Принимая аминокислоты за первую ступень въ процессѣ синтеза бѣлковыхъ веществъ, естественно удостовѣриться, присутствуютъ ли онѣ въ сколько нибудь замѣтномъ количествѣ въ растительныхъ тканяхъ. И дѣйствительно, вездѣ, гдѣ ихъ искали, ихъ и находили въ достаточномъ количествѣ, но, къ сожалѣнію, во всѣхъ, безъ исключенія, случаяхъ, недостаетъ достаточно опредѣленнаго критерія, чтобы быть увѣренными, являются ли эти аминокислоты звеньями въ процессѣ синтеза бѣлковъ, или же просто продуктами ихъ распада. А мы увидимъ скорѣ, что процессъ распада бѣлковъ постоянно совершается въ растительномъ организмѣ. Особенно часто встрѣчается въ растенияхъ аспарагинъ, нерѣдко накапливающийся въ клѣткахъ въ очень значительныхъ количествахъ. Онъ не принадлежитъ къ числу продуктовъ гидролитическаго расщепленія бѣлковыхъ веществъ, но чрезвычайно близокъ къ постоянно получающейся при гидролизѣ аспарагиновой кислотѣ, являясь ея амидомъ. По Францену, при омыленіи нитриловъ получаютъ также подобныя амиды. Такимъ образомъ, и аспарагинъ могъ бы быть продуктомъ непосредственнаго синтеза. Прянишникову<sup>35)</sup> удалось, дѣйствительно, доказать энергичное образованіе аспарагина въ темнотѣ за счетъ нитратовъ.

Но способно ли растеніе, если въ него искусственно вводить аминокислоты, амиды или близкія имъ по химическому характеру соединенія, синтезировать изъ нихъ бѣлки, и какія условія необходимы для этого?

Уже сравнительно давно<sup>36)</sup> пробовали замѣнять въ водныхъ культурахъ нитраты или аммонійныя соли мочевиной, гликоколемъ, аспарагиномъ, лейциномъ, тирозиномъ, гуаниномъ, креатиномъ, гипсуровой и мочевой кислотами и т. п. и дѣлали заключеніе о синтезѣ бѣлковъ по наступавшему значительному привѣсу сухого вещества. Несомнѣнно, однако, что переходъ отъ этихъ соединеній далеко не всегда прямъ: нерѣдко сначала наступаютъ расщепленія предлагаемыхъ продуктовъ. Это вполне установлено, напримѣръ, для гипсуровой кислоты: она распадается на бензойную кислоту и гликоколь и лишь одинъ гликоколь усваивается далѣе. Всѣ перечисленные соединенія легко разлагаются микроорганизмами съ выдѣленіемъ амміака. И если постоянно выставляются утвержденія, что образованія амміака не могло быть обнаружено въ томъ или другомъ опытѣ, это еще не можетъ служить безусловнымъ доказательствомъ, что амміакъ, дѣйствительно, не было. Возможно, напримѣръ, предположить, что амміакъ, по мѣрѣ образованія, тотчасъ же поглощался растеніемъ. Рѣшающимъ въ этомъ вопросѣ могло бы быть лишь полное исключеніе изъ опытовъ микроорганизмовъ, о чемъ стали заботиться лишь въ самое послѣднее время<sup>37)</sup>.

<sup>35)</sup> Prjanischnikow 1910. Ber. Bot. Ges. 28, 253.

<sup>36)</sup> Литературу смотри у Pfeffer, Physiologie 1, 397.

<sup>37)</sup> Baessler 1887, Versuchsstat. 33, 231 и особенно Lutz 1899. Ann. sc. nat. (7) 7, 1; 1903. Compt. rend. 140, 380 (по Bot. Cbl. 104, 317 Лутцъ сдѣлалъ сводку своимъ опытамъ въ Bull. Soc. Bot. France 52, 194).—Hutchinson 1911. Cbl. Bakt. II 30, 513.



Во всякомъ случаѣ, едва ли можно сомнѣваться, что многія аминокислоты и другія органическія азотсодержація вещества могутъ цѣлкомъ покрывать потребность зеленого растенія въ азотъ. Однако, образованіе бѣлковъ за счетъ этихъ соединений идетъ далеко не такъ гладко и легко, какъ можно было бы ожидать. Очень можетъ быть, что это зависитъ и отъ чисто побочныхъ обстоятельствъ, напримѣръ, отъ недостаточной проницаемости плазматической перепонки для даваемыхъ азотистыхъ соединений. Но, вмѣстѣ съ тѣмъ, почти совершенно несомнѣнно, что растительный организмъ не въ состояніи, исходя не посредственно изъ простѣйшей аминокислоты, синтезировать и болѣе сложныя. Нужно думать, наоборотъ, что воспріятыя аминокислоты сначала распадаются, отщепляя аммиакъ. А такъ какъ бѣлковыя вещества состоятъ кромѣ того всегда изъ сложныхъ сочетаній многихъ аминокислотъ, то и нельзя ожидать, чтобы внесеніе одной какой либо изъ нихъ въ питательный растворъ могло бы привести къ рѣзкому стимулированію синтетическихъ процессовъ. Другое дѣло, если въ распоряженіе растительнаго организма предоставить ту сложную смѣсь аминокислотъ, которая получается путемъ энзиматическаго расщепленія бѣлковыхъ соединений; очень вѣроятно, что въ этомъ случаѣ и въ растительномъ организмѣ бѣлковый синтезъ пойдетъ значительно повышеннымъ темпомъ, какъ показали, между прочимъ, Абдергальденъ <sup>38)</sup> на опытахъ съ высшими животными.—Сравнительно недавно Лефевръ <sup>39)</sup> пытался показать, что зеленыя растенія на свѣту и въ питательномъ растворѣ, заключающемъ смѣсь аминокислотъ, значительно нарастаютъ въ своемъ сухомъ вѣсѣ даже и тогда, когда въ окружающей ихъ атмосферѣ нѣтъ и слѣда углекислоты. По всей вѣроятности, однако, результаты опытовъ его обусловлены тѣмъ, что аминокислоты вначалѣ расщеплялись вплоть до углекислоты, изъ которой уже затѣмъ на свѣту и формировались углеводы. Вообще говоря, для синтеза бѣлковъ изъ аминокислотъ, повидимому, необходимо, какъ мы и отмѣчали уже выше, присутствіе углеводовъ <sup>40)</sup>. Съ другой стороны, данныя искусственнаго синтеза бѣлковыхъ веществъ, давшія блестящіе результаты вплоть до образованія полипептидовъ, показали, что для этого процесса нѣтъ необходимости въ какихъ либо иныхъ, кромѣ аминокислотъ, соединеній; не лишено, поэтому, нѣкоторой вѣроятности предположеніе, что углеводы при синтезѣ бѣлка въ растеніи играютъ исключительно энергетическую роль (сравни стр. 229).

Въ рядѣ работъ <sup>41)</sup> выяснено было также путемъ точнаго химическаго анализа, что въ покоящихся и начинающихъ проростать луковицахъ, клубняхъ или корняхъ наступаетъ синтезъ бѣлка и безъ погло-

<sup>38)</sup> Abderhalden 1912. Synthese der Zellbausteine, Berlin.

<sup>39)</sup> Lefèvre 1906. Rev. gén. de bot. 18, 143. Grafe 1909. (Sitzungsb. Wien. Akad. 118. 1, 1133) показали, что аминокислоты не только не поглощаются корневой системой растений, но отзываются на ней нѣрѣдко весьма губительно.

<sup>40)</sup> Hansteen 1899. Jahrb. wiss. Bot. 33. 417. Malinjak. 1900. Rev. de bot. 12, 337. Reinhardt und Suschkow 1905. Bot. Cl. Beih. 18. I, 133.

<sup>41)</sup> Zaleski 1901. Ber. bot. Ges. 19, 331. Iwanoff 1901. Versuchstat. 55, 78.

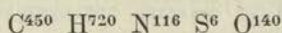






Наряду съ углеродомъ и азотомъ „ассимилируются“ въ растеніи и всѣ необходимыя зольныя составныя части; для большинства изъ нихъ, во всякомъ случаѣ, мы должны предполагать переходъ въ органическія соединенія. Но такъ какъ свѣдѣнія наши о судьбѣ зольныхъ элементовъ чрезвычайно недостаточны, нельзя и думать о сколько нибудь планомѣрномъ знакомствѣ съ ходомъ ассимиляціи большей части минеральныхъ веществъ; намъ придется ограничиться лишь нѣсколькими словами, формулируя свѣдѣнія наши объ ассимиляціи сѣры и фосфора. Знакомство съ ними будетъ здѣсь вполнѣ умѣстно, такъ какъ сѣра входитъ въ составъ всѣхъ бѣлковыхъ веществъ, фосфоръ-же характеренъ для нѣкоторыхъ изъ нихъ.

Источникомъ сѣры бѣлковыхъ соединеній являются исключительно лишь воспринятыя корневой системой растенія сульфаты. Несомнѣнно, что при образованіи бѣлковой частицы должно совершаться ихъ возстановленіе; но гдѣ происходитъ оно и въ какихъ условіяхъ, мы не знаемъ. Тѣ трудности, съ которыми мы уже встрѣтились при изученіи ассимиляціи азота, возрастаютъ еще болѣе, когда изслѣдователь подходит къ процессу ассимиляціи сѣры: стоитъ лишь вспомнить о томъ, что половина по вѣсу бѣлковой частицы состоитъ изъ углерода, 15—19% падаетъ на азотъ, и лишь 0.4% до 2%—на сѣру. Если, вмѣстѣ съ Гофмейстеромъ<sup>44)</sup>, выразить составъ бѣлковой частицы серумальбумина формулой:



и предположить, что и въ растеніи находятся такіе же сложные бѣлки, окажется, что на 75 частей углерода ассимилируется лишь одинъ пай сѣры. — Потребленіе сульфатовъ при образованіи бѣлковой частицы должно быть, такимъ образомъ, сравнительно очень незначительнымъ.

По Шимперу<sup>45)</sup>, ассимиляція сѣрной кислоты происходитъ на свѣту въ хлорофильномъ зернѣ, какъ и ассимиляція углерода; едва ли, однако, возрѣніе его достаточно обосновано; гораздо болѣе вѣроятно, что условія ассимиляціи сѣрной и азотной кислотъ сходны другъ съ другомъ.

Въ составъ нѣкоторыхъ бѣлковыхъ тѣлъ входитъ и фосфоръ; мы уже знаемъ, что растеніе поглощаетъ изъ почвы исключительно одни фосфаты; весьма вѣроятно, что и въ дальнѣйшемъ въ составъ бѣлковой молекулы вступаетъ частица фосфорной кислоты безъ какихъ либо глубокихъ ея измѣненій, во всякомъ случаѣ безъ процессовъ возстановленія. По Постернаку<sup>46)</sup> ассимиляція фосфора въ зеленомъ листѣ совершается путемъ непосредственнаго сочетанія формальдегида съ фосфорной кислотой. Образующаяся при этомъ оксиметилфосфорная кислота (фитиновая кислота) была найдена дѣйствительно Постернакомъ въ растительныхъ тканяхъ, но представляетъ ли она первый продуктъ

<sup>44)</sup> Сравни Cohnheim 1904, цит. въ сноскѣ 17.

<sup>45)</sup> Schimper 1890. Flora 73, 207.

<sup>46)</sup> Posternak 1900. Rev. gén. de bot. 12, 3.

<sup>47)</sup> Iwanoff. 1904. Bot. Cbl. 101, 488.







Источникомъ углерода служить для зеленыхъ растений исключительно атмосферная углекислота, перерабатываемая ими въ зеленомъ листѣ, при помощи солнечнаго свѣта, въ сложныя органическія соединенія—углеводы; изъ нихъ наиболѣе замѣтнымъ, бросающимся въ глаза является крахмалъ.

Источникомъ азота является прежде всего азотная кислота въ видѣ солей; изъ нея, въ сочетаніи съ углеводами и синтезируются бѣлковыя вещества.

Синтезъ бѣлковъ, повсей вѣроятности, можетъ итти въ большей части живыхъ клѣтокъ; солнечная энергія для него не является необходимой. Въстѣ съ тѣмъ, однако, весьма вѣроятно, что большая часть бѣлковъ образуется въ зеленыхъ органахъ растенія.

Своей способностью ассимилировать углекислоту и азотную кислоту растеніе представляетъ рѣзкій антитезъ высшему животному, не способному произвести синтеза ни углеводовъ, ни бѣлковъ изъ этихъ простѣйшихъ соединеній.

Но было бы крупной ошибкой думать, что въ этомъ коренится какое либо основное различіе между организмомъ растенія и организмомъ животного; мы вскорѣ увидимъ, что есть немало растений съ совершенно инымъ ходомъ обмѣна веществъ, растеній, не способныхъ, напримѣръ, къ синтезу бѣлковъ изъ нитратовъ, или же нуждающихся, въ качествѣ органическаго питанія, въ углеводахъ.

Съ другой стороны, не лишено вѣроятности, что и среди низшихъ животныхъ найдутся, при болѣе пристальномъ изученіи ихъ физиологій, и такіе типы, которые по питанію своему болѣе или менѣе приближаются къ схемѣ питанія зеленого растенія.

## ГЛАВА XII.

### Утилизациа ассимилятовъ въ растеніи I.

Переводъ въ растворъ запаснаго матеріала сѣмянъ.  
Энзимы.

Далеко не въ каждой клѣткѣ высшаго растенія есть хлорофильныя зерна; уже въ листовыхъ черешкахъ и ткани стеблей хлорофиллоносныхъ клѣтокъ значительно меньше, чѣмъ безцвѣтныхъ; въ подземныхъ органахъ, корняхъ и корневищахъ зеленого пигмента не бываетъ вовсе,



да и сами листья, вначалѣ безцвѣтные, приобретаютъ свою яркую зеленую окраску лишь ко времени полного своего развитія.

Безцвѣтныя клѣтки, какъ мы уже знаемъ, неспособны къ синтезу углеводовъ за счетъ углекислоты; весь питательный матеріалъ долженъ быть, слѣдовательно, заимствованъ ими у сосѣднихъ зеленыхъ клѣтокъ. Отсюда необходимо слѣдуетъ, что ассимиляты, синтезированные зеленымъ листомъ, должны быть перемѣщены, чтобы покрыть потребность въ нихъ въ другихъ частяхъ растительнаго организма. Необходимость такого перемѣщенія сохраняетъ всю свою силу лишь по отношенію къ одному типу ассимилятовъ, именно углеводамъ, такъ какъ, — нужно думать, — за счетъ ихъ и въ безхлорофильныхъ клѣткахъ можетъ идти, даже въ отсутствіи свѣта, процессъ синтеза бѣлковъ. Конечно, если въ зеленомъ листѣ въ качествѣ ассимилятовъ накаплиются и бѣлковые вещества, и они, по всей вѣроятности, примутъ участіе въ общемъ передвиженіи.

Нетрудно доказать наличность выходенія изъ листа скопляющихся въ немъ матеріаловъ, особенно углеводовъ. Въ ближайшей главѣ будетъ указано, что переполненный крахмаломъ листъ теряетъ всѣ свои запасы въ теченіе одной ночи; то обстоятельство, что, отрѣзывая листъ, мы тѣмъ самымъ препятствуемъ потерѣ имъ его крахмальныхъ запасовъ, съ несомнѣнностью показываетъ, что исчезаніе крахмала въ листѣ, остающимся связаннымъ съ несущею его вѣтвью, зависитъ отъ передвиженія ассимилятовъ по черешку въ стеблевая части, а не отъ какой-либо переработки ихъ на мѣстѣ.

Крахмалъ представляетъ самъ по себѣ твердое, нерастворимое въ водѣ тѣло, неспособное ни къ пассивнымъ, ни къ активнымъ передвиженіямъ изъ клѣтки въ клѣтку. Иначе говоря, переносъ крахмала возможенъ лишь тогда, когда онъ перестаетъ быть таковымъ и, химически видоизмѣнившись, превращается въ растворимый углеводъ. Крупныя бѣлковыя частицы также испытываютъ сначала болѣе или менѣе глубокое расчлененіе и передвигаются затѣмъ уже въ этомъ новомъ, легче поддающемся диффузій состояніи. Въ видѣ такихъ новыхъ продуктовъ передвигаются изъ зеленыхъ листьевъ ассимилированныя ими органическія вещества, направляясь въ тѣ органы, которые лишены способности самостоятельно ассимилировать углекислоту.

Потребленіе ассимилятовъ, разнесенныхъ по разнымъ органамъ растенія, обусловливается затѣмъ тѣми многообразными функціями, которыя связаны съ жизнью клѣтки; намѣтимъ рядъ главнѣйшихъ процессовъ, идущихъ съ затратою матеріала.

1. Продукты ассимиляціи служатъ строительнымъ матеріаломъ; перемѣщеніе ихъ направляется туда, гдѣ идетъ созидательная работа въ тѣлѣ растенія, т. е. къ точкамъ роста стебля и корня, а также и къ различнымъ образовательнымъ тканямъ (камбіямъ). Тамъ вещества эти служатъ для постройки новыхъ клѣтокъ.

2. Продукты ассимиляціи отлагаются въ видѣ запасныхъ питательныхъ веществъ; на мѣстѣ возникновенія, или гдѣ нибудь въ другомъ мѣстѣ ассимиляты отлагаются въ видѣ не-



подвижного запаса, или позднѣе утилизируются для цѣлей постройки новыхъ клѣтокъ и т. п.

3. Продукты ассимиляціи подвергаются окисленію и снова превращаются въ тѣ исходныя простыя тѣла, изъ которыхъ въ зеленомъ листѣ были синтезированы ихъ сложныя молекулы. Этотъ, такъ называемый обратный метаморфозъ совершенно неизбѣженъ въ жизненномъ круговоротѣ растительной клѣтки; вещества, разлагающіяся при немъ, даютъ источникъ движущей силы для явленій жизни. Ихъ можно было бы назвать энергетическимъ (оборотнымъ) матеріаломъ клѣтки.

4. Такъ какъ обмѣнъ веществъ обычно сопровождается и переносомъ ихъ по тѣлу растенія, можно выдѣлить еще и группу странствующихъ матеріаловъ. — Нужно, конечно, имѣть въ виду, что подраздѣленіе это, какъ основанное цѣликомъ на функціяхъ тѣхъ или другихъ веществъ въ тѣлѣ растенія, нисколько не связано съ химизмомъ ихъ. Четыре намѣченныхъ типа веществъ могутъ быть химически различны, но могутъ быть также представлены однимъ и тѣмъ же соединеніемъ, какъ, напримѣръ, глюкозой, играющей роль то первичнаго ассимилята, то странствующаго пластического матеріала, то вещества строительнаго, то запаснаго и, наконецъ, энергетическаго.

Наиболѣе естественнымъ было бы начать ближайшее знакомство съ передвиженіемъ и превращеніями продуктовъ ассимиляціи съ процесса удаленія ихъ изъ зеленого листа. Удобнѣе, однако, отправною точкой избрать превращеніе запасныхъ питательныхъ веществъ, являющихся, въ сущности, такими же ассимилятами, прошедшими лишь вторичный процессъ отложенія про запасъ. Во вмѣстилищахъ запасныхъ питательныхъ веществъ отлагается обычно такая масса запаснаго матеріала, что за ихъ счетъ растенія могутъ, нерѣдко въ теченіе долгаго времени, развиваться въ полной темнотѣ, не нуждаясь въ новообразованіи органическаго матеріала на свѣту. Въ зеленыхъ листьяхъ, наоборотъ, содержится обычно мало запаснаго матеріала; они быстро опоражниваются и легко, поэтому, страдаютъ, перенесенные въ темноту. Ясно, поэтому, что большая часть изслѣдованій, которыхъ намъ придется теперь коснуться, произведена надъ магазинами запасныхъ веществъ, главнымъ образомъ, надъ сѣменами. Разобравшись въ ихъ обмѣнѣ, негрудно будетъ постичь круговоротъ вещества и въ зеленыхъ листьяхъ.

Существенной частью сѣмени является зародышъ. Онъ представляетъ собой небольшое, иногда даже микроскопически мелкое растеньице съ однимъ или двумя сравнительно хорошо развитыми листовыми органами, такъ называемыми сѣмядолями; всѣ же остальные части его находятся еще въ зачаточномъ состояніи. Кромѣ сѣмядолей можно бываетъ, обыкновенно, различить еще такъ называемую почечку, т. е. точку роста стебля, окруженную нѣсколькими зачаточными листочками, а на противоположномъ концѣ зачаточнаго стебелька точку роста будущаго корня. Зародышъ нерѣдко оказывается окруженнымъ особою тканью,



эндоспермомъ, одѣтымъ, въ свою очередь, наружной сѣмянной кожурой. Въ моментъ отдѣленія отъ материнскаго растенія сѣмя, обычно, совершенно не способно къ дальнѣйшему развитію, такъ какъ при созрѣваніи оно настолько высыхаетъ, что какія бы то ни было явленія роста становятся безусловно невозможными.

Первые же шаги дальнѣйшаго развитія зародыша обуславливаются поэтому, наряду съ благоприятными условіями температуры и аэраціи, прежде и главнѣе всего доступомъ воды. Насосавшись ею, сѣмя начинаетъ проростать: корешокъ пробиваетъ сѣмянную кожуру и, выйдя на свободу, вбуравливается въ землю; за нимъ изъ подъ сѣмянной кожуры показывается и стебелекъ, распуская надъ поверхностью почвы листовую систему. Лишь съ того момента, когда листья молодого растеньица позеленѣютъ подъ вліяніемъ лучей солнца, оно становится уже на свои ноги и можетъ питаться самостоятельно, своими ассимилятами; весь же процессъ развитія до этой минуты возможенъ лишь за счетъ тѣхъ питательныхъ веществъ, которые были отложены въ сѣмени материнскимъ организмомъ.

Обычно запасовъ этихъ столько, что ихъ хватаетъ на гораздо болѣе продолжительное развитіе, чѣмъ бываетъ нужно въ естественныхъ условіяхъ; изъ крупныхъ сѣмянъ (напр. боба) можно вырастить въ темнотѣ весьма значительной величины растенія, развивающіяся цѣликомъ за счетъ запасныхъ питательныхъ веществъ. Запасъ этотъ можетъ находиться и въ самомъ зародышѣ, отлагаясь, напримѣръ, въ значительно увеличивающихся въ своихъ размѣрахъ сѣмядоляхъ. Въ другихъ сѣменахъ мѣстомъ отложенія питательныхъ запасовъ служитъ эндоспермъ, т. е. особая ткань, морфологически и по происхожденію независимая отъ зародыша.

Въ качествѣ питательнаго матеріала въ сѣменахъ встрѣчаются, какъ азотсодержація, такъ и безазотистыя органическія вещества, а наряду съ ними и составныя части золы. Любопытно, что эти три основныхъ категоріи запасныхъ матеріаловъ отлагаются въ сѣмени далеко не въ тѣхъ отношеніяхъ, въ какихъ они расходуются развивающимся растеньицемъ. Если бы такія соотношенія оказывались бы выдержанными, то при проростаніи въ темнотѣ и воспріятіи проросткомъ исключительно одной дистиллированной воды, всѣ питательные матеріалы были бы исчерпаны одновременно. Прорастая въ естественныхъ условіяхъ, проростокъ, какъ мы уже говорили, быстро пускаетъ въ землю свои корешки, находя въ ней необходимое минеральное питаніе; возможность получения его извнѣ уже на первыхъ шагахъ проростанія и объясняетъ, безъ сомнѣнія, сравнительную бѣдность сѣмянъ неорганическимъ запаснымъ матеріаломъ. Отъ этого же зависѣло также, въ опытахъ Годлевскаго <sup>1)</sup>, лучшее развитіе въ темнотѣ растеньицъ сурѣпки (*Raphanus*) при культурѣ ихъ на растворѣ питательныхъ солей, вмѣсто дистиллированной воды. Лишь получая извнѣ минеральныя соли могли они вполне использовать

<sup>1)</sup> Godlewski 1879. Vol. Ztg. 37, 97.



запасъ органическихъ веществъ, достигнувъ, при этомъ, двойнаго, въ сравненіи съ культивированными на чистой водѣ, живого вѣса. Если въ запасныхъ магазинахъ сѣмени преобладаютъ безазотистые матеріалы, остановка въ развитіи проростка наступитъ раньше, если не давать ему нитратовъ, или если они не будутъ достаточно быстро, въ отсутствіи свѣта, ассимилированы. Обратный случай извѣстенъ для сѣмянъ многихъ бобовыхъ: въ моментъ остановки развитія проростковъ въ темнотѣ въ нихъ заключается еще очень много азотсодержащихъ органическихъ соединений, отложенныхъ въ запасной ткани въ гораздо большемъ, относительно, количествѣ, чѣмъ безазотистые продукты. Предѣлъ развитія и здѣсь обусловливается, такимъ образомъ, веществомъ, находящимся въ „минимумѣ“ (сравни стр. 133).

Роль запасныхъ веществъ сѣмени несутъ обыкновенно такія соединения, которые или совершенно нерастворимы въ водѣ, или же образуютъ коллоидальные растворы. Растеніе выгадываетъ этимъ, во-первыхъ, то, что сберегается мѣсто отложеніемъ не содержащихъ воды матеріаловъ, а, во-вторыхъ, и тѣмъ, что оказывается обойденной возможностью высокихъ осмотическихъ давленій, связанныхъ съ повышеніемъ концентраціи кристаллоидныхъ тѣлъ. Соотношеніи эти рѣзко мѣняются, когда вмѣстѣлища запасныхъ веществъ остаются переполненными водой.

Въ качествѣ безазотистыхъ питательныхъ веществъ сѣмени наиболѣе часто встрѣчаются крахмалъ, клѣтчатка и жиры, роль азотистыхъ запасныхъ продуктовъ играютъ бѣлки.

Переходя къ ближайшему знакомству съ раствореніемъ и мобилизаціей запасныхъ веществъ, мы начнемъ наше изложеніе съ крахмала, типичнаго запаснаго матеріала, къ тому же особенно подробно изученнаго.

Мы уже указывали, что неизмѣненный химически крахмалъ нерастворимъ въ водѣ. Полученіе растворимыхъ продуктовъ изъ крахмала можетъ быть осуществлено искусственно, внѣ растенія, весьма разнообразными путями. Сама вода при высокихъ температурахъ вызываетъ раствореніе крахмала, сначала переводя его въ клейстеръ, а затѣмъ и въ декстрины, и сахаръ. Быстро осахариванія крахмала достигаютъ при помощи нагрѣванія съ минеральными кислотами (напр., соляной кислотой); при раствореніи крахмала при помощи щелочей, азотно-кислаго кальція, хлоралгидрата получается уже не глюкоза, а другіе продукты. Въ растительной клѣткѣ зерна крахмала оказываются облеченными, какъ во время наростанія своего, такъ и при раствореніи, слоемъ бѣлковой стромы хроматофора и не могутъ, поэтому, придти въ непосредственное соприкосновеніе ни съ кислотами, ни съ щелочами. Процессъ растворенія крахмала въ растеніи идетъ подъ воздѣйствіемъ вещества совершенно своеобразнаго характера, такъ называемой діастазы, принадлежащей къ физиологической группы энзимъ или ферментовъ.

Діастаза вырабатывается живымъ организмомъ, но функционировать можетъ и внѣ его. Растворъ этого агента удобнѣе всего приготовить,



растирая богатыя крахмаломъ, начавшія проростать сѣмена, напр. ячмень, и экстрагируя ихъ затѣмъ нагрѣтой до 50° водой; вмѣстѣ съ другими растворимыми тѣлами въ воду переходить и діастаза; полученную такимъ образомъ солодовую вытяжку и примѣняютъ для изученія типичнѣйшихъ свойствъ энзимъ.

Если къ раствору діастазы прибавить нѣсколько крахмала, черезъ нѣсколько времени станетъ замѣтно раствореніе его, идущее совершенно также, какъ и въ неповрежденномъ проростающемъ сѣмени (рис. 37, на стр. 252). Крахмаль различнаго происхожденія оказывается, приэтомъ, неодинаково стойкимъ. Для полученія конечныхъ продуктовъ растворенія скорѣе и удобнѣе дѣйствовать энзимомъ на оклейстеризованный крахмаль. За происходящей реакціей легко слѣдить, производя время отъ времени іодныя пробы; сначала интенсивная синяя окраска становится все слабѣе и слабѣе, смѣняясь красноватыми оттѣнками; въ концѣ концовъ исчезаетъ и всякое окрашивание отъ іода. Типично мѣняется и видъ самого клейстера: изъ трудноподвижной и опалесцирующей студени мы получаемъ совершенно прозрачный и легко подвижный растворъ. Крахмаль оказывается уже цѣликомъ исчезнувшимъ, а вмѣсто него въ растворѣ находятся декстринъ и мальтоза<sup>2)</sup>. Наличие мальтозы не трудно установить экспериментально, такъ какъ растворъ пріобрѣтаетъ характерную способность возстановлять Фелингову жидкость (щелочной растворъ мѣднаго купороса).

Отдѣльныя стадіи осахариванія крахмала еще не вполне изучены. Если бы крахмальное зерно было вполне однороднымъ по химическому своему составу, или же состояло лишь изъ двухъ, сравнительно близкихъ другъ къ другу веществъ ( $\alpha$  и  $\beta$ -амилозы Мейера<sup>3)</sup>), можно было бы весь процессъ растворенія представить себѣ въ видѣ распадѣнія крупной частицы амилозы (крахмала) на болѣе мелкія декстринныя и, при дальнѣйшемъ присоединеніи воды, превращенія ихъ въ мальтозу. Макеннъ и Грушевская<sup>4)</sup>, высказались недавно, однако, за гораздо болѣе сложный ходъ химическаго распаदा крахмальнаго зерна, считая, что гидролизъ его діастазой идетъ совершенно иначе, чѣмъ думали раньше. Они предполагаютъ, что крахмальныя зерна состоятъ изъ „амилозы“ и „амилопектина“, двухъ соединений, по всей вѣроятности сходныхъ съ тѣми гранулѣзой и целлюлѣзой, которыя Негели еще давно считалъ главными составными частями крахмальнаго зерна. По даннымъ Грушевской амилоза цѣликомъ растворяется подъ дѣйствіемъ 1% раствора щелочи; нерастворяется одинъ лишь амилопектинъ, образующій оболочку крахмальнаго зерна и остающійся при обработкѣ щелочью въ видѣ пустыхъ разорванныхъ мѣшковъ. По Макенну на амилопектинъ приходится до 20%, по Грушевской даже до 40% по вѣсу крахмальнаго зерна. Къ обработкѣ горячей водой эти составныя части крахмальнаго зерна относятся также совершенно различно: амилопектинъ не растворяется<sup>4)</sup>, обуславливая характерную липкость крахмальнаго клейстера, амилоза же переходитъ въ растворъ и при охлажденіи выдѣляется вновь (въ видѣ сферокристалловъ?). Іодная реакція, повидимому, вызывается

<sup>2)</sup> Lintner und Dull 1893. Ber. Chem. Ges. 26, 2333. A. Meyer 1895. Die Stärkekörner. Jena.

<sup>3)</sup> Maquenne 1906. Bull. Soc. de Chim. de Paris 35; 1908 Comptes rend. Acad. Paris. 146, 542. Gruzewska 1908. Тамъ-же 146, 540; 1911 152, 785.

<sup>4)</sup> Очищенный діализомъ амилопектинъ растворяется уже и въ холодной водѣ. Gruzewska. 1911, цит. въ сноскѣ 3.



исключительно лишь амилозой, а не амилопектином; последнее соединеніе отличается также значительнымъ содержаніемъ минеральныхъ веществъ.

Такимъ образомъ, осахариваніе крахмальныхъ зеренъ или крахмального клейстера проходитъ два различныхъ этапа; сначала быстро превращается въ мальтозу амилоза крахмала; затѣмъ понемногу (въ теченіе нѣсколькихъ дней) совершается гидролизъ амилопектина, приводящій къ образованію декстриновъ, мало по малу превращающихся, въ свою очередь, въ мальтозу.

Едва ли, впрочемъ, въ работахъ Макенна и Грушевской мы имѣемъ исчерпывающія изслѣдованія надъ строеніемъ и процессомъ распада крахмального зерна<sup>5)</sup>; разнообразіе возрѣній въ этой области необыкновенно велико. Мы не будемъ, однако, на нихъ долѣе останавливаться.

Осахариваніе крахмала вытяжкой изъ солода становится замѣтнымъ, при соответственной температурѣ, уже черезъ нѣсколько минутъ. Диастазу можно извлечь водой или глицериномъ не только изъ проростающаго ячменя, но и изъ различныхъ другихъ сѣмянъ; присутствіе ея констатировано также и въ цѣломъ рядѣ крахмалосодержащихъ растительныхъ тканей, а затѣмъ и въ пищеварительныхъ сокахъ животныхъ (въ слюнѣ, въ сокѣ панкреатической железы и т. п.). Несомнѣнно, что диастазы различнаго происхожденія неодинаковы; констатированы были глубокія различія какъ въ природѣ получаемыхъ при помощи ихъ продуктовъ, такъ и въ отношеніи къ воздѣйствію внѣшнихъ факторовъ. Нужно думать, такимъ образомъ, что существуетъ нѣсколько различныхъ диастазъ.

Весьма вѣроятно, далѣе, что превращеніе крахмала въ декстрины вызывается одной диастазой, а дальнѣйшее осахариваніе декстрина до мальтозы,—уже другой. Удастся, во всякомъ случаѣ, нагревая вытяжку изъ солода до 80°, уничтожить способность заключающейся въ немъ диастазы образовывать мальтозу<sup>6)</sup>, не затронувъ почти совершенно ея декстринообразовательную силу. Распадъ декстрина идетъ также далеко не всегда однимъ и тѣмъ же порядкомъ; иногда въ числѣ продуктовъ получается одна лишь мальтоза, въ другихъ же случаяхъ можно открыть и глюкозу. Въ послѣднемъ случаѣ наступаетъ, слѣдовательно, дальнѣйшее гидролитическое разложеніе и мальтозы на двѣ частицы глюкозы. Повидимому даже и тѣ энзимы, которыя вызываютъ превращеніе крахмала только до мальтозы, могутъ значительно различаться другъ отъ друга по природѣ промежуточныхъ продуктовъ реакціи<sup>7)</sup>. При

<sup>5)</sup> Съ ботанической точки зрѣнія данныя Грушевской возбуждаютъ большія сомнѣнія. Весь ходъ образованія крахмального зерна говоритъ противъ того, чтобы периферическіе его слои состояли изъ другого химическаго вещества, чѣмъ слои внутренніе. Крахмальное зерно можетъ постоянно наростать все далѣе и далѣе, отлагая, слѣдовательно, все новыя и новыя наружныя слои; если бы они состояли исключительно изъ амилопектина, необходимо долженъ бы былъ идти процессъ превращенія его въ амилозу, по мѣрѣ накопленія внаружи новыхъ его слоевъ. Но тогда и не могло бы быть такого глубокаго химическаго различія между амилопектиномъ и амилозой, о которомъ говоритъ Макеннъ.

<sup>6)</sup> Сравни Duclaux 1899. *Traité de Microbiologie II. Diastases*, стр. 400. Paris.

<sup>7)</sup> Сравни Beijerinck. 1895. *Cbl. Bakt.* II, 1, 221.



сравненіи энзиматическаго растворенія съ ходомъ реакціи при дѣйствіи соляной кислоты характерно выступаетъ типичное различіе: и въ томъ, и въ другомъ случаѣ мы приходимъ къ одному и тому же результату, растворенію крахмала, связанному съ присоединеніемъ частицы воды; но энзимы обладаютъ несомнѣнно гораздо болѣе узкими границами своей реактивности, чѣмъ кислоты. Для того, чтобы перевести крахмалъ въ глюкозу, достаточно взять одну какую либо кислоту, энзиматическое же превращеніе его требуетъ присутствія уже ряда различныхъ агентовъ, выполняющихъ каждый небольшую, специфически ему присущую ступень превращенія. Совершенно то же можно сказать и объ остальныхъ энзимахъ. Такимъ образомъ, въ этихъ веществахъ мы имѣемъ гораздо болѣе тонкіе реактивы, чѣмъ кислоты; то громадное значеніе, которое приобрѣла въ современной физиологической химіи энзимологія и объясняется этими свойствами энзимъ.

Что касается химической природы энзимъ, то прежде всего нужно имѣть въ виду, что наша солодовая вытяжка далеко не является чистымъ растворомъ діастазы, да что и вообще до сихъ поръ не удалось изолировать эти агенты изъ пестрой смѣси сопровождающихъ ихъ веществъ.

При прибавленіи къ вытяжкѣ спирта получается осадокъ, дающій бѣлковую реакцію и обнаруживающій, послѣ новаго растворенія въ водѣ, характерныя амилолитическія свойства діастазы, хотя и нѣсколько ослабленны<sup>8)</sup>. Если вытяжку нагрѣть нѣсколько выше 80°, опять таки выпадаетъ бѣлковый осадокъ, увлекающій съ собой энзиму, но уже потерявшую свою активность и не способную больше осахаривать крахмалъ. Само собой напрашивается предположеніе, что діастаза представляетъ собой бѣлковое вещество, коагулирующее подъ вліяніемъ высокой температуры<sup>9)</sup>. Однако, возрѣніе это ни въ какомъ случаѣ не можетъ считаться установленнымъ; наоборотъ, въ послѣднее время все болѣе и болѣе склоняются къ тому, что діастаза химически не имѣетъ ничего общаго съ бѣлковыми веществами, а является, по всей вѣроятности, какимъ то углеводомъ<sup>10)</sup>.

Такъ какъ уже необыкновенно малыя количества діастазы обладаютъ весьма значительнымъ гидролитическимъ дѣйствіемъ, весьма возможно, что сама энзима является лишь незначительной примѣсью того бѣлковаго осадка, который получается при осажденіи спиртомъ солодовой вытяжки.

Вниманіе физиологовъ было привлечено особенно сильно характерными измѣненіями свойства діастазы въ зависимости отъ температурныхъ условій и отъ воздѣйствія различныхъ химическихъ агентовъ.

<sup>8)</sup> О методахъ полученія діастазы въ чистомъ видѣ смотри Euler. 1907. Ergebnisse der Phys., 6, 197.

<sup>9)</sup> По Граменицкому (Gramenitzki. Z. phys. Chemie 69) діастаза, потерявшая при нагрѣваніи свою активность, мало по малу восстанавливаетъ ее съ теченіемъ времени.

<sup>10)</sup> Euler. 1907. Ergebnisse der Physiologie, 6.



При 0° растворение крахмала диастазой едва заметно, сь возрастаніемъ температуры активность ея возрастаетъ очень быстро, достигая при 50° почти предѣльной высоты; послѣ небольшого дальнѣйшаго подъема до 63°C активность диастазы, при дальнѣйшемъ поднятіи температуры, начинаетъ уже падать, приближаясь къ нулю недалеко отъ той температурной точки, которая разрушаетъ энзиму (85°C)<sup>11)</sup>. Если графически изобразить эту зависимость, взявъ за абсциссы температуры, а за ординаты соотвѣтственныя активности диастазы, получится кривая (рис. 35), чрезвычайно напоминающая собой тѣ, которыя выражаютъ зависимость отъ температуры различныхъ функций живой протоплазмы; сь однимъ изъ примѣровъ мы уже встрѣтились въ главѣ объ ассимиляціи углерода; сь цѣлымъ рядомъ другихъ придется познакомиться при изученіи процессовъ роста и движенія.

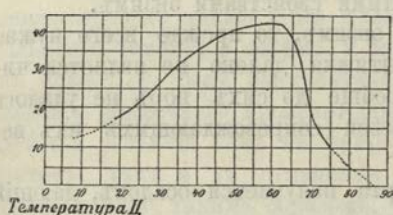


Рис. 35. Графическое изображеніе дѣйствія диастазы солода на крахмалъ въ зависимости отъ температуры. По Кьельдалю<sup>11)</sup>.

Кардинальныя точки этой кривой, ея оптимумъ, минимумъ и максимумъ падаютъ для различныхъ диастазъ на разныя температуры<sup>12)</sup>.

Кривыя зависимости дѣйствія диастазы отъ температуры отличаются, однако, отъ другихъ физиологическихъ кривыхъ тѣмъ, что ихъ оптимальная точка лежитъ всегда очень высоко; положеніе ея соотвѣтствуетъ такимъ температурамъ, которыя никогда не могутъ осуществиться въ живомъ растительномъ организмѣ, такъ какъ при 50—60°C не только невозможна ассимиляція углерода, но и немислимы, вообще, и всякія проявленія жизни.

Форма кривой обуславливается, несомнѣнно, тѣмъ, что повышение температуры отзывается на диастазѣ сразу въ двухъ направленіяхъ. Сь одной стороны, гидролитическое дѣйствіе энзимы возрастаетъ вмѣстѣ сь температурой, совершенно аналогично другимъ химическимъ процессамъ (сравни стр. 200); сь другой, диастаза все сильнѣе и сильнѣе разрушается, по мѣрѣ повышения температуры, такъ что активныя ея количества шагъ за шагомъ падаютъ. Какъ результатъ такой двойной зависимости и получается характерная кривая сь оптимальной точкой<sup>13)</sup>.

Нѣкоторыя вещества обладаютъ рѣзко задерживающимъ дѣйствіемъ по отношенію къ диастазѣ, нерѣдко напоминающимъ типичное дѣйствіе яда на протоплазму. Таковы, напримѣръ, по Бокорни<sup>14)</sup>, формальдегидъ, одинаково разрушительно дѣйствующій и на живую протоплазму,

<sup>11)</sup> KjeIdahl 1879. Meddelelser fra Calsberg Labor. 1, 121.

<sup>12)</sup> Lintner und Eckhardt 1890. цитир. по Koch's Jahresbericht über Gährungsorganismen.

<sup>13)</sup> Сравни Duclaux 1899. Traité de Microbiologie II, Diastases. Paris.

<sup>14)</sup> Bokorny. 1901. Bot. Cbl. 85, 293.



и на діастазу уже въ концентраціи 0,01%. Но къ большей части другихъ ядовитыхъ веществъ діастаза относится нѣсколько иначе, чѣмъ живая протоплазма, оказываясь значительно менѣ чувствительной. Живой субстратъ оказывается убитымъ, напримѣръ, уже исчезающими концентраціями сулемы (0.00005%) и ляписа (0.000001%), діастаза же начинаетъ страдать лишь въ растворахъ этихъ ядовъ съ концентраціями въ 0.01%. Такимъ образомъ, является возможнымъ, примѣняя опредѣленные концентраціи ядовитыхъ веществъ, исключить жизненныя проявленія какихъ бы то ни было организмовъ, не задерживая, при этомъ, почти совсѣмъ работу энзимъ. А такъ какъ микроорганизмы, какъ мы увидимъ ниже, могутъ вносить въ опыты съ солодовой вытяжкой весьма существенныя пертурбаціи, ясно, что возможность ихъ исключить, безъ вреда для самой реакціи, весьма существенна. Съ этой цѣлью обычно примѣняются тимоль и хлороформъ, но не сулема.

На ряду съ ядовитыми веществами, задерживающими работу діастазы, можно назвать и много другихъ, вызывающихъ значительное ускореніе ея дѣйствія. Такъ вліяютъ, напримѣръ, очень незначительныя дозы всѣхъ минеральныхъ кислотъ, различныя нейтральныя соли (напр., поваренная соль) въ нѣсколько большихъ концентраціяхъ и, въ особенности сильно, соли алюминія, соединенія фосфорной кислоты и аспарагинъ. Такъ, напримѣръ, по опредѣленіямъ Эффона<sup>15)</sup>, одинаковыя количества солодовой вытяжки осахариваютъ въ единицу времени весьма различныя количества крахмала:

1. Клейстеръ +растворъ діастазы далъ . . . . .	8.63	мальтозы
2. Тоже съ 0.5% фосфорнокислаго кальція . . .	46.12	»
3. » съ 0.25% амміачныхъ квасцовъ . . . . .	56.30	»
4. » съ 0.25% уксуснокислаго глинозема . .	62.40	»
5. » съ 0.05% аспарагина . . . . .	61.20	»

Впрочемъ, въ присутствіи „ускорителей“, или безъ нихъ реакція осахариванія крахмала растворами діастазы обыкновенно не доходитъ до конца: по большей части остается нѣкоторое количество не переведенныхъ въ мальтозу декстриновъ. Явленіе это стоитъ въ связи, несомнѣнно, не съ потребленіемъ энзимы, идущей на разложеніе опредѣленнаго количества крахмала, а съ тѣмъ, что осахаривающая способность діастазы оказывается задержанной получающимися при гидролизѣ крахмала продуктами. Если шагъ за шагомъ удалять образующійся сахаръ, весь декстринъ окажется, въ концѣ концовъ, переведеннымъ въ мальтозу: небольшого количества діастазы достаточно, теоретически говоря, для того, чтобы осахарить неограниченное количество крахмала, не теряя при этомъ нисколько своей діастатической силы.

Рядъ характерныхъ свойствъ, съ которыми мы познакомились на діастазѣ, присущъ и многимъ другимъ формируемымъ организмами веще-

<sup>15)</sup> Пат. по Green 1901, Die Enzyme. Berlin.



ствамъ, соединяемымъ въ одинъ обширный классъ энзимъ или ферментовъ<sup>16)</sup>. Извлеченіе ихъ изъ организмовъ нерѣдко удается осуществить при помощи воды или глицерина. Однако, энзимныя вытяжки получаютъ далеко не всегда такъ легко и просто, какъ въ случаѣ діастазы; такъ какъ для многихъ изъ нихъ оказывается непроницаемой кѣлочная оболочка, полученіе ихъ и обуславливается ея разрушеніемъ, уничтоженіемъ цѣлости кѣтки; наконецъ, есть и энзимы (такъ называемыя „интрацеллюлярныя или эндоэнзимы“), которыхъ нельзя отдѣлить отъ протоплазмы; онѣ отличаются полной нерастворимостью. Вслѣдствіе этого, изслѣдованія энзиматическихъ способностей того или другого растительнаго органа производятся нерѣдко не на вытяжкахъ, а на растертой мязгѣ самого органа или отжатомъ подъ сильнымъ давленіемъ сокѣ. Удастся также, убивая растеніе низкими температурами, получать комплексъ не ослабленныхъ въ своей активности энзимъ. Въ обоихъ случаяхъ—и въ мязгѣ изъ органовъ, и въ убитомъ замораживаніемъ растеній—энзиматическія растворенія идутъ своимъ чередомъ въ теченіе нѣкотораго времени (Явленіе автолиза). При всѣхъ подобныхъ опытахъ необходимо, конечно, тщательно устранять прибавленіемъ антисептиковъ возможность вмѣшательства микробовъ.

Характерны для всѣхъ энзимъ вообще, во первыхъ, крайняя незначительность массы агента по сравненію съ количествомъ превращаемаго вещества и, во вторыхъ, то, что энзима не участвуетъ въ реакціи, какъ необходимое составное звено превращенія, или же участіе ея оказывается лишь мигомлетнымъ. Энзиматическія реакціи обычно не идутъ до конца и могутъ быть ускоряемы или задерживаемы въ своемъ теченіи различными агентами; зависимость ихъ отъ температуры выражается такъ же, какъ и у діастазы. Каждая энзима разлагаетъ, вѣроятно, лишь одно какое-либо соединеніе или же нѣсколько, весьма близкихъ другъ къ другу по химической природѣ. Благодаря этому можно классифицировать энзимы по вызываемымъ ими разложеніямъ. Мы ограничимся, покаместъ, лишь гидролитическими разложеніями энзиматической природы, оставивъ до слѣдующихъ главъ другія проявленія энзиматической дѣятельности; въ этой области необходимо установить, по крайней мѣрѣ, пять группъ<sup>17)</sup> энзимъ, а именно:

- a) амилазы или діастазы, осахаривающія крахмаль,
- b) цитазы, осахаривающія кѣтчатку и другіе близкіе къ ней углеводы, входящіе въ составъ кѣлочной стѣнки.
- c) инвертазы, превращающія дисахариды въ моносахариды,

<sup>16)</sup> Изложеніе современнаго состоянія нашихъ свѣдѣній объ энзимахъ можно найти у Czarek'a (Biochemie I). Höber'a (Phys. Chemie, 3 Auf.), Duclaux (1899, см. сноски 13), Green-Windisch'a (1901, см. сноски 15) Euler'a 1907 и 1910. Ergebnisse d. Physiol. 6 и 9; Z. für allg. Phys. 10, 135, Vernon'a 1910. Ergebn. d. Phys. 9, Oppenheimer'a 1909—10. Die Fermente. 3 Aufl. Leipzig.

<sup>17)</sup> Смотри также Euler, Ergebnisse d. Phys. 6.



какъ, напримѣръ, сахарозу въ смѣсь глюкозы и фруктозы, мальтозу въ 2 частицы глюкозы и т. п.;

д) расщепляющія глюкозиды энзимы, образующія изъ глюкозидовъ, наряду съ рядомъ различныхъ веществъ, и глюкозу; такъ, напримѣръ, амигдалинъ расщепляется эмульсиномъ на глюкозу, синильную кислоту и бензойной алдегидъ (масло горькихъ миндалей),

е) липазы, расщепляющія жиры на глицеринъ и жирныя кислоты,

г) протеазы, разрушающія сложную частицу бѣлка, вызывая этимъ образованіе способныхъ къ диффузіи азотистыхъ соединений, о которыхъ намъ уже приходилось упоминать.

Каждая изъ этихъ группъ состоитъ опять-таки изъ многихъ отличающихся другъ отъ друга энзимъ со специфическимъ каждая дѣйствіемъ.

Во многихъ отношеніяхъ, въ особенности въ зависимости отъ температуры и различныхъ химическихъ агентовъ, можно намѣтить близкія между энзимами и живыми организмами аналогіи; поэтому не мало изслѣдователей склонялось къ тому, чтобы считать энзимы какъ бы „осколками протоплазмы“ или, во всякомъ случаѣ, приписывать имъ чрезвычайно сложное, съ химической точки зрѣнія, строеніе. Такія допущенія, однако, едва ли необходимы, такъ какъ энзиматическія реакціи причисляютъ теперь къ типу каталитическихъ<sup>18)</sup>, вызываемыхъ многими, сравнительно простыми по составу тѣлами.

Берцелиусъ, выдвинувшій впервые идею катализа, разумѣлъ подъ катализаторами вещества „способныя однимъ своимъ присутствіемъ пробуждать къ дѣйствію покоющіяся силы химическаго сродства“; Оствальдъ<sup>19)</sup>, съ особою силой подчеркнувшій въ 1901 году важность катализа для многихъ химическихъ реакцій, особенно для протекающихъ въ тѣлѣ организмовъ, обозначаетъ именемъ катализаторовъ вещества, обладающія способностью измѣнять скорость теченія химической реакціи, не входя, вмѣстѣ съ тѣмъ, въ число ея конечныхъ продуктовъ; для насъ особенно важна способность катализаторовъ вызывать ускореніе реакціи, такъ какъ именно въ этомъ направленіи и намѣчается дѣятельность энзимъ. Извѣстнымъ и вполнѣ типичнымъ примѣромъ катализа можетъ служить ускореніе гидролиза сахарозы въ смѣсь глюкозъ подъ влияніемъ кислоты. Эта, такъ называемая инверсія совершается и при нагрѣваніи сахарозы и въ чистой, не подкисленной водѣ, но лишь съ несравненно меньшей скоростью, чѣмъ съ кислотой. Реакція идетъ даже и при обыкновенной температурѣ, но съ еще меньшей, опять-таки, скоростью. Такимъ образомъ, прибавленіе кислоты вызываетъ ускореніе реакціи, протекающей и безъ нея; при этомъ во время инверсії сахарозы ки-

<sup>18)</sup> Сравни также H ö b e r, Phys. Chemie d. Zelle. 3 Aufl. 1911, стр. 333.

<sup>19)</sup> O s t w a l d. 1904. Verhandl. d. Ges. deutscher Naturforscher zu Hamburg—Leipzig, 1902.



слота не потребляется, не исчезает: въ концѣ процесса, когда весь сахаръ уже инвертированъ, кислоты оказывается ровно столько, сколько было прибавлено въ началѣ. Совершенно такъ же, какъ кислота, дѣйствуетъ и энзима-инвертаза. Иначе говоря, дѣйствіе катализаторовъ можно сравнить, употребляя выраженіе Оствальда, со смазочнымъ масломъ въ машинѣ; они не измѣняютъ ни на іоту количество энергіи въ измѣняющейся системѣ, а лишь уменьшаютъ внутреннее треніе. Вообще при каталитическихъ реакціяхъ никогда не бываетъ затраты энергіи: всѣ онѣ представляютъ процессы, идущіе сами собой, безъ затраты работы извнѣ. Какъ разъ съ этой стороны могутъ, можетъ быть, въ началѣ возникнуть сомнѣнія относительно возможности отнести къ числу каталитическихъ многіе энзиматическіе процессы; обычно нѣтъ ни малѣйшихъ внѣшнихъ признаковъ, что крахмалъ, напримѣръ, самъ собой понемногу превращается въ мальтозу. Однако, если крахмалъ при низкихъ температурахъ и остается, повидимому, совершенно неизмѣненнымъ, химику это говоритъ лишь, что разложеніе его въ этихъ условіяхъ идетъ съ неизмѣримо малою скоростью.

Разъ вліяніе катализаторовъ ограничивается исключительно лишь измѣненіемъ скорости реакціи, они не могутъ отзывать ни въ одну, ни въ другую сторону на ея предѣлъ. При инвертированіи сахарозы предѣлъ реакціи достигается вмѣстѣ съ концомъ ея, когда весь сахаръ оказывается инвертированнымъ: реакція полная, течетъ до конца. Но есть немало и такихъ, теченіе которыхъ не полно и ведетъ къ установленію опредѣленнаго равновѣсія между исходнымъ матеріаломъ и продуктами разложенія. Такъ, напримѣръ, расщепленіе искусно-этиловаго эфира на спиртъ и кислоту идетъ съ фиксированіемъ частицы воды, не до конца, но останавливается, хотя нѣкоторая часть сложнаго эфира и остается еще неразложенной. Это объясняется тѣмъ, что одновременно идутъ процессы образованія эфира съ выдѣленіемъ частицы воды и расщепленія его съ поглощеніемъ воды и что равновѣсіе устанавливается тогда, когда скорости этихъ двухъ встрѣчныхъ процессовъ окажутся равными. А такъ какъ скорость процесса зависитъ отъ концентраціи входящаго въ химическую реакцію вещества, можно вызвать дальнѣйшее расщепленіе, увеличивъ концентрацію сложнаго эфира и, наоборотъ, получить синтезъ его, повысивъ содержаніе спирта и кислоты. Иначе говоря, реакція можетъ идти въ обоихъ направленіяхъ, она, какъ говорятъ, обратима. Если катализаторы, какъ таковыя, не могутъ измѣнить точки равновѣсія системы, очевидно, что предѣлъ реакціи будетъ оставаться всегда однимъ и тѣмъ же, будетъ ли участвовать въ ней катализаторъ, или нѣтъ. Для многіхъ катализаторовъ выводъ этотъ подтверждается вполне, для другихъ нѣтъ. Если, напримѣръ, къ перекиси водорода прибавить немного коллоидальнаго раствора металловъ, вродѣ золота, палладія, желѣза и т. п., скорость разложенія ея возрастаетъ необычайно и реакція идетъ до конца, пока вся перекись не окажется разложенной на воду и кислородъ. Рас-



творъ серебра обладаетъ такимъ же каталитическимъ дѣйствіемъ, но реакція подъ вліяніемъ его не идетъ до конца, вѣроятно оттого, что серебро растворяется въ перекиси водорода. Реакція останавливается, давая впечатлѣніе предѣла. Однако, здѣсь нѣтъ ничего общаго съ настоящимъ равновѣсіемъ, знаменующимъ собой предѣлъ въ обратимой реакціи. Реакція мало по малу все же идетъ впередъ и можетъ быть вновь ускорена прибавленіемъ новаго количества свѣжаго катализатора. Въ такихъ случаяхъ принято говорить о „ложныхъ равновѣсіяхъ“. Ихъ можно встрѣтить и среди энзиматическихъ реакцій. Амидальинъ, напримѣръ, расщепляется одинаково и молекулярнымъ растворомъ платины, и ферментомъ-эмульсиномъ; одинъ изъ продуктовъ расщепленія—синильная кислота инактивируетъ одинаково платину и энзиму: наступающее „отравленіе“ катализаторовъ приводитъ къ задержкѣ дальнѣйшаго теченія реакціи. Прибавленіе новыхъ количествъ катализатора и здѣсь позволяетъ сдвинуть реакцію съ положенія ложнаго равновѣсія.

Но, наряду съ этимъ, въ энзиматическихъ реакціяхъ нерѣдко бываютъ случаи и настоящаго измѣненія точки равновѣсія. Очевидно, оно возможно лишь тогда, когда получаются обратимыя же сочетанія между энзимомъ и однимъ изъ компонентовъ обратимой реакціи. Но, вмѣстѣ съ тѣмъ, въ наличности его нѣтъ никакого противорѣчія понятію катализатора.

Изъ того, что при энзиматическихъ реакціяхъ нерѣдко наступаютъ состоянія истиннаго равновѣсія, необходимо слѣдуетъ выводъ, что энзимы могутъ вызывать не только расщепленіе сложныхъ соединений, но и обратный ихъ синтезъ. Направленіе процесса въ сторону синтеза или гидролиза будетъ цѣликомъ опредѣляться наличными концентраціями дѣйствующихъ веществъ. И, дѣйствительно, въ послѣднее время удалось доказать синтетическую дѣятельность энзимъ на цѣломъ рядѣ примѣровъ, напр. на углеводахъ, сложныхъ эфирахъ, глюкозидахъ. Если постоянно выводить изъ круга реакціи какой нибудь изъ продуктовъ реакціи, катализъ можетъ вылиться въ вполне односторонне идущую реакцію расщепленія или синтеза.

Способность энзимы вызывать синтетическіе процессы чрезвычайно интересна съ разныхъ точекъ зрѣнія. Оказывается, прежде всего, что въ энзимахъ мы имѣемъ не только реактивы, приводящіе лишь, какъ предполагали раньше, къ распатыванію внутренней связи крупныхъ молекулярныхъ комплексовъ. Наоборотъ, все яснѣе и яснѣе вырисовывается всеобъемлющая роль энзимъ, обуславливающихъ всю совокупность химическихъ процессовъ въ организмахъ, весь обмѣнъ веществъ и, по всей вѣроятности, все то, что мы называемъ явленіями жизни. Все болѣе и болѣе вѣроятнымъ становится представленіе, что и сама протоплазма, это живое вещество, своими „жизненными“ свойствами обязана именно энзимамъ. Но область дѣятельности энзимъ — ткани организмовъ; очевидно, что здѣсь не мо-



жесть быть и подобія тѣмъ рѣзкимъ воздѣйствіямъ, при помощи которыхъ мы воспроизводимъ наши реакціи въ лабораторныхъ условіяхъ. Низкій температурный предѣлъ, отсутствіе всѣхъ сильныхъ окислителей и восстановителей—все это кладетъ рѣзкую грань между химизмомъ въ лабораторіи растительной клѣтки и лабораторіей современнаго химика.

Энзиматическіе синтезы интересны и съ другой стороны, такъ какъ они представляютъ кажущееся противорѣчіе положенію, что при каталитическихъ реакціяхъ имѣется на лицо лишь ускореніе самопроизвольно идущихъ химическихъ реакцій. Существовало возрѣніе, что только однѣ экзотермическія реакціи могутъ итти самопроизвольно; синтезы же являются реакціями эндотермическими. И, дѣйствительно, громадное большинство самопроизвольно протекающихъ реакцій на самомъ дѣлѣ являются экзотермичными; есть, однако, и такія, теченіе которыхъ несомнѣнно эндотермично.

Съ третьей стороны, синтетическіе процессы интересны тѣмъ, что, какъ, напримѣръ, при синтезѣ нитрила миндальной кислоты изъ бензойнаго алдегида и синильной кислоты подъ вліяніемъ эмульсива получается оптически дѣятельный продуктъ, d-бензалдегидъ-ціангидринъ; иначе говоря, энзиматическій синтезъ вызываетъ къ жизни оптическую асиметрію въ соединеніяхъ, между тѣмъ какъ безъ энзимы смѣсь остается оптически недѣятельной. А въ высшей степени характерно для организмовъ, что въ нихъ при синтезѣ и разложеніи веществъ постоянно получаютъ именно оптически дѣятельныя тѣла, между тѣмъ какъ искусственный синтезъ приводитъ къ веществамъ оптически недѣятельнымъ. Впрочемъ, и здѣсь нѣтъ никакого либо основнаго различія между энзимами и неорганическими катализаторами, такъ какъ Бредигу<sup>20)</sup> недавно удалось доказать, что можно получать асиметрическіе синтезы и при помощи неорганическихъ катализаторовъ.

Изъ всего этого ясно, что энзимы можно безъ всякихъ затрудненій считать типичными катализаторами.

Но до сихъ поръ намъ еще не приходилось говорить о томъ, какъ представляютъ себѣ сущность дѣйствія катализатора. Во многихъ случаяхъ дѣйствіе катализатора, несомнѣнно, сводится къ тому, что онъ реагируетъ съ субстратомъ, образуя промежуточный продуктъ, быстро разлагающійся съ обратной регенераціей катализатора. Въ такихъ случаяхъ непрічастность катализатора къ реакціи только кажущаяся. Безъ сомнѣнія, однако, къ такому образованію и новому распаду промежуточныхъ продуктовъ нельзя сводить всѣ безъ исключенія явленія катализа; для энзимъ, впрочемъ, такой ходъ превращенія является, повидимому, преобладающимъ. Въ полномъ соотвѣтствіи съ нимъ стоитъ и фактъ необыкновенной специфичности энзимъ. Между энзимой и субстратомъ должно существовать точное химическое соотвѣтствіе,

<sup>20)</sup> Bredig und Fajans, 1908. Ber. Chem. Ges. 41, 732. Fajans, 1910. Ztschr. physik. Chem. 73, 25. Bredig und Fiske, 1912. Bioch. Ztschr. 46, 7.



образно выраженное Эмилемъ Фишеромъ въ известной схемѣ замка и подходящаго къ нему ключа. Однако и здѣсь нѣтъ глубокаго, основнаго различія между энзимами и неорганическими катализаторами. Если водородные іоны кислоты дѣйствуютъ каталитически на пѣтый рядъ разнообразнѣйшихъ веществъ, то двуххромокислый калий, напримѣръ, вызываетъ ускореніе въ окисленіи  $\text{HJ}$  лишь бромноватистой кислотой  $\text{HBrO}_3$ , а не  $\text{HJO}_3$ !

Изъ числа всѣхъ неорганическихъ катализаторовъ <sup>21)</sup> ближайшимъ сходствомъ съ энзимами обладаютъ, безъ сомнѣнія, коллоидальные растворы металловъ, получаемые, между прочимъ, путемъ распыленія электродовъ въ вольтовой дугѣ. Сходство это, по всей вѣроятности, основано на томъ, что и энзимы, съ своей стороны, являются тѣлами коллоидальными <sup>22)</sup>; выражается оно, главнымъ образомъ, въ слѣдующемъ:

1. И энзимы, и коллоидальная платина, напримѣръ, производятъ массовыя реакціи, присутствуя въ самыхъ незначительныхъ количествахъ: платина, напримѣръ, вызываетъ вполнѣ измѣримое ускореніе реакціи даже при разведеніи 1 грамма—атома въ 70 милліонахъ литрахъ воды.

2. Какъ и у энзимъ, и у коллоидальной платины есть свой температурный оптимумъ; наибольшая активность достигается этимъ агентомъ немного выше  $65^\circ \text{C}$ .

3. Катализъ, вызываемый платиной, можно угнетать, совершенно такъ же какъ и энзиматическія реакціи, воздѣйствіемъ разнообразныхъ веществъ. Имъ даютъ названіе „отрицательныхъ катализаторовъ“ или „катализаторныхъ ядовъ“. Чрезвычайно любопытно, что есть вещества, одинаково ядовитыя для энзимъ и коллоидальныхъ металловъ, какъ, напримѣръ, синильная кислота. Другія соединенія, однако, обладаютъ совершенно различнымъ по отношенію къ энзимамъ и неорганическимъ катализаторамъ дѣйствіемъ. Немало есть и такихъ веществъ, которыя вызываютъ и ускореніе катализа, какъ было уже указано (стр. 245) для діастазы.

Въ организмахъ должны весьма часто наступать, подъ вліяніемъ тѣхъ или другихъ агентовъ, явленія задержки или ускоренія энзиматическихъ превращеній; на этомъ основаны, безъ сомнѣнія, процессы жизненной регуліровки, столь характерные и типичные для обмѣна веществъ живого существа.

Скорость энзиматическихъ реакцій въ послѣдніе годы неоднократно изучалась съ чисто количественной стороны. Оказывается, что въ большинствѣ случаевъ и здѣсь она стоитъ въ простомъ пропорціональномъ отношеніи къ концентрации реагирующихъ веществъ. Иногда, впрочемъ, наблюдаются значительныя отклоненія отъ этого общаго правила, выражающіяся въ томъ, что скорость возрастаетъ пропорціонально корню квадратуму изъ концентрации (правило Шютца). Явленіе

<sup>21)</sup> Bredig, 1901. Anorganische Fermente, Leipzig; 1907. Bioch. Zeitschrift. 6, 283.

<sup>22)</sup> Еще вопросъ, являются ли всѣ энзимы типично коллоидальными; многія изъ нихъ обладаютъ значительной способностью къ диффузіи.



это связано, по всей вѣроятности, съ тѣмъ, что энзима сочетается съ однимъ изъ продуктовъ реакціи, благодаря чему скорость реакціи становится пропорціональной уже подпадающей въ данный моментъ превращенію массѣ вещества.

Вернемся теперь, послѣ обширнаго нашего отступленія въ область энзимологии вообще и знакомства съ діастазой въ частности, вновь къ процессу проростанія сѣмянъ. Раствореніе крахмала удается лучше всего наблюдать на сѣменахъ злаковъ, особенно богатыхъ этимъ запаснымъ матеріаломъ (до 80% сухого вѣса). На рис. 36 представленъ продольный сръзь нижней части зерновки пшеницы. Ковнутри отъ сросшейся съ стѣнкою плода сѣмянной кожуры располагается уже значительно расчлененный зародышъ (Em), прилегающій къ мощному эндосперму (End) осо-



Рис. 36. Продольный разръзъ нижней части зерновки пшеницы. End—эндоспермъ, Al—его алейронный слой, Em—зародышъ, Sc—щитокъ. По Саксу<sup>23</sup>. Слабо увеличено.



Рис. 37. Крахмальныя зерна изъ прорастающей зерновки ячменя. 1—4—послѣдовательныя стадіи растворенія. Изъ «Учебника для В. Учебн. зав.».

бымъ органомъ, такъ называемымъ щиткомъ (Sc). Содержимое клѣтокъ эндосперма не вездѣ одинаково. Строго однорядный поверхностный слой клѣтокъ содержитъ зерна алейрона (Al), вся же центральная ткань плотно набита крахмаломъ. Присутствіе діастазы удается открыть уже и въ покоящемся эндоспермѣ; количество ея быстро возрастаетъ, когда сѣмена, разбухнувъ въ водѣ, начинаютъ прорастать. Энзимъ вызываетъ раствореніе крахмальныхъ зеренъ, идущее все дальше и дальше, если образующійся продуктъ—мальтоза—постоянно оттекаетъ изъ эндосперма. Процессъ выноса мальтозы, дѣйствительно, и устанавливается при нормальномъ проростаніи сѣмени, такъ какъ развивающійся зародышъ жадно поглощаетъ поверхностными клѣтками щитка весь образующійся въ эндоспермѣ сахаръ. Другая получается картина, если удалить зародышъ; вслѣдъ за остановкой въ оттокѣ мальтозы прекращается и ея образованіе и крахмальныя зерна перестаютъ растворяться. Ганштейну и Пуріевичу<sup>24</sup> удалось показать, что можно осуществить процессъ осво-

<sup>23</sup>) Sachs, 1862. Bot. Ztg. 20, 145.

<sup>24</sup>) Hansteen, 1894. Flora 79, 419. Puriewitsch, 1897. Jahrb. wiss. Bot. 31, 1.



божденія эндосперма отъ запасовъ и въ сѣмени, лишенномъ зародыша, если привести его соотвѣтствующимъ образомъ въ соприкосновеніе съ достаточно большою массою воды, исключивъ, конечно, приэтомъ, возможность развитія микроорганизмовъ; опытъ обыкновенно ставился такъ, что на мѣсто удаленнаго зародыша или, вѣрнѣе, его щитка помѣщалась гипсовая колонка, основаніемъ своимъ находившаяся въ водѣ. При такой постановкѣ удавалось дней черезъ восемь находить въ эндоспермѣ разнообразныхъ злаковъ значительное количество извѣденныхъ діастазой крахмальныхъ зеренъ (рис. 37); еще черезъ 8—14 дней большая часть клѣтокъ оказывалась уже вполне опустѣвшей, а въ омывавшей гипсовую колонку водѣ можно было открыть слѣды восстанавливающаго Фелингову жидкость сахара. Было ли какое либо соотвѣтствіе между количествомъ образовавшагося сахара и исчезнувшимъ крахмаломъ, повидимому, не было изслѣдовано, хотя, несомнѣнно, такія опредѣленія были бы далеко не излишни: припомнимъ, что крахмалъ можетъ исчезать и благодаря процессу дыханія. Обращаетъ на себя вниманіе также и то, что въ опытахъ Шуріевича для полного растворенія всего крахмального запаса необходимъ былъ несомнѣнно гораздо болѣе продолжительный промежутокъ времени, чѣмъ при нормальномъ проростаніи. Это, впрочемъ, вполне понятно, такъ какъ при нормальномъ проростаніи зародышъ играетъ роль не только поглотителя сахара, но принимаетъ и активное участіе въ раствореніи крахмала<sup>25)</sup>. Клѣтками его щитка выдѣляется діастаза, диффундирующая въ эндоспермъ. Въ самомъ же эндоспермѣ процессъ растворенія вызывается прежде всего діастазой, выдѣляемой клѣтками алейроннаго слоя, гораздо болѣе, приэтомъ, активной, чѣмъ, энзима щитка. Алейронный слой постоянно образуетъ и выдѣляетъ въ эндоспермъ все новыя и новыя количества діастазы, если только какія нибудь внѣшнія условія не нарушатъ жизнѣдѣтельности его клѣтокъ; такъ, напримѣръ, уже прибавленіе хлороформа задерживаетъ выдѣленіе діастазы какъ изъ клѣтокъ алейроннаго слоя, такъ и изъ щитка. Во внутреннихъ крахмалоносныхъ клѣткахъ эндосперма также содержится діастаза и количество ея даже нѣсколько возрастаетъ въ теченіе проростанія; однако клѣтки эти, повидимому, мертвы, такъ какъ прибавленіе хлороформа не отзывается на образованіи въ нихъ діастазы. вмѣстѣ съ тѣмъ, ихъ энзима далеко не такъ активна, какъ энзима щитка и клѣтокъ алейроннаго слоя. Этими и обусловливается, что въ ткани эндосперма, изолированной отъ зародыша и лишенной алейроннаго слоя не наблюдается процессовъ растворенія и выноса крахмала.

Мы указывали, что въ водѣ, омывающей освобожденные отъ зародышей эндоспермы злаковъ всегда оказывался редуцирующій сахаръ; но на ряду съ нимъ въ растворъ переходятъ довольно значительныя количества сахарозы и еще какого то другаго дисахарида, дающаго редуцирующіе сахара лишь послѣ нагрѣванія съ кислотой. Происхожденіе этихъ сахаровъ не можетъ быть объяснено съ точки зрѣнія нашихъ современ-

<sup>25)</sup> Stoward, 1911. Annals of Botany 25, 799 и 1147.



ныхъ о гидролизѣ крахмала свѣдѣній. Для выясненія этого явленія требуются новыя изслѣдованія. Покамѣстъ же приходится довольствоваться предположеніемъ, что сахара эти присутствовали, какъ таковые, уже въ самомъ сѣмени, что, впрочемъ, имѣетъ за собой долю вѣроятія, такъ какъ Шульце<sup>26)</sup> нашелъ сахарозу въ зерновкахъ злаковъ. Съ другой стороны, однако, наблюденія Пуріевича говорятъ за то, что освобожденіе эндосперма отъ запасовъ не представляетъ собой простого диффузионнаго процесса. Вполнѣ согласно съ Ганштееномъ показалъ онъ, что исчезаніе крахмала совершается тѣмъ быстрѣе, чѣмъ большія массы воды взяты для вымыванія сахара. Объяснить это, повидимому, нетрудно; диффузионный токъ устанавливается лишь тогда, когда концентрація вещества снаружи кѣтки меньше, чѣмъ внутри; и далѣе: если образующійся въ кѣткахъ сахаръ не удаляется изъ нихъ путемъ диффузіи, прекращается и дальнѣйшее раствореніе крахмала. И, дѣйствительно, раствореніе крахмала въ опытахъ Пуріевича шло значительно медленнѣе, если для вымыванія продуктовъ растворенія онъ употреблялъ не чистую воду, а 1—3% растворъ сахарозы или глюкозы. Хотя и нельзя считать доказаннымъ, что эти сахара являются продуктами гидролиза крахмала, допустимо, всетаки, смотрѣть на нихъ, какъ на прямую причину остановки диффузионнаго процесса. Совершенно иначе повернется дѣло, если мы перейдемъ къ трактованію рѣзкой задержки въ раствореніи крахмала при употребленіи растворовъ глицерина, калийной селитры и хлористаго натра, также обнаруженной Пуріевичемъ. Здѣсь мы стоимъ передъ фактомъ, неподдающимся объясненію. Если прежде и было допустимо предположеніе, что проницаемость плазматическихъ перепонокъ кѣтокъ эндосперма рѣзко измѣняется подъ вліяніемъ всѣхъ этихъ веществъ, то теперь, послѣ работы Стоарда, сдѣланнаго весьма вѣроятнымъ, что кѣтки это мертвы, гипотеза эта является уже неприемлемой.

При изученіи растворенія крахмала въ проростающемъ ячменѣ Брунъ и Моррисъ<sup>27)</sup> натолкнулись на фактъ растворенія, въ теченіе періода проростанія, и кѣточныхъ стѣнокъ въ эндоспермѣ. У ячменя толщина этихъ стѣнокъ сравнительно незначительна, такъ что получающійся при ихъ гидролизѣ сахаръ не можетъ играть сколько нибудь существенной роли въ питаніи зародыша. Вѣроятнѣе, что смыслъ этого растворенія въ томъ, чтобы сдѣлать кѣточное содержимое болѣе доступнымъ другимъ энзимамъ. Въ сѣменахъ другихъ растений, какъ, напримѣръ, у пальмъ, мареновыхъ, зонтичныхъ, бобовыхъ и лилейныхъ стѣнки кѣтокъ эндосперма бывають и очень сильно утолщенными; такъ какъ и здѣсь при проростаніи наступаетъ раствореніе стѣнокъ кѣтокъ, то на вещество, входящее въ ихъ составъ, смотрятъ какъ на запасное, съ тѣмъ большимъ, приэтомъ, правомъ, что въ такихъ сѣменахъ другихъ углеводовъ не бываетъ вовсе или очень мало.

<sup>26)</sup> Schulze, 1899. Ztschr. f. physiol. Chemie 27, 267.

<sup>27)</sup> Brown and Morris, 1890. Journal Chem. Soc. Trans. 57, 458.



Химизмъ клѣточныхъ оболочекъ извѣстенъ далеко еще недостаточно. Повидимому, въ составъ клѣточной оболочки входятъ двѣ основныя группы веществъ: „пектины“ и „целлюлезы“. О первой изъ нихъ мы не будемъ говорить вовсе, такъ какъ представленія объ ихъ химическомъ составѣ расходятся самымъ основнымъ образомъ<sup>28)</sup>. Целлюлезы или клѣтчатки, гидролитически расщепляясь кислотами, даютъ цѣлый рядъ различныхъ сахаровъ: глюкозу, маннозу, галактозу; весьма вѣроятно предположеніе Шульце<sup>29)</sup>, что исходныя клѣтчатки представляютъ собой ангидриды этихъ сахаровъ, въ связи, можетъ быть, еще и съ нѣкоторыми пентозами (арабинозой и ксилозой). Каждая стѣнка обыкновенно состоитъ не изъ одного какого нибудь химическаго индивида, а представляетъ собой, въ большинствѣ случаевъ, сложную ихъ смѣсь. Въ стѣнахъ встрѣчаются, въ качествѣ запаснаго матерьяла, клѣтчатки, дающія при гидролизѣ много маннозы и галактозы, но сравнительно мало глюкозы; характерно, что такія запасныя клѣтчатки переводятся въ растворъ уже слабыми растворами кислотъ. Шульце даетъ имъ названіе гемицеллюлезъ въ отличіе отъ поддающихся гидролизу лишь крѣпкими кислотами настоящихъ целлюлезъ. Эти послѣднія очевидно трудно растворимы и въ обиходѣ растенія и поэтому и не пускаются имъ вновь въ оборотъ.

Слѣдовало бы попытаться различать целлюлезы по ихъ отношенію не къ кислотамъ, а къ энзимамъ; это представило бы не только большой біологическій интересъ, но и дало бы точныя основанія для сужденія объ ихъ химической природѣ. Вполнѣ несомнѣнно, что гемицеллюлезы подвергаются въ стѣни растворенію подъ воздѣйствіемъ энзимъ, но о самихъ агентахъ мы почти ничего не знаемъ. Броунъ и Моррисъ<sup>27)</sup> изъ прорастающаго ячменя, Ньюкомбъ<sup>30)</sup> изъ сѣмядолей лупина и изъ эндосперма и сѣмядоли финиковой пальмы выдѣлили путемъ обычныхъ приѣмовъ, примѣняемыхъ и для полученія діастазы, растворъ энзимы, быстро растворяющей клѣточные оболочки эндосперма ячменя и лишь гораздо медленнѣе развѣдающей и запасную клѣтчатку лупина. Способность растворять клѣтчатку прежде приписывалась обыкновенной діастазѣ, которая, дѣйствительно, всегда и оказывается въ активныхъ вытяжкахъ изъ изслѣдуемыхъ органовъ. Ньюкомбу, однако, удалось показать, что гидролизъ клѣтчатки есть особый процессъ, вызываемый вполнѣ специфическимъ агентомъ, такъ называемой цитазой. Правда, еще до сихъ поръ не удалось получить растворъ этой энзимы, вполнѣ свободный отъ присутствія діастазы, но предположенія Ньюкомба кажутся тѣмъ болѣе правдоподобными, что амилолитическія и цитолитическія свойства экстрактовъ измѣняются далеко неодинаково; такъ, на примѣръ, вытяжка изъ лупина и финиковой пальмы характерна

<sup>28)</sup> Сравни Szarek. Biochemie d. Pflanzen. Jena 1903.

<sup>29)</sup> Schulze 1890/92. Zeitsch. f. phys. Chemie 14, 227; 16, 387; 1909 Ibidem 61, 279.

<sup>30)</sup> Newcombe 1899. Annals Bot. 13, 49.



своимъ рѣзкимъ воздѣйствіемъ на целлюлозу и сравнительно слабымъ на крахмалъ, а вытяжка изъ солода—какъ разъ наоборотъ.

Цитазы, повидимому, чрезвычайно широко распространены<sup>31)</sup>; ихъ можно найти всюду, гдѣ есть гемицеллюлозы, подлежащія растворенію. У ячменя ихъ выдѣляютъ, какъ и діастазу, зародышъ и алейронный слой эндосперма; соответственно этому, въ сѣменахъ, лишенныхъ того и другого, растворенія клѣтчатки уже не происходитъ<sup>32)</sup>. Эндоспермъ финика также не можетъ быть пущенъ въ оборотъ безъ воздѣйствія зародыша<sup>33)</sup>. Нерѣдко, впрочемъ, количества цитазы оказываются чрезвычайно незначительными; этимъ, вѣроятно, объясняется крайняя медленность растворенія эндосперма, напримѣръ, у пальмъ. Продуктовъ гидролиза, маннозу и галактозу, обыкновенно не удается найти въ растительныхъ тканяхъ; это стоитъ, по всей вѣроятности, въ связи съ быстрымъ ихъ поглощеніемъ и переработкой зародышемъ.

Кромѣ крахмала и целлюлозы въ сѣменахъ нерѣдко и третій безазотистый запасной матеріалъ, жирное масло. Не нужно, однако, думать, что распространеніе жирныхъ маслъ въ растеніи ограничивается исключительно лишь сѣменами; ихъ можно найти въ самыхъ разнообразныхъ клѣткахъ; сомнительно даже, существуетъ ли вообще совершенно свободная отъ жира живая протоплазма. У нѣкоторыхъ растений жиры являются нормальными включениями хлоропластовъ, что и приводило къ мысли, не являются ли они конечными результатами ассимиляціи углерода, замѣстителями крахмала. Однако болѣе точныя изслѣдованія<sup>34)</sup> не подтвердили этихъ предположеній; у высшихъ растений<sup>35)</sup>, во всякомъ случаѣ, жирныя капли, находящіяся въ связи съ хлорофильными зернами, ни въ какомъ случаѣ не могутъ считаться ассимилятами, да и вообще, повидимому, не могутъ быть утилизированы растеніемъ. Поэтому намъ и не приходилось до сихъ поръ упоминать о жирныхъ маслахъ.

Содержащіяся въ сѣменахъ жирныя масла представляютъ собой несомнѣнныя запасныя вещества, у многихъ растений составляющія даже преобладающую массу питательнаго матеріала. Приведемъ для примѣра небольшую таблицу:

	Воды.	Азотсодержащаго вещества.	Жира.	Безазотистыхъ экстрактивныхъ веществъ.	Древесины.	Зола.
Миндаль (орѣхи) .	5.39	24.18	53.68	7.23	6.56	2.96
Волошскій орѣхъ .	3.77	15.62	66.47	9.03	3.28	1.83
Сѣмена мака . . .	5.79	14.09	47.63	18.74	5.76	7.93
Кокосовый орѣхъ.	5.81	8.88	67.00	12.44	4.06	1.81

<sup>31)</sup> Herissey 1903. Rev. gén. de Bot. 15, 345.

<sup>32)</sup> Stoward 1911. Annals of Bot. 25, 799 и 1147.

<sup>33)</sup> Pond 1906. Annals of Bot. 20, 61.

<sup>34)</sup> Holle 1877. Flora 60, 113. Godlewski 1877, Flora 60, 215.

<sup>35)</sup> У вошерии (Vaucheria) по Флейссигу (Fleissig 1900. Phys. Bedeutung der blartigen Einschlüsse in Vaucheria. Diss. Basel) масло замѣняетъ собой крахмалъ. Та же роль ассимилятовъ приписывается маслу и для діатомей (Bejeringinsk 1904. Bot. Cbl. 104, 332. Ref). Не мѣшало бы проверить оба этихъ утвержденія.







Прохождение масла сквозь оболочку идет особенно хорошо тогда, когда оно разбито на мельчайшія капельки (эмульгировано); а, какъ извѣстно, жирныя кислоты обладаютъ эмульгирующей способностью.

Въ условіяхъ, описанныхъ на стр. 252 для эндоспермовъ злаковъ, не наступаетъ ни малѣйшихъ слѣдовъ мобилизаціи запасовъ въ эндоспермахъ и другихъ маслянистыхъ сѣмянъ, въ родѣ сосны или подсолнечника. Расщепляющая жиры энзима клещевины образуется при прорастаніи сѣмени въ его эндоспермѣ лишь подъ непосредственнымъ воздѣйствіемъ зародыша <sup>38</sup>). Расщепленіе жировъ совершается, какъ кажется, лишь въ кислой средѣ; самъ ферментъ является типической эндоэнзимой <sup>39</sup>). Способность липазы вызывать и синтетическіе процессы должна быть еще нѣсколько болѣе обоснована.

Кромѣ клещевины, липазы были констатированы Сигмундомъ <sup>40</sup>) во многихъ другихъ сѣменахъ, напр., у рапса, мака, конопли и т. п.; нужно думать, поэтому, что широкому распространенію жирныхъ маселъ вполне соответствуетъ и общераспространенность липазъ. Къ сожалѣнію, мы еще очень мало знаемъ о нихъ и, въ сущности, не имѣемъ представленія о природѣ процесса, легко прослѣживаемаго подъ микроскопомъ, но совершенно непонятнаго съ химической точки зрѣнія; мы имѣемъ въ виду фактъ превращенія жировъ въ углеводы <sup>41</sup>). Количества сахара, появляющіяся въ прорастающихъ маслянистыхъ сѣменахъ, настолько велики, что нечего и думать отнести его появленіе на счетъ глицерина; несомнѣнно, что и жирныя кислоты превращаются въ углеводы (сравни главу XIII).

Наряду съ безазотистыми запасными веществами въ сѣменахъ всегда отлагается и азотсодержащій матеріалъ въ видѣ бѣлка. Количественныя соотношенія между этими двумя группами запасныхъ веществъ могутъ варьировать въ широкихъ предѣлахъ: обычно преобладаетъ безазотистый запасъ, но бываютъ и такія растенія, напр. бобовыя, которыя отличаются высокимъ содержаніемъ азотистыхъ веществъ въ сѣмени. Различія эти могутъ быть иллюстрированы табличкой, заимствованной у Кёнига <sup>42</sup>):

Сѣмена:	Азота въ % сухого вѣса:
Риса (неочищенныя) . . . . .	6.49
Пшеницы . . . . .	14.30
Бобовъ . . . . .	26.94
Чечевицы . . . . .	29.32

Бѣлковыя вещества, не входящія въ составъ плазмы или ядра клѣтки, отлагаются въ эндоспермѣ или сѣмядоляхъ во вполне определенной, морфологически, формѣ, характерной для азотистыхъ запасовъ;

<sup>38</sup>) Bruschi 1907. *Annali d. bot.* 6, 199.

<sup>39</sup>) Vernon. *Ergebnisse d. Phys.* 9.

<sup>40</sup>) Sigmund 1890—92, цит. по Green. 1901. *Die Enzyme.* Berlin.

<sup>41</sup>) Sachs 1859. *Bot. Ztg.* 17, 177. Ivanow. 1912. *Jahrb. wiss. Bot.* 50, 375.

<sup>42</sup>) König 1882. *Chem. Zusammensetzung d. menschl. Nahrungsmittel.* Berlin.



это такъ называемыя алейронныя зерна. Происхожденіе ихъ сводится къ тому, что въ вакуоляхъ клѣтокъ запасныхъ тканей мало по-малу накапливается бѣлковое вещество, растворъ дѣлается все концентрированнѣе и бѣднѣе водою, и, въ концѣ концовъ, при высыханіи сѣмянъ, вся вакуоля обращается въ твердое бѣлковое зернышко. Передъ окончательнымъ высыханіемъ происходитъ какъ бы фракціонировка различныхъ веществъ, переполняющихъ вакуолю: часть бѣлковыхъ веществъ выпадаетъ въ кристаллической формѣ, другія, также весьма сложныя тѣла образуютъ шаровидныя включенія и всѣ они облекаются застывающей подъ конецъ основной аморфной массой бѣлка; включеніе алейронныхъ зеренъ носятъ названіе кристаллоидовъ и глобулиновъ. Въ химическомъ отношеніи алейронныя зерна отлично изучены<sup>43)</sup>.

Алейронныя зерна оказываются состоящими, главнымъ образомъ, изъ глобулиновъ. Процентный составъ кристаллоидовъ американскаго орѣха, по Вейлю, сводится къ слѣдующимъ цифрамъ:

C 52.43    H 7.12    N 18.1    S 0.55    O 21.3.

Грюблеръ же даетъ для кристаллоидовъ алейрона тыквы:

C 53.21    H 7.22    N 19.22    S 1.07    O 19,10.

Осборнъ доказалъ присутствіе большого числа разнообразныхъ глобулиновъ въ кристаллоидахъ алейронныхъ зеренъ различнаго происхожденія и далъ имъ специальныя названія; каждый отдѣльный кристаллоидъ самъ по себѣ можетъ быть построенъ изъ нѣсколькихъ глобулиновъ. Различія между ними не имѣютъ пока физиологическаго интереса и на нихъ мы не станемъ останавливаться. Въ составъ глобулиновъ входятъ, повидимому, также глобулины, но уже въ сочетаніи съ кальціемъ, магниемъ и фосфорной кислотой; они обладаютъ, поэтому, совершенно особыми свойствами и должны быть причислены къ „нуклеоальбуминамъ“ или даже къ „протеидамъ“. Аморфная основная масса алейроннаго зерна состоитъ также изъ глобулиновъ, съ нѣкоторою, повидимому, примѣсью альбумозъ.

При прорастаніи сѣмени бѣлковые запасы должны быть, конечно, переведены въ такую форму, которая позволила бы имъ перемѣщаться изъ клѣтки въ клѣтку, діосмировать. Непосредственнымъ раствореніемъ цѣль эта, повидимому, не является достигнутой; крупная частица бѣлка должна быть разбита на болѣе мелкія, что и достигается, какъ мы уже знаемъ, воздѣйствіемъ протеолитическихъ энзимъ (протеазъ). Агенты эти изучены гораздо полнѣе въ физиологій животныхъ, чѣмъ въ физиологій

<sup>43)</sup> Weyl 1877. Zeitschr. f. phys. Chemie 1, 72. Schmiedeberg 1877. Zeitsch. f. physiol. Chemie 1, 205. Grübler 1881. Journ. f. prakt. Chemie 131, 97; рядъ работъ Chittenden, Osborne и ихъ учениковъ (сводка ихъ у Grissmayer'a 1897. Die Proteide der Getreidearten, Heidelberg). Недавно Чирхъ (Tschirch 1900. Ber. D. Pharm. Ges. 10, 214) провѣрилъ результаты этихъ американскихъ изслѣдователей путемъ микрохимическаго анализа.



растительной. Исследователи различают, по меньшей мѣрѣ, три различныхъ типа протеазъ, отличающихся другъ отъ друга какъ условиями реагироваія, такъ и продуктами вызываемаго ими гидролиза.

Къ первому типу относятся пепсины; они функционируютъ только въ кислыхъ растворахъ, вызывая лишь неглубокое расщепленіе бѣлка до альбумозъ и пептоновъ; во всякомъ случаѣ, разложенный ими бѣлковый матеріалъ становится уже способнымъ къ диффузіи. Присутствіе пепсина характерно для желудка высшихъ животныхъ; въ слизистой оболочкѣ ихъ кишечнаго тракта находится уже другая протеаза, такъ называемый эрепсинъ; она уже не расщепляетъ самихъ бѣловыхъ веществъ, но приводитъ пептоны къ дальнѣйшему распаденію. Третья энзима, трипсинъ, выдѣляется поджелудочной железой; ея дѣятельность протекаетъ успѣшнѣе всего въ щелочной средѣ (1% соды) и приводитъ къ весьма глубокому распаду бѣлковой молекулы: сначала получаютъ альбумозы и пептоны, которые затѣмъ расщепляются и далѣе, вплоть до аминокислотъ.

Въ растеніяхъ, какъ показалъ Вайнзъ <sup>44)</sup>, повидимому, встрѣчаются всѣ эти три типа энзимъ. Настоящій пепсинъ найденъ, впрочемъ, только у насѣкомоядныхъ растеній (сравни главу XIV) и никогда не встрѣчается въ сѣменахъ. Бѣлковые запасы сѣмени при мобилизаціи переводятся сначала въ пептоны „эндопептазой“ Вайнза. Энзиму эту легко извлечь изъ растительныхъ клѣтокъ при помощи растворовъ минеральныхъ солей; гидролизъ вызывается ею наиболѣе успѣшно во вполнѣ нейтральной или лишь слабо отклоняющейся въ сторону кислотности или щелочности средѣ; повышеніе кислотности тотчасъ же задерживаетъ распадъ. Дальнѣйшее расщепленіе пептоновъ до аминокислотъ выполняется уже эрептазой; этотъ процессъ идетъ лучше въ кислой средѣ. Прежде не проводили границы между дѣйствиємъ обѣихъ энзимъ, приписывая всю совокупность превращеній одному трипсину. Вайнзъ утверждаетъ, что и трипсинъ животнаго организма не обладаетъ способностью расщеплять бѣлки прямо до аминокислотъ, а доводитъ распадъ только до пептоновъ; такимъ образомъ, мы имѣли бы полную аналогію между трипсиномъ и „эндопептазой“.

Не подлежитъ никакому сомнѣнію, что бѣлковый распадъ въ прорастающихъ сѣменахъ воспроизводится, вообще говоря, протеолитическими энзимами; поэтому, мы и не будемъ останавливаться здѣсь на частностяхъ. Ограничимся также лишь бѣглымъ указаніемъ на то, что и сами аминокислоты, повидимому, еще не являются послѣднимъ звеномъ въ гидролитическомъ распаденіи бѣлковой частицы, а разлагаются новыми энзимами вплоть до амміака.

Если въ нѣкоторыхъ сѣменахъ до сихъ поръ и не удалось обнаружить присутствіе протеолитической энзимы, изъ этого не слѣдуетъ дѣлать вывода, что ее тамъ и вообще не бываетъ. Но такъ какъ при

<sup>44)</sup> Vines 1905. *Annals Bot.* 19, 171; 1906. *Annals Bot.* 20, 113; 1909. *Annals Bot.* 23, 1; 1910. *Annals Bot.* 24, 213.



самостоятельномъ опоражниваніи запасныхъ вмѣстителей проростковъ<sup>45)</sup> перемищаются иногда лишь пептоны и бѣлки, слѣдуетъ думать, что при проростаніи далеко не всегда необходимы гидrolитическія расщепленія бѣлковыхъ частицъ, но что самъ бѣлокъ, какъ таковой, можетъ диффундировать сквозь оболочки и протоплазму; на эту возможность до сихъ поръ не обращали достаточно вниманія; за нее, между прочимъ, говорить и аналогичная способность жировъ проникать сквозь растительныя перепонки.

Какъ намъ приходилось указывать выше, при протеолизѣ запасовъ проростающаго сѣмени становятся свободными также и соединенія сѣры и фосфора. Первые стадіи распада, содержащія сѣру, вроде цистина, цистеина и др., до сихъ поръ еще не были находимы въ растительныхъ объектахъ. Вмѣсто нихъ появляются непосредственно сѣрнокислыя соли; способъ ихъ образованія еще совершенно не ясенъ. Происхожденіе появляющейся при проростаніи фосфорной кислоты<sup>46)</sup> также еще не вполне выяснено. Источникомъ ея могли бы служить многоразличныя бѣлковыя вещества и протеиды, можетъ быть даже и лецитины. По новѣйшимъ воззрѣніямъ<sup>47)</sup>, однако, какъ лецитины, такъ и холестеринныя являються строительными для протоплазмы матеріалами, а не запасными веществами; слѣдовательно, и нельзя ждать ихъ распада при проростаніи сѣмянъ. Наконецъ, однимъ изъ главнѣйшихъ источниковъ фосфора является фитинъ (сравни стр. 234), принимающій, по видимому, существенное участіе въ построеніи алейронныхъ зеренъ<sup>48)</sup>. Впрочемъ, въ алейронныхъ зернахъ содержится не мало и другихъ необходимыхъ для растенія зольныхъ веществъ<sup>49)</sup>, по большей части въ видѣ органическихъ соединеній; при проростаніи всѣ они становятся свободными въ формѣ неорганическихъ солей.

## ГЛАВА XIII.

### Утилизация ассимилятовъ въ растеніи II.

Другія вмѣстители запасовъ. Передвиженіе и переработка запасныхъ веществъ, находящихся въ растворѣ.

Запасныя питательныя вещества встрѣчаются не только въ однихъ накапливающихъ тканяхъ сѣмянъ, ихъ можно найти вездѣ, гдѣ отдѣльные клѣточные индивиды или цѣлые ихъ комплексы оказываются, по

<sup>45)</sup> Puriewitsch. 1887. Jahrb. wiss. Bot. 31, 1.

<sup>46)</sup> Iwanoff. 1902. Ber. Bot. Ges. 20, 366. (Сравни Bot. Cbl. 95, 295).

<sup>47)</sup> Czapek 1907. Progressus 1, 419. Euler 1908. Pflanzenchemie 1, 37.

<sup>48)</sup> Posternak 1903. Compt. rend. 137, 202.

<sup>49)</sup> Наряду съ упомянутыми уже выше Са и Mg, Постернакъ (Posternak 1903. Compt. rendus. 140, 322) называетъ еще К, Fe, Mn и Si.



условіямъ своихъ функціональныхъ особенностей, неспособными къ самостоятельной ассимиляціонной дѣятельности. Ближе всего къ сѣменамъ стоятъ, конечно, органы, служащіе цѣлямъ воспроизведенія и размноженія, иначе говоря, все то безконечное разнообразіе образованій, извѣстныхъ подъ названіемъ споръ и почекъ размноженія; къ числу ихъ, съ фізіологической точки зрѣнія, должны быть причислены и пылцевыя зерна цвѣтковыхъ растений. Значеніе запасныхъ питательныхъ веществъ во всѣхъ этихъ случаяхъ заключается въ томъ, что за счетъ нихъ идетъ развитіе новаго растительнаго индивида, пока онъ не станетъ самостоятельнымъ и не будетъ въ состояніи существовать уже при помощи собственной ассимиляціонной дѣятельности, или же не выполнитъ до конца своего назначенія (пыльца). Въ другихъ случаяхъ присутствіе запасовъ даетъ возможность уже вполне развитому организму, перешедшему въ стадію покоя и потерявшему при этомъ всю массу ненужныхъ уже ассимиляціонныхъ и другихъ органовъ, вновь образовать, по истеченіи періода покоя, всѣ эти вегетативные органы. Таковы, напримѣръ, наши многолѣтники, у которыхъ къ зимѣ погибаютъ всѣ безъ исключенія наземныя части, а также и древесныя растенія, сбрасывающія, во всякомъ случаѣ для цѣлаго ряда формъ, свои листовыя органы къ началу холоднаго времени года. Запасныя вещества могутъ скопляться и въ самихъ ассимиляціонныхъ органахъ, если быстрота образованія ассимилятовъ значительно превышаетъ скорость ихъ оттока. Но всюду и вездѣ дальнѣйшему примѣненію запасныхъ веществъ предшествуетъ ихъ переработка, ихъ мобилизація. На этихъ процессахъ мы лишь вкратцѣ остановимся здѣсь, пользуясь тѣмъ, что во всемъ основномъ они являются вполне аналогичными тѣмъ явленіямъ, съ которыми мы уже знакомы на сѣменахъ.

Приспособленіе нашихъ травянистыхъ многолѣтниковъ къ накопленію запасныхъ питательныхъ веществъ выражается обычно въ томъ, что внутри особыхъ органовъ—магазиновъ избыточно развивается крупноклѣтная паренхиматическая ткань (накопляющая паренхима); благодаря ей и получаютъ характерныя вздутія и утолщенія этихъ органовъ. Развитіе накапливающей ткани можетъ наблюдаться или въ корневыхъ органахъ, или въ подсѣмьдольномъ колѣнѣ, въ стеблѣ и, наконецъ, въ тканяхъ листовыхъ органовъ; сообразно съ этимъ и отличаются, какъ наиболѣе часто встрѣчающіяся формы, клубни листоваго и корневаго происхожденія и составленныя изъ листовыхъ органовъ луковицы. Наряду съ запасною тканью въ этихъ органахъ имѣются всегда одна или нѣсколько покоящихся почекъ, разрастающихся въ облиственные побѣги вмѣстѣ съ началомъ новаго періода вегетаціи. Запасныя вещества сами по себѣ вполне аналогичны запасамъ сѣмянъ, т. е. состоятъ, помимо зольныхъ веществъ, о которыхъ мы и не будемъ въ дальнѣйшемъ говорить, изъ совокупности безазотистыхъ и азотсодержащихъ органическихъ соединеній. Въ одномъ лишь приходится провести характерное различіе между сѣменами и подземными хранилищами запасовъ: какъ мы уже видѣли, сѣмена при созрѣваніи по большей части



настолько высыхаютъ, что первымъ условіемъ ихъ прорастанія является воспріятіе ими воды. Подземные же накопляющіе запасы органы, наоборотъ, всегда содержатъ значительное количество воды, и попытка довести ихъ до такого же сухого состоянія, какъ и сѣмена, несомнѣнно кончилась бы для громаднаго большинства изъ нихъ полною гибелью. Вѣдъ извѣстно также, что клубни картофеля, напримѣръ, могутъ развиваться длинны побѣги и безъ воспріятія воды извнѣ, за счетъ лишь той воды, которая содержится въ ихъ тканяхъ; у нѣкоторыхъ клубненосныхъ и луковичныхъ растений наблюдается даже полное развитіе и распусканіе цвѣтовъ безъ воспріятія воды извнѣ. Для *Veltheimia carensis* это было указано еще Медикусомъ <sup>1)</sup>, на видъ кислицы *Oxalis lasiandra* обратилъ вниманіе Гильдебрандтъ <sup>2)</sup>, а ароидное *Saurum guttatum* <sup>3)</sup> уже нѣсколько лѣтъ можно встрѣтить въ продажѣ, какъ примѣръ курьезнаго растенія, выгоняющаго цвѣточную стрѣлку гдѣ нибудь около печки и безъ капли воды. Факты эти заставляютъ насъ и воду считать за запасное вещество, накопляющееся во многихъ подземныхъ хранилищахъ запасовъ.

Изъ числа безазотистыхъ питательныхъ запасныхъ веществъ прежде всего назовемъ группу углеводовъ, представленную гораздо богаче, чѣмъ въ сѣменахъ. Зато столь обыкновенныя для сѣмянъ жирныя масла встрѣчаются въ подземныхъ запасныхъ магазинахъ лишь очень и очень рѣдко (*Syrerus esculentus*). Типичнымъ запаснымъ углеводомъ является опять таки крахмалъ, но наряду съ нимъ, или совершенно его замѣняя, нерѣдко встрѣчаются и другія тѣла, о которыхъ мы не упоминали вовсе, такъ какъ ихъ или вовсе не бываетъ въ сѣменахъ, или же они играютъ тамъ совершенно второстепенную роль. Это, съ одной стороны, слизи, а съ другой,—различныя сахара. Слизь въ качествѣ запаснаго матеріала богато представлена,—напримѣръ, въ клубняхъ орхидныхъ и корневищѣ окопника (*Symphytum*) <sup>4)</sup>; съ химической точки зрѣнія онѣ аналогичны маннанамъ и галактанамъ сѣмянъ, т. е. состоятъ изъ гемицеллюлезъ, дающихъ при осахариваніи маннозу и галактозу, но отличаются отъ запасныхъ веществъ сѣмянъ своимъ значительнымъ содержаніемъ воды <sup>5)</sup>. Изъ числа сахаровъ иногда встрѣчаются, въ качествѣ запасныхъ веществъ, и глюкозы, какъ напримѣръ, въ обыкновенномъ огородномъ лукѣ. Мы знаемъ уже, что глюкозы могутъ быть непосредственно переработаны дальше въ растеніи, но, съ другой стороны, ихъ накопленіе въ клеткѣ необходимо приводитъ къ значительному повышенію осмотическаго давленія; понятно, поэтому, что растительный организмъ обычно накапливаетъ не глюкозу, какъ таковую, а сначала сочетаетъ по нѣскольку ея частицъ, съ выдѣленіемъ воды, въ одну крупную молекулу новаго, болѣе сложнаго ве-

<sup>1)</sup> Medicus 1803. Pflanzenphysiolog. Abhandlungen 2, 140.

<sup>2)</sup> Hildebrand 1884. Lebensverhältnisse der Oxalisarten. Jena.

<sup>3)</sup> Genau 1901. Oester. bot. Ztg. 51, 321.

<sup>4)</sup> Сравни Frank 1866. Jahrb. wiss. Bot. 5, 161.

<sup>5)</sup> Hérissey 1903. Rev. gén. de bot. 15, 345.



щества. Такимъ образомъ достигается значительное пониженіе осмотическаго давленія, напримѣръ, ровно вдвое при превращеніи глюкозы въ сахарозу; особенно сильно падаетъ оно, когда образуются тѣла, вродѣ инулина, хотя и растворимаго въ водѣ, но по своей химической природѣ весьма близкаго къ крахмалу. Инулинъ встрѣчается особенно часто во вмѣстилищахъ запасовъ сложнопѣвтныхъ, колокольчиковыхъ и др.; у нѣкоторыхъ лилейныхъ инулинъ замѣщается другимъ, во всякомъ случаѣ весьма близкимъ къ нему веществомъ. Въ запасныхъ вмѣстилищахъ сахарной свекловицы преобладаетъ сахароза, совершенно точно также, какъ и у сахарнаго тростника, о которомъ, въ сущности говоря, здѣсь и не слѣдовало бы упоминать. Мы не станемъ здѣсь дѣлать точныхъ указаній о распространеніи указанныхъ сахаровъ и не будемъ перечислять всѣхъ веществъ, до сихъ поръ найденныхъ во вмѣстилищахъ запасныхъ веществъ. Укажемъ лишь, что и сахароза, и инулинъ при проростаніи необходимо испытываютъ химическія превращенія, хотя ихъ растворимость въ водѣ и могла бы, казалось, обусловить ихъ непосредственную усвояемость. Превращенія эти сводятся опять таки къ гидролитическому расщепленію при помощи энзимъ. Такъ, напримѣръ, энзима инвертаза расщепляетъ сахарозу на равныя части глюкозы и фруктозы, инулаза же переводитъ инулинъ въ фруктозу.

Среди азотсодержащихъ запасныхъ веществъ многолѣтниковъ всегда встрѣчаются и бѣлковыя вещества, отложенныя, нерѣдко, въ видѣ отлично образованныхъ кристалловъ (напримѣръ, въ клубнѣ картофеля); образованіе настоящихъ алейронныхъ зеренъ, конечно, исключено благодаря избыточному присутствію воды. Кромѣ бѣлковыхъ запасовъ обычно присутствуютъ и аминокислоты <sup>6)</sup> въ смѣси такого же состава, какъ и въ проросткахъ. Весьма вѣроятно, для большинства случаевъ, что эти аминокислоты не являются продуктами распада ранѣе отложеннаго бѣлка, а отлагаются про запасъ непосредственно, какъ таковыя. По даннымъ Шульце <sup>7)</sup> въ клубняхъ одного сорта картофеля 56% всего азота находится въ видѣ аминокислотъ и только 44% въ видѣ бѣлковыхъ соединений. Въ сахарномъ тростникѣ встрѣчается, по Шоре <sup>8)</sup>, и простѣйшая изъ аминокислотъ, т. е. гликоколь, кромѣ этого случая, повидимому, еще нигдѣ не найденная въ растительныхъ органахъ.

У древесныхъ растений накопляющія ткани являются также весьма сильно развитыми, такъ какъ всѣ паренхиматическія клѣтки древесины и коры (иногда и сердцевины) корня и стебля отлагаютъ въ себѣ запасныя питательныя вещества. Не участвуютъ въ этой общей функціи центральные элементы древесины многихъ деревьевъ, постепенно превращающіеся въ такъ называемое ядро и, вмѣстѣ съ жизнью

<sup>6)</sup> Сравни Schulze 1904. Versuchstat. 59, 331.

<sup>7)</sup> Schulze 1882. Versuchstat. 27, 337.

<sup>8)</sup> Schorey 1897. цитировано по Rev. gén. de bot. 14, 283.



терлющіе способность и магазинировать запасныя вещества. Изъ безазотистыхъ веществъ особенно богато представленъ здѣсь крахмалъ, легко и удобно открываемый и прослѣживаемый въ своихъ разнообразныхъ превращеніяхъ. Оказывается, что отложеніе его начинается уже въ маѣ или іюнѣ мѣсяцахъ; сначала переполняются имъ клѣтки корня, затѣмъ накопленіе крахмала идетъ вверхъ по стеблю, распространяется на большіе суки и, наконецъ, заканчивается въ мелкихъ конечныхъ развѣтвленіяхъ. Въ теченіе зимы этотъ крахмальный запасъ подвергается цѣлкомъ или частью характернымъ превращеніямъ, о которыхъ мы будемъ говорить нѣсколько ниже; весною же, непосредственно передъ распусканіемъ почекъ состояніе крахмального запаса оказывается совершенно такимъ же, какъ и осенью, и для мобилизаціи своей нуждается, конечно, въ появленіи діастазы. Кромѣ крахмала въ качествѣ запасныхъ веществъ древесныхъ растений весьма часто встрѣчаются и гемиллелюлезы<sup>9)</sup>; они отлагаются въ видѣ утолщенной стѣнокъ клѣточныхъ элементовъ паренхимы коры, а иногда и волоконъ древесины. Гораздо скуднѣе свѣдѣнія наши объ азотсодержащихъ запасахъ древесныхъ растений; и здѣсь, повидимому, чаще всего встрѣчаются бѣлки и аминокислоты. Бѣлковыя вещества попадаютъ въ видѣ кристаллическихъ отложений, напримѣръ въ почечныхъ чешуяхъ у нѣкоторыхъ деревьевъ, которыя, въ полную аналогію луковичнымъ чешуямъ, принимаютъ на себя роль вмѣстилищъ запасовъ и содержатъ тогда не только бѣлки, но и безазотистыя вещества, главнымъ образомъ запасную клѣтчатку.

Переходя къ послѣднему типу магазиновъ запасныхъ питательныхъ веществъ, зеленому листу, мы встрѣтимся съ уже извѣстными намъ фактами. Синтезъ углеводовъ въ листѣ подробно нами былъ уже изученъ; относительно бѣлковыхъ веществъ удалось съ значительной долей вѣроятности установить, что они, если и не исключительно, то въ главной своей части образуются въ зеленомъ листѣ; было указано также мимоходомъ, что образованіе въ листьяхъ жирныхъ маселъ, идущихъ на дальнѣйшій обмѣнъ веществъ въ растеніи, едва ли имѣетъ мѣсто. Эти продукты ассимиляціи могутъ быть или непосредственно потреблены въ самомъ же листѣ, пока онъ растетъ, или же процессъ оттока ихъ идетъ настолько быстро, что до накопленія ихъ въ листѣ никогда не доходитъ. Нерѣдко, однако, ассимиляты сами или, вѣрнѣе говоря, ихъ избытокъ превращается въ запасныя вещества непосредственно на мѣстѣ ихъ образованія; впрочемъ, здѣсь они очень недолго играютъ эту роль и нерѣдко уже на слѣдующую послѣ образованія ночь снова переходятъ въ растворимое состояніе и выносятся вонъ изъ листа. На такой процессъ періодическаго образованія и растворенія крахмала намъ уже приходилось выше указывать. Возвращаясь теперь еще разъ къ этому явленію, мы встрѣтимся съ цѣлымъ

<sup>9)</sup> Leclerc 1904. Rev. gén. de bot. 16, 341. Schellenberg 1905. Ber. bot. Ges. 23, 36.



рядомъ новыхъ вопросовъ, вытекающихъ изъ знакомства съ фактами, изложенными въ послѣднихъ главахъ. И прежде всего необходимо установить, обусловлена ли мобилизація запасовъ и въ листѣ дѣятельностью энзимъ, или нѣтъ.

Брунъ и Моррисъ <sup>10)</sup> вполне убѣдительно доказали не только присутствіе діастазы въ зеленыхъ листьяхъ, но и достаточность ея для осахариванія всего накапливающегося въ нихъ крахмала. Ими было также констатировано, что различные листья заключаютъ и весьма различные количества энзимы. Съ этою цѣлью они опредѣляли количества мальтозы, получающіяся при дѣйствіи вытяжки изъ 10 граммовъ высушенныхъ и измельченныхъ въ порошокъ листьевъ на такъ называемый растворимый крахмалъ, въ теченіе 48 часовъ. Въ этихъ условіяхъ получается для солода 634 грамма мальтозы, для листьевъ гороха (*Pisum*) 240, для листьевъ чины (*Lathyrus*)—100, капуцинъ (*Tropaeolum*) 4—10 и водокраса (*Hydrocharis*) лишь 0,3 грамма.

Такимъ образомъ, сравнительно съ солодомъ, діастазы въ листьяхъ вообще очень немного; нѣкоторые листья, впрочемъ, очень богаты этой энзимой. Существуетъ несомнѣнная зависимость между содержаніемъ въ листьяхъ крахмала и богатствомъ ихъ діастазой: бобовыя, на примѣръ, приближающіяся по количествамъ энзимы въ листьяхъ къ солоду, особенно богаты, вмѣстѣ съ тѣмъ, и крахмаломъ. Конечно, нельзя всѣ полученныя этими изслѣдователями цифры считать безусловно точно выражающими діастатическую способность тѣхъ или другихъ листьевъ; какъ разъ, на примѣръ, у водокраса (*Hydrocharis*) его кажущаяся бѣдность діастазой зависитъ, по всей вѣроятности, отъ присутствія значительныхъ количествъ дубильныхъ веществъ, осаждающихъ и инактивирующихъ діастазу. Укажемъ, между прочимъ, что изъ ряда внѣшнихъ агентовъ на работу діастазы по даннымъ Грина, не вполне впрочемъ подтвержденнымъ Эммерлингомъ <sup>11)</sup>, значительное вліяніе имѣетъ свѣтъ, понижая ея; такимъ образомъ, ночью процессъ осахариванія долженъ итти гораздо болѣе оживленно, чѣмъ днемъ. Ускореніе дѣйствія діастазы подъ вліяніемъ углекислоты <sup>12)</sup> опять таки, по всей вѣроятности, приводитъ къ болѣе обильному осахариванію въ ночной періодъ, такъ какъ ночью въ листѣ содержится, конечно, значительно больше углекислоты, чѣмъ днемъ. Трудно сказать, насколько сильно должны отзываться эти воздѣйствія на нашихъ прежнихъ выводахъ относительно количества дневныхъ ассимилятовъ въ листѣ.

Дѣятельностью діастазы, какъ мы уже видѣли выше, крахмалъ обращается въ мальтозу, восстанавливающей мѣдныя соли дисахаридъ, распадающійся при гидролизѣ на 2 частицы глюкозы. Мы указывали

<sup>10)</sup> Brown and Morris 1893. Journal Chem. Soc. Trans. 57, 458.

<sup>11)</sup> Green 1897. Phil. Transactions B. 188, 167. Emmerling 1901. Ber. Chem. Ges. 34, 3810.

<sup>12)</sup> Mohr 1902. Cbl. Bakt. II, 8, 600.



также (стр. 242), что есть и такія энзимы, при помощи которыхъ крахмалъ переводится непосредственно въ глюкозу; въ такихъ случаяхъ вполне допустимо присутствіе, наряду съ диастазой, и другой, особой энзимы—м а л ь т а з ы. Существованіе послѣдней вполне опредѣленно доказано для дрожжевыхъ клѣтокъ; насколько широко распространена она у высшихъ растений, еще не установлено достаточно точно. Къ мальтозѣ весьма близко къ другой дисахаридъ—с а х а р о з а; при гидролизѣ она распадается на частицу глюкозы и частицу фруктозы. Этотъ процессъ расщепленія не рѣдко наблюдался и въ растительныхъ органахъ. Прежде всего можно указать на начинающіе проростать корни свекловицы, гдѣ процессъ превращенія сахарозы въ смѣсь глюкозъ (инвертированный сахаръ) идетъ особенно замѣтно. Сама энзима, вызывающая это расщепленіе, была съ несомнѣнностью констатирована въ самыхъ разнообразныхъ растительныхъ органахъ <sup>13</sup>), какъ напримѣръ въ сахарной свекловицѣ, въ листьяхъ капуцинь (*Tropaeolum*), въ почкахъ древесныхъ растений, въ проросткахъ ячменя и въ крушинахъ пыльцы различныхъ цвѣтвѣ; едва ли можно, поэтому, сомнѣваться въ широкомъ распространеніи инвертазы. Конечно, этотъ фактъ не можетъ еще служить прямымъ доказательствомъ того, что сахароза сама по себѣ не можетъ быть непосредственно усвояема растеніемъ. Во всякомъ случаѣ, необходимо имѣть въ виду, что кромѣ глюкозы и фруктозы въ качествѣ передвигающихся углеводовъ встрѣчаются и сахароза и мальтоза <sup>14</sup>), если не считать еще и другихъ, менѣе изученныхъ сахаровъ, вроде галактозы, маннозы и др.

Намъ пришлось уже не разъ указывать на недостаточность свѣдѣній нашихъ относительно образованія азотсодержащихъ продуктовъ ассимиляціи въ зеленомъ листѣ. На первомъ планѣ и здѣсь, опять таки, стоятъ бѣлки и аминокислоты, сравнительно нерѣдко встрѣчающіяся въ листьяхъ. Аминокислоты легко передвигаются по растенію уже безъ всякихъ дальнѣйшихъ измѣненій, бѣлковыя же вещества, по всей вѣроятности, должны сначала испытать болѣе или менѣе глубокое расщепленіе. Наличие его становится особенно вѣроятной потому, что въ затѣнныхъ растительныхъ органахъ всегда накапливаются въ значительныхъ количествахъ аминокислоты <sup>15</sup>). Темнота нисколько не вліяетъ на ихъ образованіе, но сильно задерживаетъ—вслѣдствіе недостатка въ углеводахъ (стр. 228)—обратный синтезъ бѣлковыхъ веществъ за счетъ этихъ продуктовъ распада; этимъ и объяс-

<sup>13</sup>) Сравни Green 1901. Die Enzyme. Berlin.

<sup>14</sup>) По Руланду (Ruhland 1912. Jahrb. wiss. Bot. 50, 200) сахароза безъ измѣненія передвигается изъ свекловичнаго корня въ стебель растенія; гидролитическій ея распадъ наступаетъ лишь въ листьяхъ и цвѣтахъ. Изъ ассимилирующихъ листьевъ, наоборотъ, поступаетъ въ стебель и корень токъ инвертированного сахара (можетъ быть, съ нѣкоторой примѣсью сахарозы); сахароза образуется уже въ этихъ органахъ. Несомнѣнно, такимъ образомъ, что и сахароза принадлежитъ къ числу углеводовъ, способныхъ передвигаться по растенію.

<sup>15</sup>) Borodin 1878. Bot. Ztg. 36, 801.



няется их накопленіе въ кліткахъ. Къ такому же выводу о существованіи процесса расщепленія бѣлковыхъ веществъ можно прійти и косвеннымъ путемъ. Въ самыхъ разнообразныхъ сочныхъ органахъ растений было доказано присутствіе протеолитическихъ энзимъ, несомнѣнно расщепляющихъ образующійся при ассимиляціи бѣлокъ; во всякомъ случаѣ этой энзимъ нельзя приписать никакой иной функціи. Сравнительно съ несомнѣнно чрезвычайно широкимъ распространеніемъ діастазы въ растительныхъ органахъ, данныя о распространеніи протеазъ въ зеленыхъ листьяхъ еще очень и очень случайны и недостаточны. Однако, нѣтъ основанія сомнѣваться въ томъ, что и эти энзимы также широко и повсемѣстно распространены <sup>13)</sup>.

Мы видѣли въ этой и предыдущей главахъ, что отложенные въ вмѣстилищахъ запасныхъ веществъ матеріалы въ опредѣленные періоды начинаютъ „мобилизоваться“, т. е. изъ нерастворимаго или неспособнаго къ диффузіи состоянія переводятся въ растворимую и легко диффундирующую форму. Смыслъ этого превращенія заключается въ томъ, что измѣненные, такимъ образомъ, продукты могутъ уже легко передвигаться отъ клітки къ кліткѣ; а такіе процессы передвиженія вещества изъ мѣстъ его отложенія къ мѣстамъ потребленія чрезвычайно часто наблюдаются въ растительномъ организмѣ. Очень легко, напримѣръ, доказать оттокъ углеводовъ изъ зеленого листа; на этотъ процессъ мы уже указывали нѣсколько разъ. Нетрудно наблюдать освобожденіе отъ крахмала въ теченіе теплой ночи переполненнаго имъ къ вечеру зеленого листа, если онъ остается въ соединеніи со стеблемъ растенія, и почти полную неизмѣнность этого запаса, если листъ срѣзать еще съ вечера <sup>14)</sup>. Этотъ простой опытъ вполне отчетливо доказываетъ наличность ночного оттока углеводовъ изъ нормального зеленого листа. Конечно, углеводы продолжаютъ оттекать изъ листа и въ теченіе всего дня.

Труднѣе доказать передвиженіе азотсодержащихъ веществъ изъ зеленого листа въ стебель растенія. Повидимому даже, вопросъ этотъ до сихъ поръ не былъ подвергнутъ подробному изученію. Можно сдѣлать, однако, на основаніи, напримѣръ, данныхъ Делеано, выводъ, что передвиженіе это, дѣйствительно, имѣетъ мѣсто; изслѣдователю этому удалось констатировать на виноградной лозѣ значительную потерю живого вѣса въ теченіе ночи листомъ, оставшимся въ связи съ растеніемъ, потерю, достигавшую до 3,49%. Анализъ показалъ, что 1,86% въ этомъ числѣ падаютъ на долю углеводовъ, а остальные 1,63% представлены соединениями другого характера. Весьма вѣроятно, что это и есть азотсодержащія вещества. Наблюденія Кошутаны говорятъ также въ пользу передвиженія азотистыхъ соединений; было бы, впрочемъ, чрезвычайно желательно провѣрить ихъ рядомъ точно поставленныхъ опытовъ.

Кошутаны <sup>17)</sup> произвелъ рядъ тщательныхъ сравнительныхъ опредѣленій содержанія въ листьяхъ виноградной лозы азотистыхъ веществъ вечеромъ и утромъ до

<sup>16)</sup> Сравни Deleano 1911. Jahrb. wiss. Bot. 49, 129.

<sup>17)</sup> Kosutany 1897. Versuchstat. 48, 13; сравни также Czapek, Biochemie der Pflanzen II, 209.



восхода солнца; къ сожалѣнію, всѣ его расчеты относятся не на единицу площади, а на единицу сухого вѣса. Такъ, въ 100 граммахъ сухого вещества оказалось:

	Всѣхъ N-содержащихъ веществъ.	Бѣлковхъ веществъ.	Не бѣловхъ веществъ.
вечеромъ. . . . .	3.537	3.199	0.338
рано утромъ. . . . .	3.621	3.385	0.236

Авторъ дѣлаетъ изъ этихъ цифръ выводъ, что въ теченіе ночи происходитъ образованіе бѣлковхъ соединеній за счетъ небѣлковаго азота (солей азотной кислоты, аминокислотъ и т. п.), и что количество всѣхъ азотсодержащихъ веществъ также увеличивается. Намъ кажется, однако, что выводъ этотъ недостаточно обоснованъ. Дѣйствительно, попробуемъ перечислить приведенныя данныя на одинаковыя листовыя площади, принявъ за отправную точку полученныя Саксомъ величины ночной потери листьевъ подсолнечника (*Helianthus*) и тыквы (*Cucurbita*).

1 квадр. метр. листовой поверхности (сухое вещество) вѣситъ:	вечеромъ.	утромъ.
у подсолнечника ( <i>Helianthus</i> ). . . . .	80.44 гр.	70.80 гр.
у тыквы ( <i>Cucurbita</i> ). . . . .	59.92 »	51.22 »
	<hr/>	<hr/>
	Вмѣстѣ: 140.36 гр.	122.02 гр.

Въ среднемъ 1 квадр. метръ сухого вещества листа вѣситъ . 70.00 » 61.00 »

Если 70 граммовъ сухой листовой массы занимаютъ вечеромъ ту же площадь, какую утромъ занимали 61 гр., то 100 граммамъ вечерняго вѣса отвѣчаютъ 87 граммовъ утренняго; иначе говоря, листовая поверхность терять въ теченіе ночи путемъ оттока ассимилятовъ до 13% своего сухого вѣса. Если мы округлимъ эту потерю до 10% для виноградной лозы Кошутаны, то 100 граммовъ вечерняго вѣса будутъ соответствовать 90 граммамъ сухого вѣса утромъ; слѣдовательно, таблица этого изслѣдователя, перечисленная на одинаковыя площади листа, приметъ слѣдующій видъ:

	Всѣхъ N-содержащихъ веществъ.	не бѣловхъ веществъ.
единица площади листа содержитъ вечеромъ	3.539	
таже площадь содержитъ утромъ . . . . .	3.259	
бѣловхъ веществъ.		
3.199	0.338	
3.047	0.212	

Подобный способъ расчета приводитъ уже къ совершенно иному результату: въ теченіе ночи, какъ оказывается, происходитъ оттокъ азотъ-содержащихъ веществъ и нѣтъ и признака возрастанія ихъ количества въ каждомъ отдѣльномъ листѣ; естественно возникаетъ предположеніе о выносѣ изъ листоваго органа какъ бѣловхъ веществъ, такъ и аминокислотъ.

Чрезвычайно жаль, что Шульце и Шютцъ<sup>18)</sup>, производившіе подробный учетъ обмѣна веществъ въ зеленомъ листѣ въ теченіе дѣлаго лѣта и въ теченіе отдѣльныхъ дневныхъ періодовъ, брали листья всегда утромъ и вечеромъ одного и того же дня. Благодаря этому, вся серія ихъ тщательныхъ опредѣленій не даетъ возможность сдѣлать какихъ либо выводовъ относительно ночного оттока ассимилятовъ изъ листа.

Необходимо отмѣтить, что кромѣ этого суточного опоражниванія листовыхъ органовъ, можетъ происходить еще и другое, связанное съ другими періодичностями и факторами. Такъ, напримѣръ, не опадающіе листья нашихъ вѣчнозеленыхъ древесныхъ по-

<sup>18)</sup> Schulze и Schütz 1909. Versuchstat. 71, 299.



родъ нерѣдко принимаютъ на себя функцію вмѣстилищъ запасныхъ веществъ, опоражниваясь весною совершенно аналогично сѣмядолямъ проростковъ; да и у нашихъ обыкновенныхъ листовенныхъ деревьевъ передъ сбрасываніемъ листы цѣлый рядъ веществъ передвигается изъ отмирающаго листа въ переживающіе холодный періодъ органы растенія. Это осеннее передвиженіе долгое время сильно переоцѣнивалось, пока Вемеру<sup>19)</sup> не удалось показать, что, въ сущности, прямыхъ доказательствъ его существованія нѣтъ. Впрочемъ, недавно доказано было Раманномъ для нѣкоторыхъ древесныхъ растеній, а Фрувиртомъ и Цильсторфомъ для хмеля, что осенью, дѣйствительно, наблюдается оттокъ изъ листьевъ, распространяющійся, главнымъ образомъ, на N, P и K. Съ другой стороны, Шульце и Шютцъ<sup>20)</sup> не нашли у *Acer Negundo* никакого осенняго опоражниванія листьевъ. Впрочемъ, едва ли можно приписывать сколько нибудь крупное значеніе этимъ осеннимъ передвиженіямъ веществъ изъ зеленыхъ листьевъ; мы ограничимся, поэтому, только сказаннымъ.

Мы не станемъ дальше останавливаться на доказательствахъ перемѣщенія запасныхъ веществъ изъ другихъ разнообразныхъ вмѣстилищъ запасовъ. Отчасти мы уже касались этого вопроса въ другихъ мѣстахъ, отчасти намъ придется возвращаться къ нему по пути, изучая причины передвиженія веществъ и тѣ пути, по которымъ оно происходитъ.

Прежде всего остановимся на нѣкоторыхъ чисто физическихъ причинахъ передвиженія веществъ. Уже при знакомствѣ съ процессомъ проростанія сѣмянъ мы упоминали объ изслѣдованіяхъ Ганштеена и Пуриевича, въ основѣ которыхъ лежитъ главная двигательная сила всякаго передвиженія вещества въ растеніи, именно диффузионный процессъ. Совершенно безразлично, осуществляется ли диффузионный токъ отъ кѣтки къ кѣткѣ, или отъ кѣтки въ окружающую ее внѣшнюю среду; необходимымъ условіемъ для него являются лишь мѣстныя

<sup>19)</sup> Wehmer 1892. Landw. Jahrb. 21, 513.

<sup>20)</sup> Ramann 1898. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen. Ref. Bot. Ztg. 56, 231; 1912. Landw. Versuchstat. 76, 157, цитир. по Zeitsch. f. Bot. 51, 20. Fruwirth и Zielstorff 1901. Versuchstat. 55, 9. Schulze und Schütz 1909. Versuchstat. 71, 299. Послѣдніе изслѣдователи особенно подчеркиваютъ отсутствіе обратнаго изъ листа передвиженія углеводовъ и соединеній азота и калия. Количество фосфора уменьшается, по ихъ даннымъ, къ осени; но и это передвиженіе совершается вполне постепенно и не носитъ, поэтому, характера оттока, связаннаго непосредственно со сбрасываніемъ листы. Рихтеръ (Richter 1910. Versuchstat. 73, 457), однако, констатировалъ наличность осенняго опоражниванія листьевъ; онъ указываетъ, между прочимъ, что въ зависимости отъ условій погоды размѣры этого процесса могутъ быть весьма различными въ разные года. Сравни также отношеніе Шталя (Stahl 1909. Zur Biologie des Chlorophylls. Jena) къ этому еще далеко не выясненному вопросу. Также: Tswett. Ber. Bot. Ges. 26-a, 94 и Deleano 1907 и 1908. Univ. de Genève. Inst. de bot. Sér. 7 и 8). Делеано отмѣчаетъ не только обратный переходъ зольныхъ веществъ изъ листьевъ въ стеблевую часть растенія, но и переходъ ихъ даѣе въ почву, на что указывалъ еще ранѣе Вильфартъ (Wilfarth 1906. Versuchstat. 63, 1).



различія въ концентраціи раствора диффундирующаго вещества. Мы видѣли, на примѣръ, что при погруженіи эндосперма ячменя въ большое количество воды мало-по-малу наступаетъ его полное опоражниваніе; если же для опыта взять лишь немного воды, въ ней скорѣе окажется столько сахара, что между концентраціями раствора его извнѣ и внутри уже не будетъ замѣтной разницы; наступитъ остановка въ отведеніи образующагося изъ крахмала сахара, а съ ней прекратится и дальнѣйшій гидролизъ крахмала, и эндоспермъ перестанетъ опорожняться. Мы указывали дальше, что опоражниваніе останавливается еще быстрѣе, если вмѣсто малаго количества чистой воды погрузить эндоспермы въ растворъ сахара. Такія же явленія опоражниванія Пуріевичъ констатировалъ, кромѣ эндоспермовъ, и на изолированныхъ отъ зародыша сѣмядоляхъ, на клубняхъ, корневищахъ, луковицахъ и даже вѣтвяхъ деревьевъ. Весьма вѣроятно, что при соответственной постановкѣ опыта, удастся вызвать опоражниваніе и срѣзаннаго съ растенія, переполненнаго ассимилятами листа. Съ перечисленными вмѣстилищами запасовъ удастся и другой, весьма существенный для выясненія основного для передвиженія веществъ принципа опытъ, для котораго изолированные эндоспермы оказываются уже непригодными, такъ какъ вслѣдъ за ихъ опоражниваніемъ наступаетъ и отмираніе ихъ. Мы уже говорили, что оттоку вещества изъ запасныхъ магазиновъ можно воспрепятствовать при помощи сахарнаго раствора подходящей концентраціи; если же взять концентрацію еще нѣсколько выше, наступитъ уже обратный опоражниванію процессъ: сахаръ станетъ проникать внутрь вмѣстителей запасовъ и отлагаться тамъ въ видѣ крахмала. Фактъ этотъ, въ сущности, вполне аналогиченъ образованію крахмала изъ вводимаго въ листья извнѣ сахарнаго раствора (см. стр. 179). Теперь для насъ онъ представляетъ особенный интересъ съ двухъ сторонъ, на которыхъ прежде мы не имѣли случая остановиться съ одной стороны онъ съ полной опредѣленностью показываетъ намъ, что направленіе тока питательнаго раствора опредѣляется различіемъ концентрацій въ различныхъ частяхъ растительнаго организма: притокъ или оттокъ вещества въ клѣтку зависитъ, во всякомъ случаѣ до извѣстной степени, отъ окружающей среды; каждая клѣтка можетъ одновременно воспринимать и отдавать питательныя вещества, если изъ сосѣднихъ съ нею клѣтокъ одиѣ обладаютъ болѣе высокой, а другія болѣе низкой концентраціей раствора одного и того же питательнаго матеріала. Совершенно точно такъ же, какъ и каждая отдѣльная клѣтка, и цѣлая ткань, расположенная между двумя другими съ различными концентраціями сахара, будетъ служить передаточнымъ между ними пунктомъ, пока останется несравнявшимся это различіе въ концентраціяхъ.—Съ другой стороны чрезвычайно поучителенъ и процессъ обратнаго наполненія вмѣстителей запасовъ. Онъ показываетъ, что для длительного поддержанія диффузионнаго тока вовсе не необходимо постоянное же отведеніе образующагося сахара (т. е. очень большое количество воды въ опытахъ съ опоражниваніемъ эндоспермовъ); оттокъ вещества можетъ быть нацѣло замѣненъ отложеніемъ запаснаго мате-



риала или его превращеніемъ въ другую форму. И дѣйствительно, притокъ вещества въ опорожненную сѣмядолю вскорѣ долженъ былъ бы прекратиться, если бы клѣтки ея не обладали способностью превращать притекающій къ нимъ сахаръ въ крахмалъ, освобождая, такимъ образомъ, мѣсто для новыхъ количествъ диффундирующаго матеріала. Само собой разумѣется, что указанный принципъ диффузіи— постоянное поддерживаніе паденія въ концентраціи при помощи отведенія вещества или его отложенія въ нерастворимомъ видѣ—вполнѣ приложимъ не только къ сахару и крахмалу, представляющимъ лишь особенно яркій и демонстративный примѣръ, а ко всѣмъ остальнымъ передвигающимся по растенію веществамъ. Принципъ этотъ, впрочемъ, не представляетъ для насъ чего либо новаго; мы указывали на него при знакомствѣ съ осмотическими свойствами клѣтки и вернулись къ нему здѣсь лишь благодаря его исключительной важности.

Въ распоряженіи растенія, однако, имѣется нѣсколько различныхъ способовъ поддерживанія необходимой для диффузіи разности въ концентраціяхъ <sup>21)</sup>. Такъ, могутъ наступать процессы односторонняго повышенія или, наоборотъ, спаданія концентраціи растворовъ. Въ испаряющемся водѣ зеленомъ листѣ возрастаетъ концентрація клѣточного сока въ клѣткахъ, окружающихъ устьичныя отверстія, значительно быстрѣе, чѣмъ въ остальныхъ; притекающая по сосудамъ вода еще болѣе подчеркиваетъ это различіе въ концентраціяхъ сока внѣшнихъ и внутреннихъ клѣтокъ органа. Въ другихъ случаяхъ уменьшеніе концентраціи клѣточного сока наступаетъ, благодаря образованію крахмала. Клѣтки щитка зародыша злаковъ во вполнѣ зрѣломъ сѣмени не заключаютъ и признака крахмала; при проростаніи въ нихъ образуется крахмалъ. Отлагается онъ, при этомъ, особенно богато не тамъ, гдѣ поступаетъ изъ эндосперма сахаристое вещество, а на нѣкоторомъ разстояніи отъ мѣста воспріятія. Здѣсь, повидимому, опредѣленнымъ клѣткамъ щитка уже отъ природы присуща способность ранѣе другихъ образовывать крахмалъ; въ другихъ случаяхъ способность эта можетъ быть регуляторно измѣняема. Такъ напримѣръ, когда Рывошъ удалилъ съ одной стороны хвой сосны (*Pinus*) кутикулу, вызвавъ этимъ односторонній же притокъ сахара, максимальное отложеніе крахмала оказалось также и въ мѣстѣ хвой, діаметрально противоположномъ пораненному и, слѣдовательно, служащему мѣстомъ накопленія сахара пункту.—Какъ напримѣръ обратнаго случая, именно повышенія концентраціи въ мѣстахъ, являющихся исходными пунктами для оттока вещества, укажемъ на сѣмядоли многихъ растеній, напримѣръ, обыкновеннаго гороха (*Pisum*, рис. 37а). До момента проростанія клѣтки ихъ равномерно выполнены крахмальными зернами; ихъ раствореніе начинается лишь съ периферіи сѣмядолей; здѣсь получается, такимъ образомъ, повышенная концентрація сахарнаго

<sup>21)</sup> Rywosch 1908. Bot. Ztg. 66, 121; 1909. Z. f. Bot. 1, 571; R. Jones 1912. Plant World. Schröder 1911. Flora, 102, 186.



раствора и, слѣдовательно, создается импульсъ къ оттоку по направленію къ расположеннымъ болѣе центрально проводящимъ пучкамъ.

Разность въ концентраціяхъ не является, однако, единственнымъ рѣшающимъ факторомъ въ процессѣ передвиженія веществъ. Такую же основную роль играетъ и проницаемость протоплазматической пленки. Для растенія было бы весьма невыгодно, если бы все его клѣтки одинаково оказывались бы проницаемы для накопленныхъ въ нихъ питательныхъ запасныхъ веществъ, какъ въ опытахъ Пуріевича съ вмѣстищами запасовъ. Тогда быстро устанавливался бы токъ раствореннаго матеріала по направленію къ корнямъ, а изъ нихъ въ окружающую почву; само существованіе растенія стало бы совершенно невыносимымъ. Очевидно, что, для того чтобы не терять диффузионнымъ порядкомъ свои запасные матеріалы, растеніе должно имѣть въ своихъ наружныхъ обо-

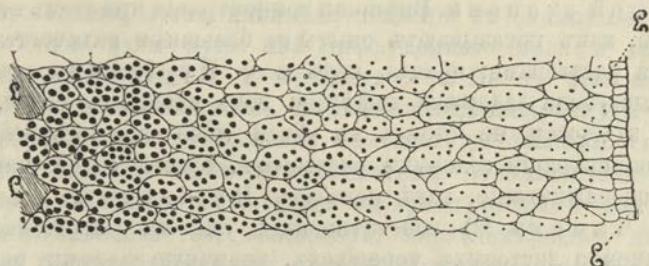


Рис. 37а. Сѣмядоля гороха (*Pisum sativum*) на поперечномъ разрѣзѣ. *E*—эпидермисъ *L*—проводящіе пучки. Черныя точки—крахмальныя зерна. По Р и в о ш у.

лочкахъ, соприкасающихся съ водою, непроницаемыя для запасныхъ веществъ перепонки.

По всей вѣроятности, непроницаемость эта связана со свойствами поверхностнаго слоя протоплазмы, можетъ быть также и частью со свойствами клѣточной оболочки. Въ послѣднее время стали, между прочимъ, указывать на значеніе нѣкоторыхъ клѣточныхъ оболочекъ для задержки диффузионнаго тока, основываясь не только на анатомическихъ данныхъ (А. Мейеръ и его школа), но и на физиологическихъ опытахъ<sup>22)</sup>. Такъ, напримѣръ, изъ опытовъ Вехтера явствуетъ, что, между тѣмъ какъ изъ срѣзовъ обыкновенной луковичи или корня свеклы въ окружающую ихъ воду выходитъ значительное количество веществъ, содержащихся въ клѣткахъ, изъ органовъ неповрежденныхъ, находящихся въ сырой землѣ, не замѣчается и слѣдовъ вымыванія запасовъ. Мало вѣроятнымъ является предположеніе, что здѣсь мы имѣемъ дѣло съ измѣненіемъ проницаемости поверхностныхъ слоевъ протоплазмы, вызваннымъ пораненіемъ органа; можно считать несомнѣннымъ, что факторомъ, задерживающимъ вымываніе растворовъ является у лука про-

<sup>22)</sup> Wächter 1903. Jahrb. wiss. Bot. 41, 163. Brown 1907. Annals Bot. 21, 79.



питанная воскомъ кутикула, а у свекловицы—ея пробковая поверхностная ткань. Но такъ какъ у молодыхъ корешковъ оболочки клѣтокъ всегда чрезвычайно легко проницаемы для водныхъ растворовъ, очевидно, что и на долю протоплазмы падаетъ задача препятствовать потерѣ пластического матеріала путемъ діосмоза.

Мы знаемъ, благодаря опытамъ Пуріевича, о которыхъ шла рѣчь въ предыдущей главѣ, что проницаемость протоплазмы въ клѣткахъ опоражнивающихся вмѣстилищъ запасныхъ веществъ есть величина переменная: такъ, на примѣръ, вымываніе сахара можетъ быть задержано при помощи различныхъ солевыхъ растворовъ. Вехтеръ подробно изслѣдовалъ эти соотношенія у лука. Онъ нашелъ, что опоражниваніе клѣтокъ, т. е. выходеніе глюкозы и другихъ, нередуцирующихъ сахаровъ никогда не бываетъ полнымъ, а останавливается, когда концентрація раствора внутри клѣтокъ спустится до извѣстной степени. Внѣшняя концентрація при этомъ не играетъ никакой роли, какъ показываютъ опыты съ большими количествами воды или соевыми растворами; правда, какъ и у Пуріевича, съ несомнѣнностью выступала задержка диффузіи подъ влияніемъ солей, но величина этой задержки не стоитъ въ какой либо законѣрной зависимости отъ концентраціи солевыхъ растворовъ. Кромѣ солей характерно вліяютъ на опоражниваніе, какъ показалъ Пуріевичъ, кислородъ и хлороформъ; Чапекъ<sup>23)</sup> констатировалъ уже на совершенно иныхъ объектахъ, именно листовыхъ черешкахъ, типичную задержку въ выходѣ вещества подъ вліяніемъ хлороформа. Конечно, вполне возможно, что и анестетики вызываютъ глубокія качественныя измѣненія въ плазматической пленкѣ; но не лишено вѣроятія и предположеніе объ еще болѣе глубокомъ и общемъ вліяніи ихъ на всю дѣятельность живой клѣточной протоплазмы; на основаніи этого и слѣдовало бы сдѣлать общее заключеніе, что процессъ передвиженія веществъ по растенію не является вовсе такимъ простымъ, какъ можно было бы думать съ перваго взгляда.

Къ тому же выводу можно прійти и съ другой точки зрѣнія. Диффузионный токъ, несомнѣнно, черезчуръ медлененъ, чтобы обезпечить необходимыя для растенія передвиженія веществъ. Деффризъ<sup>24)</sup> обращаетъ, на примѣръ, вниманіе на расчетъ Стефана, по которому одному миллиграмму хлористаго натра, т. е. одному изъ наиболѣе быстро диффундирующихъ веществъ, нужно 319 дней, т. е. около года, чтобы изъ 10% раствора перемѣститься въ воду на разстояніе одного метра. Тотъ же путь былъ бы выполненъ миллиграммомъ сахарозы въ 2½ года, — бѣлка — въ 14 лѣтъ. Медленность процессовъ диффузіи можно очень наглядно демонстрировать на опытѣ. Въ длинную, закрытую съ одного конца стеклянную трубку помѣщаютъ какую либо цвѣтную соль, напр. кристаллы мѣднаго купороса въ твердомъ видѣ и

<sup>23)</sup> Czapek 1897, Sitzungsber. Wien. 106, I, 117.

<sup>24)</sup> De Vries 1885. Bot. Ztg. 43, 1.



наливаютъ на нихъ воду или не слишкомъ густой растворъ желатины. Въ послѣднемъ случаѣ, конечно, скорость диффузіи будетъ нѣсколько меньше, чѣмъ въ водѣ <sup>25)</sup>. Черезъ недѣлю синяя окраска отъ мѣднаго купороса подымается на 5 сант., черезъ пять недѣль на 13 и черезъ 3 мѣсяца только на 20 сант. высоты! Если трубку съ застывшей желатиной перевернуть вверхъ ногами, станетъ яснымъ, что сила тяжести не играетъ роли въ явленіяхъ диффузіи — фактъ, имѣющій серьезное значеніе для сужденія о процессѣ передвиженія веществъ по растенію.

Результаты подобныхъ опытовъ не оставляютъ сомнѣнія въ томъ, что простой диффузионный процессъ не можетъ обусловить перенесенія всѣхъ тѣхъ массъ вещества, которыя, напримѣръ, оттекаютъ въ теченіе одной ночи изъ зеленого листа растенія. Правда, не трудно представить себѣ передвиженіе пластического матеріала изъ ассимилирующихъ клѣтокъ въ проводящія пучки листьевъ, лежащія въ ближайшемъ отъ нихъ отстояніи: здѣсь малы пути для диффузионнаго тока и сравнительно очень велики диффузионныя поверхности <sup>26)</sup>. Не то при переносѣ веществъ по проводящимъ путямъ, на далекія растоянія;—здѣсь уже должны участвовать какіе либо ускоряющіе передвиженіе факторы. Къ числу ихъ принадлежитъ прежде всего то механическое перемѣшиваніе клѣточного сока, которое совершается благодаря внутриклѣточнымъ токамъ. Наличие ихъ обуславливается, напримѣръ, неравномѣрнымъ нагрѣваніемъ различныхъ частей клѣтки или, можетъ быть, тѣми электрическими токами, которые такъ распространены въ растеніяхъ и, наконецъ, движеніемъ протоплазмы. Насколько сильно можетъ отзываться послѣдній факторъ на процессѣ диффузіи, чрезвычайно демонстративно показалъ Бирбергъ <sup>27)</sup>. Онъ нашелъ, что нѣкоторыя вещества передвигаются въ клѣткахъ съ движущейся протоплазмой въ 3 раза скорѣе, чѣмъ въ тѣхъ, гдѣ движеніе протоплазмы остановлено воздѣйствіемъ наркотиковъ. Къ сожалѣнію, не достаетъ еще точныхъ свѣдѣній о повсемѣстности въ нормальныхъ клѣткахъ движенія протоплазмы; во всякомъ случаѣ, необходимо отмѣтить, что клѣтки съ особенно сильно выраженнымъ передвиженіемъ веществъ, вродѣ пыльцевыхъ трубокъ, отличаются, вмѣстѣ съ тѣмъ, чрезвычайно энергичнымъ движеніемъ протоплазмы.

Когда, такимъ образомъ, уже въ короткій промежутокъ времени окажется достигнутой полная равномѣрность концентраціи въ каждой отдѣльной клѣткѣ, задача диффузіи окажется сведенной на переносъ вещества изъ клѣтки въ клѣтку сквозь клѣточную оболочку и тѣ два плазматическихъ слоя, которые къ ней прилегаютъ. Мы не знаемъ, на-

<sup>25)</sup> Neil, 1903. Ann. d. Physik (4), 18, 323.

<sup>26)</sup> Не исключена, вмѣстѣ съ тѣмъ, возможность и того, что скорость диффузіи легко диффундирующихъ сахаровъ еще увеличивается благодаря примѣси сахаровъ, менѣе быстро діосмирующихъ (Ruwosch 1911. Ber. Bot. Ges. 29, 204). И на самомъ дѣлѣ, въ растеніи всегда передвигаются смѣси сахаристыхъ веществъ.

<sup>27)</sup> Bierberg 1909. Flora 99, 52.



сколько сильно задерживается передвиженіе веществъ кліточной оболочкой и кожистыми слоями протоплазмы.

Во всякомъ случаѣ, присутствіе въ кліточной оболочкѣ поръ облегчаетъ передвиженіе вещества отъ клітки къ кліткѣ двумя различными путями, во первыхъ, благодаря тому, что кліточная оболочка здѣсь вообще крайне тонка, и во вторыхъ, благодаря тѣмъ тонкимъ сквознымъ отверстиямъ, которыя пронизываютъ перепоночки поръ. Такъ какъ каналы эти выполнены протоплазмой, связывающей живыя содержимыя сосѣднихъ клітокъ, вполне законно предположеніе, что форменные элементы плазмы и даже мелкія крахмальныя зернышки могли бы переходить по нимъ изъ одной клітки въ другую. И, дѣйствительно, Міэ и Кернике<sup>28)</sup> удалось наблюдать прохожденіе сквозь оболочки даже цѣлыхъ кліточныхъ ядеръ, протиснувшихся, несомнѣнно, по этимъ плазматическимъ перемычкамъ; необыкновенная тонкость этихъ каналовъ дѣлаетъ, однако, возможными передвиженія эти лишь при условіи высокихъ одностороннихъ давленій, не наблюдающихся въ обыкновенныхъ условіяхъ жизни организма; въ рядѣ специально поставленныхъ наблюденій Пфефферу<sup>29)</sup> не удалось, также, замѣтить какого-либо передвиженія плазмы по каналамъ, пронизывающимъ затягивающую поры перепонку. Поэтому нужно думать, что значеніе плазматическихъ перемычекъ для массоваго передвиженія вещества по меньшей мѣрѣ сомнительно; за то несомнѣнно, что они играютъ весьма крупную роль для процессовъ диффузіи. Представимъ себѣ, что протоплазма каждой перемычки состоитъ изъ поверхностнаго, кожистаго и внутренняго слоевъ; если даже поверхностные слои и будутъ отличаться такой же непроницаемостью, какъ и въ остальныхъ частяхъ клітки, то для свободной диффузіи веществъ остается свободный путь по внутренней части перемычки. Правда, онѣ очень тонки, но за то чрезвычайно многочисленны и сравнительно очень коротки, а по даннымъ Броуна<sup>30)</sup> мы знаемъ, что при соответственномъ расположеніи и размѣрахъ небольшихъ отверстій диффузія можетъ итти съ такою же скоростью, какъ будто бы всей, затягивающей пору, перепонки и не существовало вовсе.

Несмотря на поры, всякая перегородка, повидимому, оказываетъ извѣстное сопротивленіе передвиженію веществъ, идущему, поэтому, гораздо усиленнѣе въ длинныхъ кліткахъ, въ которыхъ также приходится встрѣчать сравнительно немного препятствій. Ознакомимся, поэтому, нѣсколько ближе съ тѣми тканями, которыя служатъ въ растеніи цѣлямъ передвиженія пластическихъ веществъ. — Въ сущности говоря, каждая паренхиматическая клітка можетъ выполнять функціи клітки проводящей и, дѣйствительно, въ цѣломъ рядѣ органовъ можно встрѣтить проводящія ткани, построенныя исключительно изъ обыкновенныхъ паренхиматическихъ клітокъ; такъ, на примѣръ, въ эндоспермѣ нѣтъ другихъ

<sup>28)</sup> Mische, 1901. Flora. 88, 103. Körnicke 1901. Sitzungsber. Niederrhein. Ges.

<sup>29)</sup> Pfeffer., 1892. Stud. z. Energetik. Abh. Sächs. Ges. 18, 275.

<sup>30)</sup> Brown. 1900. Phil. Transact. B. 193. 223.



кѣтокъ, кромѣ паренхиматическихъ; изъ нихъ однѣхъ построены и всѣ точки роста. Но нужно имѣть въ виду, что какъ разъ здѣсь, въ точкахъ роста, сравнительно слабо и тихо развертываются явленія роста, а, слѣдовательно, и нѣтъ особенныхъ требованій на быстрый притокъ пластического матеріала. Нѣсколько ниже, въ зонѣ энергичнаго разрастанія, намѣчается уже значительная дифференцировка тканей и безъ труда можно найти кѣтки, очевидно приспособленныя къ передвиженію веществъ, точнѣе говоря къ проведенію органическихъ пластическихъ матеріаловъ. Это — такъ называемыя ситовидныя трубки, приспособленныя къ функціи проведенія не только благодаря значительной длинѣ своихъ члениковъ, но и благодаря частичному растворенію поперечныхъ между ними перегородокъ, образующихъ такъ называемыя „ситовидныя“ пластинки. Ситовидныя трубки располагаются длинными связанными тяжами, тянущимися рядомъ съ группами сосудовъ и составляющими съ ними такъ называемыя „сосудистыя“ пучки.

Остановимся нѣсколько, напримѣръ, на процессѣ опоражниванія листа, ассимилировавшаго въ теченіе цѣлаго дня, со спеціальною цѣлью прослѣдить, какую роль играютъ въ немъ ситовидныя трубки. Шимперу<sup>31)</sup> принадлежатъ чрезвычайно любопытные опыты съ подорожникомъ (*Plantago*), у котораго можно безъ особаго вреда извлечь сосудистыя пучки изъ черешка листа, сохранивъ въ тоже самое время связь листа со стеблемъ. Оказалось, что отпрепарованный такимъ образомъ листъ въ темнотѣ продолжаетъ опоражняться отъ крахмала, вынося его въ стебель; Шимперъ высказалъ, поэтому, предположеніе, что проводящіе сахаръ элементы располагаются въ такъ называемой „обложкѣ“ проводящихъ пучковъ и представляютъ собой особыя вытянутыя въ длину кѣтки. Чапекъ<sup>32)</sup>, однако, указываетъ, что, хотя и нельзя сомнѣваться въ участіи этихъ кѣтокъ въ процессѣ проведенія веществъ, ихъ, несомнѣнно, чрезчуръ мало, чтобы обслуживать всѣ потребности органа; главный же токъ пластического вещества долженъ, все-таки, совершаться по ситовиднымъ трубкамъ. Для подтвержденія своего взгляда Чапекъ произвелъ нѣсколько опытовъ надъ передвиженіемъ крахмала въ черешкахъ съ перерѣзанными сосудистыми пучками, и вѣтвями съ кольцевыми вырѣзками коры. Впрочемъ, проверка этихъ опытовъ Делеано<sup>33)</sup> показала, что изъ нихъ нельзя дѣлать какихъ-либо выводовъ относительно роли ситовидныхъ трубокъ въ передвиженіи веществъ<sup>34)</sup>. Исслѣдователь этотъ приходитъ, въ концѣ концовъ, къ выводу, что оттокъ вещества изъ листьевъ совершается, главнымъ образомъ, по со-

<sup>31)</sup> Schimper. 1883. Bot. Ztg. 43. 756.

<sup>32)</sup> Czapek. 1897. Sitzungsber. Wien. 106, I. 117.

<sup>33)</sup> Deleano. 1911. Jahrb. Wiss. Bot. 49, 129.

<sup>34)</sup> Руландъ (*Ruhland* 1912. Jahrb. Wiss. Bot. 50, 200) исходя изъ совершенно иныхъ соображеній, также отрицаетъ преимущественность ситовидныхъ трубокъ въ транспортѣ углеводовъ. По его опытамъ слѣдуетъ, что ситовидныя трубки (у сахарной свекловицы) проницаемостью своею по отношенію къ сахару ничѣмъ не отличаются отъ остальныхъ кѣтокъ.



судистымъ пучкамъ, оставляя нерѣшеннымъ, какая часть пучка, сосудистая или ситовидная играетъ въ этомъ процессѣ особенно важную роль. Намъ кажется и теперь болѣе вѣроятнымъ, что ситовидныя трубки несутъ въ листѣ именно ту роль, которую имъ приписывалъ Чапекъ. Приведемъ также результаты наблюденія Шнейдера-Орелли<sup>35)</sup>, говорящіе въ пользу такого воззрѣнія. Этотъ изслѣдователь наблюдалъ за листьями обыкновенной яблони, извѣденными внутренними ходами личинокъ яблонной моли; оказалось, что процессъ отведенія крахмала оставался совершенно не задержаннымъ и въ тѣхъ случаяхъ, когда были разрушены сосудистые пути, но окончательно останавливался при поврежденіи, хотя бы даже частичномъ, ситовидной части пучка.

Если исходить изъ воззрѣній Чапека, картина передвиженія углеводовъ по растенію приметъ, приблизительно, слѣдующую форму. Образующійся изъ крахмала сахаръ, пройдя сквозь нѣсколько слоевъ ассимиляціонныхъ клѣтокъ и обложку пучка, сливается въ ситовидныя трубки, содержимое которыхъ иногда болѣе чѣмъ на половину состоитъ изъ сахаристыхъ веществъ<sup>36)</sup>. По ситовиднымъ элементамъ вещества эти передвигаются уже сравнительно быстро и на далекія разстоянія, благодаря механическому перемѣшиванію содержимаго внутренними токами. Можно думать, что серія ситовидныхъ трубокъ, слѣдующихъ другъ за другомъ на разстояніи нѣсколькихъ сантиметровъ или даже дециметровъ функционируетъ какъ одна единственная клѣтка: на верхнемъ ея концѣ путемъ диффузіи поступаетъ въ нее сахаръ, снизу тѣмъ же путемъ этотъ сахаръ уходитъ въ другіе элементы, а въ общей полости связанныхъ другъ съ другомъ трубокъ идетъ механическое передвиженіе, обусловленное, впрочемъ, не плазматическими токами, которыхъ обыкновенно не бываетъ въ ситовидныхъ трубкахъ<sup>37)</sup>, а тѣми общими передвиженіями, которыя вызываются измѣненіями въ тургорномъ давленіи окружающихъ ситовидную часть пучка паренхиматическихъ клѣтокъ.

И, дѣйствительно, содержимое ситовидныхъ трубокъ выдавливается наружу при ихъ перерѣзываніи подъ вліяніемъ напора окружающей ихъ паренхимы.

Не нужно, однако, думать, что функціи ситовидныхъ трубокъ сводятся исключительно къ соединенію, на манеръ стеклянной трубки, двухъ пространственно удаленныхъ другъ отъ друга пунктовъ. На всемъ своемъ протяженіи трубки эти находятся въ тѣсной функциональной связи съ паренхимой ситовидной части пучка, отдавая ей избытокъ растворимыхъ углеводовъ, тотчасъ же превращающихся въ крахмалъ и открывающихся, такимъ образомъ, дальнѣйшій путь къ поступленію са-

<sup>35)</sup> Schneider-Orelli. 1909. Cbl. Bakt. (II), 24, 158.

<sup>36)</sup> Kraus. 1883. Abh. Naturf. Ges. Halle. 16, 16.

<sup>37)</sup> Strasburger. 1891. Bau und Verrichtung der Leitungsbahnen, стр. 363. Jena. Далеко не легкую задачу представляетъ вопросъ, существуетъ ли въ ситовидныхъ трубкахъ неповрежденнаго растенія протоплазматическіе токи, или нѣтъ. Наблюденія надъ разрѣзами являются мало доказательными.



хара. Такимъ образомъ, окружающая ситовидныя трубки паренхима функционируетъ въ качествѣ магазина запасныхъ веществъ, при этомъ въ двухъ различныхъ направленіяхъ. Съ одной стороны въ ея клѣткахъ, какъ вообще и во всѣхъ паренхиматическихъ элементахъ сердцевинныхъ лучей, коры и древесины, отлагаются до ближайшаго весенняго періода запасныя питательныя вещества, а съ другой — и это не только въ одревеснѣвшихъ стволахъ, но и въ каждомъ листовомъ черешкѣ, — образуется крахмалъ въ видѣ такъ называемаго временнаго запаса, т. е. магазинируется избытокъ передвигающагося по ситовиднымъ элементамъ сахара, пускаясь вновь въ оборотъ, когда непосредственная подача изъ листьевъ почему либо прекратится. Такія временныя отложенія крахмала всюду и вездѣ сопровождаютъ токъ сахаристаго матеріала по растенію, проходитъ ли онъ по ситовиднымъ трубкамъ на далекое разстояніе или же передвигается на небольшія протяженія по паренхиматическимъ клѣткамъ. Это образованіе крахмала вполне понятно и съ той точки зрѣнія, которую мы затронули выше: оно служитъ, несомнѣнно, поддержанію необходимой для диффузіи разности въ концентраціяхъ въ тканяхъ органа.

Относя передвиженіе углеводовъ въ ситовидныя трубки, мы, тѣмъ самымъ, возведемъ ихъ въ роль специфическихъ элементовъ для переноса органическихъ пластическихъ веществъ. Дѣйствительно, уже давно приписывали имъ основную роль въ передвиженіи бѣлковыхъ веществъ, указывая на сквозное другъ съ другомъ сообщеніе отдѣльныхъ членковъ ситовидныхъ трубокъ, какъ на приспособленіе, облегчающее передвиженіе трудно-диффундирующаго матеріала. Мы не станемъ останавливаться на передвиженіи бѣлка и его продуктовъ распада; тѣ отрывочныя данныя, которыя имѣются въ литературѣ объ этомъ процессѣ, показываютъ, что дѣло здѣсь идетъ такъ же, какъ и съ углеводами. Укажемъ, что и зольныя вещества передвигаются, частью въ неорганическомъ видѣ, частью въ видѣ уже органическихъ соединеній по тѣмъ же самымъ путямъ, какъ и бѣлокъ и сахаръ, послѣ того, какъ они съ водянымъ токомъ оказались перемѣщенными изъ корней въ наземныя части растенія и тамъ испытали уже дальнѣйшія превращенія. Функциональная замѣна ситовидныхъ трубокъ млечными сосудами едва ли вѣроятна<sup>38</sup>).

Остается еще познакомиться съ явленіемъ, особенно ясно и рѣзко наблюдающимся у древесныхъ растеній. При весеннемъ раствореніи у нихъ крахмала сахарному раствору приходится, чтобы достигнуть мѣсть потребленія, пройти пути въ нѣсколько метровъ, иногда даже свыше ста. Съ этимъ, несомнѣнно, связано, что въ этихъ случаяхъ токъ пластического матеріала идетъ уже по инымъ путямъ, вполне или отчасти минуя ситовидныя трубки и подымаясь вмѣстѣ съ токомъ воды по сосудамъ, подобно солямъ, поглощаемымъ корневыми развѣтвленіями изъ почвы. Что это такъ, явствуетъ уже изъ опытовъ съ кольцевыми вырѣз-

<sup>38</sup>) К н і е р. 1903. Flora 94, 129.



ками коры, поставленными еще Т. Гартигом<sup>39)</sup>. Эти вырѣзки, какъ мы уже указывали выше, препятствуютъ отложенію крахмала въ частяхъ ствола ниже ихъ, но, наложенныя осенью уже послѣ окончанія отложенія крахмала, нисколько не мѣшаютъ полному исчезновенію крахмала на слѣдующую весну изъ всего ствола, даже и ниже кольцевой вырѣзки. Благодаря изслѣдованіямъ А. Фишера<sup>40)</sup> не остается уже и капли сомнѣнія въ томъ, что образующаяся при весенней мобилизаціи крахмала глюкоза переносится къ распускающимся почкамъ по древесинѣ ствола, именно по сосудистымъ ея путямъ. А такъ какъ перемѣщенія, вызываемыя испарительнымъ токомъ, измѣряются уже метрами, а не тѣми миллиметрами или даже микронами, на которые хватаетъ диффузионнаго тока, очевидной становится та выгода, которую извлекаетъ растеніе изъ такой пространственной перегруппировки тока. Въ сокѣ весенняго плача нѣкоторыхъ деревьевъ были найдены также амиды и бѣлковыя вещества; весьма вѣроятно, поэтому, что и азотсодержащія питательныя вещества передвигаются весною по тѣмъ же самымъ путямъ, какъ и углеводы.

Т. Гартигъ, а за нимъ и А. Фишеръ<sup>40)</sup> и Страсбургеръ<sup>37)</sup> пошли еще дальше; они утверждаютъ, что восходящій токъ растворимыхъ углеводовъ, наступающій весною у древесныхъ растений, идетъ исключительно по древесинной части ствола, и что по корѣ можетъ идти только одинъ нисходящій токъ. Доводы, выдвинутые въ защиту этого воззрѣнія, кажутся намъ не вполне безупречными; весьма возможно, что повтореніе ихъ опытовъ привело бы къ доказательству способности ситовидной части пучка проводить мобилизованныя запасныя вещества и по направленію кверху; это тѣмъ болѣе вѣроятно, что у травянистыхъ растений сосуды, по всей вѣроятности, вовсе не участвуютъ въ проведеніи кверху ассимилятовъ, а принципиальное различіе между травянистыми и древеснистыми органами было бы не совсемъ понятно.

Конечнымъ пунктомъ передвиженія пластическихъ веществъ являются всегда тѣ мѣста на тѣлѣ растенія, гдѣ совершается оживленное ихъ потребленіе. Чѣмъ скорѣе идетъ переработка притекающихъ веществъ, тѣмъ рѣзче оказывается выраженной разность въ концентраціяхъ, вызывающая диффузионный токъ отъ исходнаго къ конечному пунктамъ и тѣмъ скорѣе идетъ само передвиженіе матеріала. Само раствореніе запасовъ идетъ быстрѣе, когда отведеніе продуктовъ растворенія совершается ускореннымъ темпомъ. Въ естественныхъ условіяхъ развитія растенія органы, въ которыхъ совершается потребленіе вещества обыкновенно пространственно отдѣлены отъ органовъ, служащихъ магазинами. Такъ, напримѣръ, расходъ пластическаго матеріала совершается, прежде всего, въ точкахъ роста развивающагося организма. Правда, здѣсь не требуется поступленія, въ короткій промежутокъ вре-

<sup>39)</sup> Th. Hartig. 1858. Bot. Ztg. 16, 332.

<sup>40)</sup> Alfr. Fischer. 1890. Jahrb. Wiss. Bot. 22, 73.



мени, большихъ количествъ питательнаго матеріала, но за то идетъ непрерывное новообразование клѣточныхъ элементовъ, такъ что почти круглый годъ оказываются необходимыми всѣ тѣ вещества, которыя служатъ для построения клѣточной оболочки, протоплазмы и обусловливающихъ тургоръ соединений. И если, напримѣръ, у древеснаго растенія сравнительно быстро заканчивается вытягиваніе и формованіе побѣговъ текущаго періода вегетаціи, являясь, вмѣстѣ съ тѣмъ, цѣликомъ связаннымъ съ использованіемъ отложеннаго въ предыдущемъ году запаснаго матеріала, то уже сравнительно рано вновь начинаютъ залагаться почки для слѣдующаго года, медленное развитіе которыхъ продолжается иногда даже и въ теченіе зимы. На ряду съ этимъ въ деревьяхъ работаетъ и камбіальный слой, нуждающійся, опять-таки, въ постоянномъ притокаѣ питательнаго матеріала для длительной постройки древесинныхъ и коровыхъ элементовъ. Затѣмъ, послѣ цвѣтенія наступаетъ процессъ развитія плодовъ и сѣмянъ и, въ концѣ концовъ, наполненіе вмѣстилищъ запасовъ въ корнѣ или стеблѣ, начинающееся снизу и мало по малу распространяющееся и наверхъ. Всюду и вездѣ въ качествѣ передвигающагося пластическаго матеріала встрѣчаемъ мы все тѣ же, уже не разъ упоминавшіяся, вещества; сахаръ, бѣлки, аминокислоты; всюду также образуются изъ нихъ одни и тѣ же, знакомыя намъ, запасныя вещества, отлагающіяся транзиторно, на короткій промежутокъ времени, или же превращающіяся уже въ настоящіе долговременные запасы. Растенія—однолѣтники отличаются отъ деревьевъ лишь тѣмъ, что отложеніе ихъ запасныхъ веществъ ограничено исключительно лишь сѣменами, а различіе между травянистыми многолѣтниками и растеніями съ деревенѣющими наземными органами характерно выражается въ томъ, что у первыхъ всѣ запасныя матеріалы отлагаются исключительно въ подземныхъ, у вторыхъ же и въ наземныхъ органахъ.

Кромѣ нормально функціонирующихъ въ качествѣ магазиновъ запасныхъ веществъ органовъ роль ихъ можетъ принимать на себя и другіе. Такъ, напримѣръ, если совершенно удалить точки роста и слѣдить за устраненіемъ возможностей ихъ новообразования, центрами отложеній запасовъ могутъ сдѣлаться какіе угодно стеблевые или листовые органы (сравни главу XXVI, опыты Фёхтинга). Если заставить голодать разрастающіяся точки роста растенія, онѣ начинаютъ вытягивать пластическій матеріалъ изъ болѣе взрослыхъ органовъ, иногда съ такою силою, что приводятъ ихъ къ отмиранію. Нерѣдко, напримѣръ, приходится наблюдать на проросткахъ, развивающихся въ темнотѣ, разрастаніе верхушки побѣга за счетъ болѣе старыхъ отмирающихъ листьевъ. То же явленіе наблюдается и при недостаткѣ воды: болѣе старыя части мало по малу отсыхаютъ, отдавая свою воду болѣе молодымъ <sup>41)</sup>. Въ этихъ случаяхъ растительный организмъ используетъ вещества, которыя обычно обозначаютъ именемъ матеріаловъ строительныхъ, а не запасныхъ.

<sup>41)</sup> L. Pringsheim. 1906. Jahrb. Wiss. Bot. 43, 89.



Намъ предстоитъ теперь, чтобы завершить знакомство наше съ процессами превращенія и передвиженія веществъ въ автотрофномъ растеніи, рассмотреть тѣ измѣненія, которымъ подвергаются передвигающіяся пластическія вещества въ конечномъ мѣстѣ ихъ назначенія. Наиболѣе разнообразны измѣненія эти, конечно, тогда, когда за счетъ этихъ веществъ идетъ постройка новыхъ элементовъ. Стоитъ только сравнить сравнительную простоту передвигающихся по растенію соединений, главнымъ образомъ, углеводовъ, аминокислотъ и минеральныхъ солей со сложнымъ составомъ клѣтокъ, формирующихся за ихъ счетъ. Къ сожалѣнію, однако, мы еще очень мало знаемъ объ этихъ процессахъ превращенія. Сравнительно болѣе понятны для насъ тѣ изъ нихъ, при которыхъ изъ передвигающихся по растенію пластическихъ веществъ образуются вновь запасные матеріалы, т. е. тѣ самыя вещества, которыя дали имъ начало. Но и здѣсь не мало невыясненныхъ сторонъ. Такъ, напримѣръ, въ случаѣ превращенія глюкозы въ крахмалъ и запасную клѣтчатку намъ остаются неясными ближайшія условія этого превращенія; можно лишь сказать, что рамки превращенія не очень широки и можетъ быть уже не далеко время, когда химизмъ этихъ процессовъ станетъ для насъ совершенно яснымъ. Далекое не такъ просто обстоитъ дѣло съ бѣлковыми веществами. Мы уже знаемъ, что бѣлки распадаются, давая цѣлую серію аминокислотъ. Но если проростаніе происходитъ на свѣту, сколько нибудь ощутительнаго накопленія ихъ не наблюдается, по всей вѣроятности, потому, что онѣ тотчасъ же регенерируютъ вновь въ бѣлковыя соединенія. Если же оставить сѣмена проростать въ темнотѣ, вещества эти накапливаются въ такихъ количествахъ, что путемъ обработки спиртомъ можно получить кристаллическіе, ясно замѣтные подъ микроскопомъ осадки. Очевидно, что въ темнотѣ регенерація бѣлковъ не имѣетъ мѣста; поэтому проращиваніе въ темнотѣ и примѣняется всегда, когда нужно получить большія количества аминокислотъ. Но если сравнить аминокислоты, накапливающіяся въ тканяхъ проростка при культурѣ въ темнотѣ съ продуктами расщепленія бѣлка кислотами или энзимами внѣ растительнаго организма, окажется рѣзкое и многообразное несходство. Посмотримъ сначала, во что выливаются эти смѣси аминокислотъ при кислотномъ гидролизѣ бѣлковъ различныхъ растеній; въ приводимой ниже, взятой у Абдергальдена<sup>42)</sup> таблицѣ указано, сколько граммовъ cadaго соединенія получается при гидролизѣ 100 граммовъ соотвѣтственнаго бѣлка.

Оказывается, что во всѣхъ бѣлкахъ имѣются одиѣ и тѣ же аминокислоты, хотя въ различныхъ относительныхъ количествахъ; можно было бы умножить число примѣровъ безъ измѣненія самого результата. Тѣ же аминокислоты получаютъ, за исключеніемъ одного лишь фенилаланина, и при трипсинномъ перевариваніи бѣлковыхъ веществъ; къ сожалѣнію, процессъ этотъ не изученъ съ количественной стороны; впро-

<sup>42)</sup> Abderhalden. 1906. Lehrb. der physiol. Chemie. Berlin und Wien.



чемъ, и выше приведенныя цифры въ значительной степени являются лишь приближительными.

Аминокислоты:	Конглютинъ. (бѣлокъ сѣмянъ лупина <i>Lupinus</i> <i>luteus</i> )	Бѣлокъ сѣмянъ. <i>Picea excelsa</i> .	Эдестинъ, бѣлокъ сѣмянъ конопли ( <i>Cannabis</i> ).
Гликоколь . . . . .	0.8	0.6	3.8
Аланинъ . . . . .	2.5	1.8	3.6
Аминовалерьяновая кислота . . .	1.1	слѣды	слѣды
Лейцинъ . . . . .	6.75	6.2	20.9
Пролинъ . . . . .	2.6	2.8	1.7
Фенилаланинъ . . . . .	3.1	1.2	2.4
Глютаминовая кислота . . . . .	6.5	7.8	6.3
Аспарагиновая кислота . . . . .	3.0	1.8	4.5
Тирозинъ . . . . .	2.1	1.7	2.1
Цистинъ . . . . .	слѣды	0.25(?)	0.25
Гистидинъ . . . . .	0.65	0.62	1.1
Аргининъ . . . . .	6.6	10.9	11.7
Лизинъ . . . . .	2.1	0.25	1.0
Триптофанъ . . . . .	слѣды	слѣды	слѣды.

Въ этиологированныхъ проросткахъ накапливаются опять таки эти аминокислоты, за исключеніемъ гликоколи и аланина, но уже въ совершенно иныхъ соотношеніяхъ, и вмѣсто глютаминовой и аспарагиновой кислотъ находятся уже ихъ амиды, т. е. глютаминъ и аспарагинъ. Накопленіе этихъ амидовъ достигаетъ иногда значительныхъ размѣровъ; такъ, напримѣръ, глютаминъ, констатированный у тыквы (*Cucurbita*), клещевины (*Ricinus*) и крестоцвѣтныхъ, можетъ достигать 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub>% сухого вѣса проростка, а находящійся у бобовыхъ, злаковъ и другихъ растений аспарагинъ образуетъ даже до 20% всего сухого вѣса. Не можетъ быть сомнѣнія <sup>43)</sup>, что въ процессѣ образованія аспарагина мы имѣемъ дѣло уже со вторичнымъ измѣненіемъ образовавшихся путемъ гидролиза бѣлковыхъ веществъ соединеній; не слѣдуетъ, однако, думать, чтобы весь аспарагинъ образовался путемъ амидированія аспарагиновой кислоты. Удастся, дѣйствительно, показать, что по мѣрѣ образованія аспарагина исчезаютъ и другія аминокислоты; появленіе этого амида идетъ параллельно съ этимъ исчезаніемъ аминокислотъ, а не съ продолжающимся процессомъ гидролиза бѣлка.

Это становится очевиднымъ, напримѣръ, при сравненіи анализовъ 7-дневнаго проростка гороха съ 3-недѣльнымъ:

	Лейцину:	Тирозину:	Аргинину:	Аспарагину:
7 дней . . .	много	слѣды	есть	нѣтъ вовсе
3 недѣли . .	гораздо меньше	нѣтъ вовсе	почти нѣтъ	очень много.

Далѣе, какъ показалъ Шульце, въ сѣмядоляхъ лупина накапливаются только аргининъ и аминокислоты, но не аспарагинъ, нахо-

<sup>43)</sup> Schulze. 1906. Landw. Jahrb. 25, 621. Prianschnikow. 1904. Ver. bot. Ges. 22, 35.



димый зато въ значительномъ количествѣ въ осевыхъ органахъ проростка; совершенно точно также въ сѣмядоляхъ тыквы не бываетъ глутамина, накапливающагося въ стебелькѣ растеньица.

Какимъ путемъ формируются аспарагинъ и глутаминъ изъ аминокислотъ, т. е. лейцина, тирозина и т. п., остается совершенно неяснымъ. Шульце высказываетъ предположеніе, что вещества эти сначала подвергаются дальнѣйшему гидролитическому распаду или окисленію; во всякомъ случаѣ, процессу этому должно сопутствовать отщепленіе амміака<sup>44)</sup>, за счетъ котораго и могутъ быть синтезированы амидо-соединенія. Иначе говоря, мы имѣемъ дѣло опять таки съ синтетическимъ процессомъ<sup>45)</sup>, съ вѣроятнымъ участіемъ въ немъ и углеводовъ. Если ихъ достаточно много, какъ и бываетъ въ растеніи на свѣту, отщепляющійся амміакъ тотчасъ же перерабатывается далѣе, въ бѣлокъ. Сколько нибудь ощутительнаго накопленія аспарагина на свѣту не получается, во-первыхъ, потому что тогда въ избылліи образуются углеводы<sup>46)</sup>, а во-вторыхъ, потому что свѣтъ и непосредственно способствуетъ синтезу бѣлковыхъ веществъ<sup>47)</sup>. Образовавшійся въ темнотѣ аспарагинъ можетъ быть и впоследствии, при переносѣ этиолированнаго растенія на свѣтъ, переработанъ въ бѣлковыя соединенія, само собой разумѣется длиннымъ обходнымъ путемъ; несомнѣнно, что на аспарагинъ нельзя смотрѣть, какъ на одну изъ первыхъ ступеней въ синтетическомъ для бѣлковыхъ соединеній процессѣ; прежде чѣмъ быть вовлеченнымъ въ дальнѣйшую переработку, онъ долженъ испытать отщепленіе амміака. Характерное для растений отсутствіе накопленія амміака, какъ такового, нужно поставить, повидимому, въ связь съ его ядовитыми свойствами.

Процессы синтеза запасныхъ питательныхъ веществъ изъ передвигающихся продуктовъ совершаются замѣтнѣе всего въ тканяхъ созрѣвающаго сѣмени. Къ формирующимся сѣменамъ притекаютъ въ избылліи сахара, аминокислоты и минеральныя соли, перерабатываясь и отлагаясь въ видѣ крахмала, запасной клѣтчатки<sup>48)</sup>, и бѣлковъ и нѣкоторыхъ фосфорсодержащихъ органическихъ соединеній. Процессы

<sup>44)</sup> Schulze. 1898. Zeitschr. für physiol. Chemie. 24, 18; 30, 241; 1907. Ber. bot. Ges. 25, 213. Kiesel (1909. Zeitschr. für physiol. Chemie 60) доказалъ обильное образование амміака при автолитическихъ процессахъ.

<sup>45)</sup> Укажемъ здѣсь на открытый Шульце и Винтерштейномъ (сравни Schulze 1906, цит. въ сноскѣ 43) фактъ отсутствія у проростковъ клещевины (*Ricinus*) обычныхъ аминокислотъ. вмѣсто нихъ находится тѣло, носящее названіе рицинина и заключающее пиридинное кольцо. Несомнѣнно, что оно является продуктомъ синтеза за счетъ первичныхъ или вторичныхъ продуктовъ распада бѣлковой частицы. Весьма вѣроятно, что въ образованіи этого соединенія лежитъ и ключъ къ синтезу вообще всѣхъ алкалоидовъ, изъ которыхъ многіе характерны какъ разъ пиридиннымъ кольцомъ. Выше (стр. 233) намъ уже приходилось указывать, что повидимому и другіе, съ инымъ строеніемъ, алкалоиды должны быть происхожденіемъ своимъ связаны съ продуктами распада бѣлка.

<sup>46)</sup> Pfeffer. 1873. Monatsber. Berl. Akad.

<sup>47)</sup> Balicka-Iwanowska. 1903. Bull. Acad. Crac. Godlewski. 1903. Bull. Acad. Crac., стр. 313.

<sup>48)</sup> Schulze и Godet. 1909. Zeitschr. für physiol. Chemie 61, 279.



автолиза показывають, что въ созрѣвающемъ сѣмени находятся тѣ же энзимы, какъ и въ проростающемъ; весьма вѣроятно, поэтому, что здѣсь имѣетъ мѣсто уже не расщепляющая, а созидающая, синтетическая ихъ дѣятельность <sup>49)</sup>.

На ряду съ регенераціей бѣлка и полисахаридовъ изъ продуктовъ ихъ распада намъ придется заняться и процессомъ синтеза жировыхъ веществъ, съ которыми мы познакомились въ предыдущей главѣ, какъ съ вполне уже сформированными запасными веществами сѣмени. Несомнѣнно присутствіе жирныхъ маселъ и въ клѣткахъ вегетативныхъ органовъ; по нѣкоторымъ литературнымъ даннымъ можно предполагать, что и по нимъ онъ передвигается или какъ жиръ, или послѣ предварительнаго расщепленія на глицеринъ и жирную кислоту; но, конечно, никто не рѣшится утверждать, чтобы вся масса жирнаго масла въ сѣмени поступала въ этотъ органъ въ видѣ именно жира. Наоборотъ, къ нарастающимъ маслянистымъ сѣменамъ притекають совершенно тѣ же вещества, какъ и къ немаслянистымъ, т. е. прежде всего углеводы, или, какъ у маслины, маннитъ, нерѣдко замѣняющій собою углеводы. Въ молодыхъ маслянистыхъ сѣменахъ въ изобиліи отлагается, затѣмъ, крахмалъ <sup>50)</sup>, исчезающій и замѣняющійся ко времени созрѣванія жирнымъ масломъ. Это исчезаніе крахмала связано не съ потребленіемъ его на процессы дыханія, съ разложеніемъ его, иначе говоря, до углекислоты и воды; въ высшей степени вѣроятно, что жирныя масла не приносятся въ сѣмя извнѣ, а формируются въ немъ самомъ за счетъ крахмала; и дѣйствительно, не вполне созрѣвшія сѣмена маслянистыхъ растеній продолжаютъ накоплять въ своихъ тканяхъ жиры даже послѣ отдѣленія отъ материнскаго растенія, несмотря на то, что всякій дальнѣйшій притокъ становится уже неосуществимымъ. Выше, при проростаніи сѣмени, намъ пришлось констатировать превращеніе жирныхъ маселъ въ углеводы; теперь, при созрѣваніи сѣмянъ мы встрѣчаемся съ обратнымъ процессомъ превращенія крахмала въ жирное масло. Съ химической точки зрѣнія превращенія эти очень глубоки и сложны: мы имѣемъ здѣсь дѣло съ образованіемъ сравнительно очень бѣдныхъ кислородомъ соединеній изъ тѣлъ, богатымъ этимъ элементомъ. У Курціуса и Францена <sup>51)</sup> можно найти сводку химическихъ представлений, которыя можно положить въ основу этого редуціоннаго процесса. Во всякомъ случаѣ первой ступеню превращенія является образованіе жирныхъ кислотъ и глицерина; дальнѣйшій синтезъ изъ нихъ жирныхъ маселъ совершается, несомнѣнно, подъ дѣйствіемъ той же энзимы, которая расщепляетъ жиры <sup>52)</sup>.

Жирныя масла накопляются въ изобиліи также и у многихъ древесныхъ растеній, у которыхъ, какъ мы уже видѣли, функціонируютъ въ

<sup>49)</sup> Zaleski, 1907. Ber. Bot. Ges. 25, 58 и 360; 1911. Beih. Bot. Cbl. 27, (1) 63.

<sup>50)</sup> Pfeffer, 1872. Jahrb. wiss. Bot. 8, 483.

<sup>51)</sup> Curtius и Franzen, 1912. Annalen der Chemie 390, 114. Ivanow, 1912 Beih. bot. Cbl. 28, 1, 159.

<sup>52)</sup> Ivanow, 1911. Ber. Bot. Ges. 29, 593.



качествѣ магазиновъ запасныхъ веществъ, стволы и корни. Къ числу „жирсодержащихъ“ деревьевъ принадлежатъ, между прочимъ, липа, береза и сосна; содержаніе масла въ ихъ тканяхъ становится особенно замѣтнымъ въ теченіе зимы, когда весь отложенный вначалѣ крахмалъ оказывается цѣликомъ раствореннымъ. Въ количествѣ жирныхъ маселъ не наступаетъ затѣмъ, повидимому, скольконибудь рѣзкихъ колебаній; даже и весною, при распусканіи почекъ не наблюдается еще полного исчезновенія жира. Нельзя, поэтому, считать вполне установленнымъ, имѣемъ ли мы здѣсь дѣло съ запаснымъ веществомъ, или же со смѣсью разнообразныхъ соединений, изъ которыхъ нѣкоторыя представляютъ собою экскреты и лишь суммарно объединяются съ питательными запасами подъ общимъ именемъ „жирныхъ маселъ“<sup>53)</sup>.

Мы отмѣтили мимоходомъ, что въ теченіе зимняго періода въ стволахъ деревьевъ наблюдается раствореніе крахмала. Нерѣдко, дѣйствительно, можно констатировать болѣе или менѣе полное переведеніе крахмального запаса въ сахаръ<sup>54)</sup>.

Зависимость этого процесса отъ температурныхъ условій несомнѣнна: повышая температуру, можно вызвать регенерацію крахмала, понижая ее—новое его раствореніе. Весьма вѣроятно, что низкія температуры гораздо сильнѣе задерживаютъ синтетическіе процессы, чѣмъ гидролитическіе<sup>55)</sup>.

Образованіе сахара въ теченіе зимы наблюдается и въ другихъ органахъ растений. Давно, напримѣръ, уже извѣстно<sup>56)</sup>, что картофельные клубни становятся сладкими при температурѣ близкой къ 0°. Лидфорсъ<sup>57)</sup> показалъ, что явленіе это широко распространено. Биологическое значеніе его, быть можетъ, связано съ пониженіемъ точки замерзанія клеточнаго сока.

Кромѣ рассмотрѣнныхъ нами вмѣстѣ запасныхъ веществъ, глубокія измѣненія отлагаемыхъ матеріаловъ наблюдаются еще въ плодахъ; укажемъ здѣсь лишь на обычное превращеніе крахмала въ сахаръ, обуславливающее появленіе сладкаго вкуса многихъ плодовъ; на превращеніи органическихъ кислотъ и дубильныхъ веществъ въ плодахъ мы останавливаться теперь не станемъ.

<sup>53)</sup> Въ листьяхъ вѣчнозеленыхъ древесныхъ породъ нерѣдко встрѣчается и жирное масло, на которое и указывали, какъ на запасное вещество; химическая природа этого «жира» еще совершенно не изучена и предполагаемая его физиологическая роль подлежитъ еще большому сомнѣнію. Rywosch, 1897. *Ber. Bot. Ges.* 15, 195.

<sup>54)</sup> A. Fischer (1890. *Jahrb. wiss. Bot.* 22, 73) предполагалъ, что весь растворившійся крахмалъ превращается въ жирное масло. Однако изслѣдованія Никлевскаго (Niklewski, 1905. *Bot. Cbl. Beih.* 19, I, 68) и Вебера (Weber, 1909. *Sitzungsber. Wien. Akad.* 118, I, 967) показали, что съ раствореніемъ зимою запасовъ крахмала не совпадаетъ скольконибудь оживленное жиροобразование; жирныя масла оказываются къ этому времени уже вполне сформированными и въ изобиліи отложенными. Сравни также Preston, 1911. *Bot. Cbl.* 120, 167 (Рефератъ).

<sup>55)</sup> Объ образованіи сахара при пониженіи температуры сравни также Nathansohn, 1910. *Stoffwechsel der Pflanzen*, 202, 215.

<sup>56)</sup> Müller-Thurgau, 1882. *Landw. Jahrb.* II, 751.

<sup>57)</sup> Lidfors, 1896. *Bot. Cbl.* 68, 33.



Мы познакомились съ превращеніемъ въ зеленомъ растеніи нѣкоторыхъ органическихъ соединеній; правда, мы остановились лишь на очень небольшомъ числѣ химическихъ веществъ, именно на бѣлковыхъ веществахъ и получающихся путемъ ихъ расщепленія кристаллическихъ азотсодержащихъ органическихъ тѣлахъ, на жирахъ и углеводахъ. Нѣсколько словъ посвятимъ мы мимоходомъ лецитину и алкалоидамъ, а съ органическими кислотами ближе познакомимся въ одной изъ будущихъ главъ. Не нужно особенно глубокихъ познаній въ органической химіи, чтобы отдать себѣ ясный отчетъ въ томъ, что нашъ обзоръ далеко не исчерпываетъ все богатство растительнаго міра органическими соединеніями. Стоитъ лишь вспомнить о разнообразіи ароматовъ, свойственныхъ массѣ растений; наличность ихъ обуславливается громадной и чрезвычайно разнообразной группой соединеній, чрезвычайно широко распространенныхъ: это такъ называемыя эфирныя масла и смолы. Припомнимъ также разнообразіе окрасокъ, бросающееся въ глаза въ цвѣточныхъ органахъ растений, да и въ вегетативныхъ органахъ представленное не однимъ только хлорофилломъ.

Наконецъ, назовемъ и тѣ соединенія, которымъ многія растенія обязаны своими ядовитыми или цѣлебными свойствами, именно глюкозиды. Если эти вещества оказываются постоянной составной частью всегда однихъ и тѣхъ же растений, несомнѣнно, что они являются продуктомъ обмѣна веществъ, совершенно такъ же, какъ сахаръ, бѣлокъ и т. п., и, слѣдовательно, и по отношенію къ нимъ вполне естественно возникаетъ вопросъ: „какъ идетъ ихъ образованіе, къ чему приводитъ ихъ метаморфозъ и какую біологическую роль играютъ они въ растеніи“? Если мы и не касались этихъ вопросовъ при ознакомленіи съ обмѣномъ веществъ у зеленого растенія, то это не потому, чтобы съ ними не было связано глубокаго интереса, но лишь оттого, что научная работа въ этой области не привела еще къ какимъ либо, сколько нибудь законченнымъ результатамъ. О многихъ изъ названныхъ веществъ мы знаемъ, что они не принимаютъ никакого дальнѣйшаго участія въ обмѣнѣ веществъ и, слѣдовательно, представляютъ собой не имѣющія цѣнности конечные продукты обмѣна, отбросы. Однако такое чисто химическое представленіе несомнѣнно черезчуръ односторонне. Вѣдь и клѣточная оболочка не находитъ себѣ, въ большинствѣ случаевъ, дальнѣйшаго примѣненія въ „обмѣнѣ“ веществъ; однако едва ли бы кто нибудь сталъ смотрѣть на нее, какъ на отбросъ, такъ какъ громадное значеніе ея въ жизни клѣтки ясно само по себѣ. Можно было бы съ легкостью умножить число подобныхъ же примѣровъ; всѣ они говорятъ, что необходимо имѣть въ виду и такъ называемое біологическое значеніе тѣхъ или другихъ соединеній; съ наличностью въ растеніи пахучихъ веществъ, пигментовъ, алкалоидовъ и глюкозидовъ неоднократно съ большимъ или меньшимъ успѣхомъ связывали и эту сторону жизненныхъ функций. Ближайшее знакомство съ этой областью отвлекло бы насъ отъ очередныхъ задачъ, почему мы и ограничимся однимъ намекомъ.



## ГЛАВА XIV.

## Обмѣнъ веществъ у гетеротрофныхъ растеній.

Отъ растеній автотрофныхъ перейдемъ теперь къ организмамъ гетеротрофнымъ; въ типическомъ своемъ выраженіи они уже неспособны синтезировать углеводы за счетъ углекислоты воздуха; нерѣдко также лишены они и способности образовывать бѣлки, исходя изъ нитратовъ и амміака. Такимъ образомъ, все ихъ существованіе обуславливается наличностью уже готоваго органическаго матеріала, синтезированнаго, въ естественныхъ условіяхъ, жизнедѣятельностью другихъ, уже автотрофныхъ организмовъ. Намѣченная такимъ образомъ противоположность между двумя группами живыхъ существъ далеко не такъ рѣзка въ дѣйствительности, какъ это могло бы казаться. Вѣдь и у каждаго автотрофнаго растенія дѣйствительно самостоятельными, въ смыслѣ углероднаго питанія, автотрофными, оказываются лишь вполне определенныя его части, именно всѣ хлорофиллоносныя клѣтки; стебель же, всѣ подземные и всѣ растущіе органы, точки роста, проростки и т. д., нуждаются для питанія въ уже готовомъ органическомъ веществѣ, иначе говоря, типично гетеротрофны. Характерно также, что и обыкновенный зеленый листъ, типичный органъ автотрофнаго питанія, можетъ быть построенъ растеніемъ въ извѣстныхъ условіяхъ цѣликомъ за счетъ продуктовъ ассимиляціи сосѣднихъ съ нимъ листовыхъ органовъ <sup>1)</sup>. Правда, что до сихъ поръ удавалось лишь, въ сравнительно очень неширокомъ масштабѣ, выращивать въ темнотѣ высшія растенія, давая имъ одни ассимилянты <sup>2)</sup>. Въ чемъ тутъ дѣло, остается пока неяснымъ. Изъ числа низшихъ растеній, даже и имѣющихъ приспособленія къ ассимиляціи углерода изъ углекислоты, многія отлично развиваются и въ полной темнотѣ, имѣя въ своемъ распоряженіи глюкозу и пептонъ (или другіе источники азота); таковы, напримѣръ, различныя водоросли <sup>3)</sup>. Многія изъ нихъ, получая исключительно органическое питаніе, уже и по внѣшнему облику начинаютъ приближаться къ настоящимъ гетеротрофнымъ существамъ, т.-е. грибамъ: онѣ теряютъ хлорофиллъ (*Euglena* <sup>4)</sup> *Chlorella variegata* <sup>5)</sup>).

Ясно, такимъ образомъ, что противоположность между автотрофными и гетеротрофными организмами не является такой основной, какъ могло казаться сначала; очевидно, что мы и не можемъ ожидать ничего

<sup>1)</sup> Jost, 1893. Jahrb. wiss. Bot. 27, 403.

<sup>2)</sup> Laurent, 1903. Rev. gén. de bot. 16, 14. Lefèvre, 1906. Rev. gén. de Bot. 18, 143. Zaleski, 1912. Bioch. Zeitsch. 43, 7.

<sup>3)</sup> Artari, 1904. Jahrb. wiss. Bot. 40, 593. Pampaloni, 1905. Annali bot. 2, 231.

<sup>4)</sup> Zumstein, 1899. Jahrb. wiss. Bot. 34, 149. Ternetz, 1912. Jahrb. wiss. Bot. 51. Pringsheim, 1913. Beitr. z. Biol. 12, 1.

<sup>5)</sup> Beijerinck, 1904. Rec. trav. bot. néerland. 1, 14.



принципіально новаго при знакомствѣ съ питаніемъ и обмѣномъ веществъ у этого новаго класса растительныхъ организмовъ. Тѣмъ не менѣе вполне умѣстно посвятить имъ особую главу, такъ какъ они во многихъ отношеніяхъ обнаруживаютъ своеобразныя отношенія и гораздо болѣе пригодны для изученія нѣкоторыхъ вопросовъ, чѣмъ автотрофы.

Нерѣдко уже по внѣшнимъ признакамъ, облику растенія и его образу жизни можно вывести вполне определенное заключеніе объ его гетеротрофномъ или автотрофномъ питаніи. Такъ какъ разложеніе углекислоты неразрывно связано съ присутствіемъ хлорофилла, его отсутствіе сразу же говоритъ за то, что организмъ или часть организма нуждаются въ органическомъ питательномъ матеріалѣ. И на самомъ дѣлѣ, опытъ подтверждаетъ это апіорное заключеніе на большинствѣ бактерій и грибныхъ организмовъ. Съ другой стороны, если организмъ постоянно связанъ существованіемъ своимъ съ богатымъ органическими веществами субстратомъ, невольно возникаетъ подозрѣніе относительно гетеротрофнаго образа жизни, даже и въ томъ случаѣ, когда ткани его обладаютъ зеленымъ пигментомъ. Потребность организма въ готовомъ органическомъ матеріалѣ распространяется нерѣдко лишь на органически связанный азотъ, сѣру, фосфоръ или другія зольныя вещества; мы имѣемъ тогда случай частнаго гетеротрофизма у автотрофныхъ по отношенію къ углероду растеній. Наиболѣе рѣзко выдѣляющіеся случаи гетеротрофнаго образа жизни представляютъ растенія, использующія въ качествѣ «богатаго органическими веществами субстрата» какой нибудь другой живой организмъ, будетъ ли то растеніе или животное, иначе говоря, паразиты. Цѣлое полчище грибовъ, а наряду съ ними и нѣкоторыя высшія растенія, вродѣ заразики (*Orobanche*), петрова креста (*Lathraea*) ведутъ подобный гетеротрофный образъ жизни; у большинства изъ нихъ хлорофиллъ отсутствуетъ. Въ питаніи безцвѣтнаго паразита, очевидно, должна быть близкая аналогія съ питаніемъ безцвѣтныхъ органовъ автотрофнаго растенія, вродѣ, напр., корня. Можно было бы думать, поэтому, что было бы цѣлесообразнѣе тотчасъ же за изученіемъ процессовъ обмѣна у автотрофныхъ организмовъ перейти къ знакомству съ паразитами. На самомъ дѣлѣ, однако, мы черезчуръ мало знаемъ о питательномъ обмѣнѣ у послѣднихъ и гораздо болѣе освѣдомлены объ обмѣнѣ веществъ у бактерій и плѣсневыхъ грибковъ, уживающихся на мертвыхъ органическихъ субстратахъ. Между тѣмъ какъ паразиты по большей части селятся на вполне определенныхъ растеніяхъ, выбирая иногда даже тѣ или другія разновидности или расы, большинство сапрофитовъ—подъ этимъ именемъ разумѣютъ гетеротрофовъ, питающихся не живыми органическими соединеніями—довольствуются самыми разнообразными субстратами и представляютъ, поэтому, отличный матеріалъ для ближайшаго изученія питательныхъ веществъ, необходимыхъ для ихъ жизнедѣтельности. Съ такихъ существъ, а именно съ потребности ихъ въ сложныхъ углеродсодержащихъ соединеніяхъ, мы и начнемъ.

Выше мы уже касались потребности плѣсневыхъ грибковъ въ зольныхъ веществахъ. Напомнимъ лишь, что для нихъ оказываются необхо-



димыми, въ общемъ, тѣ же самыя соединенія, въ которыхъ нуждается и высшее растеніе; различіе лишь въ томъ, что плѣсневые грибки могутъ обходиться безъ кальція, необходимаго для высшаго растенія. Поэтому, чтобы изучать отношеніе обычныхъ плѣсневыхъ грибковъ къ различнымъ источникамъ углерода, необходимо готовить питательные растворы, содержащіе зольныя вещества и нѣкоторое количество азотнокислаго амміака, какъ источника азота; прибавивъ къ полученному субстрату изучаемаго органическаго соединенія, питательный растворъ засѣваютъ спорами аспергилла (*Aspergillus niger*) или пеницилліума (*Penicillium glaucum*). По развитію грибковъ можно затѣмъ дѣлать заключенія о питательномъ достоинствѣ источника углерода; такъ, на примѣръ, съ легкостью можно установить, что сахаръ представляетъ собой чрезвычайно цѣнный питательный матеріалъ, а различныя кислоты, вродѣ муравьиной и особенно щавелевой, обладаютъ питательными достоинствами въ весьма слабой степени или даже вовсе не могутъ считаться питательными матеріалами. Обширныя изслѣдованія въ этомъ направленіи произведены были Пастеромъ, Негели и Рейнке <sup>6)</sup>, а за ними и длиннымъ рядомъ позднѣйшихъ изслѣдователей. Оказалось, что въ качествѣ питательнаго матеріала для плѣсневыхъ грибковъ могутъ служить чрезвычайно разнообразныя соединенія углерода, а именно: углеводы, спирты, органическія кислоты, какъ жирнаго, такъ и бензолнаго ряда (хинная кислота), жиры, пептоны и бѣлковыя вещества. Изъ всѣхъ этихъ соединеній грибки образуютъ сначала тѣ же самыя вещества, которыя у зеленыхъ растеній являются продуктами ассимиляціи углекислоты, т. е. сахара. Къ нимъ ведетъ, такимъ образомъ, съ одной стороны синтетическій процессъ отъ органическихъ кислотъ, а, съ другой, процессъ распада—отъ бѣлковыхъ соединеній. И въ томъ, и въ другомъ случаѣ мы въ правѣ говорить объ ассимиляціи грибомъ углерода. Если же источникъ углерода является въ видѣ самого сахара, очевидно, отпадаютъ первыя ступени ассимиляціоннаго процесса и жизнедѣятельность организма вызываетъ лишь дальнѣйшую переработку питательнаго субстрата.—Различныя плѣсневые грибки значительно расходятся въ способности использовать разнообразныя органическія соединенія. Чтобы дать объ этомъ нѣкоторое представленіе, приведемъ нѣсколько примѣровъ распредѣленія веществъ въ порядкѣ ихъ питательныхъ достоинствъ.

Негели <sup>7)</sup> даетъ слѣдующій рядъ для плѣсневыхъ грибковъ:

1) сахаръ; 2) маннитъ, глицеринъ, лейцинъ; 3) винная кислота, лимонная кислота, янтарная кислота, аспарагинъ; 4) укусовая кислота, этиловый спиртъ, хинная кислота; 5) бензойная кислота, салициловая кислота, пропилламинъ; 6) метиламинъ, фенолъ.

<sup>6)</sup> Pasteur 1860. *Annales chim. et phys.* (3) 58, 323; 1862. *Ibidem* 64, 106. Nägeli 1879. *Ernährung d. nieder. Pilze.* (*Bot. Mitt.* 3, 395); 1882. *Unters. über niedere Pilze.* München und Leipzig. Reinké 1883. *Unters. aus d. bot. Labor.* Göttingen 3, 13.

<sup>7)</sup> Nägeli 1882, цит. въ сноскѣ 6.



Пфефферъ <sup>8)</sup>, на основаніи новѣйшихъ изслѣдованій, перестраиваетъ этотъ рядъ слѣдующимъ образомъ: 1) сахаръ; 2) пептонъ; 3) хинная кислота; 4) винная кислота; 5) лимонная кислота; 6) аспарагинъ; 7) уксусная кислота; 8) молочная кислота; 9) этиловый спиртъ; 10) бензойная кислота; 11) пропиламинъ; 12) метиламинъ; 13) феноль; 14) муравьиная кислота.

Дюкло <sup>9)</sup> даетъ специально для аспергилла (*Aspergillus niger*): 1) глюкоза; 2) сахароза; 3) лактоза; 4) маннитъ; 5) спиртъ; 6) уксусная кислота; 7) винная кислота; 8) масляная кислота.—Недавно Экманъ <sup>10)</sup> подвергъ пересмотру вопросъ о пригодности для аспергилла различныхъ источниковъ углерода; онъ указываетъ, что руководящимъ критеріемъ долженъ являться при этомъ максимальный вѣсъ грибка, достижимый въ опредѣленномъ объемѣ питательнаго раствора (въ различные для разныхъ питательныхъ веществъ промежутки времени).

При такихъ условіяхъ источники углерода распределяются въ слѣдующія четыре группы по убывающему ихъ питательному достоинству:

1. Сахароза, глюкоза, мальтоза, маннитъ, эритритъ, дульцитъ, инулинъ, ксилоза, арабиноза.

2. Глицеринъ, фруктоза.

3. Галактоза, лактоза, раффиноза.

4. Кверцитъ.

Для грибка *Monilia sitophila* Вентъ <sup>11)</sup> приводитъ слѣдующую послѣдовательность питательности: углеводы, уксусная кислота, маннитъ, глицеринъ, молочная кислота, яблочная кислота, этиловый спиртъ, этилово-уксусный эфиръ, винная кислота; различныя другія органическія кислоты являются сравнительно плохими питательными матеріалами, а муравьиная и бензойная кислоты вовсе не усваиваются грибомъ.

Было-бы безцѣльно приводить еще примѣры такихъ же изслѣдованій, такъ какъ ближайшее сопоставленіе результатовъ, полученныхъ различными авторами, къ сожалѣнію, пока еще невозможно: дѣло въ томъ, что условія культуръ, къ которымъ мы сейчасъ и перейдемъ, у разныхъ авторовъ были далеко не одинаковы. Нужно, напримѣръ, имѣть въ виду, что питательное достоинство того или другого источника углерода можетъ зависѣть отъ степени развитія грибка, отъ его возраста; при проростаніи споръ организмъ нерѣдко предъявляются гораздо болѣе высокія затребованія къ питательному субстрату, чѣмъ позже: такъ, напримѣръ, проростаніе споръ аспергилла идетъ чрезвычайно туго на растворѣ лактозы или маннита, между тѣмъ какъ дальнѣйшее развитіе уже взрослога мицелія отлично совершается за счетъ этихъ соединений. Необходимо также слѣдить за реакціей среды; въ этомъ отношеніи можно намѣтить характерное отличіе двухъ боль-

<sup>8)</sup> Pfeffer, Physiologie I, 372.

<sup>9)</sup> Duclaux 1885. Comptes rendus Soc. biol.; 1889. Ann. Inst. Pasteur 3, 97 и 443.

<sup>10)</sup> Ekman 1911. Ofversigt af finska vetensk. Soc. Förh. 53, A. № 16.

<sup>11)</sup> Went 1901. Jahrb. wiss. Bot. 36, 611 (также въ Cbl. Bakt. II, 8, 544).



шихъ группъ организмовъ, плѣсневыхъ грибовъ и бактерій; первые предпочитаютъ слабо кислую реакцію среды, вторыя же обычно развиваются лучше въ слабо щелочныхъ питательныхъ растворахъ. Въ обоихъ случаяхъ, однако, уже слабый избытокъ кислоты или щелочи задерживаетъ развитие организма.—На питательномъ значеніи источника углерода отзывается и форма азотистаго питанія; такъ, напримѣръ, лучшимъ источникомъ углерода для грибка *Monilia sitophila* является глюкоза, если только въ качествѣ источника азота въ распоряженіи организма имѣется пептонъ; если же пептонъ замѣнить аспарагиновой кислотой, лучшимъ питательнымъ матеріаломъ становится уже сахароза <sup>11)</sup>. Само собой разумѣется, что важное значеніе имѣетъ и концентрація питательнаго раствора; нужно, однако, отмѣтить, что какъ разъ у плѣсневыхъ грибовъ особенно ярко выражена способность приспособляться къ высокимъ концентраціямъ раствора; такая же, иногда совершенно паразитическая приспособляемость свойственна затѣмъ еще и прорастающимъ пылевымъ зернамъ <sup>12)</sup>. Приспособленіе это состоитъ въ томъ, что по мѣрѣ увеличенія концентраціи питательнаго раствора, повышается и осмотическое давленіе внутри клѣтокъ организма (Глава XXXII).—Антиподами плѣсневыхъ грибовъ въ этомъ отношеніи являются нѣкоторыя водяныя бактеріи, приспособившіяся къ минимальнымъ концентраціямъ сахара въ питательной средѣ <sup>13)</sup>. На ряду съ осмотическимъ дѣйствіемъ питательныхъ веществъ выступаетъ иногда на первый планъ и ихъ ядовитость, обнаруживающаяся при различныхъ концентраціяхъ; такъ, напримѣръ, 10% спирта уже оказывается вреднымъ для большинства плѣсневыхъ грибовъ, между тѣмъ какъ 2—4% его еще могутъ служить для нихъ хорошимъ питательнымъ матеріаломъ.

Для масляной кислоты максимальная концентрація лежитъ уже гораздо ниже, около 0.4%. Но и въ этомъ отношеніи организмы оказываются, какъ и можно было предполагать, весьма неодинаковыми, а постепенное повышеніе концентраціи вызываетъ иногда приспособленіе къ такимъ растворамъ, непосредственный переносъ въ которые вызвалъ бы немедленную смерть грибка <sup>14)</sup>.

Укажемъ, наконецъ, и на вліяніе температурныхъ условій. Тиле <sup>15)</sup> удалось показать, что максимальныя температурныя точки для процесса разрастанія мицелія пенициллума лежатъ неодинаково высоко, въ зависимости отъ примѣняемаго питательнаго матеріала; на глюкозѣ развитие грибка останавливается при 31°C, на муравьиной кислотѣ при 35° и на глицеринѣ уже только при 36°C. Отсюда слѣдуетъ, что при повышенной до извѣстной степени температурѣ муравьиная кислота обладаетъ большими питательными достоинствами, чѣмъ глюкоза, между

<sup>11)</sup> Correns 1889. Ber. Bot. Ges. 7, 265, Molisch 1893. Sitzungsber. Wien 102, 423.

<sup>12)</sup> Kohn 1906. Cbl. Bakt. II, 15, 690; 17, 446.

<sup>14)</sup> Сравни: Meissner 1902. Akkomodationsfähigkeit der Schimmelpilze. Diss. Leipzig.



тѣмъ какъ при обыкновенной температурѣ она является однимъ изъ худшихъ источниковъ углерода, а глюкоза—лучшимъ.

Все это нужно имѣть въ виду при изслѣдованiяхъ въ затронутой области, чтобы получить дѣйствительно сравнимыя между собой данныя о питательномъ достоинствѣ различныхъ соединений углерода. Во всякомъ случаѣ, и на основанiи изслѣдованiй, производимыхъ до сего времени, можно вывести заключенiе, что значительное число органическихъ соединений,—выше перечислены были далеко не всѣ, давшiя положительный результатъ,—могутъ служить питательнымъ субстратомъ для плѣсневыхъ грибовъ, отличаясь другъ отъ друга своею питательною цѣнностью. Естествененъ вопросъ, отчего же зависитъ это питательное значенiе того или другого соединенiя. Конечно, прежде всего отъ свойствъ самого вещества, а затѣмъ и отъ природы питающагося организма. Последнее особенно бросится въ глаза, если сравнить обыкновенные плѣсневые грибки, получившия названiе всеядныхъ за ихъ способность ассимилировать самыя разнообразныя вещества, съ такъ называемыми специалистами, во всей своей жизнедѣятельности приспособившимися къ питанiю особыми, строго опредѣленными веществами. Такъ напримеръ, для *Mucoderma acetii* лучшими питательными матеріалами оказываются спиртъ и уксусная кислота, почти не имѣющiе питательной цѣнности для большинства другихъ грибовъ.

*Bacillus perlibratus* способенъ отлично расти, по Бейеринку <sup>16)</sup> на уксусной и яблочной кислотахъ, но не ассимилируетъ вовсе винной кислоты, между тѣмъ какъ послѣдняя можетъ считаться вообще лучшимъ, чѣмъ обѣ первыя, питательнымъ матеріаломъ и предпочтительно усваивается другой бактерiей, *Bacillus cyanogenus*. Грибокъ *Eurotioris Gayoni* <sup>17)</sup> можетъ утилизировать молочную кислоту, но оказывается неспособнымъ усваивать винную кислоту и сахаръ. Развивающiяся на гниющемъ сѣнѣ и вызывающiя его самонагрѣванiе бактерiи, вродѣ *Bacillus calfactor* <sup>18)</sup> предпочитаютъ всѣмъ остальнымъ источникамъ углерода пентозы и декстрины.

По Рану <sup>19)</sup> одинъ изъ видовъ пеницилліума (*Penicillium*) используется въ качествѣ источника углерода даже парафинъ, совершенно неусвояемый громаднымъ большинствомъ организмовъ. Въ своемъ *Bacillus oligocarborphilus* Бейеринкъ <sup>20)</sup> познакомилъ насъ съ организмомъ, существующимъ, наряду съ окисью углерода, за счетъ ближе неизвѣстныхъ органическихъ соединений, въ видѣ слѣдовъ находящихся въ атмосферномъ воздухѣ <sup>21)</sup>. Мы увидимъ, наконецъ, что есть и бактерiи,

<sup>15)</sup> Thiele 1896. Temperaturgrenzen der Schimmelpilze. Diss. Leipzig. (Сравни Pfeffer, Physiologie 1, 373).

<sup>16)</sup> Beijerinck 1893. Cbl. Bakt. 14, 834.

<sup>17)</sup> Laborde 1837. Annales Pasteur II, 1.

<sup>18)</sup> Mische 1907. Die Selbsterhitzung des Heus. Jena.

<sup>19)</sup> Rahn. 1906. Cbl. Bakt. II, 16, 38.

<sup>20)</sup> Beijerinck 1903. Cbl. Bakt. II, 10, 33.

<sup>21)</sup> Сравни также Kaserer 1906. Cbl. Bakt. II, 16, 681.



перерабатывающія метанъ и даже саму углекислоту, безъ содѣйствія, приэтомъ, свѣта и хлорофилла. Однимъ словомъ, не будетъ преувеличеніемъ общее положеніе, что каждому встрѣчающемуся въ природѣ соединенію углерода соотвѣтствуетъ организмъ, специфически приспособившійся къ его использованію въ качествѣ питательнаго вещества.

Понятно, поэтому, что попытка Негели <sup>22)</sup> отыскать причинную связь между строеніемъ частицы соединеній углерода и ихъ усвояемостью и не могла привести ни къ какимъ результатамъ, или же, въ лучшемъ случаѣ, могла бы установить какую либо зависимость лишь для одного какого либо опредѣленнаго вида <sup>23)</sup> организмовъ.

Итакъ, значительное количество грибныхъ и бактеріальныхъ формъ можетъ питаться за счетъ самыхъ разнообразныхъ питательныхъ матеріаловъ; въ то же время, однако, организмы эти обладаютъ по отношенію къ субстрату характерной избирательной способностью, настолько тонкой, что наши обычные химическіе реактивы кажутся по сравненію съ ней необыкновенно грубыми. Укажемъ хотя бы на фактъ неодинаковой усвояемости двухъ тѣлъ, отличающихся другъ отъ друга, при одинаковомъ составѣ и строеніи, лишь пространственнымъ распредѣленіемъ атомовъ. Типичнымъ примѣромъ біологической усвояемости такихъ «стереоизомерныхъ» соединеній могутъ считаться явленія, открытыя Пастеромъ <sup>24)</sup>. Культивируя пенициллумъ въ растворѣ недѣятельной винной кислоты, распадающейся въ водномъ растворѣ на право и лѣво—вращающіе изомеры, Пастеръ показалъ, что первой исчезаетъ, а слѣдовательно, утилизируется одна правая винная кислота. Подобныхъ примѣровъ съ того времени стало извѣстно довольно много <sup>25)</sup>; оказывается, что многіе, хотя и не всѣ, организмы предпочитаютъ въ питаніи своемъ вещества съ опредѣленной оптической дѣятельностью. Такъ, на примѣръ, есть бактеріи, представляющія полный антитезъ пенициллиуму Пастера, т. е. утилизирующія прежде всего лѣвовращающую винную кислоту <sup>26)</sup>; сѣнная же бактерія (*Bacillus subtilis*) не дѣлаетъ, повидимому, никакого различія между обоими оптическими антиподами. То же самое наблюдается и по отношенію къ фумаровой и малеиновой кислотамъ <sup>27)</sup>; первая изъ нихъ является недурнымъ питательнымъ матеріаломъ для аспергилла и пенициллиума, между тѣмъ какъ стереоизомерная ей малеиновая кислота оказывается даже почти ядовитой; укажемъ также на молочныя кислоты и различныя глюкозы, къ которымъ, впрочемъ, мы будемъ еще имѣть случай вернуться. Слѣдуетъ отмѣтить также и

<sup>22)</sup> Nägeli 1879. Ernährung der niederen Pilze. Bot. Mitt. 3. 395.

<sup>23)</sup> Сравни Benecke въ Lafar's Handbuch d. techn. Mykologie I, 414. Jena.

<sup>24)</sup> Pasteur 1838—60. Compt. rend. 46, 617; 51, 298.

<sup>25)</sup> Pfeffer 1895. Jahrb. wiss. Bot. 28, 205. Сводка у Emmerling'a въ Lafar, Mykologie I, 429.

<sup>26)</sup> Pfeffer 1895, цитировано въ сноскѣ 25.

<sup>27)</sup> Buchner 1892. Ber. Chem. Ges. 1161 (Цит. по Pfeffer 1895, см. сноску 25)



оптически дѣятельныя аминокислоты, вродѣ лейцина и глютаминовой кислоты<sup>28)</sup>.

Какъ ни интересны факты эти сами по себѣ, они не даютъ, все-таки, возможности подойти ближе къ познанію причины различной усвояемости близкихъ химически веществъ и, наоборотъ, одинаковаго питательнаго достоинства иногда очень далекихъ по строенію и составу соединений; да и, вообще говоря, можно было бы ждать выясненія этого вопроса лишь тогда, когда мы будемъ имѣть понятіе о самомъ ходѣ ассимиляціи питательныхъ веществъ. Опыты съ стереоизомерами представляютъ, однако, интересъ и въ другомъ отношеніи; они показываютъ намъ, насколько тонка и чувствительна избирательная способность грибныхъ организмовъ. Нетрудно отмѣтить на опытахъ съ аспергилломъ, что способность эта позволяетъ грибку оказывать предпочтеніе не только одному изъ стереоизомеровъ винной кислоты, но и дѣлать выборъ въ смѣси самыхъ разнообразныхъ питательныхъ веществъ. Такъ, напри-мѣръ, изъ питательнаго раствора, заключающаго наряду съ глюкозой нѣкоторое количество глицерина, грибокъ этотъ поглощаетъ сначала наиболѣе цѣнный для него матеріалъ, глюкозу. Можно было бы сказать, что присутствіе глюкозы какъ бы предохраняетъ глицеринъ отъ потребленія грибомъ. Измѣняя соотношеніе массъ питательныхъ матеріаловъ мы все-таки не сможемъ извратить порядокъ ихъ усвоенія: въ присутствіи даже очень большихъ количествъ глицерина жадно поглощаются грибомъ самыя незначительныя слѣды глюкозы. Совершенно точно также, какъ показалъ Пфефферъ<sup>26)</sup>, можно предотвратить разложеніе глицерина при помощи пептона, молочной кислоты—глюкозой и т. п.

Перейдемъ теперь къ знакомству съ потребностью гетеротрофныхъ организмовъ въ азотистомъ питаніи. До сихъ поръ мы предполагали, что весь азотъ находится въ нашихъ питательныхъ растворахъ въ формѣ азотноамміачной соли, и слѣдовательно, можетъ быть усвоенъ грибомъ изъ неорганическихъ соединений. Посмотримъ, однако, является ли это общимъ для всѣхъ гетеротрофовъ случаемъ. Оказывается, однако, что это не такъ: есть грибные организмы, гетеротрофные и по отношенію къ азоту, т. е. нуждающіеся для своего обмѣна или въ бѣлковыхъ соединеніяхъ, или въ пептонѣ, аминокислотахъ, кислотныхъ амидахъ и т. п., или же, во всякомъ случаѣ, развивающіеся значительно лучше и пышнѣе за счетъ этихъ соединений, чѣмъ за счетъ неорганическаго матеріала. Но вмѣстѣ съ ними попадаютъ и такія существа, которыя можно назвать типично автотрофными по отношенію къ азоту, такъ какъ развитіе ихъ идетъ значительно лучше въ присутствіи неорганическихъ солей, чѣмъ за счетъ органически связаннаго азота. Небезынтересно также, далѣе, отдають ли предпочтеніе какому либо опредѣленному соединенію азота какъ гетеротрофныя по преимуществу, такъ и автотрофныя формы. Однако, даже и для наиболѣе изслѣдованнаго въ этой области организма (*Aspergillus niger*) нельзя формулиро-

<sup>28)</sup> Pringsheim 1910. Цит. по Benecke (1912. Bau und Leben der Bakterien).



вать вполне определеннаго на этотъ вопросъ отвѣта: настолько разнообразны и подчасъ противурѣчивы опытные данныя; тѣмъ менѣе можно надѣяться установить какія либо общія правила.

Единственно, что, пожалуй, еще допустимо, это раздѣленіе грибовъ и бактерій на классы по наиболѣе благоприятнымъ для ихъ развитія источникамъ азота (схема Бейеринга и Фишера <sup>29</sup>). Не нужно, однако, думать, что, относя тотъ или иной организмъ къ одному изъ указанныхъ классовъ, мы имѣемъ дѣло съ фактомъ, имѣющимъ общее, широкое значеніе. Питательная цѣнность источника углерода находится, само собой разумѣется, въ непосредственной зависимости отъ цѣлаго ряда обстоятельствъ, какъ, напримѣръ, отъ реакціи среды и отъ качества даваемого въ то же время источника углерода. Питательныя среды съ азотомъ въ видѣ азотнокислыхъ солей становятся со временемъ нѣсколько щелочными; поэтому тѣ грибки, которые въ обмѣнъ своемъ вырабатываютъ кислоты, вегетируютъ на нихъ съ большимъ успѣхомъ, чѣмъ формы, неспособныя къ кислотообразованію. Но и послѣднія могутъ вполне удовольствоваться нитратами, если освобождающуюся щелочь шагъ за шагомъ искусственно нейтрализовать.

Наоборотъ, растворы съ амміачными солями обычно становятся кислыми и, въ зависимости отъ способности грибного организма мириться съ меньшей или большей кислотностью раствора, опредѣлится и питательная цѣнность источника азота; опредѣляющимъ моментомъ явится здѣсь, очевидно или кислотостойкость организма, или сила образующейся кислоты <sup>30</sup>). Чтобы привести примѣръ вліянія источника углерода на усвоеніе азотистыхъ соединений, укажемъ, что въ опытахъ А. Фишера <sup>31</sup>). *Bacillus coli, subtilis* и *ruosyaneus* развивались, въ присутствіи глюкозы, за счетъ однихъ нитратовъ, но если замѣнить глюкозу глицериномъ, за счетъ нитрата сможетъ развиваться исключительно лишь *Bac. ruosyaneus*, обѣ же остальныхъ бактеріи могутъ усвоить азотъ уже только изъ амміачныхъ солей.

Всѣ эти замѣчанія значительно ограничиваютъ, конечно, все значеніе приводимой ниже классификаціи грибовъ и бактерій по наиболѣе пригоднымъ для развитія ихъ источникамъ азота:

1) Нитрогенные организмы. Наилучшимъ источникомъ азота является элементарный, газообразный азотъ атмосферы. Подробно о нихъ будемъ говорить въ главѣ XVIII.

2) Нитратные организмы. Соли азотной кислоты являются для нихъ такимъ же хорошимъ или, во всякомъ случаѣ, не худшимъ источникомъ азота, чѣмъ другія соединенія. Назовемъ изъ плѣсневыхъ грибовъ: *Cladosporium herbarum*, *Alternaria tenuis*, *Mucor racemosus*,

<sup>29</sup>) Beijerinck 1890. Bot. Ztg. 48, 766. Fischer 1903. Vorlesungen über Bakterien. 2 Aufl. стр. 96. Jena.

<sup>30</sup>) Ritter 1909, Ber. Bot. Ges. 27, 582.

<sup>31</sup>) A. Fischer 1897 Vorl. über Bakterien., стр. 53. Jena.



*Aspergillus glaucus* <sup>32)</sup>, *Monilia candida* <sup>33)</sup>; изъ бактерій: *Vac. ruosua-neus* и *fluorescens*, *Vact. agreste*, бактеріи экскрементовъ животныхъ <sup>34)</sup>.

3) Нитритные организмы. Какъ показалъ Бейеринкъ, <sup>35)</sup>, *Vac. perlibratus* лучше всего развивается на соляхъ азотистой кислоты; таковы же и организмы, изученные Виноградскимъ и Рациборскимъ <sup>36)</sup>.

4) Амміачные организмы. Развитие ихъ обыкновенно идетъ и за счетъ нитратовъ, но значительно ускоряется въ присутствіи амміачныхъ солей. Къ этой группѣ относятся: *Eurotiopsis*, *Aspergillus niger*, грибокъ стригущаго лишая, различныя дрожжи и *Bacillus subtilis*. Для грибка стригущаго лишая указывается <sup>37)</sup>, что онъ совершенно не усваиваетъ азотной кислоты и хуже растетъ за счетъ аминокислотъ, чѣмъ за счетъ амміака; питательное значеніе мочевины оказывается для него еще болѣе низкимъ, чѣмъ аминокислотъ.

5) Аминные организмы: *Bacillus perlibratus*, *Vac. typhi*, *Rhizopus oryzae* развиваются значительно лучше на аспарагинѣ, чѣмъ на растворѣ амміачныхъ соединений. Питательное значеніе другихъ аминокислотъ, повидимому, такое же.

6) Пептонные организмы. Нѣтъ развитія съ аспарагиномъ или амміачными солями въ качествѣ источника азота; бѣлковыя вещества также не могутъ замѣнить собою необходимый пептонъ. Сюда относятся: *Vac. anthracis*, *Vac. proteus*, нѣкоторые возбудители молочно-кислаго броженія <sup>38)</sup>.

7) Бѣлковыя организмы. *Micrococcus gonorrhoeae* и *Bacillus diptheriae* нуждаются для своего обмѣна въ настоящемъ бѣлкѣ, не будучи въ состояніи покрыть потребность свою въ азотѣ за счетъ пептона или другихъ источниковъ азота. Впрочемъ, и въ природѣ они живутъ исключительно въ качествѣ паразитовъ и, слѣдовательно, строго говоря и не относятся къ организмамъ сапрофитнаго образа жизни.

Процессъ образованія бѣлковыхъ веществъ у болѣе простыхъ соединений азота остается до сихъ поръ совершенно невыясненнымъ. Весьма вѣроятно, что первыми ступенями этого синтеза являются аминокислоты, комбинирующіяся затѣмъ въ частицу бѣлка. Тотъ фактъ, что различныя амиды [мочевина, ацетамидъ] <sup>39)</sup> и аминокислоты <sup>40)</sup> сначала подвергаются расщепленію, и участіе въ дальнѣйшемъ синтезѣ принимаетъ уже образующійся при этомъ амміакъ, въ сущности не говоритъ противъ

<sup>32)</sup> Laurent. 1889. Annales Inst. Past. 3, 368.

<sup>33)</sup> Went 1901. Jahrb. wiss. Bot. 36, 611 (также Cbl. Bakt. II, 8, 544).

<sup>34)</sup> Jensen, 1898. Cbl. Bakt. II, 4, 401.

<sup>35)</sup> Beijerinck, 1893. Cbl. Bakt. 14, 834.

<sup>36)</sup> Winogradski 1899 Cbl. Bakt. II, 5, 342. Raciborski 1906. Bull. Acad. Cracov., 733.

<sup>37)</sup> Linossier 1890, цитир. по Lafar, Mykologie 1, стр. 428.

<sup>38)</sup> Beijerinck. 1901. Archives néerland. (2) 6, 212.

<sup>39)</sup> Schibata, 1904. Beitr. z. chem. Phys. und Path. 5, 384.

<sup>40)</sup> Raciborski, 1906, цит. въ сноскѣ 36.



этого общаго заключенія. Мы знаемъ, дѣйствительно, что въ составъ бѣлковой частицы входятъ весьма разнообразныя аминокислоты; очевидно, если въ распоряженіи организма оказывается только одна какая нибудь аминокислота, она должна сначала подпасть процессу расщепленія, чтобы обусловить этимъ возможность образованія другихъ. Точно также не слѣдуетъ изъ того, что развитіе многихъ микроорганизмовъ ускоряется присутствіемъ сложныхъ азотсодержащихъ соединений, а для другихъ питательное значеніе ихъ выше, чѣмъ солей амміака, дѣлать выводъ о неспособности ихъ къ самостоятельному синтезу аминокислотъ, пептона или бѣлка; наоборотъ, представляется весьма вѣроятнымъ, что и пептонные и даже бѣлковые организмы вызываютъ сначала глубокіе процессы расщепленія въ доставляемомъ имъ питательномъ матеріалѣ. Представленіе это тѣмъ болѣе вѣроятно и для грибныхъ организмовъ, что и у всѣхъ выше организованныхъ животныхъ всегда наблюдается, по Абдергальдену <sup>41)</sup>, такой же глубокой распадъ бѣлковыхъ соединений воспринятой пищи. Весьма возможно, что всюду и вездѣ можно было бы замѣнить питательный бѣлокъ подходящею смѣсью аминокислотъ.

Возникающій, далѣе, вопросъ о наилучшемъ сочетаніи источниковъ азота и углерода не можетъ, конечно, получить общаго исчерпывающаго рѣшенія. Если въ качествѣ азотистаго питанія дается бѣлокъ или пептонъ, нерѣдко становится уже ненужной дача особаго источника углерода; тоже можно сказать и объ аспарагинѣ. Вообще говоря, обычно считаютъ наилучшимъ по питательнымъ свойствамъ растворъ, содержащій пептонъ и глюкозу. Чапекъ <sup>42)</sup>, однако, показалъ, что развитіе аспергилла на глюкозѣ идетъ успешнѣе въ присутствіи аминокислотъ, чѣмъ пептона. Рядъ данныхъ въ научной литературѣ не позволяетъ, однако, думать, что данныя Чапека можно возвести въ значеніе общеприложимаго правила. Такъ, на примѣръ, Бейеринкъ <sup>43)</sup> указываетъ, что для *Vas. suapeofuscus* пептонъ, какъ единственный источникъ углерода и азота, несравненно болѣе пригоденъ, чѣмъ смѣсь аспарагина съ глюкозой, а Вентъ <sup>33)</sup> констатировалъ на своихъ культурахъ грибка *Monilia*, что при глюкозѣ, какъ источникѣ углерода, лучшимъ азотистымъ питательнымъ матеріаломъ является пептонъ; съ аспарагиномъ, на примѣръ, получается лишь треть привѣса, достижимаго за счетъ пептона, а лейцинъ усваивается даже хуже, чѣмъ азотнокислый калий.—Сравнительно плохой комбинаціей С и N являются амміачныя соли уксусной, винной и др. кислотъ; но и за счетъ ихъ оказывается возможнымъ медленный ростъ нѣкоторыхъ грибовъ. Мы не будемъ входить въ подробность этой, полной интереса и оживленно разрабатываемой области; интересующихся отсылаемъ къ сводамъ Бенеке <sup>44)</sup> и Чапека (*Biochemie II*).

<sup>41)</sup> Abderhalden 1912, *Synthese der Zellbausteine in Pflanze und Tier*. Berlin. Синтезъ бѣлковъ у грибовъ: Ehrlich 1911 *Bioch. Zeitschr.* 36, 477; Puriewitsch 1912, *ibidem* 33, 1.

<sup>42)</sup> Czapek 1902. *Beitr. z. chem. Phys. und. Pathol.* 1, 538; 2, 537, 3, 47.

<sup>43)</sup> Beijerinck, 1891. *Bot. Ztg.* 49, 705.

<sup>44)</sup> Benescke въ *Lafars Handb. der techn. Mykologie* 1904.



Способность утилизировать самый разнообразный органической матеріалъ въ связи съ необыкновенной приспособляемостью къ высокимъ концентраціямъ питательныхъ растворовъ обуславливаетъ повсемѣстность распространения плѣсневыхъ грибовъ и биологически близкихъ къ нимъ организмовъ. Развитіе плѣсней обеспечивается, прежде всего, различными остатками отмершихъ растительныхъ тканей или выступающими наружу растительными соками; и дѣйствительно, опавшіе листья, вѣтви и, особенно, плоды быстро покрываются налетомъ грибныхъ гифъ, если только разрастанію ихъ благопріятствуетъ достаточное количество влаги.— Мертвые животные остатки и экскременты животныхъ становятся также добычею плѣсневыхъ грибовъ, если только (какъ обычно для растительныхъ остатковъ, имѣется налицо кислая реакція; при реакціи щелочной берутъ обыкновенно верхъ организмы бактеріальныя. Подъ вліяніемъ жизнедѣятельности этихъ микроорганизмовъ начинается процессъ разложенія остатковъ высшихъ существъ, на которомъ мы остановимся нѣсколько подробнѣе ниже. Результатомъ этого процесса нерѣдко является образованіе гумуса. Гумусъ же самъ по себѣ является питательнымъ субстратомъ для длиннаго ряда разнообразныхъ грибовъ, а съ ними и явнотрофныхъ растений, обнаруживающихъ свой гетеротрофный образъ жизни полнымъ отсутствіемъ хлорофилла въ своихъ тканяхъ; таковы, напримеръ, вертляница (*Monotropa*) и гнѣздовка (*Neottia*). Не останавливаясь на цвѣтковыхъ, въ запутанныхъ условіяхъ питанія которыхъ намъ еще придется разбираться, мы можемъ, во всякомъ случаѣ, принять за вполне установленный фактъ, что безчисленные такъ называемые шляпные грибы всѣ необходимы имъ питательныя органическія вещества заимствуютъ цѣликомъ изъ гумуса почвы; вещества эти, однако, ближе совершенно неизвѣстны. Рейницеръ и Никитинскій <sup>45)</sup> установили, что „гуминовыя вещества“ въ собственномъ смыслѣ слова могутъ играть роль лишь источниковъ азота для почвенныхъ грибовъ и бактерій, но не утилизируются ими, какъ углеродистые продукты. Усвояемой оказывается, впрочемъ, только часть азота гуминовыхъ веществъ. Возможность усвоенія „специалистами“ и углерода гумуса не исключена, однако, и этими изслѣдованіями и въ послѣднее время, дѣйствительно, и было констатировано, что нѣкоторыя бактеріи (вызывающія разложеніе мочевины) могутъ использовать гумусъ и въ этомъ направленіи <sup>46)</sup>.

Какія другія, помимо гуминовыхъ, органическія вещества заключаются въ гумусѣ, почти совершенно неизвѣстно; тотъ фактъ, что изъ него не удастся извлечь сколько нибудь цѣнныхъ питательныхъ веществъ даже при помощи обыкновенныхъ химическихъ растворителей, еще не является особенно доказательнымъ, такъ какъ многіе грибы способны производить растворяющіе эффекты и внѣ своихъ клѣтокъ при помощи выделяемыхъ ими разнообразныхъ энзимъ. Отчасти это тѣ же энзимы,

<sup>45)</sup> Reinitzer 1900. Bot. Ztg. 53, 59. Nikitinski 1902. Jahrb. wiss. Bot. 37, 365.

<sup>46)</sup> Christensen 1910. Cbl. Bakt. II, 27, 336.



съ которыми мы уже знакомы, т. е. диастаза и различные энзимы, расщепляющія сахара, затѣмъ цитаза и протеаза<sup>47)</sup>. Надъ этой грибной энзимой были произведены весьма любопытныя изслѣдованія, изъ которыхъ коснемся сейчасъ двухъ. У высшихъ растений присутствіе цитазы обуславливалось, какъ мы видѣли выше, необходимостью перевести въ растворъ запасную клѣтчатку; обыкновенная же строительная клѣтчатка, входящая въ составъ клѣточныхъ стѣнокъ остается у высшихъ растений, разъ образовавшись, уже неизмѣнной до конца жизни клѣтки; она не растворяется и не всасывается передъ сбрасываніемъ листы, обуславливая, такимъ образомъ, существенную потерю органическаго матеріала для сбрасывающихъ листы и часть вѣтвей высшихъ растений. У многихъ грибовъ способность растворенія ограничивается опять таки исключительно гемицеллюлезамъ<sup>48)</sup>; другіе же, и не только, при этомъ, тѣ, которые специально питаются древесиной, какъ домовый грибокъ (*Merulius lacrimans*), но и обычные плѣсневые грибки способны вызывать переведеніе въ растворимые продукты и настоящей целлюлезы<sup>49)</sup>. Весьма часто процессъ этотъ ведетъ лишь къ тому, чтобы открыть грибку доступъ внутрь клѣтки: раствореніе клѣточной оболочки является второстепеннымъ, служебнымъ актомъ; главное въ питаніи—это добыча находящихся внутри клѣтки веществъ, вродѣ крахмала и т. п. Въ другихъ случаяхъ, однако, грибокъ питается, внѣ всякаго сомнѣнія, продуктами растворенія клѣтчатки, обладая нерѣдко способностью утилизировать и одревеснѣвшія стѣнки клѣтокъ, осуществляя при помощи особой энзимы расщепленіе эфироподобнаго соединенія клѣтчатки и „древесиннаго вещества“<sup>50)</sup>. Получающаяся при этомъ клѣтчатка ассимилируется грибомъ, древесное же вещество остается неиспользованнымъ.

Дѣятельность этихъ грибовъ представляетъ собой одинъ изъ способовъ разрушенія клѣтчатки въ природѣ; на другомъ мы остановимся еще въ одной изъ слѣдующихъ главъ (XVI). Если бы такихъ процессовъ растворенія не существовало, земля быстро покрылась бы мощными отложениями целлюлезы.

Другое, интересующее насъ теперь, наблюденіе касается выдѣленія диастазы. У грибовъ и бактерій весьма нерѣдкимъ оказывается выдѣленіе диастазы изъ содержимаго клѣтокъ наружу<sup>51)</sup>; благодаря ему они и оказываются способными утилизировать попадающійся имъ, при ихъ разрастаніи, крахмалъ. Такое выдѣленіе диастазы стоитъ въ опредѣленной, закономѣрной связи съ тѣми питательными веществами,

<sup>47)</sup> О разнообразныхъ другихъ энзимахъ смотри у Вента (Went. 1901, цит. въ сноскѣ 33).

<sup>48)</sup> Schellenberg 1908, Flora 98, 257.

<sup>49)</sup> Сравни Iterson 1904. Cbl. Bakt. II, 11, 689; Jones 1905. Cbl. Bakt. II, 14, 257

<sup>50)</sup> Czapek 1899. Zeitschr. f. physiol. Chemie 27, 141; Ber. Bot. Ges. 17, 166.

<sup>51)</sup> Wortmann 1882. Zeitsch. f. physiol. Chemie 6, 207. Pfeffer 1896. Ber. Sächs. Ges. Wiss. (math-phys. Kl.). 513. Katz 1898. Jahrb. wiss. Bot. 31, 599. Went. 1901, цит. въ сноскѣ 33. Saito 1910. Wochenschr. f. Brauerei. Pantanelli 1910. Ann. di bot. 8.



которыя находятся въ распоряженіи грибка. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ удается доказать, что оно наступаетъ лишь тогда, когда источникомъ углерода является одинъ крахмалъ. При обильной дачѣ различныхъ сахаровъ, но далеко не при всякихъ хорошихъ источникахъ углерода, выдѣленіе діастазы не наблюдается вовсе; для пенициллума, напримѣръ, достаточно уже 2% раствора сахара. Таковы же условія секретіи энзимы у *Bact. megatherium*; для аскергилла, однако, секретія діастазы оказывается лишь нѣсколько задержанной, а не окончательно устраненной даже 30% растворомъ сахара. Любопытно, что на выдѣленіи грибками діастазы нѣрѣдко весьма сильно отзывается и характеръ азотистаго питанія. Для грибка *Aspergillus Oryzae* обильное образованіе діастазы идетъ на всѣхъ почти органическихъ источникахъ азота, неорганическія же соединенія обуславливаютъ секретію энзимы лишь въ присутствіи крахмала. Такимъ образомъ, выдѣленіе энзимы нѣрѣдко—хотя далеко не всегда—регулируется наличною потребностью организма; если въ распоряженіи организма въ изобиліи находится образующійся подъ вліяніемъ энзимы продуктъ, или даже химически близкій къ нему, секретія энзимы оказывается уже ненужной и выпадаетъ. Несомнѣнно, что и въ высшемъ растеніи образованіе и раствореніе крахмала, напримѣръ, регулируется совершенно тѣми же причинностями; намъ придется встрѣтиться съ подобными же характерными по своей цѣлесообразности регулировками и при другихъ жизненныхъ процессахъ въ растительномъ организмѣ, стоящихъ сравнительно далеко отъ процессовъ обмѣна веществъ.

Не нужно подробно разбираться въ длинномъ рядѣ другихъ энзимъ<sup>52)</sup>, чтобы уже изъ сказаннаго вполне уяснить себѣ все громадное значеніе для плѣсневыхъ грибовъ присущихъ имъ выдѣлочныхъ энзимъ; только при помощи ихъ и могутъ существовать они въ естественныхъ условіяхъ ихъ жизни, не имѣя въ распоряженіи своемъ какихъ либо уже заранѣе приготовленныхъ растворовъ питательныхъ веществъ. Эта важная біологическая роль принадлежитъ не только растворяющимъ энзимамъ, но и энзимамъ гидролитически расщепляющимъ. Такъ, напримѣръ, передъ усвоеніемъ дисахаридовъ должно произойти ихъ расщепленіе и если какой либо организмъ, вродѣ *Vac. perlibratus*<sup>53)</sup>, не обладаетъ расщепляющей сахаръ энзимой, существованіе его оказывается обусловленнымъ присутствіемъ глюкозы или фруктозы и не можетъ осуществиться за счетъ мальтозы, сахарозы или лактозы.

Мы имѣли до сихъ поръ дѣло съ гетеротрофными организмами типа сапрофитовъ, живущими въ природѣ за счетъ мертвыхъ остатковъ или отбросовъ растительнаго или животнаго міра. Связующее, до известной степени, звено между ними и настоящими паразитами предста-

<sup>52)</sup> Перечисленіе ихъ можно найти у Фишера (H. Fischer въ Lafar's Mykologie I, стр. 269); затѣмъ см. Pringsheim und Semplen 1909. Zeitsch. f. physiol. Chemie, 62.

<sup>53)</sup> Beijerinck 1893. Cbl. Bakt. 14, 834.



вляеть своеобразная биологическая группа растений, обозначаемая названіемъ „плотоядныхъ“.

Эти, вызвавшій длинный рядъ изслѣдованій, и живѣйшій къ себѣ интересъ со стороны самаго широкаго круга наблюдателей, плотоядныя, или, какъ чаще говорятъ, насекомоядныя растения обращаютъ на себя вниманіе любопытными приспособленіями, при помощи которыхъ они добываютъ и перевариваютъ свою пищу. Съ точки зрѣнія физиологии питанія они связаны

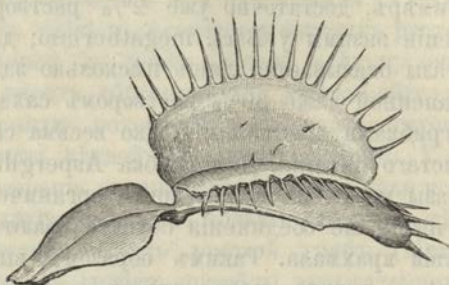


Рис. 39. Листъ *Dionaea muscipula*. Обѣ половинки листа быстро захлопываются, если прикоснуться къ одной изъ щетинокъ, сидящихъ на верхней ихъ поверхности. Изъ Учебника для В. Уч. Зав.



Рис. 38. Кувшинчикъ *Nepenthes*; на днѣ его черезъ вырѣзь, сдѣланный въ стѣнкѣ, видна выделяемая железами жидкость, въ которой и подвергаются перевариванію заловленные насекомыя. Изъ Учебника для В. Уч. Зав.

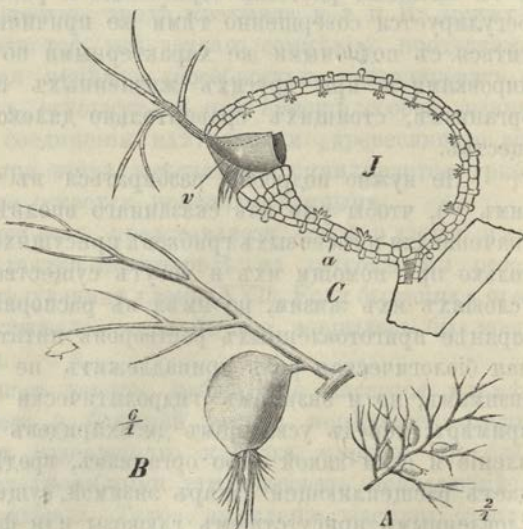


Рис. 40. *Utricularia vulgaris*. А. участокъ листа съ пузырьками. В. долька листа съ сидящимъ на ней пузырькомъ. С. продольный разрѣзь пузырька (увел. 28 разъ). в—клаванъ, а—стѣнка. J внутренняя полость. Изъ Учебника для В. Уч. Зав.

вовплѣ постепенными переходами съ рядомъ другихъ растительныхъ типовъ и съ одинаковымъ правомъ могутъ быть причисленными какъ къ сапрофитамъ, такъ и къ автотрофамъ. Мы не станемъ здѣсь вдаваться въ сколько нибудь подробное морфологическое описаніе этихъ растений; интересующіеся могутъ найти ихъ въ учебникахъ бота-



ники и специально посвященныхъ имъ изслѣдованiяхъ, какъ напримѣръ у Гёбеля и Феннера<sup>54</sup>). Отмѣтимъ лишь, что приспособленiя, служащiя для залавливанiя мелкихъ животныхъ, выливаются въ три основныхъ характерныхъ типа: 1) Кувшинчики или схожiе съ ними полые органы, функционирующiе въ видѣ западней; таковы, напримѣръ, кувшинчики *Nepenthes* (рис. 38), различныхъ *Sarraceniaceae* и *Cephalotus*, пузырьки пузырьчатки (*Utricularia*, рис. 40). 2) Активные ловушки, т. е. листовые органы, залавливающiе животныхъ при помощи быстрыхъ движенiй: венерина мухоловка (*Dionaea*, рис. 39), *Aldrovanda*. 3) Клейкiя железы: рослянка (*Drosera*, рис. 162, глава XXXVII), *Drosophyllum*, жирянка (*Pinguicula*). Бываютъ и сложныя комбинацiи этихъ приспособленiй у одного и того же организма.

Въ нѣкоторыхъ случаяхъ, какъ, напримѣръ, въ пузырькахъ пузырьчатки (*Utricularia*) заловленные животныя остаются долгое время живыми, умираютъ, повидимому, отъ голода и разлагаются затѣмъ подѣ влиянiемъ бактерiальныхъ процессовъ. Растенiемъ используются сначала, по всей вѣроятности, изверженiя, а затѣмъ и продукты разложенiя заловленныхъ животныхъ въ качествѣ источниковъ азота; иначе говоря, мы здѣсь еще не имѣемъ „плотоядности“ въ настоящемъ смыслѣ этого слова. Совершенно такiя же соотношенiя встрѣчаются и у эпифитныхъ растений съ полостями для собиранiя воды, какъ напримѣръ, у названныхъ уже выше бромелiевыхъ и у *Dischidia Rafflesiana* съ ея удивительными кувшинчатыми листьями; въ этихъ водныхъ резервуарахъ постоянно гибнутъ небольшiя животныя, давая при разложенiи своемъ рядъ продуктовъ, усваиваемыхъ, по всей вѣроятности, растенiемъ. Совершается ли разложенiе заловленныхъ въ кувшинчатые листья *Sarracenia* животныхъ путемъ простого гнiенiя, или же растенiя эти принадлежатъ къ ряду настоящихъ насѣкомоядныхъ, остается до сихъ поръ не вполне выясненнымъ.—Типичныя насѣкомоядныя растенiя характерны тѣмъ, что въ приспособленiяхъ ихъ для ловли добычи выдѣляются протеолитическiя энзимы, по большей части вмѣстѣ съ кислотами, благодаря чему и получается возможность переводить бѣлки въ растворимые продукты распада. Между отдѣльными организмами наблюдаются различiя, состоящiя, напримѣръ, въ томъ, что у однихъ протеаза и сопровождающая ее кислота выдѣляется постоянно, у другихъ же лишь въ отвѣтъ на раздраженiе, вызываемое присутствiемъ перевариваемаго вещества. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ секреты насѣкомоядныхъ обладаютъ настоящими антисептическими свойствами, такъ что участiе бактерiй въ перевариванiи заловленной добычи является совершенно исключеннымъ.

У рослянки (*Drosera*) на пластинкѣ листа располагаются своеобразныя рiснички съ железками на концахъ, облеченными всегда въ слизистое выдѣленiе, залавливающее насѣкомыхъ благодаря своей клейкости. При раздраженiи железокъ какимъ либо азотсодержащимъ органическимъ

<sup>54</sup>) Goebel 1891—93. Pflanzenbiologische Schilderungen. Marburg. Fenner 1904. Flora 93, 335.



веществомъ начинается обильная секретія, приводящая къ выдѣленію кислаго и заключающаго энзиму сока. Присутствіе пищеварительной энзимы было, впрочемъ, уже давно доказано въ глицериновой вытяжкѣ листьевъ. У *Drosophyllum* листья покрыты такими же железками, какъ и у *Drosera*; однѣ изъ нихъ заканчиваютъ собою рѣснички, другія же сидятъ непосредственно на поверхности листа. Повидимому, секретія кислоты и энзимы выполняется только непосредственно сидящими на пластинкѣ листа железками, начинаясь вслѣдъ за химическимъ раздраженіемъ сидящихъ на ножкахъ железокъ <sup>55)</sup>.

Иначе развертываются процессы у мухоловки (*Dionaea*). Листъ ея въ нераздраженномъ состояніи совершенно сухъ и сидяція на немъ железы, построенныя подобно железамъ *Drosophyllum*, выдѣляютъ свой слизистый, содержащій энзиму и кислоту, секретъ лишь послѣ раздраженія ихъ присутствіемъ заловленнаго насѣкомаго; количество выдѣляемаго сока тогда такъ велико, что избытокъ его вытекаетъ изъ захлопнувшася надъ добычею листа.

У *Nepenthes*, наконецъ, уже въ молодыхъ, еще вполне замкнутыхъ кувшинчикахъ накапливается слизистая безвкусная жидкость съ нейтральной реакціей. Лишь послѣ раздраженія, безразлично механическаго или химическаго, начинается процессъ подкисленія этого секрета, приобретающаго, вмѣстѣ съ тѣмъ, и пищеварительныя свойства. По изслѣдованіямъ Клотріо <sup>56)</sup>, произведеннымъ надъ растениями въ дѣвственномъ яванскомъ лѣсу, усвоеніе бѣлковыхъ веществъ въ кувшинчикахъ *Nepenthes* идетъ необыкновенно быстро, не сопровождаясь, повидимому, глубокимъ распадомъ бѣлковой частицы. По Вайнзу <sup>57)</sup>, однако, наряду съ энергично дѣйствующей пептической энзимой, чрезвычайно близкой по свойствамъ своимъ къ настоящему пепсину, въ выдѣленіяхъ кувшинчиковъ содержится и слабѣе дѣйствующій эрепсинъ, приводящій къ дальнѣйшему расщепленію образовавшихся подъ дѣйствіемъ первой энзимы пептоновъ.

Встрѣчаются ли всегда у настоящихъ насѣкомоядныхъ растений совмѣстно эти двѣ энзимы, еще не вполне установлено. Не закончена также работа по изслѣдованію природы всюду и вездѣ выдѣляющейся кислоты. Въ цѣломъ рядѣ изслѣдованій указывается на присутствіе муравьиной кислоты; встрѣчаются также, повидимому, пропионовая, масляная и другія кислоты жирнаго ряда; выдѣленія какихъ либо неорганическихъ кислотъ не было до сихъ поръ констатировано. Между тѣмъ за возможность ихъ появленія говоритъ хотя бы постоянно встрѣчающаяся въ животномъ организмѣ секретія соляной кислоты какъ разъ для цѣлей пищеарительнаго процесса.

Продукты растворенія бѣлковыхъ веществъ поглощаются или тѣми же железистыми волосками, которые выдѣляютъ энзиму, или же

<sup>55)</sup> Fenner 1904, цит. въ списокѣ 54. White. 1911. Proc. R. Soc. (B). 83, 134.

<sup>56)</sup> Clautriau 1900. Mém. couronné Acad. Belgique in 8° 59.

<sup>57)</sup> Vines 1909. Annals of Botany 23, 1. (Здѣсь же и литература вопроса).



другими, спеціальными, образованиями. Перевариваніе захваченной пищи и всасываніе ея иногда совершается чрезвычайно быстро. Такъ, напримѣръ, Дарвинъ <sup>58)</sup> наблюдалъ раствореніе помѣщенного на листь росянки кубика бѣлка въ теченіе 1—2 дней; получавшаяся при этомъ клейкая жидкость оказывалась цѣликомъ восанной въ теченіе 3 дней. У другихъ растений, вродѣ *Drosophyllum* и *Nepenthes* процессъ усвоенія добычи идетъ еще быстрѣе. Къ сожалѣнію, нѣтъ сколько нибудь опредѣленныхъ сравнительныхъ въ этомъ направленіи изслѣдованій; да и вообще весь химизмъ обмѣна у насѣкомоядныхъ нуждается въ полной коренной переработкѣ.

Извлекаютъ ли какую либо выгоду изъ своей плотоядности насѣкомоядныя растенія, или нѣтъ, было предметомъ неоднократнаго обсуждения. Совершенно несомнѣнно, что всѣ они могутъ существовать и развиваться и безъ животной пищи. Съ другой стороны, многократно бывало отмѣчаемо благоприятное вліяніе такого питанія, производимаго вполне планомѣрнымъ образомъ. Въ опытахъ Бюсгена <sup>59)</sup> прирость получавшихъ животную пищу побѣговъ пузырчатки (*Utricularia*) превосходилъ болѣе чѣмъ вдвое прирость некормленныхъ побѣговъ; тотъ же изслѣдователь <sup>60)</sup> пришелъ и у росянки (*Drosera*) къ чрезвычайно благоприятнымъ результатамъ при кормленіи животной пищей; особенно рѣзки были они, если кормленіе начиналось съ самаго проростанія и доводилось вплоть до образованія сѣмянъ: сухой вѣсъ кормленныхъ растеній превышалъ некормленныхъ въ 1½—3 раза, число цвѣточныхъ стрѣлокъ было у нихъ въ три раза большее, а число созрѣвшихъ коробочекъ даже въ пять разъ большее, чѣмъ у некормленныхъ. Нѣтъ сомнѣнія, что насѣкомоядныя растенія автотрофны по отношенію къ углероду; всѣ они обильно снабжены хлорофилломъ <sup>61)</sup> и могутъ развиваться и безъ животной пищи. Нужно думать, поэтому, что благоприятное для ихъ развитія вліяніе питанія насѣкомыми зависитъ отъ добычи не органически связаннаго углерода, а скорѣе азота или минеральныхъ солей. Весьма возможно, что кормленіе насѣкомыми вызываетъ болѣе пышное развитіе насѣкомоядныхъ растеній лишь потому, что при немъ растенія получаютъ значительно больше азотсодержащихъ соединений и минеральныхъ солей, чѣмъ они могли бы воспринять непосредственно изъ почвы; корневая система большинства насѣкомоядныхъ развивается сравнительно слабо, процессъ испаренія также далеко не высокъ, а выбираемая ими мѣстообитанія бѣдны питательными

<sup>58)</sup> Ch. Darwin 1876. Insektenfressende Pflanzen. Stuttgart.

<sup>59)</sup> Büsgen 1888. Ber. Bot. Ges. 6, LV.

<sup>60)</sup> Büsgen 1883. Bot. Ztg. 41, 569.

<sup>61)</sup> По Шмиду (цит. въ сноскѣ 62), однако, ассимиляціонныя ткани всѣхъ вообще насѣкомоядныхъ построены сравнительно примитивно; онъ указываетъ, также, что образованный въ хлоропластахъ крахмалъ у нихъ потребляется сравнительно слабо и медленно, благодаря чему и является угнетеннымъ процессъ дальнѣйшаго образованія ассимилятовъ. Однако, подъ вліяніемъ питанія насѣкомыми мобилизація крахмала значительно ускоряется.



солями. Значительный интерес представляет, поэтому, возможность непосредственно доказать, путем микрохимических реакций, воспріятіе фосфорной кислоты и калия изъ продуктовъ разложенія заловленной животной добычи <sup>62)</sup>. Возможно также, что рѣшающее значеніе представляет и природа воспринимаемыхъ листьями веществъ. Изъ числа ихъ на первое мѣсто, конечно нужно поставить органически связанный азотъ. Въ случаѣ его утилизаціи, — а наличность ея всегда принимается уже безъ всякаго болѣе близкаго доказательства, какъ вполне несомнѣнная, — ассимилируемой формой является, повидимому, пептонъ. И, дѣйствительно, весьма вѣроятно, что всѣ насѣкомоядныя растенія представляютъ собой „пептонные“ организмы, т. е. развиваются лучше при дачѣ азота въ видѣ пептона, чѣмъ въ видѣ нитратовъ или амміака. Было бы весьма интересно провѣрить экспериментальнымъ путемъ это предположеніе; пока же приходится довольствоваться аналогіями, а было бы весьма важно доказать что „пептонные“ организмы существуютъ не только въ мірѣ грибовъ, ассимилирующихъ и необходимый имъ углеродъ изъ органическихъ соединеній, но и среди зеленыхъ „автотрофныхъ“ растеній. Бейеринкъ <sup>63)</sup> и Артари <sup>64)</sup> показали также, что нѣкоторые лишайники (сравни главу XVIII) предпочитаютъ пептонъ всякой иной азотистой пищѣ; повидимому, совершенно также относятся къ азотистому питанію и многія водоросли изъ ряда *Volvocineae* <sup>65)</sup>.

Такимъ образомъ, біологическое положеніе насѣкомоядныхъ не можетъ считаться еще и до сихъ поръ вполне установленнымъ, хотя и весьма вѣроятно принадлежность ихъ къ числу гетеротрофовъ по отношенію къ азоту.

Выше мы уже указывали, что въ числѣ гетеротрофныхъ растеній намъ придется встрѣтиться и съ растеніями паразитными. Эта группа связана рядомъ разнообразнѣйшихъ переходныхъ формъ съ типичными сапрофитами; такъ, напримѣръ, существуютъ грибы <sup>66)</sup>, ведущіе обычно сапрофитный образъ жизни, но обладающіе и способностью проникать внутрь живыхъ организмовъ, воспринимая изъ ихъ тканей необходимые имъ питательные матеріалы. Примѣромъ такого условнаго (факультативнаго) паразитизма могутъ быть приведены *Penicillium glaucum* и другіе плѣсневые грибки, вѣдряющіеся въ мѣстѣ пораненій въ ткань созрѣвшихъ плодовъ и вызывающіе въ нихъ гниlostные процессы; укажемъ также на склеротинію (*Sclerotinia Sclerotiorum*), грибокъ, способный весь свой циклъ развитія продѣлывать въ качествѣ сапрофита и бывающій имъ не рѣдко и въ природныхъ условіяхъ; окрѣпнувъ, этотъ грибокъ нападаетъ на различныя растенія уже въ качествѣ паразитнаго организма. Извѣстны также и противоположные случаи, когда грибки,

<sup>62)</sup> G. Schmid 1912. Flora 104, 335.

<sup>63)</sup> Beijerinck 1890. Bot. Ztg. 48, 766.

<sup>64)</sup> Artari 1899. Bull. des naturalistes de Moscou N<sup>o</sup> 1.

<sup>65)</sup> Jacobsen 1910. Zeitschr. f. Bot. 2, 143.

<sup>66)</sup> Сравни de Bary 1884. Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig.



живущіе обычно паразитами, могутъ быть культивируемы и сапрофитно (факультативные или условные сапрофиты, какъ, напримѣръ, *Phytophthora omnivora*, многія бактеріи и т. п.); несомнѣнно что съ развитіемъ нашихъ свѣдѣній будетъ удаваться культура внѣ ихъ хозяина все большаго и большаго числа паразитныхъ формъ. Вѣроятность такой перелицевки паразита въ сапрофиты само собою разумѣется, далеко не одинакова, въ зависимости отъ болѣе или менѣе сильно выраженаго приспособленія къ паразитному образу жизни.

На низшей ступени паразитизма стоятъ грибки, способные нападать на самыя разнообразныя растенія; такова, напримѣръ, упомянутая уже выше *Phytophthora omnivora*, паразитирующая на букѣ, очиткѣ (*Sempervivum*), энотерахъ и другихъ растеніяхъ, и *Sclerotinia Sclerotiorum*, нападающая, повидимому, на всѣ безъ исключенія мясистыя части растеній. Отличіе этихъ паразитовъ отъ обычныхъ сапрофитовъ состоитъ въ томъ, что они обладаютъ способностью проникнуть внутрь тѣла питающаго растенія, привести клѣтки его къ отмиранію и воспользоваться затѣмъ накопленными въ нихъ питательными веществами. Когда такіе всеядные паразиты избѣгаютъ отдѣльныхъ растительныхъ видовъ, это зависитъ, по всей вѣроятности, отъ неспособности ихъ проникнуть внутрь ихъ тканей, а не отъ того, что они не могутъ найти въ нихъ необходимыя для нихъ питательныя вещества: возможность превратить ихъ въ условныхъ сапрофитовъ уже указываетъ на то, что они не нуждаются, въ сущности, ни въ какомъ особенномъ, специфическомъ питательномъ матеріалѣ.

Другое дѣло съ грибами, селящимися на представителяхъ какого либо одного семейства, рода или даже вида: чѣмъ болѣе суженнымъ является для нихъ выборъ хозяина, чѣмъ тѣснѣе связаны они въ существованіи своемъ съ какимъ либо однимъ растительнымъ видомъ въ качествѣ питающаго растенія, тѣмъ выше та ступень паразитизма, которая является имъ присущей.—Въ качествѣ примѣровъ укажемъ съ одной стороны на грибокъ *Cordyceps militaris*, паразитирующій на разнообразнѣйшихъ насѣкомыхъ; на различныя ржавчинныя и головневые грибки (*Uredineae* и *Ustilagineae*), паразитирующіе сразу на различныхъ представителяхъ одного и того же семейства; а съ другой на *Cystopus Portulacae*, поражающій исключительно одинъ портулакъ (*Portulaca*), *Uromyces tuberculatus*, развивающійся только на молочаѣ (*Euphorbia exigua*), *Laboulbenia Baeri*, заражающій лишь одну домовую муху и т. д. Конечно и здѣсь выборъ одного или нѣсколькихъ организмовъ въ качествѣ „хозяина“ можетъ обуславливаться болѣе легкими условіями зараженія; надо думать, однако, что исключительность эта связана съ потребностью паразита въ какихъ то особенныхъ, специфическихъ для него питательныхъ веществахъ, о составѣ и свойствахъ которыхъ мы не только не можемъ сказать ничего опредѣленнаго, но даже лишены возможности выставить какія либо предположенія.

Количество паразитныхъ формъ среди грибныхъ организмовъ очень велико; вообще говоря, грибы являются типичными гетеротрофами, за



нѣкоторыми вполне специальными исключеніями, о которыхъ мы скажемъ позднѣе нѣсколько словъ. Среди цвѣтковыхъ растений гетеротрофные и, въ частности, паразитные организмы встрѣчаются уже гораздо рѣже, но зато представляютъ въ своемъ строеніи и биологіи такое разнообразіе, что со знакомствомъ съ ними связанъ глубокой научный интересъ. Въ числѣ паразитовъ назовемъ прежде всего Петровъ крестъ (*Lathraea*) и заразиху (*Orobanche*), схожіе съ грибами по отсутствію въ ихъ тканяхъ хлорофилла; у нѣкоторыхъ экзотическихъ паразитовъ, именно раффлезіевыхъ (*Rafflesiaceae*) сходство съ грибами распространяется и на строеніе вегетативныхъ органовъ. Эти организмы, конечно, уже не способны ассимилировать атмосферную углекислоту; въ добычѣ углерода, азота и зольныхъ веществъ они цѣликомъ зависятъ отъ ихъ растенія—хозяина; зависимость эта особенно ярко подчеркивается полнымъ отсутствіемъ органовъ, при помощи которыхъ они могли бы поглощать изъ почвы питательныя вещества. Насколько тѣсна зависимость ихъ отъ питающаго растенія, можно видѣть уже по условіямъ проростанія ихъ сѣмянъ, наступающаго у Петрова креста и заразики лишь въ томъ случаѣ, когда сѣмена окажутся въ непосредственномъ соосѣдствѣ съ корнемъ питающаго растенія. Очевидно, процессъ проростанія обусловливается у нихъ воздѣйствіемъ какихъ то веществъ, выдѣляемыхъ корневою системою растенія—хозяина. (Глава XXV). Къ той же группѣ цвѣтковыхъ паразитовъ относится и обыкновенная повелика (*Cuscuta*); хотя въ клѣткахъ ея и содержится небольшое количество хлорофилла, существованіе ея тѣсно связано съ паразитизмомъ на другомъ растеніи.<sup>67)</sup> Весьма вѣроятно, что содержащейся въ клѣткахъ повелики хлорофиллъ функционируетъ какъ и обычно, но съ количественной стороны дѣятельность его настолько слаба, что ассимилятовъ далеко не хватаетъ на поддержку жизненныхъ процессовъ растенія. Способность повелики къ образованію хлорофилла можетъ служить для насъ указаніемъ того, что паразитъ этотъ происхожденіе свое ведетъ отъ хлорофиллоносныхъ, автотрофныхъ растеній; весьма вѣроятно, что съ теченіемъ времени организмъ этимъ будетъ нацѣло утеряна способность къ образованію зеленого пигмента, какъ это мы видимъ, напримѣръ у Петрова креста (*Lathraea*). Не слѣдуетъ видѣть въ этомъ какой либо неизбѣжной связи, такъ какъ у цѣлой группы цвѣтковыхъ растеній, перешедшихъ отъ автотрофнаго къ паразитному образу жизни, сохранился и хлорофиллъ, и способность къ ассимиляціи углекислоты; таковы, напримѣръ, многія норичниковыя (*Scrophularineae*): очанка (*Euphrasia*), погremoкъ (*Rhinanthus*), Иванъ-да-Марья (*Melampyrum*), *Bartsia*, *Tozzia*, санталовыя (*Santalaceae*) и лорантовыя (*Loranthaceae*), какъ, напримѣръ, омела (*Viscum*), *Thesium* и *Loranthus*. Подробно изучена изъ числа этихъ высшихъ паразитовъ

<sup>67)</sup> Количество хлорофилла у повелики довольно сильно колеблется. По Пирсу (*Reigse 1894. Annals Bot. 8, 33*) въ отрѣзанныхъ побѣгахъ количество пигмента возрастаетъ довольно значительно; можетъ быть, это явленіе стовтъ скорѣе въ связи съ уменьшеніемъ интенсивности свѣта, чѣмъ съ отдѣленіемъ паразита отъ его хозяина (*Noll*, письменное сообщеніе).



группа *Rhinanthaceae* <sup>68)</sup> Первые шаги прорастанія ихъ сѣмянъ уже не оказываются—за исключеніемъ *Tozzia*—связанными съ сосѣдствомъ корней питающаго растенія; иногда даже развитіе ихъ можетъ пойти сравнительно далеко безъ всякихъ намековъ на паразитизмъ. Наиболѣе приспособленнымъ къ паразитному образу жизни является видъ *Tozzia*, потерявшій, вмѣстѣ съ тѣмъ, и свою самостоятельность; другую крайность представляютъ нѣкоторые виды очанокъ (*Euphrasia Odontites*, *E. minima*), способные цвѣсти и давать плоды безъ хозяина, между тѣмъ какъ видъ *Euphrasia Rostkowiana*, хотя и прорастаетъ вполне самостоятельно, но въ дальнѣйшемъ за счетъ собственныхъ средствъ можетъ достигнуть лишь очень жалкаго развитія. Всѣ эти зеленые паразиты не особенно разборчивы въ выборѣ растенія—хозяина; это видно уже потому, что какъ показалъ еще Л. Кохъ <sup>69)</sup>, при достаточно густомъ посѣвѣ они начинаютъ паразитировать другъ на другѣ, и изъ цѣлой группы связанныхъ корневыми присосками индивидовъ въ концѣ концовъ беретъ верхъ и развивается какой либо отдѣльный экземпляръ.

Весь смыслъ паразитизма для этихъ растеній заключается, безъ сомнѣнія, въ томъ, что они высасываютъ изъ растеній—хозяевъ неорганическія минеральныя соли, поступающія въ ихъ слабо развитыя и нерѣдко лишенныя корневыхъ волосковъ корневая системы лишь въ недостаточныхъ количествахъ. Не исключена, конечно, возможность и случайнаго, особенно на первыхъ порахъ, поглощенія и органическихъ веществъ; но, во всякомъ случаѣ, большинство ихъ обладаетъ способностью обильно ассимилировать углекислоту своею зеленою листвою <sup>70)</sup>. Видъ *Tozzia* біологіей своей оказывается уже близкимъ къ *Lathraea* и долго живетъ настоящею паразитною жизнью; даже и вполне развитое растеніе ассимилируетъ сравнительно очень слабо. Въ общемъ всѣ эти растенія сравнительно далеки отъ типическихъ гетеротрофовъ, связанныхъ своимъ питаніемъ съ наличностью готовой органической пищи и могутъ быть, пожалуй, обозначаемы терминомъ „полупаразиты“.

Питаніе обыкновенной омелы (*Viscum*) изучено далеко еще не полно. Тотъ фактъ, что устанавливающееся между паразитомъ и растеніемъ—хозяиномъ сочетаніе касается прежде всего путей переноса воды, заставляетъ предполагать, что омела заимствуетъ у дерева, на которомъ паразитируетъ, главнымъ образомъ воду и растворы минеральныхъ солей. Эти соотношенія, впрочемъ и вполне понятны для растенія, обитающаго въ кронѣ древесныхъ растеній. Предки омелы были, по всей вѣроятности, эпифитными растеніями, восполнявшими недостатокъ въ водѣ и минеральныхъ соляхъ, съ которымъ постоянно приходится считаться всѣмъ вообще эпифитамъ, путемъ сочетанія своихъ проводящихъ путей съ сосудистой системой несущаго растенія. Но и здѣсь, конечно, не исключена возможность воспріятія у хозяина и органическаго матеріала.

<sup>68)</sup> Heinricher 1897 и слѣд. Jahrb. wiss. Bot., 31, 77; 32, 389; 36, 663; 37, 264.

<sup>69)</sup> L. Koch. 1888. Jahrb. wiss. Bot. 20, 1.

<sup>70)</sup> Heinricher 1910. Jahrb. wiss. Bot. 47. Seeger 1910. Sitzungsber. Wien. Akad. 119, (1).



Различіе между автотрофными и гетеротрофными организмами заключается, подчеркнемъ это еще разъ особенно рѣзко, лишь въ способѣ воспріятія питательныхъ веществъ; поэтому, въ сущности говоря, автотрофными можно было бы называть только одни одноклѣтныя организмы, такъ какъ у нихъ дѣйствительно все растеніе является автотрофнымъ; у высшихъ растений наряду съ дѣйствительно автотрофными органами, вродѣ листьевъ, есть и типично гетеротрофные, какъ, напримѣръ, корень. Для дальнѣйшаго же хода превращенія органическихъ соединеній углерода и азота уже совершенно безразлично, образуются ли они непосредственно на мѣстѣ ихъ переработки, или же транспортируются туда въ уже вполне готовомъ видѣ. Иначе говоря, обменъ веществъ гетеротрофовъ ничѣмъ существеннымъ не отличается отъ обмена веществъ автотрофовъ.

Какъ и у зеленого растенія, такъ и у грибного организма питательные матеріалы идутъ на потребности постройки тканей, отлагаются въ видѣ запасныхъ веществъ или же даютъ начала конечнымъ, уже далѣе не перерабатываемымъ, продуктамъ; и здѣсь, значить, мы сможемъ различить 1) строительныя пластическія вещества, 2) запасныя вещества, 3) передвигающіяся вещества и 4) экскреты. Вообще говоря, клѣтка гриба построена изъ тѣхъ же самыхъ матеріаловъ, какъ и клѣтка цвѣтковаго растенія; если въ подробностяхъ химизма и намѣчаются характерныя отличія, какъ, напримѣръ, присутствіе хитина въ оболочкѣ грибныхъ гифъ, для насъ это еще не можетъ служить основаніемъ для болѣе детальнаго знакомства, такъ какъ и здѣсь, какъ и у высшихъ растений, мы почти что ничего не знаемъ объ условіяхъ образованія различныхъ составныхъ частей клѣточной оболочки. Въ отношеніи запасныхъ веществъ можно намѣтить принципиальное сходство съ автотрофами: наряду съ азотсодержащими мы встрѣтимъ у грибовъ и безазотистые запасы. Въ числѣ первыхъ укажемъ прежде всего на бѣлки, нерѣдко встрѣчающіеся въ видѣ кристаллическихъ отложений; наряду съ ними встрѣчается широко распространенный у всѣхъ вообще низшихъ растений в о л у т и н ъ, представляющій собой, по А. Мейеру <sup>71)</sup> сложные азоты—и фосфорсодержащее органическое соединеніе. Изъ безазотистыхъ запасныхъ веществъ особеннымъ распространеніемъ пользуются жиры, нерѣдко также близкій къ сахарамъ спиртъ—маннитъ и родственная сахарозѣ трегалоза, зато никогда не встрѣчается, въ связи съ отсутствіемъ „хроматофоръ“, столь распространенный обычно крахмаль. Въмѣсто него въ мѣстахъ временнаго или длительного накопленія углеводовъ отлагается гликогенъ, замѣняющій крахмаль и въ животномъ царствѣ. Особенно разительнымъ бываетъ накопленіе его въ тѣхъ органахъ, которымъ предстоитъ оживленное въ сравнительно короткій промежутокъ времени разрастаніе, какъ, напримѣръ, въ ножкѣ веселки (*Phallus*) <sup>72)</sup>; при ростѣ гликогенъ исчезаетъ

<sup>71)</sup> А. Meyer 1904. Bot. Ztg. 62, 113.

<sup>72)</sup> Clautriau 1895 Acad. de Belgique. Cl. d. sc. (Koch's Jahresbericht 6, 51).



совершенно такъ же, какъ потребляется крахмалъ въ растущемъ стеблѣ цвѣтковаго растенія, превращаясь, главнымъ образомъ, въ составныя части клѣточныхъ оболочекъ <sup>73</sup>).

По составу своему гликогенъ близокъ къ крахмалу, но отличается отъ него своею растворимостью въ водѣ. Крупная величина его частицы затрудняетъ диффузію его сквозь плазму и оболочку клѣтки и обуславливаетъ пригодность его въ качествѣ запаснаго матеріала. Передвиженіе гликогена изъ клѣтки въ клѣтку можетъ осуществиться лишь тогда, когда дѣятельностью близкой къ діастазѣ энзимы онъ окажется обращеннымъ въ сахаръ (трегалозу) <sup>74</sup>). Утилизациа его въ питательномъ растворѣ грибами, напримѣръ, дрожжами, не осуществима, такъ какъ энзима эта не диффундируетъ наружу изъ клѣтки <sup>75</sup>).

Мы не станемъ останавливаться на другихъ процессахъ обмѣна у грибовъ, такъ какъ въ важнѣйшемъ они вполнѣ совпадаютъ, какъ мы уже и указывали, съ обмѣномъ у высшихъ автотрофныхъ растеній.

## ГЛАВА XV.

### Дыханіе растеній.

До сихъ поръ мы подходили къ химическимъ процессамъ, совершающимся въ растеніи, лишь съ одной стороны: мы ограничивались изученіемъ процессовъ усвоенія вещества, ассимиляціи въ широкомъ смыслѣ слова, т. е. процессовъ образованія болѣе сложныхъ въ химическомъ смыслѣ соединеній изъ болѣе простыхъ, и, главнымъ образомъ, органическихъ изъ неорганическихъ; затѣмъ мы останавливались и на процессахъ переработки первичныхъ продуктовъ ассимиляціи въ запасные, строительные и т. п. матеріалы. Изрѣдка намъ приходилось указывать на существованіе процессовъ, приводящихъ къ обратному расщепленію въ растеніи болѣе сложныхъ соединеній на болѣе простыя.

Возвращаясь теперь къ этимъ процессамъ „диссимиляціи“, отмѣтимъ прежде всего ихъ повсемѣстность и непрерывность для всѣхъ безусловно живыхъ органовъ и клѣтокъ; всюду они идутъ, приводя къ частичному, во всякомъ случаѣ, разрушенію той строитель-

<sup>73</sup>) По Бруши [Brushi 1911. Rendiconti acc. dei Lincei 21 (5 Ser.)] гликогенъ у дрожжей не является запаснымъ веществомъ и не связанъ въ своихъ превращеніяхъ съ сахаромъ, какъ думали прежде (Laurent 1890. Koch's Jahresbericht über Gärungsorg. 1, 54. Meissner 1900. Cbl. Bakt. II, 6).

<sup>74</sup>) Tichomirov 1908. Bot. Cbl. III, 87. (Рефератъ).

<sup>75</sup>) Koch und Nosaeus 1894. Cbl. Bakt. I, 16, 145. Сравни, однако Heinze 1904. Cbl. Bakt. II, 12, 43 (также и 14, 9)



ной работы, которая создана была ассимиляціей. Та прибыль сухого вещества, которую можно установить въ ассимилирующемъ листѣ по окончаніи дня, не можетъ, въ сущности, дать точнаго мѣрила величины ассимиляціи; если даже и устранить возможность оттока ассимилятовъ, величина ассимиляціи всетаки окажется приуменьшенной, такъ какъ часть синтезированныхъ веществъ окажется къ вечеру уже вновь разложеной. Точно также проростъ сухого вещества растений въ теченіе цѣлаго вегетационнаго періода представляетъ собой лишь избытокъ ассимиляционныхъ процессовъ надъ процессами разложенія органическаго матеріала, процессами диссимиляціи. При нормальныхъ условіяхъ существованія ассимиляція всегда превышаетъ диссимиляцію, и, такимъ образомъ, конечный сухой вѣсъ растенія оказывается бѣльшимъ, чѣмъ начальный. Нетрудно, однако, поставить растенія въ условія затрудненной или вполнѣ прекращенной ассимиляціи (напр. при культурѣ въ темнотѣ для зеленыхъ автотрофныхъ растений, — отсутствіи питательныхъ веществъ — для культуры гетеротрофовъ); такъ какъ приэтомъ процессы диссимиляціи продолжаютъ итти своимъ чередомъ, то въ результатѣ культуры мы получимъ уже не увеличеніе, а уменьшеніе сухого вѣса растенія.

И, дѣйствительно, такое паденіе сухого вѣса весьма легко констатировать у проростковъ, вегетирующихъ въ темнотѣ. Правда, по виѣшнему облику этихъ растений нельзя было бы сказать объ этомъ ничего опредѣленнаго: разрастаніе ихъ идетъ все дальше и дальше, корневая и стеблевая система увеличиваются въ размѣрахъ своихъ все больше и больше. Но этотъ ростъ, это увеличеніе въ длинѣ и толщинѣ органовъ проростка обуславливаются исключительно воспріятіемъ воды, а количество сухого вещества, въ особенности органическаго, падаетъ со дня на день, какъ хорошо видно изъ приводимой ниже, взятой изъ работъ Буссенго <sup>1)</sup>, таблички:

Объекты.	Сухой вѣсъ сѣмянъ.	Сухой вѣсъ вегетировавшихъ въ теченіе нѣсколькихъ недѣль въ темнотѣ проростковъ.	Убыль.
46 зеренъ пшеницы . . . .	1.665 гр.	0.713 гр.	0.952 гр.
10 сѣмянъ гороха . . . . .	2.237 гр.	1.076 гр.	1.161 гр.

При распусканіи почекъ на молодыхъ частяхъ деревьевъ наблюдается также значительная (свыше 40%) убыль сухого вещества, благодаря процессамъ диссимиляціи <sup>2)</sup>.

Соотношенія между ассимиляціей и диссимиляціей легче и удобнѣе устанавливать на обмѣнѣ грибнаго организма, чѣмъ у высшаго растенія; здѣсь придется лишь установить, сколько питательнаго матеріала (напр. сахара) оказалось воспріятымъ растеніемъ, и сколько су-

<sup>1)</sup> По Detmer 1880. Physiologie der Keimung, стр. 247. Jena.

<sup>2)</sup> Ramann 1911. Jahrb. wiss. Bot. 50, 67.



хого вещества мицелія образовалось за счетъ него; на ряду съ этимъ возможно, конечно, высчитать, какой, теоретически, можно было бы ожидать выходъ этой постройки. Такъ, напримѣръ, было вычислено, что изъ 1 грамма сахарозы могло бы образоваться до 2 граммовъ сухого вещества грибка; а между тѣмъ при культурѣ его получается лишь 0.4—0.5 грамма или даже меньше. Пфефферъ <sup>3)</sup> и Кунстманнъ <sup>4)</sup> обозначали отношеніе между потребленнымъ растеніемъ сахаромъ и образованнымъ за счетъ него матеріаломъ названіемъ „экономическаго коэффициента“. Минимальная, теоретически, величина этого коэффициента должна было быть равна 0.5, на самомъ же дѣлѣ онъ всегда значительно больше единицы, напримѣръ 1.13—3.88 <sup>4)</sup> или даже 6.1 <sup>5)</sup>. Величина его далеко не является постоянной: растеніе въ своей работѣ расходуетъ матеріалъ далеко не всегда одинаково экономно. Такъ, напримѣръ, коэффициентъ увеличивается по мѣрѣ развитія грибка; растеть онъ и при повышеніи температуры. Изъ другихъ агентовъ, отзывающихся на величинѣ экономическаго коэффициента, укажемъ прежде всего на яды, о стимулирующемъ дѣйствіи слабыхъ дозъ которыхъ намъ уже приходилось говорить; какъ показалъ Оно, прибавленіе къ питательному раствору 0.003—0.03% сѣрнокислаго цинка вызываетъ уменьшеніе экономическаго коэффициента у аспергилла (*Aspergillus*) съ 4—6 до 2.8. Химическое раздраженіе подобными цинковому купоросу веществами заставляеть, такимъ образомъ, организмъ экономнѣе обходиться съ питательнымъ матеріаломъ.

Разрушеніе органическаго матеріала чрезвычайно широко распространено среди организмовъ и совершается различными путями. Остановимся сначала на процессѣ диссимиляціи у типическихъ высшихъ растеній, издавна получившемъ названіе дыханія. Какъ извѣстно, подъ этимъ терминомъ разумѣютъ образованіе изъ органическаго матеріала углекислоты и воды. Бросающимся въ глаза, легко открываемымъ продуктомъ дыханія является углекислота, между тѣмъ какъ одновременное образованіе воды доказать уже сравнительно труднѣе. И углекислота, и вода образуются изъ органическаго вещества, напримѣръ, изъ сахара, крахмала и т. п. не только во время дыханія, въ тканяхъ организма, но и при обычномъ сжиганіи ихъ внѣ всякой живой клѣтки. Уже отсюда можно было бы вывести заключеніе, что въ дыханіи мы имѣемъ процессъ внутрикѣлочнаго сгорания; дѣйствительно, опытные данныя показываютъ, что кислородъ является необходимымъ условіемъ для нормальнаго дыхательнаго процесса. Такимъ образомъ, дыханіе является окислительнымъ процессомъ, стоящимъ въ рѣзкой противоположности къ процессу ассимиляціи углекислоты, который, какъ мы видѣли, представляетъ собой редуціонное, возстановительное явленіе.

<sup>3)</sup> Pfeffer 1895. *Jahrb. wiss. Bot.* 28, 257.

<sup>4)</sup> Kunstmann 1892. *Verhältniss zwischen Pilzernte u. verbrauchter Nahrung.* Diss. Leipzig.

<sup>5)</sup> Оно. 1900. *Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokio.* 13, 1, 141.



Познакомимся прежде всего съ методикой изученія процессовъ дыханія, позволяющихъ установить распространенность этого процесса. Внѣшнимъ признакомъ дыхательнаго процесса обыкновенно служитъ выдѣленіе углекислоты, качественное и количественное опредѣленіе которой не представляетъ сколько нибудь существенныхъ затрудненій. Положимъ, на примѣръ, пригоршню прорастающихъ сѣмянъ въ сосудъ, замкнемъ его гуттаперчевой пробкой, въ отверстіе которой вставимъ стеклянную трубку; продержавъ ее закрытой въ теченіе нѣсколькихъ часовъ, откроемъ ее подъ поверхностью прозрачной известковой воды; появленіе мути тотчасъ же покажетъ намъ, что въ сосудѣ накопилось значительное количество углекислоты. Вмѣсто известковой воды можно примѣнить и растворъ фдкого кали, чрезвычайно жадно поглощающаго углекислоту и поднимающагося, поэтому, по трубкѣ внутрь сосуда съ сѣменами. Еще проще, пожалуй, нѣсколько косвенный методъ обнаруживанія процесса дыханія, основанный на томъ, что по мѣрѣ образованія углекислоты исчезаетъ изъ окружающей атмосферы кислородъ. Если, поэтому, положить прорастающія сѣмена или же молодые листья, почки и т. п. на дно высокаго, замкнутаго шлифованной пробкой цилиндра и, давъ постоять нѣсколько часовъ, осторожно вестъ внутрь его горящую лучинку, угасаніе ея тотчасъ покажетъ намъ, что въ замкнутомъ объемѣ воздуха большая часть кислорода оказалась поглощенной въ процессѣ дыханія растенія.

Конечно, можно примѣнять указанія выше поглощенія  $\text{CO}_2$  фдемъ кали или известковой водой и для количественнаго изученія процесса выдѣленія углекислоты при дыханіи; слѣдуетъ однако, всегда избѣгать примѣненія для этой цѣли замкнутыхъ со всѣхъ сторонъ пространствъ, такъ какъ наступающій въ нихъ недостатокъ кислорода можетъ отозваться на дыхательномъ процессѣ, вызывая ненормальное его теченіе. Удобнѣе, поэтому, помѣщать опытное растеніе въ сосудъ, сквозь который постоянно протягивается токъ воздуха. Передъ тѣмъ, какъ войти въ опытный сосудъ, воздухъ освобождается отъ заключающейся въ немъ углекислоты, и уноситъ затѣмъ съ собой выдѣленную растеніемъ углекислоту, количественное опредѣленіе которой уже не представляетъ особенныхъ затрудненій. Мы не будемъ вдаваться въ чисто химическія подробности постановки опыта; отмѣтимъ лишь, что вмѣсто выдѣленія углекислоты можно опредѣлять, какъ мѣрило дыхательнаго процесса, и поглощеніе кислорода. Остановимся прежде всего, какъ на наиболѣе яркомъ результатѣ сравнительнаго изученія интенсивности дыханія, на характерныхъ отличіяхъ въ энергіи этого процесса, значительно мѣняющейся отъ растенія къ растенію, неодинаковой и для различныхъ органовъ одного и того же организма и немало колеблющейся даже для одного и того же органа, въ зависимости отъ степени его развитія. Есть цѣлыя біологическія группы, характерныя незначительностью дыхательнаго обмѣна, какъ на примѣръ, сукуленты и тѣнелюбы; наоборотъ, у нѣкоторыхъ грибныхъ организмовъ дыхательный процессъ идетъ съ такой интенсивностью, что оставляетъ за собой энергію дыханія даже теплокровныхъ



животныхъ. Цвѣты и молодые растительные органы, вродѣ прорастающихъ сѣмянъ, почекъ и т. п. дышать обыкновенно значительно интенсивнѣе, чѣмъ уже вполне выросшіе корни, стебли и листья. Всѣ эти сравнительные опыты должны вестись, конечно, при вполне равныхъ внѣшнихъ условіяхъ.

Иллюстрируемъ только что сказанное нѣсколькими цифрами.

По Оберу <sup>6)</sup> поглощеніе кислорода (въ куб. миллиметрахъ) идетъ у разнообразныхъ растений слѣдующимъ темпомъ (количества кислорода разсчитаны на 1 граммъ живого вѣса растенія и 1 часъ):

Листья:

<i>Cereus macrogonus</i> (кактусъ столбчатый) . . . . .	3.00
<i>Opuntia cylindrica</i> (кактусъ) . . . . .	6.80
" <i>maxima</i> (кактусъ съ плоскими стеблями) . . . . .	15.30
<i>Phyllocactus grandiflorus</i> (листоватый кактусъ) . . . . .	28.70
<i>Sedum album</i> (молодило бѣлое) . . . . .	56.60
" <i>acre</i> (молодило ѣдкое) . . . . .	72.45
<i>Picea excelsa</i> (ель) . . . . .	44.10
<i>Lupinus albus</i> (лупинъ) . . . . .	73.70
<i>Tulipa europaea</i> (тюльпанъ) . . . . .	89.60
<i>Faba vulgaris</i> (конскіе бобы) . . . . .	96.60
<i>Mirabilis Jalapa</i> (ночная красавица) . . . . .	120.00
<i>Triticum sativum</i> (пшеница) . . . . .	291.00

Первыя шесть растеній, болѣе или менѣе типичные суккуленты, дышать, какъ видно изъ таблицы, значительно слабѣе обыкновенныхъ.

Примѣры особенно энергичнаго дыханія возьмемъ у Гарро <sup>7)</sup>; здѣсь мы имѣемъ дѣло уже съ прорастающими сѣменами:

Растеніе.	Температура.	Живой вѣсъ сѣмянъ въ гр.	Сухой вѣсъ въ гр.	Выдѣлено CO <sup>2</sup> въ 24 часа.	На 1 гр. сухого вѣса выдѣлено:
<i>Lactuca sativa</i> (Латукъ) . . . . .	16°C	4.5	0.40	33 см. <sup>3</sup>	82.5 см. <sup>3</sup>
<i>Valerianella olitoria</i> (Валерьянница) . . . . .	»	4.0	0.20	25 »	125.0 »
<i>Papaver somniferum</i> (Макъ) . . . . .	»	5.8	0.45	55 »	122.0 »
<i>Sinapis nigra</i> (Горчица черная) . . . . .	»	8.5	0.55	32 »	58.0 »
<i>Lepidium sativum</i> (Крессъ-салатъ) . . . . .	»	2.5	0.25	12 »	48.0 »

У того же изслѣдователя находимъ также рядъ данныхъ, касающихся дыханія почекъ:

Растеніе.	Температура.	Живой вѣсъ.	Сухой вѣсъ.	Выдѣлено CO <sup>2</sup> въ 24 часа.	
				всего	на 1 гр. сух. вѣса.
<i>Syringa</i> (сирень) . . . . .	15°C	9.0 гр.	2.0 гр.	70 см. <sup>3</sup>	35 см. <sup>3</sup>
<i>Sambucus nigra</i> (бузина черная) . . . . .	»	10.0 »	1.75 »	60 »	34 »
<i>Ribes nigrum</i> (смородина черная) . . . . .	»	7.0 »	1.25 »	60 »	48 »
<i>Tilia europaea</i> (Липа обыкновенная) . . . . .	»	4.0 <	0.70 »	46 »	66 »

<sup>6)</sup> Aubert 1892. Rev. gén. de Bot. 4, 373.

<sup>7)</sup> Garreau 1851. Ann. sc. nat. (3). 15, 1.



Дыханіе почекъ идетъ, такимъ образомъ, значительно слабѣе, чѣмъ дыханіе прорастающихъ сѣмянъ; но и этихъ далеко за флагомъ оставляютъ бактеріи. По Стокласа<sup>8)</sup> 1 граммъ *Azotobacter chroococcum* (въ расчетѣ на сухое вещество) выдѣляетъ въ 24 часа 1.27 граммовъ  $\text{CO}_2$ , а 1 гр. *Vac. mesentericus vulgatus* образуетъ въ то же время даже 13 гр.  $\text{CO}_2$ <sup>9)</sup>; наиболѣе сильный дыхательный обмѣнъ у сѣмянъ даетъ въ тотъ же промежутокъ времени не болѣе 0.3 граммовъ углекислоты. Энергія дыханія прорастающихъ сѣмянъ, перечисленная на единицу живого вѣса, оказывается уже близкой къ энергіи дыханія человѣка.

Наряду съ прорастающими сѣменами значительной энергіей дыхательнаго обмѣна отличаются и цвѣточные органы растений. Приведемъ здѣсь нѣсколько цифръ, взятыхъ у Соссюра<sup>10)</sup>. Въ таблицѣ этой энергія дыханія выражается объемными количествами кислорода, поглощеннаго единицею объема даннаго органа въ теченіе 24 часовъ. Изъ таблицы ясно, насколько дыхательный обмѣнъ цвѣточныхъ органовъ превосходитъ своей интенсивностью дыханіе листьевъ.

Растеніе.	Въ 24 часа поглощено кислорода:		
	цвѣтами.	половыми органами цвѣтовъ.	зелеными листьями.
<i>Cheiranthus cheiri</i> (желтофіоль) . . . . .	11.0	18.0	4.0
<i>Tropaeolum majus</i> (капуцины) . . . . .	8.5	16.3	8.3
<i>Passiflora serratifolia</i> (кавалерская звѣзда) . . . . .	18.5	—	5.25
<i>Cucurbita melopepo</i> (тыква) ♂ . . . . .	7.6	11—7 (тычинки)	—
» » » ♀ . . . . .	3.5	4—7 (рыльца)	—

Въ послѣднее время весьма подробно изслѣдовано дыханіе цвѣтовъ г-жей Мэжъ<sup>11)</sup>; оказалось, что пестики даютъ всегда максимальныя цифры дыхательнаго обмѣна, превышающаго этотъ процессъ у зеленыхъ листьевъ иногда даже разъ въ 18; за ними слѣдуютъ тычинки (въ особенности пыльники), затѣмъ листочки чашечки и, наконецъ, лепестки вѣнчика. У вегетативныхъ органовъ максимумъ дыхательнаго обмѣна падаетъ на листья; стебли дышатъ уже слабѣе и еще слабѣе—корни<sup>12)</sup>.

Стадія развитія органа отзывается также весьма значительно на энергіи дыханія. Такъ, на примѣръ, изъ данныхъ Соссюра можно заключить, что нѣкоторые цвѣты, вродѣ *Cucurbita*, дышатъ наиболѣе интенсивно въ моментъ распусканія; большинство цвѣтовъ, однако, по мѣрѣ развитія, дышатъ все слабѣе и слабѣе<sup>11)</sup>. Любопытно, что завязи начинаютъ дышать значительно интенсивнѣе съ момента оплодотворенія<sup>13)</sup>.

<sup>8)</sup> Stoklasa 1908. Cbl. Bakt. II, 21.

<sup>9)</sup> Vignal, цит. у Czapek 1910. Ergebnisse d. Phys. 9, 595.

<sup>10)</sup> Saussure 1804. Recherches chimiques sur la végétation (Ostwald's) Klassiker 13 и 16 (по нѣмцки). Сравни также Sachs 1865. Experimentalphysiologie, стр. 277. Leipzig.

<sup>11)</sup> Maige 1911. Ann. sc. nat. Bot. (9 sér.) 14, 1.

<sup>12)</sup> Nicolas 1909. Ann. sc. nat. Bot. (9 sér.) 10, 1.

<sup>13)</sup> White 1907. Annals. Bot. 21, 487.



Приведемъ еще пару примѣровъ для иллюстраціи этихъ измѣненій въ энергіи дыханія, наступающихъ вмѣстѣ съ ходомъ развитія органа; первая серія цифръ интересна и абсолютными величинами дыхательнаго обмѣна.

Содрѣтіе арума (Arum) поглотило въ теченіе ряда часовъ слѣдующія количества кислорода (въ куб. сантиметрахъ).

Часы.	Экземпляръ I.	Экземпляръ II.	Экземпляръ III.
1	39	75	45
2	57	95	70
3	75	125	95
4	100	85	140
5	50	55	85
6	25	25	35
<hr/>			
Всего . . . . .	341	460	470
Въ теченіе 18 слѣдующихъ часовъ .	184	230	300.

Въ качествѣ другого примѣра измѣненія дыханія по мѣрѣ развитія дадимъ, въ графическомъ выраженіи (рис. 41), результатъ опытовъ Ричави <sup>14)</sup> надъ прорастающей пшеницей. Такую же кривую можно было бы, конечно, построить и на основаніи приведенныхъ для арума цифръ. Въ обоихъ случаяхъ дыхательный процессъ сначала становится энергичнѣе, а затѣмъ, достигнувъ максимума, снова падаетъ.

Приблизительную картину различій въ интенсивностяхъ дыхательнаго процесса растений могутъ дать и приведенные выше примѣры, къ сожалѣнію трудно сравнимые между собой, такъ какъ энергія процесса измѣняется въ одномъ случаѣ по выдѣляемой углекислотѣ, въ другомъ—по поглощенному кислороду, то объемными, то вѣсовыми мѣрами, отнесенными, пріятномъ, то на единицу живого, то на единицу сухого вѣса и, наконецъ, даже на единицу объема изслѣдуемаго объекта. Строго говоря, всѣ эти способы вычисленія одинаково невѣрны въ своей основѣ; мы увидимъ ниже, что ближайшей двигательной силой дыхательнаго процесса являются, по всей вѣроятности, энзимы. Поэтому представляло бы существенный интересъ установленіе опредѣленнаго соотношенія между концентраціей энзимъ и подпадающаго расщепленію матеріала съ одной стороны и энергіей дыханія, съ другой; а такъ какъ количества энзимы, по всей вѣроятности, регулируются дѣятельностью протоплазмы, существенно имѣть данныя и о количествѣ протоплазмы; всѣ же валю-

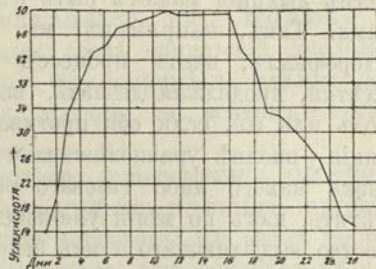


Рис. 41. Кривая суточного выдѣленія углекислоты (въ мг.) при дыханіи 40 пшеничныхъ проростковъ, развивающихся при 20° С. По Ричави <sup>14)</sup>.

<sup>14)</sup> Rischavi 1876. Versuchstationen, 19, 321.



выя опредѣленія объема и вѣса органа не могутъ намъ дать въ этомъ отношеніи никакихъ отъправныхъ точекъ. Можно лишь сказать вполнѣ общо, что въ молодыхъ органахъ масса протоплазмы сравнительно болѣе значительна, чѣмъ въ органахъ, вполнѣ выросшихъ, и что съ этимъ, во всякомъ случаѣ, до извѣстной степени связано и различіе въ интенсивности дыханія на различныхъ стадіяхъ развитія растительныхъ органовъ. Но, вмѣстѣ съ тѣмъ, весьма вѣроятно и то, что одна и та же масса протоплазмы дышитъ съ различной интенсивностью, смотря по стадіи развитія, на которой она находится. Укажемъ, что необходимо различать два основныя состоянія плазмы: покоящееся и дѣятельное. Въ послѣднемъ состояніи плазма находится въ теченіе вегетаціоннаго періода, въ первомъ—въ теченіе зимняго или лѣтняго періода покоя. Даже и при вполнѣ одинаковыхъ внѣшнихъ условіяхъ покоящаяся плазма клубней, луковицъ, древесныхъ растений и т. п. нѣсколько отличается своей пониженной активностью отъ плазмы дѣятельной<sup>15)</sup>; въ необходимыхъ „жизненныхъ“ рамкахъ полнаго прекращенія дыханія протоплазмы не наблюдается никогда.

Впрочемъ, доказать это удастся далеко не легко, такъ какъ процессъ дыханія можетъ быть цѣликомъ замаскированъ другими процессами. Такъ, напримѣръ, мы знаемъ, что въ клѣткахъ, содержащихъ хлорофиллъ, идетъ процессъ разложенія углекислоты на свѣту; такія клѣтки, продолжая дышать, выдѣляютъ уже не углекислоту, а кислородъ или же, если оба противоположныхъ процесса—дыханіе и ассимиляція—вполнѣ уравниваются другъ друга, не будутъ давать и признака какого либо газоваго обмѣна. И на самомъ дѣлѣ нетрудно замѣтить, какъ по мѣрѣ уменьшенія интенсивности свѣта падаетъ и количество выдѣляющагося изъ зеленыхъ частей растенія кислорода, сходить, наконецъ, совершенно на нуль и замѣняется, затѣмъ, выдѣленіемъ углекислоты. Проще всего было бы объяснить всѣ эти соотношенія предположеніемъ, что дыханіе и ассимиляція углекислоты протекаютъ одновременно и независимо другъ отъ друга. Однако, хотя и нѣтъ сколько нибудь серьезныхъ возраженій противъ допущенія въ одной и той же клѣткѣ совмѣстныхъ процессовъ редукціи и окисленія, чрезвычайно трудно вполнѣ точно обосновать сдѣланное предположеніе: вполнѣ было бы, напримѣръ, возможнымъ, что процессъ дыханія, такъ легко отмѣчаемый у cadaго растительнаго органа въ темнотѣ, на свѣту просто-на-просто прекращается. Тѣ опыты, которые были предприняты для рѣшенія этого вопроса надъ безцвѣтными тканями или безцвѣтными организмами, не имѣютъ, строго говоря, доказательнаго значенія. Поэтому уже давно были сдѣланы попытки расчлененія этихъ двухъ противоположныхъ другъ другу функцій при помощи иныхъ какихъ либо методовъ, попытки, приведшія, по мнѣнію нѣкоторыхъ изслѣдователей, къ положительнымъ результатамъ. Такъ, напримѣръ, Клодъ Бер-

<sup>15)</sup> Simon 1906. Jahrb. wiss. Bot. 43, 1.



наръ <sup>16)</sup> прекращалъ ассимиляцію парами хлороформа; оказалось, что при воздѣйствіи хлороформа и различныхъ другихъ ядовъ дыхательная функція протоплазмы сохраняется въ теченіе гораздо болѣе долгаго времени, чѣмъ функція ассимиляціонная. Несомнѣнно, что подъ вліяніемъ паровъ эфира, напримѣръ, дѣятельность хлорофильныхъ зеренъ можетъ быть на нѣкоторое время совершенно устранена, между тѣмъ какъ процессъ дыханія продолжается итти своимъ чередомъ, и объектъ остается совершенно жизнѣдѣтельнымъ <sup>17)</sup>. Но было бы болѣе, чѣмъ удивительнымъ, если бы удалось урегулировать дѣйствіе паровъ эфира до такой степени, чтобы, прекративъ ассимиляцію, не затронуть нисколько процесса дыханія. Боннье и Манженъ <sup>18)</sup> считали, что это было достигнуто ими въ ихъ опытахъ; однако результаты ихъ возбуждаютъ рядъ сомнѣній и, въ лучшемъ случаѣ, основаны на особенно счастливомъ стеченіи обстоятельствъ. Дѣло въ томъ, что дѣлымъ рядомъ наблюденій установлено, что небольшія дозы эфира повышаютъ энергію дыханія, а крупныя—его угнетаютъ <sup>19)</sup>. Слѣдовательно, дѣйствительно возможно сохранить на одномъ уровнѣ энергіи дыханія находящихся подъ наркозомъ листьевъ; но это, какъ мы уже и указывали, лишь дѣло случая, и опыты съ такими листьями не могутъ имѣть того рѣшающаго значенія, которое приписываютъ имъ Боннье и Манженъ.—Замѣна эфира другими ядами, вродѣ синильной кислоты, также недопустима, такъ какъ Шредеру <sup>20)</sup>, напримѣръ, удалось показать, что этотъ ядъ угнетаетъ процессъ дыханія, во всякомъ случаѣ у аспергилла.

Думали также, что прямое доказательство существованія дыханія у зеленыхъ клѣтокъ на свѣту можетъ быть добыто и инымъ путемъ. Гарро <sup>7)</sup>, напримѣръ, доказалъ, что вѣтви деревьевъ на свѣту постоянно выдѣляютъ небольшія, но вполне доступныя для обнаруженія количества углекислоты; по его представленію углекислота эта образовалась въ процессѣ дыханія и избѣгла разложенія въ хлорофильномъ аппаратѣ растенія. Блэкманъ <sup>21)</sup> показалъ, однако, что такое истеченіе углекислоты, во-первыхъ, теоретически невѣроятно, а затѣмъ и не наблюдается вовсе, если только для опытовъ примѣняются исключительно однѣ хлорофиллоносныя клѣтки и не вводятся въ кругъ опыта лишеныя хлорофилла ткани стебля или черешка, въ чемъ, повидимому, и заключается ошибка Гарро.

Такимъ образомъ, нѣтъ прямыхъ доказательствъ тому, что дыханіе хлорофиллоносныхъ клѣтокъ продолжается и на свѣту; приходится, по-

<sup>16)</sup> C. I. Bernard 1878. *Leçons sur les phénomènes de la vie*. 1, 278. Paris.

<sup>17)</sup> Ewart 1896. *Journ. Linn. Soc.* 31, 408.

<sup>18)</sup> Bonnier et Mangin 1884. *Ann. sc. nat.* (6) 19, 217.

<sup>19)</sup> Elfving 1886. *Oefversigt Finsk. Vet. Soc. Förh.* 28, Johannsen 1896. *Bot. Cbl.* 68, 337. Morkowin 1899. *Rev. gén. bot.* 11, 289. Hempel 1911. *Mém. Ac. Copenhagen* (7). 6, 213.

<sup>20)</sup> Schroeder 1907. *Jahrb. wiss. Bot.* 44, 409.

<sup>21)</sup> Blackmann 1895. *Transactions Phil. Soc. B.* 186, 502.



этому, довольствоваться косвенными доказательствами. Нерѣдко, напримѣръ, удается наблюдать въ зеленыхъ клѣткахъ, во время самой энергичной ассимиляціонной дѣятельности, движеніе протоплазмы и явленія роста,—процессы, неразрывно связанные съ наличностью дыханія. Вообще говоря, едва ли будетъ ошибочнымъ, если мы выставимъ общее положеніе, что дыханіе на свѣту идетъ такимъ же порядкомъ, какъ и въ темнотѣ. Соответственно этому, о величинѣ ассимиляціоннаго процесса приходится судить не только по непосредственнымъ отсчетамъ разложенной углекислоты, поступающей извнѣ, но причислять къ ней и ту углекислоту, которая въ тотъ же періодъ времени оказалась образованной въ процессѣ дыханія, но не могла выдѣлиться изъ тканей растенія въ окружающую среду, такъ какъ тотчасъ же оказалась разложенной въ ассимиляціонномъ процессѣ (Сравни стр. 182).

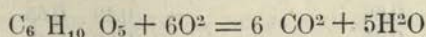
При нормальныхъ условіяхъ дыхательный обмѣнъ далеко не такъ интенсивенъ, какъ ассимиляціонный; однако, можетъ быть вполне возможнымъ, что со временемъ та или другая часть растенія начинаетъ страдать отъ недостатка кислорода или вреднаго избытка углекислоты. Въ извѣстной концентраціи углекислота несомнѣнно способна вносить разстройства въ самыя существенныя, основныя функціи растительной клѣтки, такъ что постоянное удаленіе образующихся при дыханіи газовъ является прямо необходимымъ для растенія. Весьма просто осуществляется это въ ассимилирующемъ зеленомъ листѣ. Накопившаяся въ немъ за ночь углекислота исчезаетъ съ первыми же шагами ассимиляціоннаго процесса въ утренніе часы; богатство листьевъ межклѣтниками въ связи съ системою устьичныхъ отверстій обезпечиваетъ также достаточное провѣтриваніе ихъ. Болѣе затрудненнымъ представляется газообмѣнъ въ бездвѣтныхъ, напримѣръ, подземныхъ органахъ. И здѣсь, конечно, каждая отдѣльная клѣтка въ своемъ газообмѣнѣ цѣликомъ зависитъ отъ состоянія газовъ въ системѣ межклѣтниковъ. Но такъ какъ системы эти, по большей части, не открываются непосредственно наружу, то газамъ и приходится проходить сравнительно большіе пути, чтобы достигнуть сообщающихся съ наземной атмосферой устьицъ, или же выдѣляться чрезъ эпидермальные слои путемъ диффузіи. Наружныя стѣнки эпидермиса подземныхъ органовъ представляютъ такой диффузіи несомнѣнно значительно меньше сопротивленія, чѣмъ эпидермисъ зеленого листа; мы уже указывали выше на проницаемость ихъ для воды и растворовъ; также указано было и на то, что они легко проходимы и для углекислоты. Что же касается кислорода, то этотъ газъ уже въ связи съ своимъ высокимъ парціальнымъ въ атмосферѣ давленіемъ легко сможетъ проникнуть сквозь наружныя стѣнки клѣтки. Не такъ ясны и просты соотношенія у водныхъ растений, такъ какъ въ окружающей ихъ средѣ сравнительно мало кислорода. Такъ, напримѣръ, Гоппе-Зейлеръ<sup>22)</sup> нашелъ въ литрѣ воды Боденскаго озера на 2 метровой глубинѣ при 14°C и 725 mm. атмосфернаго давленія лишь

<sup>22)</sup> Цитир. по Ольтманнсу (Oltmanns, Algen, II, 139).



6.73 см<sup>3</sup> кислорода, т. е. лишь одну тридцатую часть того количества, которое содержится въ литрѣ воздуха. Въ наиболѣе неблагоприятныхъ условіяхъ по отношенію къ кислороду оказываются тѣ растенія, корневище или корни которыхъ развиваются въ заболоченной, илистой почвѣ. Выходомъ изъ затрудненнаго для дыханія положенія является нерѣдко образованіе особыхъ органовъ („дыхательныхъ корней“), выступающихъ изъ почвы непосредственно въ воздухъ или, по крайней мѣрѣ, въ сравнительно богатые кислородомъ поверхностные слои воды и обезпечивающихъ тамъ необходимую для растенія добычу кислорода (стр. 43). Изученіе газа, содержащагося въ межкѣтникахъ разнообразныхъ растеній, показываетъ, дѣйствительно, что во всѣхъ безъ исключенія надземныхъ, подземныхъ и погруженныхъ въ воду растительныхъ органахъ обычно никогда не наступаетъ сколько нибудь значительнаго накопленія углекислоты и не ощущается недостатка въ кислородѣ, такъ что имѣющихъ въ распоряженіи растенія средствъ оказывается вполне достаточно для осуществленія полного газоваго обмѣна. Лишь сравнительно рѣдко количество углекислоты въ межкѣтникахъ подымается до 5%, а количество кислорода падаетъ до 8%<sup>23)</sup>; непосредственныя изслѣдованія Пфеффера и Челяковскаго<sup>24)</sup> показываютъ съ несомнѣнностью, что нормальная растительная кѣтка всегда достаточно снабжена кислородомъ. Критеріемъ для Пфеффера послужило маленькое животное изъ коловратокъ, живущее въ кѣточномъ соку вошерій (*Vaucheria*); оно энергично передвигается въ нормальныхъ условіяхъ газообмѣна, тотчасъ же теряя способность къ движенію, какъ только прекратится притокъ кислорода извнѣ. Челяковскій наблюдалъ за движеніемъ протоплазмы въ кѣткахъ традесканціи, заключенныхъ плазмодіемъ миксомицета; оказалось, что движеніе это продолжается безъ измѣненія и внутри массы протоплазмы грибка, т. е. имѣетъ въ своемъ распоряженіи достаточно кислорода.

Послѣ знакомства съ фактомъ общераспространенности дыханія перейдемъ къ изученію матеріала, сгорающаго въ актѣ дыханія, и продуктовъ этого физиологическаго сжиганія, непосредственно связанныхъ, само собой разумѣется, съ природою сгорающаго вещества. Въ цѣломъ рядѣ случаевъ удастся показать, что при дыханіи исчезаютъ углеводы (крахмалъ и сахаръ); при полномъ сгораніи ихъ мы получили бы въ качествѣ конечныхъ продуктовъ углекислоту и воду. Формула:



крахмалъ

показываетъ намъ, что на объемъ поглощеннаго кислорода долженъ об-

<sup>23)</sup> Отклоненія отъ этого смотри у Чапека, (*Biochemie* I. 331).

<sup>24)</sup> Pfeffer 1839. *Abh. math.—phys. Kl. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss.* 15. 449. Celakowsky 1892. *Flora* 76, 194.

<sup>25)</sup> Laskowsky 1874. *Versuchstat.* 17, 219.



разоваться равный ему объемъ углекислоты. Такъ оно и есть: коэффициентъ дыханія нерѣдко оказывается равнымъ 1 ( $\frac{CO_2}{O_2} = 1$ ). Можно также показать и одновременное образование воды. Такъ, уже Соссюръ<sup>10)</sup> замѣтилъ, что при прорастаніи сѣмянъ наблюдается значительно большая убыль въ вѣсѣ, чѣмъ можно было бы ожидать, судя по количеству выдѣляющейся углекислоты; онъ высказалъ предположеніе, что этотъ избытокъ зависитъ отъ потери воды, „бывшей прежде въ связанномъ состояніи въ веществѣ сѣмянъ“. Лясковскому<sup>26)</sup> удалось уже вполне точными опытами доказать образование воды при дыханіи, примѣрно какъ разъ въ тѣхъ количествахъ, которыя можно было бы ожидать по приведенной выше формулѣ.

Было бы крупною ошибкой выводить изъ факта, что у высихшихъ растений коэффициентъ дыханія нерѣдко близокъ къ единицѣ, общее заключеніе, что матеріаломъ, сгорающимъ у нихъ въ процессѣ диссимиляціи, являются исключительно одни углеводы. Вполнѣ мыслимо, что эта величина является лишь средней, результирующей изъ нѣсколькихъ различныхъ процессовъ, дающихъ коэффициенты отклоняющіеся отъ единицы то въ одну, то въ другую стороны.

Экспериментированіе съ высшими растениями съ цѣлью выяснитъ эти соотношенія сравнительно малоудобно, такъ какъ у нихъ трудно установить съ полной отчетливостью, какія вещества дѣйствительно поддаются процессу физиологическаго сжиганія. Иначе обстоитъ дѣло съ плѣсневыми грибами: имъ можно въ питательномъ растворѣ давать вполнѣ опредѣленный органическій матеріалъ для дыханія. Подробныя изслѣдованія въ этомъ направленіи сдѣланы Пуріевичемъ<sup>26)</sup> надъ аспергилломъ (*Aspergillus*); общая сводка его результатовъ дана въ нижеслѣдующей таблицѣ:

Величина коэффициента  $\frac{CO_2}{O_2}$  у *Aspergillus niger*.

Дыхательный матеріалъ:	Концентрація:							
	1%	1.5—2%	3%	5%	10%	15—17%	20—25%	
Глюкоза . . . . .	0.9	0.9	—	1.06	1.18	0.73	—	
Сахароза . . . . .	0.87	—	—	0.96	1.02	—	0.83	
Раффиноза . . . . .	0.91	—	0.66	—	—	—	—	
Крахмалъ . . . . .	0.68	0.55	—	—	—	—	—	
Глицеринъ . . . . .	—	0.77	—	0.78	0.69	—	—	
Маннитъ . . . . .	0.66	—	—	0.49	0.65	—	—	
Танинъ . . . . .	0.91	—	—	0.50	0.43	—	—	
Винная кислота . . . . .	—	1.59	1.52	1.78	1.6**)	—	—	
Молочная кислота . . . . .	0.69	0.89	0.98*)	—	—	—	—	

Если на основаніи этихъ данныхъ и нельзя непосредственно вывести никакой закономѣрной зависимости отъ количества и химической

<sup>26)</sup> Puriewitsch 1900. Jahrb. wiss. Bot. 35, 573.

\*) для 4%    \*\*) для 7%.



природы сжигаемаго матеріала, все же они заслуживают нашего полного вниманія, такъ какъ мы видимъ изъ нихъ, насколько измѣнчивымъ оказывается у грибка сравнительно устойчивый около единицы у высшихъ растений коэффициентъ. Особенно интересенъ констатированной Пуриевичемъ фактъ, что при экспериментированіи съ однимъ и тѣмъ же мицеліемъ, (въ таблицѣ приведены среднія цифры изъ различныхъ опытовъ), переносимымъ съ одного питательнаго раствора на другой, колебанія въ количествахъ выдѣляемой углекислоты идутъ совершенно независимо отъ колебаній въ количествахъ поглощаемаго кислорода. Колебанія эти для поглощенія кислорода были сравнительно невелики (до 35%), выдѣленіе же углекислоты измѣнялось въ гораздо болѣе широкихъ предѣлахъ (28—120%). Оказывается, такимъ образомъ, что оба эти процесса, такъ тѣсно связанные другъ съ другомъ при химическомъ сжиганіи, что можно разсматривать ихъ какъ вполне одновременные, при сгораніи физиологическомъ явственно расчленены другъ отъ друга. Физиологическое стараніе не является, такимъ образомъ, простымъ процессомъ: плѣвый рядъ промежуточныхъ реакцій вливается между моментомъ поглощенія кислорода и выдѣленія углекислоты, реакцій, ходъ которыхъ опредѣляется различными побочными условіями. Коэффициентъ дыханія у растений ( $\frac{CO^2}{O^2}$ ) по большей части, оказывается меньшимъ единицы, т. е. въ тѣлѣ организма остается связаннымъ часть поглощеннаго кислорода; уже это заставляетъ насъ высказать предположеніе, что при дыханіи образуются не только конечные продукты въ видѣ  $CO^2$  и  $H^2O$ , но до извѣстной степени и другія вещества; естественно предположеніе о появленіи органическихъ кислотъ. Нахожденіе ихъ и у грибныхъ организмовъ извѣстно съ давняго времени.

Особенно часто приходится встрѣчаться съ образованіемъ щавелевой кислоты; обширныя изслѣдованія Вемера<sup>27)</sup>, продолженные затѣмъ и Бенекке, въ значительной степени выяснили намъ этотъ процессъ. Среди плѣсневыхъ грибовъ выдѣляется своей способностью образовывать щавелевую кислоту грибокъ *Aspergillus niger*; съ нимъ и было произведено большинство опытовъ.—Отмѣтимъ, что однимъ изъ важнѣйшихъ результатовъ этихъ опытовъ оказалось установленіе факта, что образованіе углекислоты далеко не является неизбѣжнымъ въ процессѣ жизнедѣятельности грибка процессомъ, но осуществляется лишь при вполне опредѣленныхъ условіяхъ его существованія. Можно было бы думать, что недостаточный притокъ кислорода и является, прежде всего, причиной неполнаго старанія, такъ какъ именно въ этомъ смыслѣ и можно разсматривать образованіе вмѣсто углекислоты — щавелевой кислоты; на самомъ дѣлѣ это, однако, совсѣмъ не такъ, и образованіе щавелевой кислоты оказывается въ широкихъ предѣлахъ независимымъ отъ

<sup>27)</sup> Wehmer 1891. Bot. Ztg 49, 233 (Авторскій реф. Bot. Cbl. 1894. 57, 104) 1906. Ber. Bot. Ges. 24, 381. Benecke 1907. Bot. Ztg. 65, II, 73; смотри его же статью въ Lafar's Handb. d. techn. Mykologie I, 317.



притока кислорода.—На появленіе щавелевой кислоты въ культурахъ вліяють прежде всего температурныя условія: при температурномъ оптимумѣ для грибка (нѣсколько выше 30°) образованіе щавелевой кислоты идетъ тѣмъ же порядкомъ, какъ и при комнатной температурѣ, но она тотчасъ сжигается дальше; прибавляя щавелевой кислоты къ раствору можно непосредственно убѣдиться, что грибокъ обладаетъ повышенной окислительной способностью при этихъ высокихъ температурахъ. Если прибавить теперь въ субстратъ углекислаго кальція, въ немъ станутъ накапливаться кислота въ видѣ щавелевокислаго кальція: этимъ будетъ доказано непрерывное образованіе щавелевой кислоты въ качествѣ промежуточнаго продукта. Въ культурахъ при комнатной температурѣ грибокъ даетъ различные продукты дыханія, въ зависимости отъ состава раствора, на которомъ онъ выращивается. Если въ распоряженіи грибка имѣются углеводы или соли органическихъ кислотъ въ качествѣ источника углерода, наступаетъ значительное образованіе свободной щавелевой кислоты, идущее до тѣхъ поръ, пока кислотность субстрата не достигнетъ извѣстной предѣльной степени. Дальнѣйшее подкисленіе останавливается, обыкновенно, уже при 0.3% щавелевой кислоты въ питательномъ растворѣ. Если уже заранѣе прибавить къ субстрату какую либо свободную кислоту, или же предоставить грибку питательный матеріалъ, переработка котораго даетъ начало кислотамъ, выдѣленіе свободной кислоты оказывается уже прекращеннымъ. Наоборотъ, процессъ этотъ идетъ все далѣе и далѣе, если въ культурномъ субстратѣ имѣются вещества, связывающія свободныя кислоты (напримѣръ, углекислыя соли или щелочные фосфаты), или если въ процессѣ жизнедѣятельности грибка образуются подобныя же соединенія, вроде амміака, образующагося за счетъ прибавленнаго къ раствору пептона.

Въ одномъ изъ опытовъ Вемера аспергиллъ развивался на 1,5% растворѣ сахара въ условіяхъ постоянной нейтрализаціи образующейся щавелевой кислоты. При этомъ оказалось образованнымъ 1,353 гр. этого соединенія. Израсходовано было всего 0,8318 гр. сахара; изъ этого количества 0,290 гр. пошли на построеніе тѣла грибка, а 0,3782 гр. оказались окисленными вплоть до углекислоты. Въ такомъ же опытѣ съ виннокислымъ аммоніемъ оказалось образованной почти половина теоретически возможной щавелевой кислоты, между тѣмъ какъ свободная винная кислота обычно сжигается вплоть до углекислоты и воды. А такъ какъ при неполномъ окисленіи, ведущемъ къ образованію щавелевой кислоты, дыхательный матеріалъ оказывается использованнымъ безъ сомнѣнія значительно слабѣе, чѣмъ при сгараніи до углекислоты, естественно ожидать отраженія этого и на ростѣ самого грибка. Оказывается, однако, что нарастающіе сухаго вѣса мицелія одинаково какъ при образованіи щавелевой кислоты, такъ и безъ нея; иначе говоря, не утилизируемая въ процессахъ питанія и дыханія щавелевая кислота не представляетъ сколько нибудь замѣтной физиологической цѣнности; для большинства гетеротрофныхъ растений она и не можетъ служить питательнымъ матеріаломъ. Но въ смыслѣ біологическомъ



это выдѣленіе свободной кислоты играетъ весьма и весьма существенную роль: оно представляетъ собой образованіе организмомъ грибка ядовитыхъ для другихъ организмовъ—конкурентовъ веществъ. У многихъ грибковъ мы встрѣчаемся со щавелевой кислотой, играющей роль оружія, позволяющаго имъ убивать другія растенія, соками которыхъ они затѣмъ и питаются<sup>28)</sup>. Она можетъ служить и средствомъ защиты отъ другихъ грибковъ, развивающихся на томъ же питательномъ субстратѣ<sup>29)</sup>. Ясно, что необходимость въ такихъ средствахъ особенно ощутительна тогда, когда развитіе грибка угнетено неблагоприятными температурными условіями; въ условіяхъ же вполне благоприятныхъ для роста ихъ можетъ и не быть.

Подобно тому, какъ при развитіи аспергилла (и пеницилліума) образуется щавелевая кислота, грибокъ *Citromyces* формируетъ, по Вемеру<sup>30)</sup>, лимонную кислоту, потребляя затѣмъ ее вновь. Видъ *Citromyces glaber* подкисляетъ субстратъ до 4 % лимонной кислоты; его стойкость по отношенію къ ней простирается вплоть до 20 %, между тѣмъ какъ къ неорганическимъ кислотамъ онъ чрезвычайно чувствителенъ. По Мазе<sup>31)</sup>, однако, образованіе лимонной кислоты не связано съ присутствіемъ кислорода и идетъ не за счетъ сахара, а за счетъ бѣлковыхъ веществъ старѣющихъ клѣтокъ, у которыхъ болѣе молодыя, энергично разрастающіяся клѣтки извлекаютъ, въ случаѣ недостатка другого источника, соединенія азота. Вемеръ<sup>32)</sup>, впрочемъ, несогласенъ съ данными Мазе. Отмѣтимъ, кстати, что своеобразное строеніе лимонной кислоты дѣлаетъ мало вѣроятнымъ происхожденіе ея непосредственно изъ сахара<sup>33)</sup>.

Образованіе щавелевой кислоты широко распространено и у высшихъ растеній, какъ нетрудно видѣть уже по частотѣ кристаллическихъ отложений щавелевокислой извести. Раньше нерѣдко высказывалось мнѣніе, что роль щавелевой кислоты въ тканяхъ высшихъ растеній состоитъ въ томъ, чтобы связывать известь, освобождая тѣмъ самымъ бывшую съ ней въ сочетаніи азотную кислоту, необходимую для постройки бѣлковъ; работы Амары и Бенекке<sup>34)</sup> показываютъ, однако, что образованіе щавелевой кислоты у высшихъ растеній слѣдуетъ тѣмъ же самымъ законамъ, какъ и у грибовъ. Она является промежуточнымъ продуктомъ въ дыхательномъ процессѣ, способнымъ еще и къ дальнѣйшему сторанію; встрѣчаясь съ избыткомъ кальція въ клѣточномъ сокѣ, щавелевая кислота выпадаетъ въ видѣ нерастворимаго въ водѣ

<sup>28)</sup> de Bary 1886. Bot. Ztg. 44, 377.

<sup>29)</sup> Reinhardt 1892 Jahrb. wiss. Bot. 23, 517.

<sup>30)</sup> Wehmer 1894. Beitr. z. Kenntniss einheimischer Pilze 1.

<sup>31)</sup> Mazé. 1904. Annales Inst. Pasteur 18, 533.

<sup>32)</sup> Смотри Lafar Mykologie IV, 248. (Сравни также Wehmer 1912 и 1913 Chemiker Ztg.).

<sup>33)</sup> Сравни также Franzen 1910. Sitzungsber. Heidelb. Akad. 9 Abh., стр. 43 и рефератъ Wehmer Zeitschr. f. Bot. 3, 126.

<sup>34)</sup> Amar 1902. Ann. sc. nat. (8) 19, 195. Benekke 1903. Bot. Ztg. 61, 79.



осадка. Въмѣстѣ съ тѣмъ оказалось возможнымъ получать растения, нормально богатыя щавелевыми солями, свободными отъ оксалата или очень бѣдными имъ, если давать имъ лишь необходимый минимумъ известковой селитры [ $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ —Амаръ] или, въ качествѣ источника азота, доставлять имъ азотно-амміачную соль (Бенеке).

Кромѣ щавелевой кислоты и ея солей во всѣхъ почти растительныхъ клѣткахъ содержатся различныя органическія кислоты; особенно часто встрѣчается винная кислота. Совершается ли это кислотообразование путемъ синтеза, является ли источникомъ его гидролитическое расщепленіе болѣе сложныхъ соединений (жиры, бѣлки), во всякомъ случаѣ оно, по большей части, несомнѣнно связано съ процессомъ дыханія<sup>35</sup>). Вообще же образование при дыханіи органическихъ кислотъ далеко уступаетъ, въ количественномъ отношеніи, выдѣленію углекислоты и лишь у нѣкоторыхъ суккулентовъ органическія кислоты формируются въ такомъ масштабѣ, что образование углекислоты отходить на задній планъ и даже совершенно прекращается. Ночное увеличеніе кислотности листьевъ этихъ растений извѣстно было уже давно, но лишь благодаря изслѣдованіямъ Ад. Майера, Г. Крауса, Варбурга и Обера<sup>36</sup>) получили мы возможность разобраться въ этомъ процессѣ. Въ темнотѣ суккуленты поглощаютъ кислородъ воздуха, не выдѣляя соотвѣствующихъ ему количествъ углекислоты; ихъ дыхательный процессъ долженъ вызывать, такимъ образомъ, уменьшеніе объема замкнутаго съ ними воздуха. У кактусовъ (Cactaceae) образуется при этомъ яблочная, у толстянковыхъ (Crassulaceae)—изояблочная, у мезембриантемумовъ (Mesembryanthemeae) щавелевая кислота, нерѣдко, при этомъ въ такомъ количествѣ, что оказывается ясно замѣтной уже и на вкусъ. Крайнимъ значеніемъ коэффициента  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$  будетъ въ этомъ случаѣ 0, т. е. при физиологическомъ окисленіи образуются исключительно однѣ нелетучія органическія кислоты и ни слѣда углекислоты. При длительномъ затѣненіи, а также при повышеніи температуры коэффициентъ начинаетъ возрастать, никогда, впрочемъ, не достигая единицы. Непрерывное и длительное образование органическихъ кислотъ могло-бы, дѣйствительно, привести къ тяжкимъ поврежденіямъ, которыхъ и избѣгаетъ растительный организмъ, переходя къ нормальному дыхательному процессу съ выдѣленіемъ углекислоты, какъ только окажется достигнутымъ опредѣленное, предѣльное накопленіе кислоты. Уже это показываетъ намъ, что образование кислотъ въ тканяхъ суккулентовъ является ихъ характернымъ специфическимъ свойствомъ и не связано, напримѣръ, съ недостаточнымъ притокомъ кислорода. Весьма вѣроятно уже а priori, что суккуленты, какъ и грибы, способны извлекать какія-либо выгоды изъ про-

<sup>35</sup>) Сравни Franzen. 1910 (цит. въ сноскѣ 33), стр. 43.

<sup>36</sup>) Ad. Mayer 1875—87. Versuchsstat. 18, 410, 21, 277; 30, 217; 34, 127. G. Kraus, 1886. Abh. Naturf. Ges. Halle 16. Warburg 1886. Unters. Tübingen 2, 53. Aubert 1892 Rev. gén. de bot. 4, 203.



цесса кислотообразованія. Такъ оно и есть на дѣлѣ, но сущность этой выгоды совершенно иная, чѣмъ у плѣсневыхъ грибовъ. Оказывается, именно, что образующіяся въ клѣткахъ органическія кислоты способны распадаться подѣ влияніемъ солнечнаго луча, какъ въ чистыхъ водныхъ растворахъ, такъ въ особенности въ присутствіи нѣкоторыхъ ускоряющихъ разложеніе веществъ, дѣйствующихъ въ качествѣ катализаторовъ. При этомъ образуется углекислота, тотчасъ же идущая на процессъ ассимиляціи. Такимъ образомъ, въ то время какъ у обыкновенныхъ растений продукты дыханія выбрасываются въ видѣ газа наружу, у суккулентовъ они остаются въ листьяхъ, давая начало углекислотѣ лишь въ тотъ моментъ, когда она снова можетъ быть пущена въ оборотъ. Снабженіе ассимиляціонной ткани мясистыхъ листьевъ углекислотой воздуха несомнѣнно значительно затруднено: мы знаемъ уже, что обильное поступленіе этого газа связано съ необходимостью широко открыть устьичныя отверстія, ведущія въ богатую систему межклѣточныхъ ходовъ; и то, и другое ведетъ къ повышенію испарительнаго тока; существованіе же суккулентовъ очерчено такими условіями, при которыхъ скольконибудь крупное испареніе является уже недопустимымъ; у нихъ и не бываетъ, поэтому, обычныхъ для другихъ растений приспособленій для усиленія обмѣна газовъ. Лишь вкратцѣ укажемъ здѣсь еще и на то, что листья суккулентовъ должны занять особое, вполне своеобразное мѣсто и въ главѣ объ ассимиляціи углерода, такъ какъ у нихъ, какъ теперь совершенно понятно, и ассимиляціонный коэффициентъ  $\frac{O^2}{CO^2}$  можетъ значительно отклоняться отъ обычнаго (стр. 177). Утромъ, при началѣ ассимиляціи, суккуленты выдѣляютъ значительно больше кислорода, чѣмъ поглощаютъ углекислоты; мало того, помѣщенные въ атмосферу, освобожденную отъ углекислоты, они продолжаютъ выдѣлять кислородъ, пока въ распоряженіи ихъ оказывается углекислота, образующаяся въ нихъ самихъ. Среди кожистыхъ листьевъ можно найти, безъ сомнѣнія, многочисленные фізіологическіе переходы между нормальнымъ листомъ и мясистымъ листомъ суккулента. Такъ, напримѣръ, полученная Боннье и Манже номъ<sup>37)</sup> для листьевъ падуба (Пех) величина ассимиляціоннаго коэффициента (1.24) объясняется, по всей вѣроятности, тѣмъ, что и у нихъ часть ассимиляціоннаго процесса идетъ за счетъ расщепленія органическихъ кислотъ.

Такимъ образомъ, какъ у суккулентовъ, такъ и у плѣсневыхъ грибовъ съ процессомъ образованія кислотъ связаны совершенно своеобразныя приспособленія, не вполне объяснимыя съ чисто химико-фізіологической точки зрѣнія. Образованіе кислотъ имѣетъ, конечно, то же общее значеніе, какъ и обычное у другихъ организмовъ полное сожиганіе органическаго вещества, но наряду съ нимъ играетъ, несомнѣнно еще и другую, побочную роль, въ біологическомъ отношеніи уже далекую отъ нормальнаго дыханія. Весьма вѣроятно, что въ ходѣ регрессивнаго

<sup>37)</sup> Bonnier et Mangin 1886. Ann. sc. nat (7), 3, 5.



метаморфоза въ растеніи нерѣдко образуются такіе продукты обмѣна веществъ, которые служатъ исключительно лишь экологическимъ цѣлямъ; можетъ быть, что образованіе органическихъ кислотъ и является однимъ изъ общихъ примѣровъ регуляторнаго, идущаго до строго опредѣленнаго предѣла, выдѣленія продуктовъ, обезпечивающихъ, на примѣръ, способность клѣтокъ къ тургесценціи. Дѣйствительно, при образованіи изъ частицы глюкозы щавелевой кислоты осмотическое давленіе въ клѣткѣ должно возрасти въ три раза.

Вернемся, однако, къ первоначальной нити нашего изложенія. Мы затронули вопросъ о величинѣ дыхательнаго коэффиціента и видѣли, что можно вызвать рѣзкія отклоненія отъ его типичной величины—1 путемъ направленія процесса въ сторону необычныхъ конечныхъ продуктовъ; измѣненія его величины получаются и въ зависимости отъ состава дыхательнаго матеріала.

Мы видѣли нѣсколько выше, что во многихъ сѣменахъ оказывается отложеннымъ, въ видѣ запаснаго матеріала, жирное масло, т. е. вещество, гораздо менѣе богатое кислородомъ, чѣмъ углеводы. При проростаніи сѣмянъ эти жирныя масла подвергаются физиологическому сожиганію, причемъ, какъ уже замѣтилъ Соссюръ, наблюдается поглощеніе кислорода въ количествѣ значительно превышающемъ выдѣляющуюся углекислоту; дыхательный коэффиціентъ оказывается, такимъ образомъ, значительно меньшимъ единицы. Боннье и Манженъ<sup>38)</sup> нашли, на примѣръ, у проростковъ льна (*Linum*) слѣдующія величины коэффиціента, соотвѣтственно днямъ отъ начала проростанія: 0.30, 0.34, 0.39, 0.40, 0.63, 0.64. Усиленное поглощеніе кислорода, приводящее даже къ увеличенію сухаго вѣса<sup>38)</sup> растенія, наблюдается, слѣдовательно, на первыхъ порахъ проростанія сѣмянъ; позднѣе, когда жирныя масла окажутся превращенными въ углеводы, величина коэффиціента начинаетъ постепенно приближаться къ единицѣ; у растеній, длиною въ 3.5 сант., онъ достигаетъ уже 0.81, т. е. такой величины, которая обычна и для вполне взрослыхъ организмовъ (напр. для сосны),<sup>39)</sup>

Наоборотъ, при образованіи жирнаго масла изъ углеводовъ въ процессѣ созрѣванія сѣмянъ очевидно необходимо ждать наростанія величинъ коэффиціентовъ дыханія; и на самомъ дѣлѣ, по Герберу<sup>40)</sup>, у клещевины (*Ricinus*) наблюдаются, на примѣръ, величины до 4.71. Иначе говоря, углекислоты образуется почти въ 5 разъ больше, чѣмъ воспринимается извнѣ кислорода.

Особенный интересъ представляетъ процессъ образованія сахара въ связи съ окислительными явленіями во время общаго регрессивнаго метаморфоза веществъ; фактъ этотъ показываетъ лучше всѣхъ остальныхъ примѣровъ, какъ сильно можетъ расходиться наша физиологическая классификація веществъ съ ихъ химическимъ распредѣленіемъ, такъ

<sup>38)</sup> Detmer 1880. Physiologie der Keimung, стр. 335. Jena.

<sup>39)</sup> Bonnier et Mangin 1884, стр. 240, цитировано въ сноскѣ 18.

<sup>40)</sup> Gerber 1900. Congr. internat. de bot. Paris. Compt. rend., стр. 55.



какъ одно и то же тѣло, именно сахаръ, можетъ появляться то въ качествѣ продукта ассимиляціи въ созидательномъ обмѣнѣ веществъ, то въ качествѣ продукта дыханія при обмѣнѣ регрессивномъ. Впрочемъ, при проростаніи маслянистыхъ сѣмянъ далеко не всегда можно найти достаточныя количества сахара, какъ у лука; напр., его нѣтъ въ проросткахъ конопли, такъ какъ тотчасъ послѣ его образованія онъ превращается въ крахмалъ. Въ такихъ проросткахъ и сахаръ, и крахмалъ одинаково являются матеріаломъ для дыханія и, въ качествѣ пластическихкихъ веществъ, и для постройки клѣточныхъ стѣнокъ.

Такимъ образомъ, углеводы и жиры могутъ, до извѣстной степени, замѣщать другъ друга въ качествѣ дыхательныхъ матеріаловъ. Тотъ же фактъ извѣстенъ и для физиологіи животныхъ. Въ тѣлѣ животнаго, однако, этихъ двухъ группъ веществъ еще недостаточно для поддержанія жизненнаго процесса, связаннаго, повидимому, съ постояннымъ распадомъ, постояннымъ окисленіемъ бѣлковаго матеріала; соотвѣтственно этому, животные и выдѣляютъ въ продуктахъ обмѣна и значительныя количества азотсодержащихъ соединеній, вродѣ гиппуровой и мочевоы кислоты и мочевины. Естественно возникаетъ вопросъ, не подвергается ли бѣлокъ и въ растеніи дыхательному распаду, какъ необходимому въ жизни организма процессу. Весьма нетрудно показать, что бѣлковыя вещества и пептоны могутъ служить дыхательнымъ матеріаломъ для грибка. Такъ, на примѣръ, *Aspergillus niger* отлично развивается въ растурѣ съ пептономъ, въ качествѣ источника азота, и сахаромъ, какъ источникомъ углерода; при этомъ ничто не указываетъ на то, чтобы пептонъ служилъ матеріаломъ для дыханія. Съ другой стороны, грибокъ можетъ покрывать всю свою потребность въ углеродѣ и азотѣ и изъ одного пептона. Въ этомъ случаѣ на это вещество падаютъ, конечно, всѣ тѣ функции, которыя выполняются обычно сахаромъ. Сущность процессовъ, происходящихъ при этомъ, остается еще неясной. Извѣстно <sup>41)</sup>, что пептонъ расщепляется вплоть до аминокислотъ, изъ которыхъ затѣмъ можетъ, въ зависимости отъ внѣшнихъ условій, образоваться въ большемъ или меньшемъ количествѣ и амміакъ. Такое отщепленіе азота неизбѣжно уже потому, что среди строительныхъ матеріаловъ грибка немало и вполне безазотистыхъ. Вовлекаются ли въ процессъ дыхательнаго разложенія одни безазотистыя вещества, или нѣтъ—мы опять таки не знаемъ. Но, вѣроятно, этого нѣтъ, такъ какъ Буткевичъ находилъ у плѣсневыхъ грибовъ образованіе амміака въ гораздо меньшей степени, чѣмъ у аспергилла; его можно было еще болѣе ограничить, принимая мѣры противъ появленія кислой реакціи раствора. Трудно сказать опредѣленно, находятъ-ли примѣненіе, въ качествѣ дыхательнаго матеріала, и у высшихъ растений бѣлковыя или другія азотсодержащія вещества. Въ опытахъ Палладина <sup>42)</sup> интенсивность дыханія этиолированныхъ, чрезвычайно богатыхъ бѣлками листьевъ конскихъ бо-

<sup>41)</sup> Butkevitch. 1902. Jahrb. wiss. Bot. 38. 147.

<sup>42)</sup> Palladin 1893. Revue gén. de bot. 5. 449 и 6, 201.



бовъ (*Vicia Faba*) оказывалась необыкновенно слабой и рѣзко повышалась при искусственномъ введеніи извнѣ сахара; едва-ли, поэтому, можно считать бѣлокъ за хорошей дыхательный матеріалъ. Весьма вѣроятно, вмѣстѣ съ тѣмъ, что тѣ измѣненія, которыя наступаютъ въ образующейся при гидролизѣ бѣлковъ смѣси аминокислотъ, если, напримѣръ, помѣстить проростки въ темноту, основаны на окислительныхъ процессахъ<sup>43</sup>). Во всякомъ случаѣ, можно съ полной увѣренностью выставить общее положеніе, что основнымъ различіемъ растенія отъ животнаго является отсутствіе у перваго азотосодержащихъ отбросовъ; всѣ продукты распада, содержащіе азотъ, могутъ быть пущены вновь въ оборотъ для созидательныхъ цѣлей; растеніе оказывается способнымъ утилизировать, въ качествѣ питательнаго матеріала, и азотистые, и безазотистые конечные продукты обмѣна. Способности этой нѣтъ у животныхъ, и весь животный міръ, поэтому, въ питаніи своемъ зависитъ отъ міра растительнаго, доставляющаго ему и бѣлки, и углеводы.

Значительныя трудности встрѣтились намъ уже при рѣшеніи вопроса о способности бѣлковыхъ веществъ быть утилизованными въ качествѣ дыхательнаго матеріала; еще труднѣе разобраться въ вопросѣ о томъ, не является ли распаденіе ихъ безусловно необходимымъ звеномъ въ процессѣ дыханія. Мы вернемся къ нему въ концѣ главы, изучивъ сначала зависимость дыханія отъ ряда различныхъ внѣшнихъ агентовъ.

Дыханіе, какъ и всѣ остальные функціи организма, въ ходѣ своемъ оказывается зависимымъ отъ различныхъ воздѣйствій извнѣ, какъ намъ уже пришлось мимоходомъ указывать. С вѣтъ, повидимому, не вліяетъ сколько нибудь существенно на дыхательный обмѣнъ<sup>44</sup>); напротивъ того, глубоко отражаются на ходѣ процесса температурныя колебанія. Между 0° и 20—25° энергія дыханія слѣдуетъ правилу Вантъ-Гоффа (сравни стр. 200), т. е. при повышеніи температуры на 10° процессъ ускоряется вдвое или втрое, какъ обычно наблюдается и на другихъ химическихъ реакціяхъ. При болѣе высокихъ температурахъ, особенно выше 40°, интенсивность дыханія оказывается уже не постоянной, а шагъ за шагомъ падаетъ, несмотря на постоянство внѣшней температуры. (рис. 41а). Была сдѣлана попытка показать и здѣсь, какъ и въ случаѣ ассимиляціи, что наблюдаемая въ опытныхъ условіяхъ кривая является, въ сущности, результатомъ двухъ налагающихся другъ на друга противоположныхъ процессовъ: ускоряющаго дыханіе и угнетающаго его<sup>45</sup>). Нужно думать, однако, что правило Вантъ-Гоффа далеко не вполне примѣнимо къ ускоренію дыханія при повышеніи температуры. Во вся-

<sup>43</sup>) Бертель (Bertel 1902. Ver. Bot. Ges. 20, 454) и Чапекъ (Czapek, 1906 Jahrb. wiss. Bot. 43, 361) утверждали, что тирозинъ окисляется въ растеніи въ гомогентизиновую кислоту; наблюденія Шульце (Schulze) и Касторо (Castoro, 1906. Zeitschr. f. physiol. Chemie 43, 396; 50, 508) показали, однако, что въ объектахъ Чапека нѣтъ гомогентизиновой кислоты. Поэтому пока нельзя сказать ничего опредѣленнаго объ окислительномъ распадѣ тирозина.

<sup>44</sup>) Löw schin 1908. Bot. Cbl. Beih. 23 (I), 54.

<sup>45</sup>) Blackmann 1905. Annals Bot. 19, 281. Купер 1910. Rec. trav. bot. néerl. 7.



комъ случаѣ, при процессахъ дыханія нельзя говорить объ оптимальныхъ и максимальныхъ температурныхъ точкахъ, не обозначая въ то же самое время продолжительности воздѣйствія той или другой температуры.

Положеніе температурнаго минимума нерѣдко было констатировано, для дыхательнаго у растений процесса, сравнительно очень низко, ниже нуля; у лишайниковъ, напримѣръ, точка эта лежитъ около  $-10^{\circ}\text{C}$ .<sup>46)</sup> Отметим мимоходомъ, что съ дыханіемъ связано и выдѣленіе тепла; намъ придется въ другомъ мѣстѣ вернуться къ этому явленію и разобраться въ немъ подробнѣе. (Глава XIX).

Среди различныхъ веществъ, оказывающихъ воздѣйствіе на процессъ дыханія, назовемъ прежде всего воду, не обладающую, впрочемъ, какимъ либо специфическимъ воздѣйствіемъ, а играющую общую роль основнаго жизненнаго условия. Во вполнѣ высушенныхъ растительныхъ органахъ дыхательный процессъ оказывается совершенно замершимъ; выносящія такое высыханіе сѣмена, мхи, лишайники не показываютъ въ сухомъ состояніи и признаковъ дыхательнаго обмена; образованіе углекислоты начинается у нихъ тотчасъ же за поглощеніемъ хотя бы незначительныхъ количествъ воды<sup>47)</sup>. Существенное значеніе имѣютъ, конечно, вещества, подвергающіяся сожиганію; при недостаткѣ ихъ процессъ дыханія начинаетъ падать, какъ, напримѣръ, при длительномъ пребываніи растений въ темнотѣ. У грибовъ<sup>48)</sup>, вроде аспергилла, не откладывающихъ въ тканяхъ своихъ запасовъ питательнаго матеріала, удаленіе питательнаго раствора тотчасъ же отражается пониженіемъ дыхательнаго процесса;

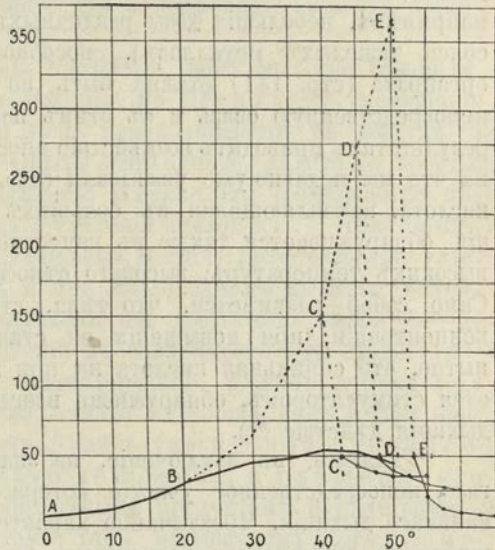


Рис. 41а. Ходъ дыханія въ зависимости отъ температуры, по Кюперу (Куурег).  $A_1 B_1 C_1 D_1 E_1$  —наблюденный ходъ,  $C, D, E$  —теоретически вычисленный ходъ. Небольшіе отрывки кривыхъ, отходящіе отъ точекъ  $C_1 D_1 E_1$  книзу, соответствуютъ ходу дыхательнаго процесса при продолжительномъ воздѣйствіи температуръ въ  $42^{\circ}, 48^{\circ}$  и  $53^{\circ}$ . (Сравни кривыя ассимиляціи на стр. 200).

<sup>46)</sup> По Жюмелю (Jumelle 1892. *Revue gén. bot.* 4, 269).

<sup>47)</sup> Kolkwitz. 1901. *Ber. Bot. Ges.* 19, 285; (*Blätter für Gerstenbau etc.* 1901). Намъ представляется, что наблюдавшееся въ опытахъ Левина (Lewin 1905. *Ber. Bot. Ges.* 23, 100) паденія дыханія у сѣмянъ, находившихся подъ вліяніемъ повышеннаго давленія, являлось лишь слѣдствіемъ недостатка воды.

<sup>48)</sup> Kosinski. 1901. *Jahrb. wiss. Bot.* 37, 137.



однако, пока организмъ еще живъ, дыханіе, хотя и слабое, идетъ своимъ чередомъ, тотчасъ же возрастая въ своей интенсивности, какъ только, по истеченіи періода голоданія, растение получить возможность утилизировать новыя питательныя вещества. При нормальномъ питаніи энергія дыханія не находится, однако, въ какой либо опредѣленной пропорціональной зависимости отъ количества дыхательнаго матеріала <sup>48a)</sup>; фактъ этотъ представляетъ серьезное значеніе для энергіи дыханія.

При воздѣйствіи на растение различныхъ вредныхъ веществъ наблюдается, какъ общее правило, повышеніе энергіи дыханія. Такъ дѣйствуютъ, напримѣръ, небольшія дозы различныхъ ядовитыхъ веществъ (формалина, солей тяжелыхъ металловъ), способность которыхъ ускорять развитіе организма (стр. 141) должна быть, по всей мѣрѣ, поставлена въ непосредственную связь и съ этимъ повышеніемъ дыханія. Къ тѣмъ же результатамъ приводитъ воздѣйствіе анестетиковъ и жаропонижающихъ <sup>49)</sup>, на что мы недавно уже указывали (стр. 319); также дѣйствуетъ и углекислота, накапливающаяся въ большихъ количествахъ; повышеніе дыханія обнаруживается также въ качествѣ послѣдствія и при воздѣйствіи высокихъ температуръ, высокаго атмосфернаго давленія и пораненій <sup>50)</sup>. Само собой разумѣется, что тѣла, стимулирующія дыханіе въ слабой концентраціи, при повышеніи ея становятся уже угнетающими. Любопытно, что синильная кислота ни при какихъ концентраціяхъ не является стимуляторомъ, обнаруживая всегда лишь угнетающее на процессъ дыханія дѣйствіе <sup>51)</sup>.

Укажемъ, въ заключеніе, на значеніе кислорода, того самаго газа, непосредственное участіе котораго необходимо для процесса нормальнаго дыханія. Чрезвычайно характерно, что дыханіе оказывается въ широкихъ предѣлахъ независимымъ отъ парціального давленія кислорода въ окружающей растеніе атмосферѣ; его можно значительно увеличивать или уменьшать по сравненію съ нормальнымъ, не вызывая этимъ какихъ либо измѣненій въ ходѣ процесса. Присутствіе индифферентныхъ газовъ, вродѣ азота, при этомъ вполне безразлично, такъ что дыханіе идетъ совершенно одинаково, какъ въ атмосферѣ чистаго кислорода, такъ и въ обыкновенномъ воздухѣ, сжатомъ до  $\frac{1}{5}$  своего прежняго объема; въ обоихъ случаяхъ парціальное давленіе кислорода одинаково ( $= 1$  атм.). Лишь при повышеніи этого давленія до 2—3 атмосферъ наблюдается временное усиленіе дыханія, смѣняющееся вскорѣ паденіемъ, указывающимъ на начинающійся процессъ отмиранія. <sup>52)</sup> Вызываемая наличностью высокихъ парціальныхъ давленій кислорода неизбѣжная смерть организма вызывается, однако, не избыточнымъ повышеніемъ дыхательнаго обмѣна,

<sup>48a)</sup> [Сравни также A. Mayer und Deleano 1913. Zeitsch. f. Bot. 5, 209].

<sup>49)</sup> Jakobi. 1899. Flora 86, 289. Zalenski 1902. Bot. Clb. 95, 231.

<sup>50)</sup> Richards. 1896. Annals. Bot. 10, 531. Smirnoff. 1903 Revue gén. bot. 15, 26. Krassnosselski 1905. Ber. Bot. Ges. 23, 142. Friedrich. 1908. Cbl. Bakt. II, 21.

<sup>51)</sup> Schröder. 1907. Jahrb. wiss. Bot. 44, 409.

<sup>52)</sup> Johannsen. 1885. Unters. Tübingen 1, 686.



такъ какъ его можно вызвать, безъ вреда для растенія, и другимъ воздѣйствіемъ, вродѣ, напримѣръ, высокой температуры. На чемъ собственно основано смертельное дѣйствіе увеличеннаго доступа кислорода, остается неизвѣстнымъ; слѣдуетъ отмѣтить, что различные растительные типы обнаруживаютъ неодинаковую въ этомъ отношеніи стойкость, такъ что отъ растеній, фізіологіи дыханія которыхъ мы теперь посвящаемъ наше преимущественное вниманіе, рядъ постепенныхъ переходовъ ведетъ къ организмамъ, страдающимъ уже при такихъ концентраціяхъ кислорода, которыя несравненно меньше обычнаго для атмосфернаго воздуха парціального давленія (сравни главу XVI).

Паденіе парціального давленія кислорода, какъ мы уже говорили, сначала не отражается на энергіи дыханія; по Штиху<sup>53)</sup> уменьшеніе выдѣленія углекислоты начинается лишь при содержаніи въ воздухѣ 2 или менѣе процентовъ кислорода. Опыты эти, однако, далеко не просты, такъ какъ давно извѣстно, что выдѣленіе углекислоты продолжается нѣкоторое время и послѣ окончательнаго удаленія кислорода. У нѣкоторыхъ растеній (конскіе бобы, *Vicia Faba*, клещевина, *Ricinus*) это образованіе углекислоты идетъ съ такою же, какъ и при кислородномъ дыханіи, интенсивностью; въ большинствѣ же случаевъ оно достигаетъ лишь  $\frac{1}{3}$ — $\frac{2}{3}$  его, варьируя и у отдѣльныхъ растеній въ зависимости отъ стадіи развитія. Образующаяся въ процессѣ бескислороднаго дыханія углекислота беретъ начало, конечно, изъ того же самаго матеріала, какъ и при нормальномъ дыханіи; но здѣсь, конечно, идетъ уже не фізіологическое сожиганіе органическаго вещества, а расщепленіе его, дающее, наряду со вполне окисленными продуктами и рядъ восстановленныхъ соединений. При такомъ, такъ называемомъ „интрамолекулярномъ“ дыханіи атомы кислорода перемищаются внутри частицы подпадающаго дыхательному процессу матеріала. Такъ, напримѣръ, еслибы при распадѣнн глюкозы весь ея кислородъ оказался потребленнымъ на образованіе углекислоты, получился бы остатокъ въ видѣ вполне восстановленнаго, состоящаго исключительно изъ углерода и водорода тѣла; если даже и не весь кислородъ идетъ на образованіе углекислоты, всетаки должны, въ концѣ концовъ, образовываться тѣла, значительно болѣе бѣдные кислородомъ, чѣмъ глюкоза; таковымъ является, напримѣръ, спиртъ, обычно появляющійся въ продуктахъ интрамолекулярнаго дыханія и накаплиющійся иногда даже въ очень значительныхъ количествахъ<sup>54)</sup>. Недостатокъ кислорода, приводящій къ наступленію интрамолекулярнаго дыханія, можно осуществить, помѣщая сѣмена, для набуханія, подъ слоемъ воды. При этомъ, растирая крупныя сѣмена (*Vicia Faba*), пробывшія дня два подъ водой, можно замѣтить присутствіе спирта уже по его характерному запаху. По Дуде<sup>55)</sup>, однако, все рас-

<sup>53)</sup> Stich. 1891. Flora, 74, 1.

<sup>54)</sup> Lechartier et Bellamy. 1874. Compt. rendus 79, 1006. Mazé 1900. Ann. Inst. Pasteur. 14, 359.

<sup>55)</sup> D u d e. 1903. Flora 92, 205



тенія, живущія обычно при полномъ доступѣ кислорода, способны лишь недолго къ нормальному существованію въ условіяхъ интрамолекулярнаго дыханія. Нужно думать, поэтому, что тѣ большія количества спирта, которыя были находимы Лешартье и Брефельдомъ <sup>56)</sup> въ различныхъ плодахъ и сѣменахъ, пробывшихъ въ безкислородной атмосферѣ болѣе мѣсяца, являлись не результатомъ интрамолекулярнаго ихъ дыханія, а образовывались при жизнедѣятельности низшихъ организмовъ, поселившихся на ихъ тканяхъ (сравни главу XVI). По даннымъ Палладина <sup>57)</sup> выдѣленіе зелеными растениями углекислоты быстро падаетъ, если объектъ помѣстить въ безкислородную атмосферу и устранить въ то же самое время развитіе микроорганизмовъ. Несомнѣнно, однако, что у сливъ и яблокъ даже и при полномъ отсутствіи бактерій наблюдается значительное безкислородное выдѣленіе углекислоты и образованіе спирта <sup>58)</sup>.

Точно установлено, что спиртъ и углекислота не являются единственными продуктами интрамолекулярнаго дыханія. Въ числѣ ихъ можно доказать присутствіе высшихъ спиртовъ, кислотъ, соединений ароматическаго ряда, а также и водорода. Данныхъ о регулярности ихъ появленія, впрочемъ, еще очень недостаточно. Конечно, нужно ожидать появленія различныхъ продуктовъ въ зависимости отъ природы сжигаемаго матеріала. Нѣкоторыя вещества оказываются, впрочемъ, малопрігодными для поддержанія интрамолекулярнаго дыханія. Еще недавно въ этомъ отношеніи руководящими считались опыты Дьяконова <sup>59)</sup>, утверждавшаго, что интрамолекулярное дыханіе возможно лишь въ присутствіи углеводовъ; нѣтъ сомнѣній, что съ ними достигается наибольшая интенсивность процесса, но, какъ показалъ Костычевъ <sup>60)</sup>, интрамолекулярное дыханіе идетъ (у грибовъ) и за счетъ хинной кислоты, винной кислоты и пептона. Годлевскій <sup>61)</sup> установилъ, что распадъ бѣлковъ въ просткахъ идетъ, въ условіяхъ безкислороднаго дыханія, нѣсколько иначе, чѣмъ въ присутствіи кислорода. Такъ, напримѣръ, не наступаетъ накопленія аспарагина, являющагося, какъ мы уже указывали, результатомъ вторичнаго измѣненія гидролитическихъ продуктовъ. Точно также совершенно отсутствуетъ и аргининъ. Получается чисто энзиматическій процессъ расщепленія бѣлка, идущій своимъ чередомъ даже и тогда, когда выдѣленіе углекислоты, т. е. собственно интрамолекулярное дыханіе, оказывается совершенно угасшимъ. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ при дыханіи безъ кислорода въ отсутствіи углеводовъ образуются, помимо углекислоты и спирта и иные продукты, какъ напр. ацетонъ. У

<sup>56)</sup> Brefeld. 1876. Landw. Jahrb. 5, 327.

<sup>57)</sup> Palladin. 1904. Cbl. Bakt. II, 11, 146.

<sup>58)</sup> Matruchot et Molliard. 1903. Rev. gén. de bot. 15.

<sup>59)</sup> Diakonow. 1886. Ber. bot. Ges. 4, 2.

<sup>60)</sup> Kostytchew. 1904. Jahrb. wiss. Bot. 40, 563.

<sup>61)</sup> Godlewski. 1904. Bull. acad. Cracov., стр. 115; 1911. Bull. acad. Cracov., стр. 623.



шампиньона (*Agaricus campestris*) при интрамолекулярномъ дыханіи совершенно не получается спирта. <sup>62)</sup>.

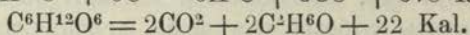
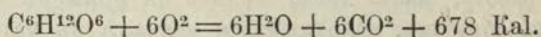
Какъ мы уже указывали выше, дыханіе является процессомъ, пользующимся наиболѣе широкимъ распространеніемъ у организмовъ; онъ является безусловно необходимымъ для жизненныхъ функцій вообще и при остановкѣ его, напримѣръ, уже при устраниеніи кислорода, сходятъ на нѣтъ и важнѣйшія функціи организма: прекращается ростъ, останавливаются явленія движенія протоплазмы и цѣлыхъ органовъ, нарушается передвиженіе питательныхъ веществъ изъ клѣтки въ клѣтку (сравни главу XIII, стр. 274). Поэтому можно считать кислородъ за одно изъ необходимѣйшихъ питательныхъ веществъ въ обиходѣ растенія; мы встрѣчаемся, вмѣстѣ съ тѣмъ, съ примѣромъ использованія непосредственно элемента, какъ такового, между тѣмъ какъ всѣ разсмотрѣнныя до этого питательныя вещества являлись соединеніями. Мы еще очень далеки отъ полнаго пониманія значенія дыханія въ процессѣ поддержанія жизненныхъ явленій, но, переходя къ энергетическимъ соотношеніямъ, можемъ составить о немъ хотя бы приблизительное предствленіе. При дыханіи, совершенно точно такъ же, какъ и при рядѣ еще подлежащихъ нашему разсмотрѣнію превращеній вещества, совершается уже не добыча какого либо химическаго соединенія, а добыча свободной энергіи. При сгараніи дровъ или угля освобождается энергія, способная производить механическую работу, какъ легко видѣть на примѣрѣ всякой паровой машины. Такимъ образомъ, находившаяся вначалѣ въ матеріалѣ энергія должна была испытать глубокое измѣненіе, перейдя изъ потенциальной въ кинетическую форму. Точно также и при физиологическомъ сжиганіи крахмала или сахара въ растительной клѣткѣ освобождается кинетическая энергія, необходимая, безъ сомнѣнія, для разнообразныхъ проявленій жизни организма. При расщепленіи органическаго вещества въ процессѣ интрамолекулярнаго дыханія освобождается точно также, хотя и безъ участія кислорода, нѣкоторое количество энергіи, подобно, напримѣръ, взрыву нѣкоторыхъ химическихъ соединеній, состоящемъ во внутреннемъ перемѣщеніи атомовъ разлагающагося вещества, безъ участія какихъ либо реагентовъ извнѣ. Количество энергіи, получающееся путемъ интрамолекулярнаго дыханія, оказывается, вообще говоря, недостаточнымъ для поддержанія жизнедѣятельности высшаго растенія. Мы коснемся зависимости отъ него отдѣльныхъ сторонъ жизни ниже, въ главѣ XXV; замѣтимъ здѣсь, что при длительномъ отнятіи кислорода жизненный процессъ подвергается существенной опасности. Въ опытахъ Дуде <sup>55)</sup> аспергиллъ оставался живымъ отъ 4 до 4½ часовъ, если ему былъ данъ сахаръ, и отмиралъ уже черезъ часъ или даже 40 минутъ, если въ распоряженіи его оказывались глицеринъ или винная кислота, т. е. такія вещества, которыя, во всякомъ случаѣ, гораздо менѣе пригодны для интрамолекулярнаго дыханія, чѣмъ сахаръ. Отсюда можно

<sup>62)</sup> Kostytchew. 1910. Ztschr. f. physiol. Chemie 65, 330.



сдѣлать заключеніе, что интрамолекулярное дыханіе хотя бы временно предохраняетъ отъ смерти, не оказываясь достаточнымъ для обслуживания большинства жизненныхъ функцій организма. Согласно большому числу новѣйшихъ изслѣдованій, однако, смерть не наступаетъ одновременно съ прекращеніемъ интрамолекулярнаго дыханія. Проростки остаются живыми въ отсутствіи кислорода въ теченіе 3—5 дней, сѣмена вплоть до 15 дней. Растенія, у которыхъ процессъ дыханія оказывается совершенно угнетеннымъ воздѣйствіемъ синильной кислоты, не оказываются, также, окончательно отмершими. Въ слѣдующей главѣ мы познакомимся и съ такими растеніями, которыя несравненно лучше чѣмъ высшіи, приспособлены къ жизни безъ кислорода.

Приблизительное представленіе о количествѣ освобождающейся при дыханіи энергіи можетъ дать намъ опредѣленіе теплоты сгаранія исходнаго для дыханія матеріала; если окисленіе идетъ до конца, съ образованіемъ углекислоты и воды, иначе говоря, если образуются вещества, уже не способныя горѣть, весь энергетическій запасъ дыхательнаго матеріала оказывается использованнымъ; если же при дыханіи образуются органическія кислоты или спиртъ, въ распоряженіи растенія оказывается лишь разница между теплотой сгаранія исходнаго матеріала и суммой теплотъ сгаранія конечныхъ продуктовъ. Выраженная въ видѣ формулы добыча энергіи при нормальномъ дыханіи и дыханіи интрамолекулярномъ (спиртовомъ броженіи), приметъ слѣдующій видъ <sup>63</sup>).



Заклучимъ главу нѣсколькими словами, посвященными историческому очерку разсматриваемаго вопроса. То обстоятельство, что у зеленыхъ частей растенія на свѣту дыханіе оказывается замаскированнымъ ассимиляціоннымъ процессомъ, представило значительныя трудности констатированію общаго распространенія дыхательнаго обмѣна. Однако, по видимому уже Ингенхузъ <sup>64</sup>) и еще болѣе Соссюръ создали себѣ объ этомъ процессѣ вполне вѣрныя представленія: они думали, что дыханіе продолжается и въ освѣщенныхъ хлорофиллоносныхъ органахъ растеній, и полная и точная формулировка дыханія, отвѣчающая современному состоянію науки, не должна была бы, по всей вѣроятности, дожидаться Сакса <sup>65</sup>), если бы не авторитетъ Либиха, начисто отрицавшаго существованіе процесса дыханія у растеній. Заслуга Сакса заключается главнымъ образомъ въ томъ, что, послѣ того какъ Гарро <sup>66</sup>) показалъ вѣроятность дыханія зеленыхъ растительныхъ органовъ, онъ создалъ обычную для насъ терминологію процесса; до него говорили о

<sup>63</sup>) Herzog, въ книгѣ Oppenheimer'a. Die Fermente. 3 Aufl., стр. 205.

<sup>64</sup>) Сравни Wiesner 1905. Jan Ingen Housz. Wien.

<sup>65</sup>) Sachs. 1865. Experimentalphysiologie. Leipzig.

<sup>66</sup>) Garreau 1831. Ann. sc. nat. (3). 15, 1.



„дневномъ“ и „ночномъ“ дыханіи, вызывая этимъ цѣлый рядъ недоразумѣній; Саксъ первый ввелъ въ употребленіе термины „ассимиляція“ и „дыханіе“.

Къ причинамъ дыханія мы вернемся къ ближайшей главѣ.

## ГЛАВА XVI.

### Броженіе.

Подъ именемъ дыханія мы разумѣли необходимый для поддержанія жизненныхъ явленій разрушительный обмѣнъ веществъ, состоящій въ полномъ, до углекислоты и воды, сжиганія органическаго матеріала. Настоящую главу мы посвятимъ знакомству съ процессами броженія <sup>1)</sup>, при которыхъ необходимая для организмовъ энергія добывается путемъ уже неполнаго окисленія или даже вовсе безъ окислительныхъ явленій, внутрочастичнымъ расщепленіемъ частицы энергетическаго матеріала. Общимъ для дыханія и броженія является возникновеніе конечныхъ продуктовъ, представляющихъ въ суммѣ значительно меньшую теплоту сгаранія, иначе говоря, значительно меньшій запасъ связанной энергіи, чѣмъ исходный матеріалъ; очевидно, что при ихъ образованіи часть энергіи должна была выдѣлиться въ свободномъ состояніи; она то и оказывается какимъ то, ближе намъ не извѣстнымъ путемъ, использованной живымъ растеніемъ на разнообразныя процессы его жизненной работы. Отсутствіе рѣзкой, принципиальной границы между дыханіемъ и броженіемъ ясно уже изъ предыдущей главы; дѣйствительно, у ряда грибовъ мы познакомились съ процессомъ неполнаго сгаранія, дающемъ въ результатъ разнообразныя органическія кислоты, вродѣ щавелевой, яблочной и т. п.; процессы эти можно было бы обозначать именемъ броженій, называя ихъ по продуктамъ, образующимся въ преобладающемъ количествѣ <sup>2)</sup>,

<sup>1)</sup> Литература, посвященная бродильнымъ процессамъ, особенно возрасла въ послѣдніе годы. Такъ, напримѣръ, въ 1912 году вышло 4 или 5 томовъ одного *Bakteriol. Centralblatt* (II) и цѣлая дюжина томовъ *Biochemische Zeitschrift*. Прибавился и новый спеціальныи органъ: *Zeitschrift für Gärungsphysiologie*, Berlin. Выбѣтъ съ тѣмъ, къ сожалѣнію, вѣтъ сколько нибудь исчерпывающаго критическаго свода новѣйшихъ работъ, нѣрѣдко противорѣчащихъ другъ другу. Укажемъ нѣсколько, уже значительно успѣвшихъ устарѣть, книгъ: *Orrenheimer* <sup>1909/10</sup>. *Die Fermente*. Leipzig. *Kruse* 1910. *Allg. Microbiologie*. Leipzig. *Löhneis* 1910. *Handb. der landw. Bacteriologie*. Berlin. *Venecke* 1912. *Bau und Leben der Bacterien*, Leipzig.

<sup>2)</sup> Терминологія для обозначенія бродильныхъ процессовъ выработана далеко не строго послѣдовательно, такъ какъ иногда процессъ получаетъ названіе по главному продукту (точнѣе говоря, по особенно характерному продукту, такъ какъ при спиртовомъ броженіи такимъ же «главнымъ» продуктомъ можно назвать, наряду со спиртомъ, и углекислоту), иногда же въ основу обозначенія кладется тотъ матеріалъ,



щавелевокислымъ, яблочнокислымъ и т. п. броженіями. Точно также можно было бы говорить о кислотномъ броженіи, совершающемся въ тканяхъ суккулентовъ (сравни стр. 326).

Въ отличіе отъ всѣхъ этихъ, связанныхъ съ окислительными процессами, броженій мы выберемъ одно изъ типичныхъ броженій, приводящихъ къ расщепленію частицы, именно спиртовое. Мы съ нимъ уже отчасти знакомы. Правда, говоря о спиртовомъ броженіи, обыкновенно имѣютъ въ виду исключительно лишь дрожжевые грибки, такъ какъ въ практикѣ винодѣлія, пивоваренія и винокуренія полученіе спирта связано неразрывно съ дѣятельностью этихъ организмовъ. Нѣтъ, однако, никакого основанія отдѣлять это дрожжевое броженіе отъ процесса образованія спирта при интрамолекулярномъ дыханіи, тѣмъ болѣе, что, какъ показали Годлевскій <sup>3)</sup>, относительныя количества появляющагося спирта и углекислоты совершенно одинаковы

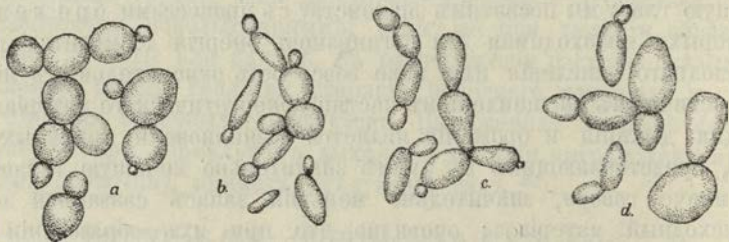


Рис. 42. Дрожжевые грибки. a—*Saccharomyces cerevisiae* I. b—*Saccharomyces Pasteurianus* III. c—*Saccharomyces ellipsoideus* I. d—*Saccharomyces ellipsoideus* II. Изъ лекцій о бактеріяхъ. Фишера.

въ обоихъ случаяхъ и могутъ образоваться и у проростковъ цвѣтковыхъ растеній за счетъ вводимаго въ ихъ клѣтки извнѣ сахара.

Дрожжевые организмы принадлежать, главнымъ образомъ, къ богатому видамъ и расамъ роду *Saccharomyces* (рис. 42); это простѣйшіе аскомицетные грибки (*Ascomycetes*), размножающіеся помощью почкованія. Въ извѣстныхъ условіяхъ культуры способность ихъ образовывать спиртъ ничѣмъ не проявляется, и обмѣнъ ихъ оказывается совершенно одинаковымъ съ обмѣномъ другихъ плѣсневыхъ грибовъ, сжигающихъ органическое вещество до углекислоты и воды. Это наблюдается напримѣръ, въ питательныхъ растворахъ, заключающихъ въ качествѣ источника углерода и азота одинъ только пептонъ, или же, вмѣстѣ съ какимъ либо подходящимъ источникомъ азота въ качествѣ источника углерода—хинную кислоту и лактозу. Какъ и слѣдовало ожидать, въ этихъ условіяхъ питанія дрожжи сравнительно быстро отмираютъ, если ли-

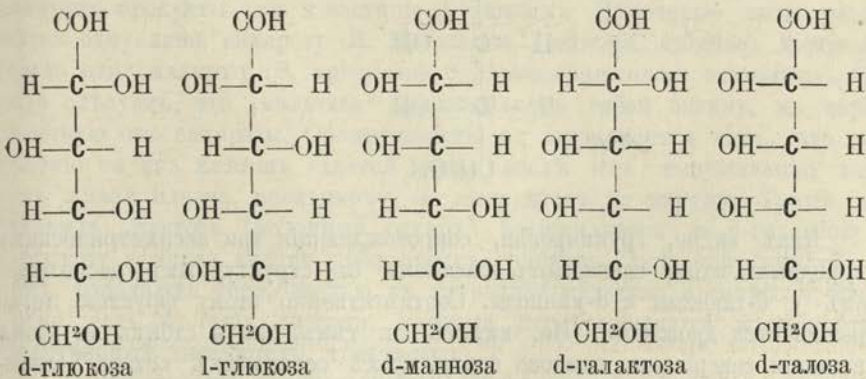
который подвергается сбраживанью. Такъ, напримѣръ, подъ именемъ маслянокислаго броженія разумѣютъ процессъ, дающій, въ качествѣ характернаго продукта, масляную кислоту, подъ пектиновымъ броженіемъ понимаютъ процессъ разложенія пектиновыхъ веществъ и т. п.

<sup>3)</sup> Godlewski und Polzeniusz. 1901. Bull. Acad. de Cracovie.



шить ихъ свободнаго кислорода; но если замѣнить лактозу сахарозой, наступаетъ уже новый процессъ, идущій одинаково при всякихъ условіяхъ аэраціи, т. е. въ присутствіи кислорода или безъ него—именно образованіе спирта. Такимъ образомъ, наступленіе броженія оказывается непосредственно связаннымъ съ наличностью соответствующаго бродильнаго матеріала; посмотримъ поэтому прежде всего, какія вещества способны ображиваться, какія нѣтъ. Дрожжи способны образовывать спиртъ исключительно изъ углеводовъ; имъ свойственна притомъ необыкновенно тонкая способность различенія сравнительно очень близкихъ другъ къ другу веществъ, способность, съ которой мы уже знакомы на примѣрѣ нѣкоторыхъ другихъ организмовъ. Опытный матеріалъ для дрожжевыхъ грибовъ разработанъ, главнымъ образомъ, Ганзеномъ и Фишеромъ <sup>4)</sup>, изслѣдованіями которыхъ и было установлено громадное разнообразіе въ затребованіяхъ каждаго отдѣльнаго вида и расы.

Углеводы, способные подвергаться процессу броженія, характерны присутствіемъ въ ихъ составѣ трехъ или кратнаго отъ трехъ числа углеродныхъ атомовъ углерода; непосредственно ображиваются триозы, гексозы и нонозы, всѣ же болѣе сложные ди-, три-и полисахариды должны быть сначала гидролитически расщеплены въ гексозы. Среди гексозъ различаютъ алдо- и кетогексозы; у первыхъ въ частицѣ четыре, у послѣднихъ три ассиметрическихъ углеродныхъ атома. Структурныя формулы алдогексозъ представляются въ слѣдующемъ видѣ:



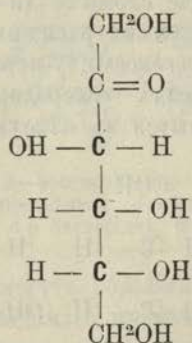
Четыре средних, напечатанныхъ жирнымъ шрифтомъ, атома углерода шестичленной цѣпи алдозъ и являются ассиметричными; связанные съ ними водороды и водные остатки могутъ быть размѣщены 16-ю различными способами, такъ что оказываются возможными 16 различныхъ „стереоизомерныхъ“ алдогексозъ, изъ которыхъ уже и извѣстно 12. Восемь

<sup>4)</sup> E. M. Hansen. 1888. Rech. sur la physiologie et la morphologie des ferments alcooliques VII. Action des ferments alcooliques sur les diverses espèces de sucre. (Meddel. f. Carlsberg. Laborat. 2, Heft. 5). E. Fischer. 1898. Zeitschr. f. physiol. Chemie, 26. 60—87.



изъ нихъ являются зеркальными изображеніями восьми другихъ, какъ можно видѣть по формуламъ d- и l-глюкозы: если одинъ изъ углеродныхъ атомовъ соединенія имѣеть при себѣ Н слѣва, а OH—справа, то соотвѣтствующій углеродный атомъ зеркальнаго стереоизомера несетъ ихъ въ обратномъ, какъ разъ, расположеніи. Въ зависимости отъ химической смѣняется и оптическая структура, выражающаяся во вращеніи плоскости поляризованнаго луча. 8 гексозъ вращаютъ влѣво (l), остальные же—вправо (d). Оказывается, что только одни правовращающіе изомеры, но далеко впрочемъ не всѣ, могутъ быть сбраживаемы; таковы d-глюкоза, d-манноза и d-галактоза. Если сравнить ихъ структурныя формулы, окажется, что манноза отличается отъ глюкозы перемѣщеніемъ группы Н и OH у перваго сверху ассиметрическаго углероднаго атома, а галактоза у третьяго. У талозы, какъ видно по формулѣ, перемѣщеніе коснулось сразу двухъ атомовъ углерода, перваго и третьяго; вмѣстѣ съ тѣмъ сахаръ этотъ и не является уже способнымъ къ сбраживанію.

Со структурой кетогексозъ познакомимся на примѣрѣ d-фруктозы (левулозы).



Какъ видно, группировки, сопровождающія три ассиметрическихъ углеродныхъ атома совпадаютъ цѣликомъ съ структурнымъ расположеніемъ у d-глюкозы и d-маннозы. Соотвѣтственно этому фруктоза легко сбраживается дрожжами. Но, вмѣстѣ съ тѣмъ, она и стоитъ въ этомъ отношеніи совершенно одиноко среди всѣхъ остальныхъ кетозъ. Отмѣтимъ еще, что, несмотря на обозначеніе ея d-фруктозой, она вращаетъ плоскость поляризаціи луча влѣво.

Такимъ образомъ, извѣстно въ общемъ лишь четыре способныхъ переходить въ броженіе гексозъ. Приблизительно одинаково хорошо сбраживается d-глюкоза (декстроза) и d-фруктоза (левулоза), лишь нѣсколько хуже—манноза. Зато чрезвычайно разнообразно отношеніе различныхъ сахароміцетовъ по отношенію къ галактозѣ. Такъ, на примѣрѣ, *Saccharomyces Pasteurianus* I сбраживаетъ ее почти также быстро, какъ и три остальныхъ гексозы, *S. ellipsoideus* сбраживаетъ ее лишь медленно, а *S. productivus* и *apiculatus* не сбраживаютъ ее вовсе.—Къ сожалѣнію,



однако, и до сихъ поръ не удалось установить какой либо ближайшей связи между строеніемъ и способностью къ броженію.

Дисахариды, какъ мы уже говорили, не сбраживаются непосредственно; они должны сначала претерпѣть расщепленіе на глюкозы путемъ энзиматическаго присоединенія воды. И дѣйствительно, обыкновенныя винныя и пивныя дрожжи выдѣляютъ энзиму, такъ называемую инвертазу (сахаразу, сравни стр. 248), быстро расщепляющую сахарозу на равныя количества глюкозы и фруктозы. Продукты расщепленія перерабатываются обыкновенно съ неодинаковой быстротой; многими дрожжами сначала потребляется глюкоза, у другихъ же, наоборотъ, фруктоза; этотъ фактъ стоитъ, быть можетъ, въ связи съ различной способностью къ сбраживанію; вѣроятно также, что рѣшающее значеніе при этомъ имѣютъ и нѣкоторыя другія обстоятельства, какъ, напримѣръ, способность сахара диффундировать въ клѣтку<sup>5)</sup>. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ (у грибка *Monilia candida*) можно было предполагать наличность и непосредственнаго сбраживанія сахарозы, исчезающей безъ предварительнаго, казалось, расщепленія на смѣсь сахаровъ (глюкоза + фруктоза); при болѣе близкомъ изслѣдованіи оказалось, однако, что и здѣсь мы имѣемъ предварительную работу инвертазы, не способной однако диффундировать наружу изъ клѣтокъ и всю свою дѣятельность развивающую лишь внутри нихъ.

Большое число дрожжей способны къ гидролитическому расщепленію не только сахарозы, но и мальтозы, сбраживая затѣмъ получающіеся при этомъ продукты (= 2 частицы d-глюкозы). Нѣкоторые виды разлагаютъ одну лишь сахарозу (*S. Marxianus*, *Ludwigii*, *exiguus*), другіе же только одну мальтозу (*S. apiculatus*, *Schizosaccharomyces octosporus*). Отсюда слѣдуетъ, что „мальтаза“ представляетъ собой энзиму, въ корнѣ отличную отъ сахаразы. Обнаруживаніе ея затрудняется тѣмъ, что выдѣленіе ея изъ клѣтокъ удастся лишь послѣ ихъ высушиванія, такъ какъ живая плазма, повидимому, не выпускаетъ ея наружу. Третій дисахаридъ, лактоза (молочный сахаръ) расщепляется на d-галактозу и d-глюкозу особыми видами дрожжевыхъ грибовъ. Всѣ они, вмѣстѣ съ тѣмъ, обладаютъ способностью къ гидролизу мальтозы и сахарозы; точно также есть и такія дрожжи, которыя перебраживаютъ и четвертый естественный дисахаридъ, трегалозу.

О сбраживаніи искусственныхъ дисахаридовъ, равно и о трисахаридѣ—раффинозѣ мы не станемъ говорить, такъ какъ извѣстные о нихъ факты не представляютъ ничего принципиально новаго. Переходя къ полисахаридамъ напримѣръ, крахмалу отмѣтимъ прежде всего уже извѣстный намъ фактъ осахариванія его при помощи энзимы, диастазы. У большинства бродильныхъ организмовъ отсутствуетъ, однако, способность использовать для броженія крахмаль, какъ таковой; только нѣкоторые грибки, не изъ типа *Saccharomycetes*, а такъ называемые муковровые, вродѣ *Mucor alternans*, *Amylomyces Rouxii* способны утилизировать

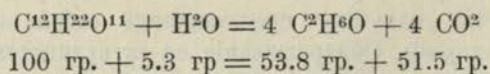
<sup>5)</sup> Knecht 1901. Cbl. Bakt. II, 7, 165.



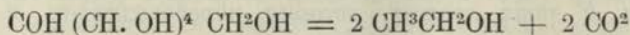
и этот углеводъ. Этой способностью недавно воспользовались и въ техникѣ винокурения. Дрожжи способны, зато, разлагать гликогенъ и декстрины.

Наряду съ сбраживаемымъ сахаромъ необходимо, по Прингсхейму <sup>6)</sup> для осуществленія броженія присутствіе и вполне опредѣленнаго источника азота. Таковы, напримѣръ, соли аммонія, аминокислоты и пептоны; совершенно не пригодны различныя другія органическія соединенія азота, по строенію своему значительно отличающіяся отъ аминокислотъ. вмѣстѣ съ тѣмъ, однако, вещества эти могутъ нерѣдко обусловливать значительный приростъ дрожжевыхъ клѣтокъ. Такія же требованія, какъ и дрожжи, предъявляютъ и вызывающіе броженіе мукооровые грибки: такъ, напримѣръ, *Allescheria* вызываетъ спиртовое броженіе въ присутствіи амиднаго азота и соединеній съ циклически связаннымъ азотомъ <sup>7)</sup>; въ виду этого едва ли можно вывести какоелибо общее заключеніе для дрожжевыхъ организмовъ вообще.

Какъ мы говорили, при спиртовомъ броженіи сахаръ расщепляется на спиртъ и углекислоту, образующіеся въ почти равномъ по вѣсу количествѣ. Такъ, напримѣръ, въ одномъ изъ опытовъ Пастера изъ 100 граммовъ сахарозы, давшихъ при гидролизѣ 105.26 гр. инвертированного сахара, получилось 51.0 граммовъ спирта и 49.1 граммовъ углекислоты; остальные 5 гр. пошли на приростъ дрожжевыхъ клѣтокъ и образованіе побочныхъ продуктовъ. Соотношенія между спиртомъ и углекислотой оказываются примѣрно тѣми же, какъ и нужно было ожидать при распадѣ сахарозы, съ воспріятіемъ частицы воды, на четыре частицы спирта и углекислоты:



Расщепленіе сахара на спиртъ и углекислоту нельзя не признать чрезвычайно глубокимъ; стоитъ лишь сравнить строеніе d-глюкозы со строеніемъ получающихся продуктовъ:



Конечно, необходимо предполагать существованіе одного или нѣсколькихъ промежуточныхъ продуктовъ. Много труда было положено на отысканіе ихъ и установленіе процесса ихъ образованія и дальнѣйшей переработки въ дрожжевой клѣткѣ. Не мало затрудненій, какъ легко понять, представляетъ уже и первая задача: дѣло въ томъ, что уже а priori невѣроятно, чтобы промежуточные продукты спиртового броженія накопились въ скольконибудь ощутительныхъ количествахъ; изъ того же обстоятельства, что то или другое вещество оказывается способнымъ къ дальнѣйшему сбраживанію дрожжевыми клѣтками, еще нельзя дѣлать опредѣленныхъ выводовъ, такъ какъ нельзя думать, что всякое сбраживаемое соединеніе должно представлять собой одинъ изъ промежуточ-

<sup>6)</sup> Н. Pringsheim 1907. Biochem. Zeitchr. 3, 121.

<sup>7)</sup> П. Pringsheim 1908. Autorref. Cbl. Bakt. (II), 21, 154.



ных продуктов нормального спиртообразования, исходя из частицы сахара. Как на вбродный промежуточный продукт прежде всего было указано на молочную кислоту<sup>8)</sup>. Предположение это впоследствии оказалось, однако, оставленным и самим его автором<sup>9)</sup>. В последнее время в качестве промежуточных продуктов спиртового брожения приводились метилглюкозаль<sup>10)</sup>, глицериновый альдегид<sup>10)</sup> и диоксиацетон<sup>11)</sup>; вопрос этот находится в стадии оживленнейшей разработки, ежедневно можно сказать, приводя к новым и новым попыткам выяснить его внутренний химизм. Мы не могли бы, однако, остановиться на чем либо вполне определенном, хотя отдельные гипотезы или идеи и формулируются нередко с удивительной отчетливостью, как единственно возможные. К одной из таких формулировок мы вернемся несколько ниже (стр. 344), другой коснемся сейчас же в нескольких словах. Лебъ<sup>12)</sup> первый указал на возможность глубокого первоначального, еще до образования спирта, расщепления сахара; таким продуктом, по его мнению, мог бы быть формальдегид. Костычевъ<sup>13)</sup> не идет так далеко, предполагая расщепление сахара лишь до уксусного альдегида. Образование этого соединения происходит в значительных количествах, если вместо сахара давать дрожжам пировиноградную кислоту<sup>14)</sup>, а также и некоторые другие кислоты. В связи с этим и на пировиноградную кислоту смотрят, как на один из промежуточных продуктов спиртового брожения.

Между тем как прежде общепринятым являлось воззрение, что спиртовое брожение в основѣ своей зависит от жизнедѣятельности живой протоплазмы, со времени Э. Бухнера мы знаем, что процесс этот вызывается энзимой, получившей название зимазы. Открытием Бухнера были блестяще подтверждены представленія, высказывавшіяся еще Траубе. Правда, эту энзиму не удается извлекать изъ клѣтокъ обычнымъ для гидролитическихъ энзимъ путемъ. Доказательство ея существованія была осуществлено Бухнеромъ при помощи растиранія дрожжевыхъ клѣтокъ съ мелкимъ пескомъ и выжиманія содержимаго ихъ подъ высокимъ давленіемъ. Полученный при этомъ сокъ, совершенно свободный отъ живыхъ клѣтокъ дрожжей, оказался способнымъ съ легкостью переводить сахаръ въ спиртъ и углекислоту. Позднѣе выработана была способъ еще болѣе простого демонстрированія независимости бродильной дѣятельности отъ живой протоплазмы клѣтки: удалось получить хорошо бродящій продуктъ въ видѣ нетронутыхъ дрожжевыхъ клѣтокъ, убитыхъ внесеніемъ ихъ въ ацетонъ или эфиръ и затѣмъ быстро

<sup>8)</sup> Buchner u. Meisenheimer 1905. Ber. Chem. Ges. 38, 620.

<sup>9)</sup> Buchner. Ber. Chem. Ges. 43, 1773; Bot. Cbl. 114, 653.

<sup>10)</sup> Wohl 1907. Bioch. Zeitschr. 5, 45.

<sup>11)</sup> Boysen-Jensen 1908. Ber. Bot. Ges. 26-a, 666; 1910. Sukkersonderdelingen. Kopenhagen. Buchner, см. сноски 9. Караусчанов. Ber. Bot. Ges. 29, 322. Harden u. Young. (Bakt. Cbl., 35, 484) указываютъ, что диоксиацетонъ сбрасывается медленнѣе, чѣмъ сахаръ; можетъ быть изъ него образуется, до сбрасыванія его, сахаръ. Сравни также сноски 18.

<sup>12)</sup> W. Löb 1906. Landw. Jahrb. 35, 541.

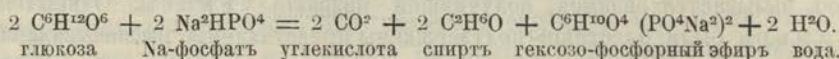
<sup>13)</sup> Kostytchew 1912. Zeitsch. f. phys. Chemie. 79, 130 и 359.

<sup>14)</sup> Neuberg Bioch. Zeitschr. 36, 60. Сравни также Franzen. Bot. Cbl. 120, 637 (муравьиная кислота). Кромѣ пировиноградной и щавелево-уксусной кислотъ и другія кетовокислоты отщепляютъ подъ воздействиемъ дрожжей углекислоту. Neuberg. Bioch. Zeitschr. 37, 170. (Bot. Cbl. 120, 490).



высушенныхъ. Такія „сухія дрожжи“ имѣются теперь и въ продажѣ<sup>15)</sup>.— Такимъ образомъ, зимаза представляетъ собой нерастворимую въ водѣ энзиму, во всѣхъ своихъ остальныхъ свойствахъ характерную, какъ специфической органической катализаторъ.

На первыхъ порахъ послѣ открытія зимазы ее считали, на подобіе діастазы и другихъ гидролитическихъ энзимъ, единственнымъ тѣломъ; послѣдующіи изслѣдованія показали, однако, съ большой опредѣленностью, что процессъ образованія спирта и углекислоты изъ сахара зависитъ отъ совмѣстнаго воздѣйствія нѣсколькихъ энзимъ. Рѣзко отличной отъ собственно зимазы является такъ называемая коэнзима, не разрушающаяся при нагреваніи до 100° и могущая быть отдѣленной отъ зимазы путемъ фильтраціи. Въ дрожжевомъ сокѣ коэнзима сравнительно быстро подпадаетъ процессу разрушенія, между тѣмъ какъ зимаза оказывается болѣе постоянной. Такимъ образомъ, въ рукахъ изслѣдователя оказывается нѣсколько способовъ для разбѣдиненія этихъ двухъ энзимъ; оказывается, притомъ, что каждая изъ нихъ въ отдѣльности не дѣятельна. Оказывается далѣе, что присутствіе органическихъ фосфатовъ является необходимымъ условіемъ для процесса броженія; если же къ дрожжевому соку прибавить нѣкоторое количество неорганическихъ фосфатовъ, то они окажутся переведенными въ органически-связанную форму. Факты эти учитываются въ предположеніи, что коэнзима представляетъ собой сложный органической эфиръ фосфорной кислоты, именно эфиръ одной изъ гексозъ (или по Иванову<sup>16)</sup> эфиръ продукта расщепленія гексозы на-двое—триозы<sup>16а)</sup>. Въ связи со всѣмъ этимъ стоятъ представленія Гардена и Эйгера<sup>17)</sup>, что процессъ спиртового броженія идетъ слѣдующимъ образомъ:



Образующійся, такимъ образомъ, наряду со спиртомъ и углекислотой гексозо-фосфорный эфиръ тотчасъ же опять распадается на фосфорную кислоту и гексозу, вызывая этимъ возможность дальнѣйшаго теченія процесса<sup>18)</sup>.

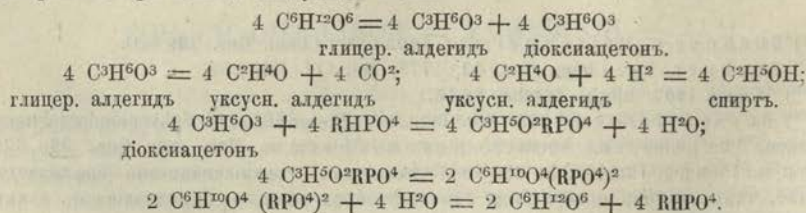
<sup>15)</sup> Лебедевъ (Lebedeff, Compt. rend. 1911. 152, 49) описалъ недавно очень простой методъ полученія весьма дѣятельнаго раствора зимазы; онъ мацерируетъ опредѣленнымъ образомъ высушенныя дрожжи въ водѣ въ теченіе нѣсколькихъ часовъ и отфильтровываетъ настой. Въ фильтратѣ содержится чрезвычайно активная энзима.

<sup>16)</sup> Jwanoff. 1909. Centr. Bakt. (H). 24, 1.

\* <sup>16а)</sup> Можно думать, однако, согласно даннымъ Гардена и Юнга, что коэнзима не совпадаетъ съ фосфорными соединеніями гексозъ. \*

<sup>17)</sup> Harden. Bioch. Zeitschr. 32, 177. Euler, Bioch. Zeitschr. 36, 401.

<sup>18)</sup> Лебедевъ (Lebedeff 1912. Ber. Chem. Ges. 45, 3256) изображаетъ спиртовое броженіе при помощи слѣдующей схемы:



Такимъ образомъ, непосредственно образуется одинъ глицериновый алдегидь; діоксиацетонъ же входитъ въ соединеніе съ фосфорной кислотой, образуя эфиръ, превращающійся затѣмъ въ гексозофосфорный эфиръ. Онъ же распадается затѣмъ на фосфорную кислоту и гексозу, снова подпадающую энзиматическому расщепленію на обѣ триозы. Это же расщепленіе совершается въ зависимости и по мѣрѣ того, какъ образуются и переходятъ въ эфиры обѣ триозы.



Съ другой стороны есть указанія и на другую энзиму, играющую роль въ спиртовомъ броженіи. Это такъ называемая карбоксилаза, вызывающая отщепленіе углекислоты отъ пировиноградной кислоты при сбраживаніи ея различными расами дрожжей<sup>19)</sup>.

Къ сожалѣнію, мы еще не располагаемъ сколько нибудь округленными данными о числѣ и взаимныхъ соотношеніяхъ энзимъ въ дрожжевой клеткѣ. Тѣмъ не менѣе, и въ современномъ состояніи вопроса нельзя не видѣть громадныхъ шаговъ впередъ сравнительно съ недавнимъ прошлымъ.

Мы указывали уже, что дрожжи сбраживаютъ не только гексозы и другіе сахара, переводимые ими въ гексозы, но и соединенія совершенно иного состава, вродѣ діоксиацетона и пировиноградной кислоты. Изъ этого, однако, нельзя дѣлать непосредственнаго вывода, что вещества эти и являются промежуточными продуктами спиртоваго броженія. Совершенно исключена возможность считать за таковыя тѣ вещества съ азотомъ въ частицѣ, которыя вовлекаются почти въ каждый процессъ броженія на ряду съ сахаромъ и даютъ начало образованію, во всякомъ случаѣ въ известной ихъ части, такъ называемымъ побочнымъ продуктамъ броженія. Таковы, прежде всего, тѣ вещества, которыя опредѣляютъ такъ называемый „букетъ“ винъ и ихъ специфическія вкусовые отличія; на нихъ мы ближе останавливаться не станемъ. Затѣмъ обычными спутниками спирта оказываются глицеринъ, янтарная кислота и высшіе спирты, такъ называемыя сивушныя масла. Происхожденіе глицерина остается до сихъ поръ еще сравнительно неяснымъ<sup>20)</sup>; образованіе же сивушныхъ маселъ и янтарной кислоты выяснено вполне, благодаря изслѣдованіямъ Эрлиха<sup>21)</sup>. Въ составъ сивушныхъ маселъ входятъ, главнымъ образомъ, два амиловыхъ спирта; они появляются въ весьма различныхъ количествахъ при каждомъ бродильномъ процессѣ. Эрлиху удалось показать, что изоамиловый спиртъ образуется изъ лейцина (сравни стр. 226), а оптически дѣятельный амиловый спиртъ изъ изолейцина. И въ томъ, и въ другомъ случаѣ дѣло идетъ лишь о присоединеніи частицы воды и послѣдующемъ отщепленіи углекислоты и амміака. Прибавляя лейцина, можно поднять весьма значительно выходъ амиловаго спирта; наоборотъ, давая дрожжамъ въ избыткѣ амміачныя соли, можно привести къ почти полному угнетенію образованіе сивушныхъ маселъ; полное устраненіе ихъ не осуществимо, такъ какъ дрожжи сами синтезируютъ изъ амміака лейцинъ и сбраживаютъ его. Совершенно также, какъ и лейцинъ, сбраживаются дрожжами, повидимому, и остальные аминокислоты. Такъ, изъ фенилаланина получается фенилэтиловый спиртъ, изъ тирозина р-оксифенилэтиловый спиртъ, а

<sup>19)</sup> Neuberg. Biochem. Zeitschr. 36, 60.

<sup>20)</sup> Сравни Seifert Bakt. Cbl. (II) 28, 37. Buchner 1905, цит. въ сноскѣ 8: развитіе теоріи происхожденія глицерина изъ глицериноваго алдегида.

<sup>21)</sup> Ehrlich 1911. Bedeutung des Eiweissstoffwechsels für die Lebensvorgänge. Samml. chem. u. chem-techn. Vorträge. Stuttgart.



изъ триптофана—индоэтиловый спиртъ <sup>22)</sup>). Нѣсколько иначе идетъ процессъ, когда конечнымъ продуктомъ являются уже не спирты, а кислоты; на примѣръ, изъ глютаминовой кислоты образуется названная уже выше янтарная кислота.

Біологическій смыслъ этихъ оригинальныхъ броженій, конечно, лежитъ не въ добычѣ энергіи, сравнительно очень незначительной, а въ томъ, что образующійся приэтомъ амміакъ играетъ какую то роль въ процессѣ разложенія сахара. Мы уже видѣли выше, что для осуществленія спиртоваго броженія необходимо присутствіе амміака или расщепляющихся съ образованіемъ амміака аминокислотъ, между тѣмъ какъ для непосредственныхъ процессовъ питанія и построения тѣла дрожжевой клѣтки оказываются пригодными и совершенно иныя соединенія азота.

Познакомившись съ зависимостью спиртоваго броженія отъ исходнаго матеріала и вызывающихъ разложеніе его энзимъ, намъ слѣдовало бы перейти къ другимъ сторонамъ этого процесса. Мы ограничимся, однако, лишь вопросомъ о вліяніи кислорода на броженіе.

Мы знаемъ, благодаря изслѣдованіямъ Пастера <sup>23)</sup>, что растительные организмы предъявляютъ чрезвычайно разнообразныя требованія по отношенію къ кислороду. Съ одной стороны, существуютъ такіе организмы, которые способны нормально развиваться лишь въ присутствіи кислорода, а съ другой, такіе, для которыхъ кислородъ является рѣзкимъ и сильнымъ ядомъ. Первые изъ нихъ носятъ названіе аэробныхъ или аэрофильныхъ, вторые анаэробныхъ или аэрофобныхъ. Различіе между ними, однако, далеко не такъ глубоко, какъ можно было бы думать по первому взгляду. Дѣйствительно, уже на примѣрѣ типическаго аэробнаго высшаго растенія мы видѣли, что достаточно высокое парціальное давленіе кислорода оказывается для него гибельнымъ. Эти вредныя величины давленія кислорода лежатъ значительно выше нормальнаго содержанія кислорода въ атмосферѣ; у типичныхъ анаэробовъ они располагаются уже значительно ниже его. Эти два крайнихъ случая связаны между собою рядомъ переходовъ, показывающихъ, съ одной стороны, возрастаніе ядовитости кислорода, а съ другой—возрастаніе его необходимости для организма. Нѣкоторые облигатно — аэробные грибки и бактеріи обладаютъ способностью при помощи своеобразныхъ пигментовъ связывать кислородъ и за счетъ его сравнительно непрочныхъ соединеній существовать нѣкоторое время и въ условіяхъ недостатка кислорода <sup>24)</sup>.

Обыкновеннымъ аэрофильнымъ растеніямъ присуща способность, какъ мы уже видѣли, поддерживать жизненный обмѣнъ при помощи интрамолекулярнаго дыханія. Спиртовое броженіе представляетъ собой

<sup>22)</sup> При сбраживаніи аминокислотъ получаютъ въ качествѣ промежуточныхъ продуктовъ кетонокислоты (сравни сноску 14). Neubauer и Frömmherz Bakt. Cbl. (II) 30, 253.

<sup>23)</sup> Pasteur 1861. Compt. rend. 52, 344. 1863. Compt. rend. 56. 416 и 734.

<sup>24)</sup> Shibata. 1912. Jahrb. wiss. Bot. 51, 177.



для нихъ замѣну, хотя сравнительно и малоцѣнную, нормальнаго дыханія. У другихъ организмовъ замѣна эта оказывается болѣе совершенной; такъ, напримѣръ, грибокъ *Mucor stolonifer* сжигаетъ на воздухѣ сахаръ вплоть до углекислоты и воды; при недостаткѣ кислорода наступаетъ уже спиртовое броженіе, продолжающееся, въ отличіе отъ типическихъ аэробовъ (напр. *Aspergillus niger*, стр. 335), цѣлыми днями<sup>25)</sup>. Наконецъ, другіе виды мукооровъ, какъ напр. *Mucor javanicus*, *racemosus* и др.<sup>26)</sup>, никогда не сжигаютъ сахара нацѣло даже и при полномъ доступѣ воздуха, но постоянно образуютъ спиртъ.

Къ типу, представляемому грибами *Mucor racemosus*, непосредственно примыкаютъ дрожжи; наряду съ способностью производить спиртовое броженіе обладаютъ они и процессами нормальнаго дыханія и, если въ субстратѣ, гдѣ они развиваются, имѣется нѣкоторое количество кислорода, часть сахара оказывается сожженной нацѣло, часть же сброженной. Даже и въ условіяхъ наиболѣе удобнаго доступа воздуха въ опытахъ Джильте<sup>27)</sup> сожженнымъ оказалось лишь 21% сахара, т. е. бродильному распаду подпало  $\frac{4}{5}$  всего сахара. Въ культурахъ, подвергавшихся провѣтриванію, потребляется сахара значительно больше, чѣмъ при отсутствіи его. При расчетѣ же на единицу вѣса дрожжей въ культурахъ безъ кислорода оказывается больше спирта, чѣмъ въ его присутствіи.

Не слѣдуетъ думать, однако, что максимумъ образованія спирта указываетъ на оптимальныя для дрожжей условія существованія. Отъ доступа кислорода, какъ оказывается въ высокой степени зависитъ ростъ и размноженіе дрожжей. Если ихъ лишитъ кислорода, развитіе ихъ въ концѣ концовъ совершенно остановится, между тѣмъ какъ способность воспроизводить броженіе не окажется еще угасшей. Къ сожалѣнію, у различныхъ авторовъ находимъ мы значительно расходящіяся указанія, насколько сильна у дрожжей способность размножаться въ отсутствіи кислорода: одни совершенно ее отрицаютъ, другіе же<sup>28)</sup> говорятъ, что, сравнительно съ исходнымъ количествомъ, масса дрожжей можетъ нарости въ этихъ условіяхъ разъ въ 30—40. Какъ бы то ни было, процессы роста дрожжей при одномъ спиртовомъ броженіи, какъ энергетическомъ процессѣ, сравнительно угнетены и ограничены, при наступленіи же дыханія способность размноженія ихъ становится уже неограниченной. А такъ какъ количество образующагося въ единицу времени спирта стоитъ, конечно, въ непосредственной зависимости и отъ количества дрожжей, и нельзя сказать а priori, дастъ ли нѣкоторое минимальное количество дрожжей больше спирта въ питательномъ растворѣ съ кислородомъ или безъ него. Данныя практики показали, что при незначительномъ доступѣ кислорода размноженіе дрожжей оказывается

<sup>25)</sup> Kostytchew 1904. Cbl. Bakt. (II), 13, 490.

<sup>26)</sup> Kostytchew 1904, цит. въ сноскѣ 25. Wehmer 1906. Cbl. Bakt. (II), 15, 8 (сравни также 14, 556).

<sup>27)</sup> Giltay und Aberson 1894. Jahrb. wiss. Bot. 26, 543.

<sup>28)</sup> Beijerinck 1894. Archives néerlandaises 29, 1.



настолько ускореннымъ, а процессъ броженія настолько мало угнетеннымъ, что въ результатѣ наблюдается максимальный выходъ спирта. Если вполнѣ подходящій питательный растворъ заселить, при условіи полного устраненія воздуха, минимальнымъ количествомъ дрожжевыхъ клѣтокъ, онѣ прежде всего начинаютъ съ жадностью поглощать растворенный въ питательной жидкости кислородъ; можетъ быть утилизированъ даже и непрочно связанный кислородъ, вродѣ кислорода оксигемоглобина; впрочемъ, болѣе глубокихъ процессовъ возстановленія дрожжи не способны воспроизводить и не обезцвѣчиваютъ, поэтому, индигокармина. За счетъ этого процесса дрожжи нѣсколько разрастаются, и спиртовое броженіе явственно начинается: становится замѣтнымъ выдѣленіе пузырьковъ углекислоты въ жидкости; но вскорѣ они становятся все меньше и меньше и, въ концѣ концовъ, совершенно исчезаютъ. Чрезвычайно характерно необыкновенно сильное возрастаніе интенсивности бродильнаго процесса, если теперь ввести въ жидкость мельчайшій пузырекъ воздуха: тотчасъ же начинаютъ выдѣляться вполнѣ замѣтныя количества углекислоты <sup>29)</sup>. Если же длительно устранять доступъ кислорода, дрожжи начинаютъ, въ концѣ концовъ, отмирать, даже въ присутствіи избытка питательныхъ веществъ <sup>28)</sup>. Такимъ образомъ, и само спиртовое броженіе можетъ быть стимулировано небольшими количествами кислорода. Любопытно, что литературныя данныя, касающіяся этого вопроса, такъ противорѣчивы и запутаны, какъ ни въ одной изъ другихъ главъ физиологіи растений <sup>30)</sup>.

Подводя итоги сказанному, мы должны признать, что дрожжи не являются ни рѣзко выраженными аэробами, ни типичными анаэробами. Обозначенія эти, вообще, не представляются вполнѣ цѣлесообразными, такъ какъ зависимость отъ кислорода далеко не одинакова для различныхъ сторонъ жизнедѣятельности дрожжевой клѣтки. Крайне желательно, чтобы и для дрожжей были установлены и подробно изучены точки минимума, оптимума и максимума по отношенію къ кислороду разныхъ сторонъ ихъ жизнедѣятельности, какъ это сдѣлано Вундомъ <sup>31)</sup> для цѣлага ряда бактерій.

Когда дрожжи образуютъ спиртъ въ условіяхъ, при которыхъ возможно и нормальное кислородное дыханіе, мы имѣемъ, очевидно, нѣкоторое энергетическое расточительство; естественно возникаетъ вопросъ, уравнивается ли эта избыточная потеря вещества и энергіи какой либо выгодой для организма. Немалую долю вѣроятія представляетъ гипотеза Вортманна <sup>32)</sup>, считающаго образуемый дрожжами спиртъ за могучее средство борьбы съ конкурирующими въ питательномъ растворѣ микроорганизмами; дѣйствительно, дрожжи переносятъ безъ вреда до 10—18% спирта, между тѣмъ какъ большинство другихъ

<sup>29)</sup> Duclaux 1900. *Traité de Microbiologie* 3, 308. Paris.

<sup>30)</sup> Czapek 1905. *Biochemie der Pflanzen*. I, 260. Jena.

<sup>31)</sup> Wund 1906. *Diss.* Marburg.

<sup>32)</sup> Wortmann 1902. *Weinbau und Weinhandel*.



организмовъ, поселяющихся въ сахаристыхъ жидкостяхъ, сильно страдаютъ уже при 4—10% спирта. Теорія эта напоминаетъ толкованіе смысла образованія кислотъ у плѣсневыхъ грибовъ, не имѣющаго опять таки энергетическаго значенія, а характернаго своей біологической цѣнностью. Различіе въ образованіи кислоты аспергилломъ и спирта—дрожжами состоитъ въ томъ, что у аспергилла подкисленіе субстрата идетъ лишь постольку, поскольку это необходимо для устраненія организмовъ—конкурентовъ; образованіе кислоты прекращается раньше, чѣмъ самъ выдѣляющій ее организмъ начнетъ страдать отъ нея; дрожжи же образуютъ спиртъ вплоть до настоящаго самоотравленія, такъ что броженіе, въ концѣ концовъ, и останавливается, задержанное продуктами собственной работы. Впрочемъ, это безусловно вѣрно лишь для искусственныхъ условій чистыхъ культуръ дрожжевыхъ организмовъ. Въ природѣ, гдѣ встрѣчаются всегда лишь смѣшанныя культуры, по всей вѣроятности и не бываетъ такого самоубійства<sup>33)</sup>.

Мы видимъ, такимъ образомъ, что дрожжи дѣйствительно извлекаютъ нѣкоторую выгоду изъ способности своей образовывать спиртъ; весьма вѣроятно, съ нашей точки зрѣнія, что и у остальныхъ возбудителей броженія мы встрѣтимся съ такими же соотношеніями. Поэтому, подъ именемъ броженій мы и будемъ разумѣть такіе процессы диссимиляціи, которые не приводятъ къ исключительному образованію углекислоты и воды, а даютъ рядъ продуктовъ, играющихъ въ жизни организма еще и своеобразную, „біологическую“ роль.

Теперь, познакомившись со спиртовымъ броженіемъ, вызываемымъ дрожжами, имѣя представленіе и объ энзимѣ ихъ—зимазѣ, постараемся подойти къ вопросу о причинѣ нормальнаго кислороднаго дыханія. Мы говорили о дыханіи, какъ о процессѣ сжиганія; такъ это и есть на самомъ дѣлѣ, если имѣть въ виду конечные продукты его. Если же присмотрѣться къ химизму самого процесса, ясно будетъ глубокое отличіе отъ явленій обычнаго окисленія, представляющихъ непосредственное сочетаніе кислорода съ какимъ либо способнымъ окисляться веществомъ. Ни сахаръ, ни крахмалъ, ни жиры, однимъ словомъ, ни одно изъ тѣхъ веществъ, за счетъ которыхъ совершается процессъ дыханія, не окисляются кислородомъ воздуха при тѣхъ низкихъ температурахъ, въ рамкахъ которыхъ разыгрываются явленія жизни; во всякомъ случаѣ, никогда не наблюдалось образованія углекислоты при воздѣйствіи на нихъ одного кислорода. Кромѣ того есть немало соображеній, которыя говорятъ противъ непосредственнаго проведенія, аналогіи между сжиганіемъ сахара въ тканяхъ организма и горѣніемъ угля въ топкѣ; прежде всего хотя бы то, что энергія дыханія оказывается въ широкихъ предѣлахъ независимой, какъ отъ количества имѣющагося въ распоряженіи кислорода, такъ и отъ запаса дыхательнаго матеріала. Мы видѣли затѣмъ, что весьма нерѣдко фізіологическое сжиганіе оказывается далеко не полнымъ, останавливаясь ранѣе достиженія конечныхъ продуктовъ, т. е.

<sup>33)</sup> Велеске въ Lafar, Mykologie I, 330.



углекислоты и воды, на какомъ либо промежуточномъ соединеніи, даже въ томъ случаѣ, если кислорода, повидимому, и вполне достаточно, чтобы всѣ эти промежуточные продукты цѣликомъ были окислены до конца.

Наиболѣе яркій свѣтъ на причину дыханія вообще бросаетъ изученіе интрамолекулярнаго дыханія.—На него можно смотрѣть, какъ на совершенно новый физиологическій процессъ, замѣняющій нормальное дыханіе при недостаткѣ свободнаго кислорода. Но можно также—вмѣстѣ съ Пфефферомъ—считать основу этихъ двухъ процессовъ вполне тождественной. Второе воззрѣніе удержалось у большинства новѣйшихъ изслѣдователей и проходить красною нитью въ ихъ работахъ; оно говорить, что въ началѣ процессовъ наступаетъ всегда расщепленіе органическаго матеріала, идущее совершенно одинаково въ присутствіи кислорода, или безъ него. Въ качествѣ продуктовъ такого расщепленія получается, съ одной стороны, углекислота, а съ другой—какое то легко окисляемое вещество, въ присутствіи кислорода поддающееся дальнѣйшему окисленію. Не слѣдуетъ думать, что этимъ легкоокисляемымъ продуктомъ является постоянно образующійся при интрамолекулярномъ дыханіи спиртъ, иначе говоря, что обязательнымъ промежуточнымъ при дыханіи продуктомъ оказывается именно это тѣло. Противъ такого пріятія говорить очень многое и прежде всего то, что спиртъ самъ по себѣ является лишь весьма плохимъ дыхательнымъ матеріаломъ для растений <sup>34)</sup>. Вполне возможно, что появленіе спирта обусловлено уже вторичными измѣненіями и перегруппировками въ частицѣ гипотетическаго первичнаго, легко окисляемаго продукта.

Сущность воззрѣнія Пфеффера состоитъ въ допущеніи, что процессъ дыханія слагается изъ двухъ независимыхъ частей, взаимное сочетание которыхъ можетъ и не быть осуществлено: именно, изъ процессовъ расщепленія и процессовъ окисленія. Разберемся нѣсколько въ фактахъ, говорящихъ за существованіе этихъ двухъ обособленныхъ процессовъ. Намъ придется прежде всего возобновить въ памяти выводы Пуріевича (стр. 322), говорящіе намъ, что образованіе углекислоты и поглощеніе кислорода и при нормальномъ дыханіи оказываются гораздо болѣе независимыми другъ отъ друга, чѣмъ это думали раньше. Укажемъ затѣмъ на установленный Палладинымъ и Петрашевской <sup>34-а)</sup> фактъ значительнаго повышенія выдѣленія углекислоты водорослью *Chlorothesium*, пробывшей нѣкоторое время въ атмосферѣ водорода и перенесенной вновь въ обычныя условія кислороднаго дыханія. Фактъ этотъ становится понятнымъ, если представить себѣ, что при интрамолекулярномъ дыханіи образовалось нѣкоторое количество какого то легко окисляемаго продукта, дальнѣйшая переработка котораго необходимо связана съ присутствіемъ кислорода.

Но если процессъ кислороднаго дыханія оказывается состоящимъ изъ двухъ обособленныхъ реакцій, вопросъ объ его причинѣ, казался бы,

<sup>34)</sup> Kostytchew 1908. Biochem. Zeitschr. 15, 164.

<sup>34-а)</sup> Petrachewski 1904. Ber. Bot. Ges. 22, 322.



не только не упрощается, а становится еще болѣе сложнымъ и труднымъ. Однако, это не такъ. Громадное число изслѣдованій послѣдняго времени, въ значительномъ большинствѣ имѣющихъ, правда, характеръ „предварительныхъ“ и нерѣдко болѣе или менѣе противорѣчащихъ другъ другу, показываютъ все съ большей и большей убѣдительностью, что и въ процессѣ дыханія, какъ и въ рядѣ процессовъ обмѣна, изученныхъ нами выше, основную, руководящую роль играютъ энзимы, т. е. вещества, приводящія къ образованію углекислоты изъ органическаго матеріала внѣ всякаго участія живой плазматической частицы. Энзимы эти не удается, какъ и зимазу, извлечь изъ содержамаго клѣтокъ, такъ какъ клѣточная оболочка нерѣдко представляетъ для нихъ непреходимую преграду<sup>35)</sup>; можетъ быть, даже, онѣ не растворимы въ водной средѣ. Объ изолированіи ихъ и выдѣленіи въ чистомъ видѣ мы еще меньше знаемъ, чѣмъ относительно гидролизующихъ энзимъ. Тѣмъ не менѣе, существованіе дыхательныхъ энзимъ установлено съ полной несомнѣнностью, при помощи методовъ, съ которыми мы уже познакомились, говоря объ энзимахъ броженія: ткани растений или сильно растираются въ ступкѣ, чтобы разрушить большую часть клѣтокъ, и затѣмъ выжимаются подъ сильнымъ давленіемъ<sup>36)</sup>, или же изслѣдователи стремятся быстро убить живыя ткани при помощи химическихъ ядовъ, вродѣ ацетона и эфира<sup>37)</sup> или наконецъ, убиваютъ клѣтки замораживаніемъ<sup>38)</sup>. При первомъ методѣ изслѣдователь имѣетъ въ своихъ рукахъ свободный отъ клѣточныхъ недѣлимыхъ сокъ, при второмъ—нетронутыя въ своей цѣльности, но уже убитыя, лишеныя жизненности, клѣтки. И въ томъ, и въ другомъ случаѣ удастся показать наличность окислительныхъ процессовъ, идущихъ даже и при полномъ отсутствіи микроорганизмовъ. Приведемъ въ качествѣ примѣра хотя бы опыты Максимова<sup>39)</sup> надъ сокомъ, выжатымъ изъ мицелія грибка *Aspergillus niger*. Въ этомъ сокѣ, послѣ прибавленія къ нему сахара, разыгрываются процессы газоваго обмѣна, вполне соотвѣтствующіе нормальному дыханію: съ одной стороны поглощается кислородъ, а съ другой—выдѣляется углекислота. „Дыханіе“ это основано на воздѣйствіи двухъ энзимъ, изъ которыхъ одна воспроизводитъ расщепленіе сахара, а другая вызываетъ дальнѣйшее окисленіе продуктовъ расщепленія; это видно уже потому, что выдѣленіе углекислоты продолжается и при замѣнѣ воздуха токомъ водорода; за то же самое говорить и быстрое, при доступѣ кислорода, паденіе дыхательнаго коэффициента  $\frac{CO_2}{O_2}$ . Фактъ этотъ объясняется, по всей вѣроятности, тѣмъ, что расщепляющая энзима легче подпадаетъ процессу разрушенія въ выжатомъ изъ растенія сокѣ, чѣмъ энзима окисляющая. Такой процессъ

<sup>35)</sup> Сравни, однако, Raciborski 1905. Bull. Acad. Crac. 668.

<sup>36)</sup> Buchner 1903. Die Zymasegärung. München.

<sup>37)</sup> Albert 1901. Cbl. Bakt. II, 7, 473.

<sup>38)</sup> Palladin 1905. Ber. Bot. Ges. 23, 240.



разрушенія энзимъ совершенно понятенъ, такъ какъ въ выжатомъ изъ клѣтокъ сокѣ находится пестрая смѣсь веществъ, среди которыхъ всегда имѣются и переваривающія бѣлки энзимы; а сами энзимы представляютъ собой, весьма возможно, легко перевариваемыя бѣлковыя вещества.

Едва ли можно теперь сомнѣваться въ тождественности расщепляющей энзимы съ зимазой, или, по крайней мѣрѣ, съ той энзимой, которая вызываетъ первыя фазы расщепленія при процессѣ спиртового броженія. Какъ показали опыты <sup>40)</sup>, зимаза чрезвычайно широко распространена въ растительномъ мѣрѣ; вмѣстѣ съ тѣмъ, было бы очень маловѣроятнымъ предположеніе, что энзима эта появляется лишь послѣ отмиранія растенія или послѣ помѣщенія его въ безкислородную атмосферу. Наоборотъ, едва ли будетъ ошибкой утвержденіе, что зимаза всегда имѣется въ клѣткахъ всѣхъ вообще растительныхъ организмовъ. И если наблюденіе показываетъ <sup>41)</sup> намъ, что у многихъ сѣмянъ послѣ ихъ убиванія путемъ измельченія тотчасъ же прекращается процессъ нормального дыханія и выступаетъ съ полной отчетливостью спиртовое броженіе, даже и при полномъ доступѣ кислорода, все это съ еще большей убѣдительностью говоритъ намъ, что первые, начальные шаги въ процессахъ дыханія и броженія приводятъ къ совершенно тождественнымъ промежуточнымъ продуктамъ. Эти первичные продукты превращаются затѣмъ, въ отсутствіи кислорода, въ спиртъ и углекислоту, а въ присутствіи этого газа подпадаютъ дальнѣйшему окисленію.

Участіе энзимъ и въ этомъ окислительномъ процессѣ, становится со дня на день все болѣе и болѣе вѣроятнымъ. Присутствіе окисляющихъ энзимъ въ растеніи было доказано еще Шёнбейномъ, а въ послѣдніе годы послужило темой для громаднаго числа изслѣдованій. Дѣятельность ихъ не должна быть приравниваема къ дѣйствию активированнаго кислорода; если бы, дѣйствительно, въ клѣткѣ находился такой химически активированный кислородъ, его окисляющему вліянію должны были бы подпадать всѣ вообще способныя къ окисленію вещества: нельзя было бы представить себѣ возможность исключительнаго окисленія сахара, при полной неприкосновенности протоплазмы и клѣточной оболочки. Окислительныя энзимы характерны, наоборотъ, своимъ специфическимъ дѣйствіемъ.

Основные представленія о работѣ этихъ энзимъ развиты въ особенностяхъ Шо да и Бахомъ <sup>42)</sup>; они представляютъ глубокой и вполне заслуженный интересъ. Изслѣдователи эти за исходный пунктъ берутъ процессы чисто химическаго, внѣ всякаго организма, окисленія само-

<sup>39)</sup> Maximow 1904. Ber. Bot. Ges. 22, 225.

<sup>40)</sup> Stoklasa 1903. цит. у Kostytchew 1912. Jahrb. wiss. Bot. 50, 158.

<sup>41)</sup> Iwanoff 1911. Ber. Bot. Ges. 29, 563 и 622.

<sup>42)</sup> Bach und Chodat 1903. Bioch. Cbl. 1, 417. Сравни также Bot. Cbl. 96, 452; Bot. Ztg. 63, II, 141.



окисляющихся (автооксидабельныхъ) веществъ, совершающагося, по всей вѣроятности, путемъ присоединенія молекулярнаго кислорода къ окисляющемуся тѣлу, съ образованіемъ изъ него перекиси. Эти перекиси (какъ и обыкновенная перекись водорода), переходя въ обычные окиси, легко отщепляютъ активный кислородъ, способный вызвать окисленіе какого либо уже трудно окисляемаго соединенія. Въ живой кѣлѣткѣ растенія роль перекиси играетъ, по представленію Шода и Баха, энзима, такъ называемая оксигеназа. Эта перекись подпадаетъ затѣмъ воздѣйствию другой энзимы, пероксидазы, вызывающей стимулированіе ея, т. е. отщепляющей отъ нея кислородъ, совершенно точно такъ же, какъ перекись водорода активируется, напр., солями желѣза; отщепляемые при этомъ атомы кислорода и идутъ на сожиганіе углеводовъ. Громадное достоинство этого представленія въ томъ, что оно старается обосновать процессъ физиологическаго сожиганія на хорошо изученныхъ явленіяхъ неорганическаго окисленія<sup>43)</sup>. Не мало, вмѣстѣ съ тѣмъ, возбуждаетъ оно и сомнѣній; укажемъ хотя бы на то, что пероксидаза оказывается, дѣйствительно, способной окислять очень многія вещества ароматическаго ряда, но обычные дыхательные матеріалы, вродѣ сахара, не могутъ быть ей окислены. Палладинъ и Костычевъ стараются устранить эти существенныя затрудненія путемъ различныхъ предположеній.

Палладинъ<sup>44)</sup> выставилъ гипотезу, по которой оксидазы окисляютъ сначала вещества ароматическаго характера, такъ называемые «дыхательные хромогены», превращающіеся при поглощеніи кислорода въ пигменты. Дѣйствительно, такіе хромогены необыкновенно широко распространены въ кѣлочномъ соку всѣхъ вообще растеній и образующіеся изъ нихъ пигменты способны легко отдавать присоединенный къ нимъ кислородъ, возстановляясь, такимъ образомъ, вновь до безцвѣтныхъ хромогеновъ. Однако, самый основной пунктъ гипотезы Палладина, состоящий въ томъ, что именно эти хромогены въ состояніи выполнить то, что оказывается недоступнымъ для остальныхъ дыхательныхъ энзимъ, т. е. окислить углеводы, кажется намъ еще слабо обоснованнымъ. Сравненіемъ своихъ хромогеновъ, какъ переносителей кислорода, съ красящими веществами крови, вплоть до приданія имъ имени «крови растеній», Палладинъ, какъ намъ кажется, не подошелъ ближе къ существу дѣла.

Костычевъ<sup>45)</sup> старается обойтись безъ хромогеновъ. Онъ думаетъ, что пероксидазы способны окислять, если не самъ сахаръ, то, во всякомъ случаѣ, гипотетическіе пока продукты его расщепленія. Въ качествѣ подтвержденія своему мнѣнію онъ приводитъ опыты съ необыкновенно сильнымъ повышеніемъ дыхательнаго процесса, наступающимъ при прибавленіи сахарнаго раствора, въ которомъ до этого бродили дрожжи. Эта вещь, по его мнѣнію, зависитъ отъ того, что въ растворѣ накапливаются промежуточные продукты, легко поддающіеся окисленію. Свое представленіе онъ защищаетъ рядомъ работъ отъ выставленныхъ противъ него возраженій<sup>46)</sup>.

<sup>43)</sup> Необходимо указать, что въ растительныхъ кѣлѣткахъ доказано присутствіе и третьей энзимы, такъ называемой каталазы. Эта энзима отщепляетъ отъ перекисей кислородъ, уничтожая, такимъ образомъ, избытокъ перекисленнаго соединенія, не приводя, однако, къ образованію активнаго кислорода. Мы не будемъ останавливаться на этой энзимѣ; сравни, между прочимъ, Zaleski, *Bioch. Zeitschr.* 33.

<sup>44)</sup> Palladin. 1904. *Bioch. Zeitschr.* 18, 151.

<sup>45)</sup> Kostytchew 1910. *Zeitschr. f. phys. Chemie* 67, 111.

<sup>46)</sup> Kostytchew und Scheloumow 1911. *Jahrb. wiss. Bot.* 50, 157. Zaleski 1912. *Biochem. Zeitschr.* 43, 1.



Подчеркнемъ еще разъ, что всѣ изложенныя выше воззрѣнія носятъ еще вполне гипотетическій характеръ. Всѣ они одинаково возлагаютъ функціи дыханія на энзимы; за живой протоплазмой остается лишь роль созидательницы этихъ энзимовъ. Прежде приписывали живой протоплазмѣ иную, гораздо болѣе существенную въ процессѣ дыханія роль. Такъ, на примѣръ, по представленію Пфлюгера, особенно развитому въ ботанической области Детмеромъ<sup>47)</sup> протоплазма сама претерпѣваетъ постоянный окислительный распадъ, непрерывно вновь регенерируясь изъ продуктовъ распада. Исчезаніе сахара въ процессѣ дыханія объяснялось, по этому представленію, уже не непосредственнымъ его окисленіемъ, а использованіемъ его на возстановленіе окисляемыхъ частей протоплазмы. Представленія эти не получили точнаго подтвержденія и не нуждаются, поэтому, и въ серьезномъ опроверженіи. Укажемъ лишь, что подлежащая нашему разсмотрѣнію явленія сожиганія неорганическихъ веществъ (глава XVII) могутъ служить однимъ изъ сильнѣйшихъ доводовъ противъ теоріи Пфлюгера. Поэтому то, затронувъ вопросъ о томъ, всегда ли въ процессѣ дыханія распадается бѣлокъ (протоплазма), мы отвѣтили на него рѣшительнымъ отрицаніемъ (стр. 329).

Процессъ спиртового броженія, т. е. образованіе спирта, присущъ не только дрожжевымъ организмамъ, проявляясь, какъ мы уже видѣли, въ опредѣленныхъ условіяхъ и у плѣсневыхъ грибовъ, и даже и у высшихъ растений. Нѣкоторыя бактеріи<sup>48)</sup> также способны образовывать спиртъ; въ ихъ обмѣнѣ веществъ это никогда, однако, не оказывается доминирующимъ въ такой степени, какъ въ обмѣнѣ дрожжей; спиртъ образуется у нихъ въ небольшихъ, сравнительно, количествахъ наряду съ другими продуктами броженія, вродѣ уксусной, муравьиной, янтарной, масляной, молочной и др. кислотъ. вмѣстѣ съ тѣмъ организмы эти оказываются способными сбраживать не одни только сахара, какъ дрожжи: они могутъ вызывать броженіе глицерина, маннита и т. п.

Чрезвычайно интересенъ процессъ образованія высшихъ спиртовъ въ процессахъ броженія, вызываемыхъ бактеріями. Образованіе сивушныхъ маселъ при винокурени, которое прежде приписывали пѣликомъ дѣятельности бактерій, основано, какъ мы уже видѣли выше, на сбраживаніи дрожжами аминокислотъ. Изъ этого не слѣдуетъ, однако, чтобы бактеріи не могли принимать широкаго участія въ процессѣ образованія этихъ соединений. Такъ, на примѣръ, Бейеринкомъ<sup>49)</sup> изученъ бациллъ, образующій пропиловый и бутиловый спирты; остановимся нѣсколько на знакомствѣ съ нимъ, такъ какъ онъ во многихъ отношеніяхъ представляетъ интересъ, какъ типичный контрастъ дрожжамъ. Этотъ *Bacillus butylicus* (*Granulobacter butylicum* Beijerinck), изображенный на рис. 43, представляетъ сравнительно крупныя палочки; онѣ переполнены углеводомъ, окрашивающимся

<sup>47)</sup> Detmer 1883. Lebrb. d. Pflanzenphysiologie. Breslau.

<sup>48)</sup> Lafar. Mykologie IV. 390. Mendel. 1909. Cbl. Bakt. II, 29, 290.



отъ іода въ синій цвѣтъ, такъ называемой гранулёзой, и въ концѣ цикла развитія образуютъ, болѣе или менѣе сильно вздуваясь посерединѣ, типичныя эндоспоры.—Въ природѣ бациллъ этотъ встрѣчается довольно обычно на зерновкахъ нѣкоторыхъ сортовъ ячменя, попадая затѣмъ въ приготовляемую изъ нихъ муку. Если оклейстеризовать такую муку короткимъ нагрѣваніемъ съ водой, споры бацилла, выносящія, безъ вреда для себя, нѣсколько минутъ кипяченія, начинаютъ проростать и быстро размножаются. При этомъ крахмалъ муки переводится при помощи выдѣляемой бацилломъ диастатической энзимы въ мальтозу, частью обрабатываемую, частью идущую на постройку тѣла организма. Процессъ броженія происходитъ съ выдѣленіемъ водорода и углекислоты въ мѣняющихся отношеніяхъ; кромѣ нихъ образуются пропиловый и бутиловый спирты. Выходъ этихъ, характерныхъ для данного организма, продуктовъ, обыкновенно не великъ, достигая лишь  $i - 3\%$  разложеннаго крахмала.



Рис. 33. *Bacillus butylicus*.  
По Бейеринку.  
Увел. около 900 разъ.

*Bacillus butylicus*, помимо специфичности въ своей бродильной способности, отличается отъ дрожжей еще и другимъ существеннымъ свойствомъ: онъ оказывается строгимъ анаэробомъ. Для того чтобы вызвать бутиловое броженіе, нужно принять мѣры къ тщательному удаленію изъ питательнаго субстрата слѣдовъ кислорода, такъ какъ при культурѣ, наприимѣръ, въ пивномъ суслѣ, уже незначительныхъ слѣдовъ кислорода достаточно, чтобы значительно ослабить или задержать его развитіе. Бейеринкъ удалялъ большую часть кислорода при помощи воздушнаго насоса и пропусканія тока водорода, поглощая остатки легко окисляющимся веществомъ (гидросѣрнистокислымъ натріемъ). При достигнутомъ, такимъ образомъ, полномъ отсутствіи свободнаго кислорода бациллъ начиналъ безпрепятственно размножаться, вызывая, вмѣстѣ съ тѣмъ, оживленный процессъ броженія. Впрочемъ, и въ присутствіи минимальныхъ, правда, количествъ кислорода оказывалось возможнымъ развитіе организма, нѣсколько отличавшагося по формѣ отъ строго анаэробной расы и не образывавшаго въ этихъ условіяхъ споръ. На важный вопросъ, имѣемъ ли мы здѣсь дѣло съ организмомъ, способнымъ обходиться совершенно безъ кислорода, иначе говоря, безъ признаковъ нормальнаго дыханія, Бейеринкъ<sup>49)</sup> отвѣчаетъ отрицательно, хотя ему и удалось провести другъ за другомъ цѣлыхъ семь культуръ этого бацилла въ средѣ, лишенной кислорода, получивъ при этомъ размноженіе отъ одной клѣтки на нѣсколько милліоновъ, а не съ 1 на 20 или 30, какъ у дрожжей. Основаніемъ этому является для Бейеринка наблюденія надъ бациллами въ культурѣ подъ покровнымъ стекломъ. Способныя передвигаться бактеріи выскиваютъ себѣ мѣста съ наиболѣе благо-

<sup>49)</sup> Beiyerinck 1894. Archives néerlandaises 29. 1; 1899. Arch. néerl. (2) 2; Centr. Bakt. 1900. II, 6, 341.



пріятной для нихъ концентраціей кислорода, образуя въ нихъ особенно замѣтныя скопленія; если каплю жидкости съ такими бактеріями помѣстить на предметномъ стеклѣ и покрыть покровнымъ, доступъ кислорода окажется значительно затрудненнымъ, и количества его, находящіяся въ растворѣ, быстро убывающими отъ периферіи покровнаго стеклышка къ его центру. Соотвѣтственно этому намѣчается и распредѣленіе подвижныхъ организмовъ: аэробныя бактеріи скопляются у краевъ стекла, анаэробы стремятся къ его центру; *Bacillus butylicus* занимаетъ нѣкоторое среднее положеніе, на нѣкоторомъ разстояніи отъ края стекла, гдѣ господствуетъ сравнительно низкое, но не минимальное парціальное давленіе кислорода. На другихъ питательныхъ субстратахъ, какъ на примѣръ на 1% растворѣ пептона съ  $\frac{1}{2}$ % крахмального клейстера, организмъ этотъ развивается, вызывая броженіе, и при нѣкоторомъ доступѣ кислорода; лишь въ пивномъ суслѣ онъ даетъ цѣлые ряды поколѣній вполне безъ кислорода. Бейеринкъ думаетъ, поэтому, что въ пивномъ суслѣ имѣется запасъ какимъ то образомъ связаннаго, но доступнаго бациллу кислорода; онъ считаетъ вообще, что всѣ такъ называемые облигатные анаэробы на самомъ дѣлѣ нуждаются въ небольшихъ количествахъ кислорода, иначе говоря, что нѣтъ вообще организма, который могъ бы вполне обходиться безъ этого газа.

Если бы даже Бейеринкъ и былъ правъ, то и тогда различіе между аэробами и анаэробами, или, если сохранить терминологию Бейеринка, между аэрофилами и микроаэрофилами остается немаловажнымъ: поглощеніе кислорода послѣдними всетаки настолько мало, что оно не можетъ обусловить сколько нибудь значительный, съ точки зрѣнія добычи энергіи, дыхательный процессъ; необходимымъ вспомогательнымъ энергетическимъ процессомъ безусловно должно служить броженіе. Вполнѣ возможно, что нѣкоторыя функціи организма могутъ совершаться исключительно лишь при кислородномъ дыханіи, а для осуществленія другихъ оно можетъ быть замѣнено и бродильнымъ процессомъ.

Возрѣнія Бейеринка представляются намъ, однако, не вполне обоснованными. Противъ него говоритъ, на примѣръ, рядъ точныхъ изслѣдованій надъ бактеріями маслянокислаго броженія. Такъ, Виноградскимъ<sup>50)</sup> былъ изолированъ изъ почвы одинъ изъ такихъ организмовъ, названный имъ *Clostridium Pasteurianum*; намъ придется имѣть съ нимъ дѣло и нѣсколько ниже (глава XVIII), такъ какъ онъ выдѣляется способностью ассимилировать свободный азотъ атмосферы. Въ морфологическомъ отношеніи организмъ этотъ очень близокъ къ Бейеринковскому *Granulobacter butylicum*, давая такія же веретенообразно—раздутыя формы при спорообразованіи и накопляя при этомъ гранулезу; въ то же время намѣчается и рядъ характерныхъ отличій, на которыхъ мы, впрочемъ, не станемъ останавливаться. Для насъ важнѣе въ настоящую минуту фізіологическія функціи этого организма. Получая

<sup>50)</sup> Winogradsky 1895. Archives sc. biologiques. Pétersbourg. 3; 1902. Cbl. Bakt. II, 9, 43.



подходящее минеральное и азотистое питаніе, этотъ бациллъ сбраживаетъ большинство углеводовъ до уксусной и масляной кислотъ, образуя въ то же самое время углекислоту и водородъ; половина разлагаемаго сахара превращается въ кислоты, половина оказывается превращенной въ газы. Весь этотъ бродильный процессъ былъ осуществленъ въ одномъ изъ опытовъ Виноградскаго <sup>51)</sup> въ 20 другъ за другомъ слѣдующихъ поколѣнійхъ, развивавшихся при полномъ отсутствіи кислорода. По новѣйшимъ даннымъ, такія бактеріи способны развиваться и въ присутствіи кислорода <sup>52)</sup>; съ другой стороны, однако, установлено съ полной несомнѣнностью существованіе анаэробовъ, развивающихся въ длинномъ рядѣ поколѣній безъ намека даже и на слѣды кислорода <sup>53)</sup>.

Организмы, образующіе масляную кислоту, изучены довольно разносторонне. Физиологическое ихъ отличіе отъ *Clostridium Pasteurianum*, помимо отсутствія способности ассимилировать газообразный азотъ, состоитъ въ меньшей разборчивости по отношенію къ бродильному матеріалу (кромѣ сахара сбраживаются, напр., спирты, вродѣ маннита, и полисахариды) и появленіи новыхъ продуктовъ броженія (наряду съ масляной кислотой накапливается и бутиловой спиртъ) <sup>54)</sup>. Многія изъ этихъ формъ оказываются такими же строгими анаэробами, какъ и *Clostridium Pasteurianum*; отношеніе къ кислороду двухъ такихъ формъ подробно изслѣдовано Худяковымъ <sup>55)</sup>. На вегетативной стадіи развитія организмы эти, которыя получили отъ Худякова названіе *Clostridium butyricum* и *Bactridium butyricum*, сильно страдаютъ уже отъ кратковременнаго пребыванія въ атмосферѣ обыкновеннаго воздуха, а при болѣе продолжительномъ—совершенно отмирають. Даже споры ихъ, въ концѣ концовъ, погибають подѣ въздѣйствіемъ свободнаго кислорода. Небольшія концентрации кислорода выносятся, однако, этими организмами безъ всякаго вреда. Такъ, *Bactridium butyricum* хорошо развивается въ атмосферномъ воздухѣ, разрѣженномъ до 5 мм. давленія, а *Clostridium*—даже и при 10 мм.

Такимъ образомъ, можно считать несомнѣннымъ существованіе строгихъ анаэробныхъ организмовъ, не страдающихъ отъ небольшихъ количествъ кислорода въ окружающей средѣ, но, вмѣстѣ съ тѣмъ, способныхъ развиваться и при полномъ отсутствіи этого газа. Но такая жизнь безъ кислорода оказывается возможной лишь тогда, когда въ распоряженія анаэроба оказывается подходящее, способное сбраживаться, вещество. Иначе такой организмъ неминуемо погибаетъ. Если броженіе

<sup>51)</sup> Winogradsky 1895. Цит. въ сноскѣ 50; стр. 38.

<sup>52)</sup> H. Pringsheim 1908. Cbl. Bakt. II, 21, 673.

<sup>53)</sup> A. Meyer. 1909. Cbl. Bakt. (I Abt. Orig.) 49, 305.

<sup>54)</sup> Правъ ли Бредеманъ, утверждая, что всѣ эти бактеріи въ сущности одинаковы, или нѣтъ, трудно сказать. Bredemann 1909. Cbl. Bakt. (II) 22.

<sup>55)</sup> Chudjakow. 1896. Zur Lehre von der Anaerobiose. (Ref. Poterpta Rothert. Cbl. Bakt. 1898. (II) 4, 339).



представляет собой замѣну дыханія, можно было бы выставить предположеніе, что и въ бродильномъ процессѣ организмъ получаетъ необходимый ему кислородъ,—правда не въ газообразномъ, а въ связанномъ видѣ, въ формѣ того или другого соединенія. Дѣйствительно, нетрудно показать, что при всѣхъ броженіяхъ имѣютъ мѣсто и процессы восстановления.

Такъ, напримѣръ, бродильными организмами легко отщепляется непрочно связанный оксигемоглобиномъ кислородъ; при этомъ происходитъ уже знакомое намъ по спиртовому броженію (стр. 348) восстановление оксигемоглобина до гемоглобина. Характерны также восстановления индигокармина и метиленаблау до соответственныхъ лейкобазъ. Брозяція жидкости, подкрашенные какимъ либо изъ этихъ красящихъ веществъ, быстро обезцвѣчиваются, если устранить доступъ кислорода, и вновь окрашиваются въ синій цвѣтъ, если встряхивать ихъ на воздухѣ. При масляно-кислому броженію поглощается и атмосферный кислородъ, если только его концентрація не выходитъ за опредѣленные безвредные предѣлы <sup>55)</sup>. Многимъ возбудителямъ броженій присуща также способность отщеплять и сравнительно прочно связанный кислородъ; этимъ путемъ, напримѣръ, происходитъ восстановление въ природѣ нитратовъ и сульфатовъ. На этихъ двухъ процессахъ мы и остановимся теперь, тѣмъ болѣе, что они имѣютъ существенное значеніе въ жизненномъ круговоротѣ вещества на земной поверхности.

Восстановленіе сѣрнокислыхъ солей (сульфатовъ) особенно замѣтно въ прѣсноводномъ илѣ и на днѣ морскихъ бассейновъ <sup>56)</sup>. Микробъ *Microspira desulfuricans* и близкая къ нему форма, живущія въ илѣ, образуютъ изъ сѣрнокислыхъ солей сѣроводородъ, доходившій въ одномъ изъ опытовъ Дельдена до громаднаго содержанія въ 0.952 гр. на литръ воды. Освобождающійся при этомъ кислородъ оказывается потомъ цѣликомъ въ видѣ углекислоты, образующейся въ бескислородномъ пространствѣ за счетъ необходимаго для организма органическаго матеріала.—Кромѣ сульфатовъ собственно, нѣкоторыя бактеріи восстанавливаютъ и тиосульфаты; сами дрожжи образуютъ изъ тиосульфатовъ и сульфатовъ (сѣрнокислыхъ солей) сѣроводородъ.

Можно было бы думать, что эти явленія восстановления зависятъ отъ образующагося при броженіи водорода или какого либо другого энергичнаго восстановителя, вродѣ метана (сравни стр. 364). Весьма возможно, что вещества эти могли бы, въ моментъ образованія, вызывать восстановление и сульфатовъ, совершенно точно также, какъ вызываютъ они восстановление и указанныхъ выше легко восстанавливаемыхъ веществъ. Однако, для дрожжей, напримѣръ, образованіе водорода или метана не только не доказано экспериментально, но и невѣроятно съ чисто теоретической точки зрѣнія. Съ другой стороны много бактерій, образующихъ въ большихъ количествахъ водородъ и обезцвѣчивающихъ при этомъ растворъ индигокармина, не восстанавливаютъ сульфатовъ. Наконецъ, нѣ-

<sup>56)</sup> van Delden. 1903. Cbl. Bakt. II. 11, 81.



которыя бактеріи, характерныя переводомъ сульфатовъ въ сѣрнистый водородъ, оказываются неспособными редуцировать гораздо легче поддающіеся возстановительному процессу нитраты. Всѣ эти факты говорятъ за то, что возстановленіе совершается въ клѣткѣ при помощи какихъ то вполне специфическихъ агентовъ <sup>57)</sup>). Вѣроятность участія въ этихъ процессахъ энзимъ поддерживается данными Гана <sup>58)</sup>), по которымъ процессы возстановленія идутъ одинаково и въ убитыхъ и въ живыхъ клѣткахъ. Опыты эти были воспроизведены съ дрожжевымъ сокомъ, съ сушенымъ препаратомъ дрожжей (ацетоновыя дрожжи) и съ убитыми бактеріальными организмами.

Точно также, какъ при возстановленіи сульфатовъ и другихъ солей, сѣра оказывается уже въ другихъ, непригодныхъ для большинства растений, соединеніяхъ, и нитраты при возстановленіи переходятъ въ группировки, сравнительно плохо или совсѣмъ не утилизируемыя высшими растениями. Нитраты превращаются, съ промежуточнымъ образованіемъ нитритовъ, въ амміакъ, или же редуцируются вплоть до газообразнаго азота; иногда конечнымъ продуктомъ ихъ возстановленія оказываются окись и закись азота <sup>59)</sup>). Наиболѣе распространеннымъ среди микроорганизмовъ процессомъ является, повидимому, образованіе амміака. Благодаря поглотительной способности почвы съ возникновеніемъ амміака не связано еще потери азота для сельскаго хозяина; иначе обстоитъ дѣло, когда образуется уже свободный азотъ. Процессъ его образованія, или такъ называемая „денитрификація“ въ узкомъ смыслѣ слова, повидимому также часто встрѣчается въ природѣ. Генсенъ <sup>60)</sup> наблюдалъ развитіе бактерій, отщепляющихъ азотъ въ условіяхъ недостаточнаго притока кислорода и способныхъ, вмѣстѣ съ тѣмъ, къ анаэробіозу лишь въ присутствіи солей азотной кислоты. Очевидно, что они заимствуютъ необходимый для нихъ кислородъ изъ частицы селитры; это станетъ еще болѣе вѣроятнымъ, если мы вспомнимъ изслѣдованія Маасена <sup>61)</sup>), показавшаго, что богатыя кислородомъ соединенія, вроде хлорноватистыхъ солей, сильно задерживаютъ разложеніе селитры. Можно думать, что эти соли могутъ замѣнять собой нитраты, представляя собой источникъ кислорода; своимъ присутствіемъ они предохраняютъ, такимъ образомъ, отъ разложенія соли азотной кислоты. Различными изслѣдователями была констатирована, однако, возможность денитрификаціи и при полномъ доступѣ кислорода; фактъ этотъ стоитъ, повидимому, въ рѣзкомъ противорѣчій съ только что развитымъ возрѣніемъ на сущность процесса. Но если мы вспомнимъ, что дрожжи продолжаютъ образовывать спиртъ и при самомъ избыточномъ притокѣ кислорода, мы должны будемъ признать допустимость существованія и такихъ бактеріальныхъ

<sup>57)</sup> Omelianski. 1904. вѣ Lafar, Mykologie III, 217.

<sup>58)</sup> См. Buchner, 1903. Die Zymasegärung. München.

<sup>59)</sup> Сравни Jensen въ Mykologie Lafar'a III, 182. Iterson 1904. Cbl. Bakt. II. 12. 106. Lebedeff 1911. Ber. Bot. Ges. 29, 327.

<sup>60)</sup> Jensen 1898—99. Cbl. Bakt. II, 4, 401; 5, 716.

<sup>61)</sup> Maassen 1901. Arb. Kais. Ges.-Amt. 18, 1.



организмовъ, которые продолжаютъ, въ силу привычки, отщеплять кислородъ изъ соединений азота даже и тогда, когда газъ этотъ находится въ ихъ распоряженіи и въ газообразномъ видѣ. Изслѣдованія Маасена показываютъ намъ, что среди бактерій имѣется группа специфическихъ денитрификаторовъ, вызывающихъ этотъ процессъ при всякихъ условіяхъ; имъ можно противопоставить бактерій, вызывающихъ денитрификацію лишь при вполне опредѣленныхъ внѣшнихъ условіяхъ существованія; число денитрификаторовъ специалистовъ, конечно, сравнительно невелико, между тѣмъ какъ способность къ случайной денитрификаціи, повидимому, очень широко распространена. Ближайшую причину возстановленія какъ нитратовъ, такъ и сульфатовъ надо искать, по всей вѣроятности, въ дѣятельности энзимъ.

По даннымъ Бейеринка <sup>62)</sup> лишь сравнительно немного бактерій образуютъ при денитрификаціи одинъ газообразный азотъ; въ большинствѣ же случаевъ преобладающимъ по количеству продуктомъ является закись азота; но такъ какъ подъ воздѣйствіемъ другихъ бактеріальныхъ формъ и этотъ газъ превращается, при поглощеніи кислорода, въ свободный азотъ, въ природѣ и культурахъ нерѣдко онъ и получается почти совершенно чистымъ.

Между поглощеніемъ кислорода окисей для окисленія сахара и распадомъ его на спиртъ и углекислоту или масляную кислоту, водородъ и углекислоту, нѣтъ, по существу, глубокаго различія. Примыкая къ возрѣніемъ Пастера, можно и въ этихъ процессахъ распада видѣть переносъ кислорода, совершающійся уже въ частицѣ распадающагося вещества, отъ одного углероднаго атома къ другому. Съ этой точки зрѣнія всякій процессъ дыханія или броженія будетъ окисленіемъ. Но между тѣмъ какъ для такъ называемыхъ окислительныхъ броженій, дающихъ начало различнымъ органическимъ кислотамъ, необходимо, какъ и для нормальнаго дыханія, присутствіе свободного кислорода, броженія, связаннаго съ распаденіемъ частицы вещества, осуществляются и въ отсутствіи кислорода.

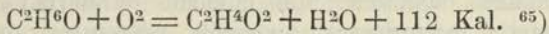
При дальнѣйшемъ разсмотрѣніи бродильныхъ процессовъ мы ограничимся лишь самымъ необходимымъ. Главное наше вниманіе мы обратимъ на изслѣдованіе процесовъ, въ теченіе которыхъ сложные продукты жизнедѣятельности животныхъ или растительныхъ организмовъ переводятся низшими существами въ болѣе простые соединенія, способныя вновь служить высшимъ растениямъ въ качествѣ питательнаго матеріала. За подробностями мы отсылаемъ интересующихся къ Микологіи Лафара.

Начнемъ со спирта, образующагося при сбраживаніи сахара жизнедѣятельностью дрожжей; укажемъ, прежде всего, что съ нимъ можно встрѣтиться не только при искусственномъ производствѣ его при пивовареніи, винокуреніи или винодѣліи, но что и въ естественныхъ условіяхъ онъ появляется всюду, гдѣ только окажутся доступные дрожжамъ

<sup>62)</sup> Beijerinck. 1910. Cbl. Bakt. 25, 30.



сахаристые соки. На поверхности зрѣлыхъ плодовъ, въ вытекающемъ изъ пораненій стволонъ деревьевъ сокѣ быстро поселяются дрожжевые или иные грибки, вызывающіе спиртовое броженіе. Въ числѣ образующихся при этомъ продуктовъ, одинъ изъ нихъ, углекислота, является уже вполне окисленнымъ тѣломъ, для использованія котораго въ растеніи необходимо уже затратить нѣкоторое количество энергіи (сравни стр. 209); этотъ продуктъ уже не можетъ служить поэтому источникомъ энергіи для какого бы то ни было организма. Другой продуктъ спиртоваго броженія, спиртъ, сравнительно съ сахаромъ, бѣденъ кислородомъ и можетъ быть использованъ опредѣленными организмами для добычи энергіи <sup>63</sup>). Намъ уже приходилось указывать выше, что спиртъ можетъ служить для многихъ грибковъ источникомъ углерода; весьма вѣроятно, также, что они примѣняютъ его не только въ качествѣ строительнаго матеріала, но и сжигаютъ въ процессѣ дыханія. Особенно яркій примѣръ такого сожиганія представляютъ уксусныя бактеріи <sup>64</sup>), окисляющія спиртъ до уксусной кислоты. Процессъ этотъ идетъ приблизительно по формулѣ:



иначе говоря, для осуществленія уксуснаго броженія необходимо обильный притокъ свободнаго кислорода. Углекислоты при этомъ, во всякомъ случаѣ въ началѣ, совершенно не образуется, такъ что нормальнаго дыханія не бываетъ вовсе; лишь послѣ того какъ будетъ потребленъ весь спиртъ, перерабатывается дальше и уксусная кислота, давая уже углекислоту (общность этого процесса для всѣхъ уксусныхъ бактерій находится подъ сомнѣніемъ). Нельзя сказать съ полной увѣренностью, какую роль играетъ въ жизни организма это образованіе уксусной кислоты: имѣетъ ли здѣсь основное значеніе подкисленіе субстрата, исключаящее конкурентовъ, или же организмъ, сжигая спиртъ въ кислоту, используетъ выделяющуюся при этомъ энергію. Последнее кажется намъ маловѣроятнымъ, такъ какъ тогда была бы несбыточима остановка процесса на стадіи уксусной кислоты; за первое, біологическое, толкованіе говоритъ, между прочимъ, и то обстоятельство, что уксусныя бактеріи выдерживаютъ гораздо большія концентраціи уксусной кислоты, чѣмъ другіе организмы.—Во всякомъ случаѣ, своеобразная дѣятельность этихъ бактерій обусловлена опять таки присутствіемъ специфической энзимы <sup>66</sup>).

Въ развитіи своемъ уксусныя бактеріи не связаны исключительно лишь съ однимъ спиртомъ: ихъ обменъ можетъ быть основанъ и на окисленіи цѣлаго ряда другихъ соединеній; такъ, на примѣръ, они окисляютъ высшіе спирты въ соответственныя кислоты жирнаго ряда, про-

<sup>63</sup>) Мы уже указывали на стр. 350, что высшія растенія не способны перерабатывать спирта.

<sup>64</sup>) Сравни Ноуер 1898. Ref. въ Jahresbericht Koch'a 9, 242. Henneberg 1898 Koch's Jahresbericht 9, 249 и 251.

<sup>65</sup>) Kruse, Mikrobiologie, стр. 669.

<sup>66</sup>) Buchner und Meisenheimer 1903. Ber. Chem. Ges. 36, 634. Buchner 1907. Cbl. Bakt. II, 18, 312.



пиловый спиртъ въ пропионовую кислоту, бутиловый спиртъ въ масляную кислоту; нѣкоторыя изъ нихъ окисляютъ и глюкозу до глюконовой кислоты, маннитъ до фруктозы, сорбитъ въ сорбозу. Кромѣ того для многихъ уксусныхъ бактерий было установлено образованіе щавелевой кислоты изъ сахара и многихъ другихъ органическихъ соединений, но не изъ спиртовъ<sup>67)</sup>. Сахаръ представляетъ собой хорошій источникъ углерода для питанія уксусныхъ бактерий и можетъ быть использованъ для роста совмѣстно со всякимъ источникомъ азота; ростъ этихъ бактерий можетъ идти, если нѣтъ подходящаго бродильнаго матеріала, и безъ всякихъ явленій броженія; характерно, что даже многія кислоты, какъ, напримѣръ, уксусная, могутъ служить питательнымъ матеріаломъ, между тѣмъ какъ спиртъ для уксусныхъ бактерий играетъ роль лишь бродильнаго матеріала.

Если процессъ дальнѣйшаго сжиганія уксусной кислоты не выполняется самими уксусными бактеріями, за него берется широко распространенный въ природѣ организмъ, такъ называемый *Saccharomyces Mycoderma*; такимъ образомъ, при помощи смѣняющей другъ друга дѣятельности трехъ организмовъ, дрожжей, уксусныхъ бактерий и микодермы сахаръ переводится въ тѣ самые конечные продукты, которые образуетъ каждое высшее растеніе въ процессѣ нормальнаго дыханія.

Описанныя расщепленія представляютъ собой далеко не единственный путь, по которому можетъ пойти разложеніе сахара и близкихъ къ нему углеводовъ подъ влияніемъ жизнедѣятельности микроорганизмовъ въ природѣ. Такъ, напримѣръ, часто наблюдается образованіе молочной кислоты или различныхъ кислотъ жирнаго ряда. Описаны цѣлыя десятки бактерий, образующихъ молочную кислоту въ качествѣ побочнаго продукта; нѣкоторыя изъ нихъ образуютъ эту кислоту уже въ такомъ количествѣ, что можно говорить о молочно-кислому броженіи. При этомъ глюкоза расщепляется или, какъ въ случаѣ *Bacillus lactis acidi*, на 2 частицы прагой молочной кислоты, или же даетъ начало, какъ при развитіи *Bacillus acidificans longissimus*, двумъ частицамъ лѣвой молочной кислоты. Формула броженія  $C_6H_{12}O_6 = 2C_3H_6O_3 + 15 \text{ Kal.}$ <sup>68)</sup> говоритъ намъ, что это расщепленіе связано съ освобожденіемъ энергіи. Является ли это, сравнительно небольшое, количество энергіи основной цѣлью процесса, или сущность его лежитъ опять таки въ исключеніи конкурирующихъ микроорганизмовъ, нельзя сказать сколько нибудь опредѣленно.

Изъ числа жирныхъ кислотъ, образуемыхъ изъ сахара жизнедѣятельностью организмовъ, мы уже упоминали двѣ, именно уксусную и масляную, какъ продуктъ обмѣна *Clostridium Pasteurianum*. Укажемъ мимоходомъ, что весьма часто при такъ называемыхъ маслянокислыхъ броженіяхъ образуется и муравьиная кислота; нѣкоторые изслѣдователи указываютъ на образованіе кислотъ и съ большимъ числомъ углеродныхъ атомовъ, вродѣ пропионовой и даже пальмитиновой. Весьма возможно, что

<sup>67)</sup> Banning 1902. Cbl. Bakt. II 8, 395.

<sup>68)</sup> Kruse. Mikrobiologie, стр. 686.



число этихъ кислотъ значительно возрастетъ, если на ихъ открытіе будетъ обращено достаточно вниманія.—Небезынтересно, что и у анаэробовъ изъ міра животныхъ, именно у кишечныхъ паразитовъ изъ рода *Ascaris*, отмѣчено Вейнландомъ <sup>69)</sup> образование кислотъ—валериановой и капроновой.

Выше мы указывали уже, что многіе возбудители маслянокислаго броженія въ обмѣнѣ своемъ используютъ не только сахара, а разрушаютъ и различные полисахариды, вродѣ крахмала и целлюлозы. Переработка послѣдней, являющейся главнымъ отбросомъ, остающимся послѣ отмиранія растений, должна представить для насъ особенный интересъ. Къ числу бактерій, вызывающихъ разрушеніе клѣтчатки, относится изученный Омелянскимъ <sup>70)</sup> чрезвычайно тонкій бациллъ (0.2  $\mu$  толщиной), образующій круглыя споры во вздутіи одного изъ концовъ палочки, но не дающій синяго окрашиванія съ тинктурой іода. Его культура удается, въ условіяхъ полнаго анаэробіоза, въ минеральномъ питательномъ растворѣ со шведской фильтровальной бумагой въ качествѣ источника углерода, солью амміака, какъ источника азота, и мѣломъ для нейтрализаціи образующейся при броженіи кислоты. Бумага становится сначала прозрачной а затѣмъ, по истеченіи нѣсколькихъ мѣсяцевъ, растворяется нацѣле, распадаясь на уксусную, масляную и слѣды другихъ кислотъ жирнаго ряда, углекислоту и водородъ. Въ одномъ изъ опытовъ, напримѣръ, получились слѣдующіе выходы изъ 3.35 граммовъ клѣтчатки:

2.240 гр. уксусной и масляной кислотъ (въ разл. относит. колич).  
0.972 гр. углекислоты  
0.014 гр. водорода.

Такимъ образомъ, клѣтчатка, ежегодно отлагаемая въ громадныхъ количествахъ высшими растеніями и уже не используемая, по большей части, ими, снова вводится къ круговоротъ веществъ организованнаго міра; благодаря этимъ бактеріямъ громадные количества углерода, которыя иначе лежали бы совершенно непроизводительно или понемногу обращались бы въ гумусъ, торфъ или уголь, становятся снова доступными для жизненнаго обмѣна организмовъ. Указанный бациллъ является единственнымъ агентомъ разрушенія клѣтчатки. Уже не разъ высказывались утвержденія, что при расщепленіи целлюлозы получается и метанъ; за это говорило и обычное присутствіе этого газа въ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ разложеніе клѣтчатки идетъ особенно быстрымъ темпомъ. Омелянскому удалось открыть и возбудителя этого метаннаго броженія клѣтчатки; это бациллъ, очень похожій на ранѣе упомянутаго возбудителя водороднаго броженія углекислоты, но еще тоньше и нѣжнѣе его. Культура его возможна на тѣхъ же самыхъ питательныхъ субстратахъ,

<sup>69)</sup> Weinland. 1901. Zeitschr. f. Biologie 24, 33. Сравни также Weinland 1904. Zeitsch f. Biol. 27, 113.

<sup>70)</sup> Omelianski. 1902. СЫ. Bakt. II, 8, 193.



какъ и культура бацилла водороднаго броженія клѣтчатки, но въ числѣ продуктовъ, кромѣ уксусной и масляной кислоты и углекислоты, оказывается еще и метанъ. Въ одномъ изъ опытовъ Омелянскаго изъ 2.0065 гр. целлюлезы, исчезнувшихъ въ теченіе броженія, образовалось:

метана . . . . .	0.1372 гр.
углекислоты . . . . .	0.8678 „
летучихъ кислотъ . . . . .	1.0223 „
<hr/>	
Всего . . . . .	2.0273 гр.

Такимъ образомъ, почти 50% продуктовъ бродильнаго процесса приходится на летучія кислоты; въ числѣ ихъ главное мѣсто занимаетъ уксусная кислота, появляющаяся примѣрно въ девятикратномъ, по сравнению съ масляной кислотой, количествѣ.

Въ природѣ возбудители „водороднаго“ и „метаннаго“ броженія клѣтчатки обыкновенно встрѣчаются совмѣстно; изолированіе ихъ въ чистомъ другъ отъ друга видѣ представляетъ весьма нелегкую задачу. Пока Омелянскимъ не была достигнута полная изоляція этихъ микробовъ, въ культурахъ накопились продукты жизнедѣятельности обоихъ организмовъ, причемъ преобладалъ то одинъ ходъ процесса, то другой. Весьма вѣроятно, что различные результаты, получаемые при изученіи и другихъ бродильныхъ процессовъ, нерѣдко зависятъ отъ примѣненія нечистыхъ культуръ; изслѣдованія Омелянскаго <sup>71)</sup> являются, поэтому, чрезвычайно важными съ чисто методологической точки зрѣнія.

Кромѣ этихъ двухъ микробовъ, разрушающихъ целлюлезу, были описаны еще два другихъ типа; къ одному относятся организмы, вызывающіе процессъ денитрификаціи <sup>72)</sup>, къ другому же—такъ называемые теплолюбые или термофилы <sup>73)</sup>. Въ качествѣ продуктовъ броженія у первыхъ образуется лишь CO<sup>2</sup>; термофилы же даютъ начало метану, водороду, углекислотѣ, муравьиной и уксусной кислотамъ; существуютъ также указанія на бактеріальныя формы, вегетирующія паразитно на водяныхъ растеніяхъ <sup>74)</sup>, но еще не изученныя съ точки зрѣнія обмена.

Прингсхейму удалось, примѣняя антисептики, задержать бродильную дѣятельность этихъ организмовъ, не нарушая, вмѣстѣ съ тѣмъ, работы ихъ гидролитическихъ энзимъ. Оказалось, что целлюлеза сначала превращается въ дисахаридъ „целлобיוзу“, расщепляемый далѣе до глюкозы. У термофильныхъ бактерій, отличающихся своей энергичной дѣятельностью, такое изолированіе энзимъ въ ихъ работѣ достигалось простымъ пониженіемъ температуры. Въ обыкновенныхъ же условіяхъ

<sup>71)</sup> Omelianski 1902, цит. въ сноскѣ 70; 1904. Cbl. Bakt. II, II, 369.

<sup>72)</sup> Iterson, 1904, Cbl. Bakt. II, II, 689.

<sup>73)</sup> Pringsheim 1912. Cbl. Bakt. II, 35. 308. Kronlik. ibidem. 1912. 36, 339.

<sup>74)</sup> Merker 1912. Cbl. Bakt. II, 31, 578.



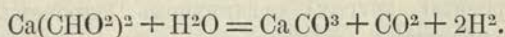
образующіеся сахара сбраживаются такъ быстро, что присутствія ихъ уже не удается отмѣтить.

Наряду съ целлюлезой въ составъ клѣточной оболочки входятъ и такъ называемые пектины. Высшія растенія не пускаютъ ихъ, какъ и клѣтчатку, въ оборотъ, сбрасывая ихъ вмѣстѣ съ опадающей листвою, вѣтвями и т. п.; въ почвѣ и въ водѣ ихъ ждетъ цѣлая группа бактерій—специалистовъ, использующихъ ихъ въ качествѣ питательнаго матеріала. Виноградскій и Беренсъ<sup>75)</sup> показали, что „пектиновое“ броженіе вызывается въ природѣ особыми бактеріями, по всей вѣроятности принадлежащими къ группѣ возбудителей маслянокислаго броженія; къ сожалѣнію мы не знаемъ ничего о продуктахъ вызываемаго ими процесса. Пектиновые вещества растворяются также многими грибами (Mucor).—Раствореніе пектиновыхъ веществъ играетъ крупную роль въ техникѣ обработки волоконъ льна и конопли, такъ какъ изолированіе волоконъ у этихъ растеній возможно лишь послѣ того, какъ матеріалъ былъ подвергнутъ пективному броженію, приводящему къ растворенію срединной пластинки клѣточныхъ стѣнокъ<sup>76)</sup>.

Мы видимъ, такимъ образомъ, что, совершенно подобно образующемуся при спиртовомъ броженіи дрожжей спирту, перерабатываемому затѣмъ различными другими организмами, оказываются использованными и продукты другихъ разнообразныхъ бродильныхъ процессовъ.

На процессѣ использованія растительными организмами восстановленныхъ соединений, вроде  $\text{H}_2\text{S}$ ,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{H}$  и  $\text{CH}_4$ , мы остановимся въ слѣдующей главѣ.

Процессъ дальнѣйшей переработки масляной кислоты, повидимому, ближе еще не изученъ. За то мы хорошо знакомы съ анаэробнымъ расщепленіемъ муравьиной кислоты, изученнымъ Омелянскимъ<sup>77)</sup>; распадъ ея известковой соли совершается по уравненію:



Такимъ образомъ, въ возбудителѣ этого броженія, *Bacterium formicum*, мы имѣемъ организмъ, способный использовать простѣйшее мыслимое органическое соединеніе, имѣя, правда, въ своемъ распоряженіи и пептонъ. Любопытно, что бактерія эта оказывается неспособной къ утилизаціи близкихъ къ муравьиной кислотѣ жирнаго ряда, но легко разлагаетъ сахара и многоатомные спирты. Такъ, изъ маннита и дульцита въ культурахъ Омелянскаго образовывались, наряду съ углекислотой и водородомъ,—этиловый спиртъ, уксусная кислота, муравьиная кислота и въ особенности молочная, а иногда и янтарная кислота.—Такимъ образомъ и эти высшіе спирты оказываются способными сбра-

<sup>75)</sup> Winogradsky 1893. Compt. rend. 121, 742. Behrens 1902. Cbl. Bakt. II 8, 114.

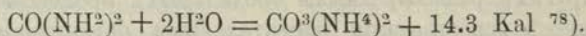
<sup>76)</sup> Сравн. Lafar, Mykologie III, 269.

<sup>77)</sup> Omelianski 1904. Cbl. Bakt. II, 11., 177.



живаться. Отмѣтимъ, что и для глицерина было установлено ображиваніе его нѣкоторыми организмами.

Разсмотрѣвъ переработку въ процессахъ броженія важнѣйшихъ безазотистыхъ органическихъ веществъ, перейдемъ къ соединеніямъ, содержащимъ въ частицѣ своей азотъ. Какъ намъ уже не разъ приходилось говорить, растеніе обращается съ азотистымъ запасомъ чрезвычайно экономно. Выдѣленіе азота въ отбросы въ видѣ амміака наступаетъ только у грибовъ и то лишь тогда, когда въ распоряженіи ихъ оказываются исключительно одни азотистые питательные продукты. Въ экскрементахъ животныхъ мы имѣемъ, наоборотъ, громадные количества выдѣляемаго въ качествѣ отброса азота; особенно богата азотистыми соединениями моча животныхъ: въ ней содержится мочевины, мочева и гиппуровая кислоты. Всѣ эти вещества, какъ уже давно установлено, не являются пригодными для высшаго зеленого растенія источниками азота; интересно, поэтому, прослѣдить процессы, благодаря которымъ соединенія эти превращаются въ почвѣ въ форму, доступную автотрофамъ. И здѣсь первое мѣсто занимаютъ опять таки микроорганизмы. Наиболѣе просто и изученъ процессъ превращенія мочевины въ углекислый амміакъ, нерѣдко обозначаемый именованіемъ „броженія“ мочевины. Схему его можно выразить формулой:



Такимъ образомъ, мы имѣемъ здѣсь дѣло исключительно съ поглощеніемъ воды, какъ въ рядѣ гидролитическихъ процессовъ, вызываемыхъ энзимами; болѣе глубокаго расщепленія однако не наблюдается. Такъ какъ количество освобождающейся при этомъ энергіи сравнительно очень незначительно, превращеніе это, по всей вѣроятности, направлено къ біологически важной цѣли подщелачиванія субстрата, чтобы устранить этимъ конкуренцію другихъ организмовъ. Впрочемъ, и сами возбудители броженія мочевины (уробактеріи) далеко не очень стойки по отношенію къ амміаку. Во всякомъ случаѣ нельзя думать, чтобы разложеніе мочевины было исключительнымъ источникомъ энергіи для этихъ организмовъ, такъ какъ всѣ они оказываются строгими аэробами. Дальнѣйшее примѣненіе образованнаго при броженіи амміака въ обмѣнѣ этихъ организмовъ неизвѣстно. Не нужно думать, что образованіе амміака изъ мочевины идетъ тѣмъ же путемъ, какъ образуется онъ изъ пептона въ другихъ случаяхъ питанія; мочевины не можетъ служить для уробактерій источникомъ углерода и за счетъ ея одной развитіе ихъ не можетъ осуществиться <sup>79</sup>). Изъ нея бактеріи эти черпаютъ исключительно одинъ азотъ. Въ отношеніи углероднаго питанія различныя формы предъявляютъ сильно расходящіеся требованія: наиболѣе скромны въ запросахъ своихъ тѣ виды, которые довольствуются уксусной или

<sup>78</sup>) Kruse, Mikrobiologie, стр. 597.

<sup>79</sup>) Beijerinck 1901. Cbl. Bakt. II, 7, 33.



щавелевой кислотами; но они, вмѣстѣ съ тѣмъ, образуютъ и мало углекислаго амміака. Больше амміака образуется формами, развивающимися за счетъ винной кислоты, еще больше — утилизирующими яблочную кислоту; наиболѣе энергичными возбуждителями броженія мочевины являются *Urobacillus Pasteurii* и *Urococcus ureae*, нуждающіеся въ качествѣ источника углерода въ мясномъ бульонѣ, но при этомъ переводящіе, уже при минимальномъ первичномъ засѣвѣ, въ теченіе нѣсколькихъ дней 10—12 граммъ мочевины, растворенныхъ въ 100 куб. сант. жидкости, въ продукты распада. Образованіе амміака непосредственно связано съ присутствіемъ въ клѣткахъ особой энзимы, такъ называемой уреазы, о существованіи которой было не мало споровъ. Исслѣдованія Бейеринка не оставляютъ, однако, сомнѣнія въ дѣйствительности ея существованія, такъ какъ исслѣдователю этому удалось показать, что убитыя хлороформомъ бактеріи оказываютъ на мочевины совершенно такое же дѣйствіе, какъ и живыя; имъ установлено было также отсутствіе способности уреазы диффундировать изъ клѣтокъ наружу, такъ что всѣ предшествовавшія ему указанія о возможности полученія уреазы въ растворенномъ видѣ основываются, по всей вѣроятности, на незамѣченномъ присутствіи мелкихъ бактеріальныхъ формъ въ исслѣдуемыхъ жидкостяхъ<sup>80)</sup>.—Мочевая кислота, распадаясь, даетъ опять таки амміакъ<sup>81)</sup>; процессомъ расщепленія гиппуровой кислоты мы здѣсь уже не станемъ заниматься<sup>82)</sup>.

Большимъ распространеніемъ въ животномъ царствѣ пользуется другое азотсодержащее вещество, нерѣдкое также и у грибовъ; это — хитинъ. Бенекке<sup>83)</sup> изолировалъ микроорганизмъ, способный расщеплять и это, чрезвычайно стойкое, сравнительно, тѣло; для осуществленія этого процесса необходимы наилучшія условія питанія и полный доступъ кислорода воздуха.

Изъ всѣхъ азотсодержащихъ веществъ наибольшій интересъ и вниманіе заслуживаютъ, конечно, бѣлковыя вещества, подпадающія расщепляющему воздѣйствію микроорганизмовъ послѣ отмиранія всякаго живаго существа. Процессъ разрушенія ихъ<sup>84)</sup> всюду и вездѣ начинается съ одного и того же: они распадаются на аминокислоты, совершенно такъ же, какъ мы видѣли и при проростаніи сѣмянъ; отъ нихъ затѣмъ отщепляется амміакъ, а остающіяся кислоты переводятся рядомъ окислительныхъ и восстановительныхъ процессовъ во все болѣе и болѣе простыя соединенія; въ концѣ концовъ получаютъ водородъ, метанъ

<sup>80)</sup> Въ послѣднее время опять раздаются голоса въ пользу растворимости уреазы. Сравни Euler 1907. *Ergebnisse d. Physiologie* 6, 200.

<sup>81)</sup> О расщепленіи мочевой кислоты смотри у Liebert, *Bot. Сбл.* 114, 361.

<sup>82)</sup> Объ этомъ процессѣ и объ морфологіи уробактерій смотри у Miquel въ *Mykologie Lafar'a*, III, 71.

<sup>83)</sup> Veneske 1905. *Bot. Ztg.* 63, 227.

<sup>84)</sup> Сравни Nahn и Spieckermann въ Lafar, *Mykologie*, III, 85. Ellinge 1907. *Ergebnisse d. Physiologie* 6, 29.



углекислота, свободный азотъ и упомянутый выше амміакъ. Но такъ какъ въ составъ бѣлковыхъ веществъ входятъ и S, и P, въ числѣ конечныхъ продуктовъ распада бѣлковъ необходимо оказываются и сѣроводородъ, и фосфористые водороды (или же фосфорная кислота). Процессомъ образованія этихъ веществъ занята безчисленная рать аэробныхъ и анаэробныхъ организмовъ—грибковъ и бактерій; при этомъ нерѣдко получаются, особенно изъ аминокислотъ ароматическаго ряда, чрезвычайно типичные промежуточные продукты распада, вродѣ общеизвѣстныхъ индола и скатола. Эти, а съ ними и другія дурно пахнущія, вещества, весьма характерны для процесса разложенія бѣлковыхъ веществъ микроорганизмами, въ обыденной жизни называющагося обыкновенно „гниеніемъ“.

Мы не будемъ вдаваться въ эту область, ограничившись констатированіемъ, что всѣ безазотистые и азотистые продукты отмершей кѣтки переводятся, въ концѣ концовъ, въ простѣйшую неорганическую форму, служащую или непосредственно, или же послѣ воздѣйствія своеобразныхъ организмовъ, съ жизнедѣятельностью которыхъ мы познакомимся въ слѣдующей главѣ, готовымъ питательнымъ матеріаломъ для автотрофныхъ зеленыхъ растений.

---

## ГЛАВА XVII.

### Процессы окисленія сѣроводорода, водорода, метана и амміака бактеріальными организмами. Ассимиляція углекислоты въ отсутствіи свѣта и безъ участія хлорофилла.

Въ послѣдней главѣ мы познакомились съ рядомъ процессовъ, дающихъ начало сѣроводороду; таковы, напримѣръ возстановленіе сульфатовъ и гниеніе бѣлковыхъ тѣлъ. Кромѣ того въ природѣ есть еще много источниковъ этого газа; на перечисленіи ихъ мы останавливаться не станемъ. Съ другой стороны мы знаемъ, что соединеніе это совершенно непригодно для высшихъ растений, какъ источникъ сѣры, такъ какъ они способны утилизировать исключительно лишь сульфаты. Возникаетъ, поэтому, вопросъ, какими же путями въ природѣ сѣроводородъ превращается вновь въ усвояемую для зеленаго міра форму сульфатовъ. Процессъ этотъ выполняется, между прочимъ, жизнедѣятельностью нѣкоторыхъ бактерій, носящихъ названіе сѣрныхъ, или сѣробактерій.

Первымъ типомъ сѣробактерій послужить намъ родъ беггіатоа (*Beggiatoa*, рис. 44 а—d), которую можно было бы, пожалуй, назвать бездвѣтной осцилляріей, съ богатымъ отложеніемъ въ протоплазмѣ зернышекъ или капелекъ сѣры. Уже одно присутствіе въ содержимомъ кѣтокъ значительныхъ количествъ чистой сѣры должно приводить къ заключенію, что она играетъ какую то особую роль въ жизни этого ор-



ганизма; точными изслѣдованіями предположеніе это оказалось вполне подтвержденнымъ.

Послѣ того какъ долго считали *Beggiatoa* за организмъ, вызывающій образованіе въ субстратѣ сѢрководорода, Гоппе-Зейлеру <sup>1)</sup> впервые удалось показать, что это не такъ, что беггіатоа, наоборотъ, разлагаетъ сѢрководородъ, окисляя его и накапливая получающуюся при этомъ сѢру въ своихъ клѣткахъ (по формулѣ  $(H^2S + O = H^2O + S)$ ; Виноградскій <sup>2)</sup> въ классической по выполнению работѣ прослѣдилъ этотъ процессъ и выяснилъ значеніе его въ экономіи организма.

*Beggiatoa* нерѣдко встрѣчается въ природѣ на илистомъ грунтѣ прѣсныхъ и соленыхъ водъ, если только въ водѣ или почвѣ содержится достаточное количество сульфатовъ. Присутствіе ихъ важно, однако, лишь постольку, поскольку они являются для другихъ микроорганизмовъ матеріаломъ для образованія сѢрководорода. Поэтому, если сѢрководородъ присутствуетъ въ водоемѣ уже самъ по себѣ, наличность сульфатовъ



Рис. 44. *a—c* Нити *Beggiatoa* съ различными количествами отложенной въ клѣткахъ сѢры. По Виноградскому. Увел. 1000. Изъ лекцій о бактеріяхъ Фишера, 2-е изд. *d—*клѣтка *Beggiatoa mirabilis*, по Гинце. Увел. 750.

уже не является необходимой. Благодаря этому, *Beggiatoa* встрѣчается также и въ сѢрныхъ источникахъ, развиваясь въ нихъ при этомъ особенно роскошно. Виноградскій подмѣтилъ, что, по мѣрѣ удаленія отъ мѣста выхода источника, беггіатоа встрѣчается все рѣже и полное отсутствіе ея совпадаетъ и съ полнымъ исчезаніемъ изъ воды сѢрводорода.

Уже такія наблюденія въ природѣ указываютъ на важное значеніе сѢрводорода въ жизни *Beggiatoa*; окончательное подтвержденіе и точное выясненіе процесса могутъ дать, конечно, лишь опыты съ культурами.

Однако, попытки культивировать организмъ этотъ совершенно такъ же, какъ и громадное большинство другихъ грибовъ и бактерій, т. е. въ жидкихъ или твердыхъ питательныхъ субстратахъ, богатыхъ органическимъ матеріаломъ, приводятъ, какъ оказалось, лишь къ быстрому его отмиранію. Но если на предметное стекло помѣстить небольшое коли-

<sup>1)</sup> Hoppe-Seyler 1886. Zeitschr. f. physiol. Chemie 10, 201.

<sup>2)</sup> Winogradsky 1887. Bot. Ztg. 45, 493.



чество этихъ бактерій, покрыть покровной пластинкой и ежедневно обновлять запасъ сѣроводородъ-содержащей воды (Виноградскій пользовался естественной водой изъ источника Лангенбрюккенъ, нѣсколько обогащенной сѣроводородомъ), организмы эти не только остаются совершенно живыми, но начинаютъ настолько быстро размножаться, что оказывается необходимымъ удалять отъ времени до времени значительную ихъ часть, чтобы дать мѣсто для развитія остающимся. Съ такой оживленно разрастающейся культурой нетрудно произвести слѣдующіе характерные опыты:

1. Культурѣ дается два раза въ день вода сѣрнаго источника, потерявшая свой сѣроводородъ при стояннн на воздухѣ. *Beggiatoa* теряютъ въ этихъ условіяхъ свою сѣру; новообразованія ея не наблюдаются вовсе; вмѣстѣ съ тѣмъ мало-по-малу наступаютъ явленія отмиранія.

2. Если же культурѣ доставлять такую же воду, но обогащенную вновь сѣроводородомъ, развитіе ихъ идетъ, по прежнему, вполне энергично и оживленно.

Единственное различіе между этими культурами—присутствіе или отсутствіе сѣроводорода; непосредственнымъ выводомъ отсюда будетъ то, что сѣроводородъ необходимъ для *Beggiatoa*, и что за счетъ него клѣтки этого организма отлагаютъ въ своемъ содержимомъ сѣру. А такъ какъ процессъ этотъ связанъ неразрывно съ окисленіемъ, *Beggiatoa* и является строго аэробнымъ организмомъ, хотя и сравнительно своеобразнымъ: избытокъ кислорода одинаково неблагоприятенъ, какъ и его недостатокъ. Проще всего предоставить самому организму изыскивать наиболѣе подходящую для него концентрацію кислорода: такъ какъ *Beggiatoa* является свободно живущей формой, она и способна, какъ и многіе другіе организмы, (сравни стр. 355) перемищаться въ наиболѣе благоприятныя для развитія ея мѣста, начиная отъ края покровнаго стекла съ наибольшимъ и центромъ его—съ наименьшимъ содержаніемъ кислорода. Если покрыть покровнымъ стеклышкомъ каплю содержащей сѣроводородъ воды и оставить ее стоять во влажной камерѣ, не помѣщая въ нее бактерій, черезъ нѣсколько часовъ станетъ замѣтнымъ образованіе крупинокъ сѣры, осаждающихся подъ вліяніемъ окисленія кислородомъ воздуха; но осадокъ этотъ образуется лишь на разстояніи какого нибудь миллиметра отъ края стеклышка, центральная же часть капли долго остается неокисленной, при условіи, конечно, поддержанія одного и того же содержанія сѣроводорода въ растворѣ достаточно частой смѣной жидкости. Если же въ каплю помѣстить небольшой клочекъ энергично развивающейся культуры *Beggiatoa*, нити ея вскорѣ перемищаются по направленію къ краямъ покровной пластинки, образуя тамъ, на разстояніи около одного миллиметра отъ края, бѣловатую, замѣтную уже невооруженному глазу, густую каемочку. Такимъ образомъ *Beggiatoa* избѣгаетъ, какъ самыхъ периферическихъ частей капли, куда быстро и въ большихъ количествахъ проникаетъ кислородъ, такъ и болѣе центральныхъ, свободныхъ отъ кислорода частей; если не возобновлять жид-



кости, нити беггиатоа начинают мало по малу приближаться къ центру стекла, слѣдую за исчезаніемъ потребляемаго ими сѣроводорода. Отыскавъ свой оптимумъ для кислорода, нить *Beggiatoa* легко можетъ, путемъ небольшихъ перемѣщеній, попадать то въ зоны обогащенныя сѣроводородомъ, запасаясь въ нихъ этимъ необходимымъ для нея газомъ, то въ такія области капли, гдѣ преобладаетъ кислородъ, и съ легкостью осуществляется окисленіе сѣроводорода.

Природныя условія существованія *Beggiatoa* вполне совпадаютъ съ той картиной, которую даютъ намъ культуры ея подъ микроскопомъ. Организмъ этотъ высккиваетъ себѣ въ илу болотъ или въ водѣ сѣрныхъ источниковъ область оптимальнаго для него содержанія кислорода, заселяя, на примѣръ, въ сѣрныхъ источникахъ неглубокія, лишь слабо прикрытыя водою мѣста, не спускаясь вглубь водоема. По всей вѣроятности, въ такомъ размѣщеніи играетъ роль не только содержаніе кислорода, но и количество сѣроводорода, такъ какъ *Beggiatoa* выноситъ лишь опредѣленную, не чрезчуръ высокую концентрацію этого газа.

*Beggiatoa* не только отлагаетъ въ своихъ клѣткахъ капельки сѣры, но можетъ и вновь растворять ихъ; оба эти процесса, повидимому, идутъ всегда одновременно, хотя непосредственно этого замѣтить и не удастся. Дѣйствительно, исчезаніе изъ клѣтокъ сѣры становится очевиднымъ лишь тогда, когда новообразованію ея положенъ предѣлъ отнятіемъ сѣроводорода. Количества сѣры, исчезающіе въ такихъ условіяхъ изъ клѣтки, очень велики. Въ опытахъ Виноградскаго нити здоровой культуры, получавшей каждыя 2—3 часа полныя порціи сѣроводородной воды, переполнялись къ вечеру капельками сѣры (Рис. 44-а); прекращая доступъ сѣроводорода, Виноградскій заставлялъ *Beggiatoa* растворить всѣ свои сѣрные запасы почти нацѣло въ теченіе уже первыхъ 12—15 часовъ; на рис. 44-в изображена нить *Beggiatoa* послѣ 24-часоваго пребыванія безъ сѣроводорода; нить *c* зарисована изъ той же культуры спустя еще 48 часовъ. По расчетамъ Виноградскаго протоплазма *Beggiatoa* можетъ растворить въ четыре и больше раза сѣры, чѣмъ вѣситъ она сама. Уже по этимъ цифрамъ видно, что сѣра эта не можетъ идти на постройку бѣлковыхъ или какихъ либо иныхъ соединеній, такъ какъ ростъ *Beggiatoa* вообще очень медленный; лишь рѣдко нить удваиваетъ свою длину въ теченіе 24 часовъ. И, дѣйствительно, нетрудно убѣдиться, что судьба сѣры здѣсь совершенно своеобразная: она подпадаетъ въ клѣткахъ дальнѣйшему процессу окисленія, превращаясь въ сѣрную кислоту; взаимодействіемъ послѣдней съ карбонатами, поступающими изъ воды въ клѣтку, получается гипсъ, переходящій изъ клѣтокъ въ окружающую жидкость. Такимъ образомъ, *Beggiatoa* окисляетъ  $H^2S$  вплоть до  $SO^3$ , отлагая промежуточный продуктъ реакціи—сѣру въ качествѣ своеобразнаго запаснаго матеріала. Ограничивая доступъ сѣроводорода, доставляя, на примѣръ, лишь очень слабыя его растворы, можно было бы получать такія культуры *Beggiatoa*, въ которыхъ сѣра никогда не накоплялась бы въ видѣ капельъ внутри клѣтокъ. Процессъ окисленія  $S$  въ  $SO^3$ , можетъ идти и самостоятельно,



безъ участія бактеріальныхъ клітокъ, совершенно такъ же, какъ и окисленіе  $H^2S$  до  $S$ ; но, въ то время какъ окисленіе сѣроводорода идетъ въ кліткахъ *Beggiatoa* примѣрно съ такою же скоростью, какъ и въ водѣ, для дальнѣйшаго окисленія сѣры организмъ пользуется, повидимому, особыми ускоряющими агентами (энзимами?).

Описанный только что окислительный процессъ, безусловно необходимый, какъ мы видѣли, для жизни беггіатоа, представляетъ собой чрезвычайно характерное для этого организма жизненное явленіе, не присущее большинству живыхъ существъ. Процессъ этотъ, однако, является не единственной особенностью этого замѣчательнаго растенія. У *Beggiatoa* нѣтъ ни хлорофилла, ни другого какого либо родственнаго ему пигмента, съ присутвіемъ котораго мы связали бы представленіе о возможности автотрофной жизни; и, дѣйствительно, прежде организмы эти считались типично гетеротрофными. Но въ культурахъ Виноградскаго, наблюдавшаго чрезвычайно оживленное размноженіе и ростъ бактерій, въ качествѣ единственнаго питательнаго матеріала служила вода Лангенбрюкеновскаго сѣрнаго источника, содержащая лишь слѣды амміака и азотной кислоты и не болѣе 0.0005% органическихъ веществъ, т. е. совершенно исчезающія ихъ количества. Но ихъ оказывается достаточнымъ, какъ мы видимъ, для поддержанія жизни и размноженія бактерій, хотя даже и въ качественномъ отношеніи они не представляютъ сколько нибудь цѣннаго питательнаго матеріала. Они состоятъ, по даннымъ Фрезеніуса, въ большей своей части изъ пропіоновой и муравьиной кислотъ. Когда же Виноградскій попробовалъ замѣнить минеральную воду растворами сахара, пептона, аспарагина и т. п., онъ уже не получилъ того оживленнаго развитія, какъ въ Лангенбрюкеновской водѣ, а, наоборотъ, наблюдалъ почти постоянно быстрое отмираніе нитей.

Виноградскому не удалось получить изученный имъ организмъ въ чистой культурѣ. Лишь недавно посчастливилось это Кейлю<sup>3)</sup>. Исслѣдователь этотъ показалъ, что *Beggiatoa* успѣшно развивается въ чисто минеральномъ растворѣ, если только въ распоряженіи ея имѣются углекислыя соли кальція или магнія, а изъ воздуха она можетъ поглощать въ опредѣленныхъ количествахъ углекислоту, сѣроводородъ и кислородъ. Присутствіе органическихъ веществъ въ такихъ, абсолютно чистыхъ, культурахъ *Beggiatoa*, не оказывалось для нихъ вреднымъ<sup>4)</sup>, но было во всякомъ случаѣ, совершенно для нихъ безразлично. Изъ этихъ наблюденій слѣдуетъ съ несомнѣнностью, что *Beggiatoa* автотрофна. Для синтеза органическихъ соединеній организмъ этотъ перерабатываетъ углекислоту воздуха или карбонатовъ, какъ единственный источникъ питанія. Мы встрѣчаемся, такимъ образомъ, впервые съ организмомъ, не обладающимъ зеле-

<sup>3)</sup> Keil 1912. Beitr. z. Biol. (Cohn) II, 335.

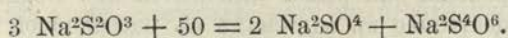
<sup>4)</sup> Вредное вліяніе органическихъ веществъ въ опытахъ Виноградскаго могло зависѣть и отъ того, что онъ работалъ не съ чистыми культурами.



нымъ пигментомъ, но способнымъ, тѣмъ не менѣе, къ ассимиляціи углекислоты, и независимымъ, вмѣстѣ съ тѣмъ, въ своихъ синтетическихъ процессахъ отъ солнечнаго луча. У типичныхъ зеленыхъ автотрофовъ необходимымъ для синтеза источникомъ энергіи служить свѣтъ; очевидно, что для *Beggiatoa* необходимо искать какихъ либо другихъ источниковъ энергіи; найти ихъ нетрудно: это, безъ сомнѣнія, процессъ окисленія сѣроводорода. Мы не говоримъ этимъ, что этотъ окислительный процессъ играетъ въ жизни организма исключительно лишь роль доставленія необходимой для синтеза органическихъ веществъ энергіи; весьма возможно, что онъ цѣликомъ замѣняетъ собой процессъ дыханія: въ высшей степени вѣроятно, что *Beggiatoa* не сжигаютъ никакихъ органическихъ веществъ. Оговоримся, что это пока не можетъ считаться вполне доказаннымъ.

Кромѣ *Beggiatoa* извѣстно довольно много и другихъ безцвѣтныхъ бактеріальныхъ формъ, физиологически, повидимому, вполне аналогичныхъ ей<sup>5)</sup>.

Отмѣтимъ, между прочимъ, весьма любопытныя наблюденія Егуннова надъ передвиженіемъ изслѣдованныхъ имъ сѣробактерій. Культуры ихъ, помѣщенные въ высокихъ и узкихъ цилиндрахъ, показываютъ скопленія бактеріальныхъ клѣтокъ, подобно тому какъ въ опытахъ Виноградскаго подъ покровнымъ стекломъ, на нѣкоторомъ разстояніи отъ свободной поверхности жидкости; изъ этой бактеріальной „пластинки“ постоянно выходятъ фонтановидныя струйки вглубь сосуда. Отдѣльные индивиды двигаются въ центрѣ струи внизъ, по направленію къ богатымъ сѣроводородомъ слоямъ, накапливая тамъ въ клѣткахъ своихъ запасъ сѣры; затѣмъ они возвращаются по внѣшней сторонѣ струйки кверху, соприкаясь съ насыщенными кислородомъ слоями и окисляя здѣсь свои сѣрные отложенія. Скорость передвиженія клѣтокъ довольно велика: весь свой путь онѣ пробѣгаютъ въ 5 минутъ. Натансонъ<sup>6)</sup> нашелъ въ Неаполитанскомъ заливѣ оригинальную группу сѣробактерій съ нѣсколькими отличными свойствами, а Бейеринкъ<sup>7)</sup> показалъ, что подобныя же организмы нерѣдки и въ другихъ моряхъ, а также и въ прѣсныхъ водахъ. Изслѣдованныя Натансономъ формы окисляютъ сѣрноватистыя соли (тіосульфаты), переводя ихъ въ сѣрнокислыя соли (сульфаты) и соли тетратионовой кислоты, по формулѣ:



Выдѣленіе сѣры идетъ и у этихъ организмовъ, но сѣра не накапливается внутри ихъ клѣтокъ; возможно, что процессъ этотъ и не свя-

<sup>5)</sup> Winogradsky, цит. въ сноскѣ 2. Keil, цит. въ сноскѣ 3. Omelianski 1905. Cbl. Bakt. II, 14, 769. Hinze 1903. Ber. Bot. Ges. 21, 309. Jegunow по Омелянскому въ Mykologie Lafar'a III, 214. Molisch 1912. Cbl. Bakt. II, 33, 55. Lauterborn 1907. Ber. Bot. Ges. 25, 238.

<sup>6)</sup> Nathansohn 1902. Mitt. d. Zool. Station Neapel. 15, 655.

<sup>7)</sup> Beijerinck 1903. Cbl. Bakt. II, 11, 593.



занъ съ жизнедѣятельностью этихъ бактерий.—Организмы Натансона могутъ быть культивируемы и изолируемы въ чистыхъ культурахъ на агаризированной морской водѣ съ примѣсью сѣрноватистокислаго натра. Прибавленіе къ субстрату органическихъ веществъ, вродѣ сахара или мочевины, не ускоряетъ ихъ развитія и не устраняетъ необходимости примѣнять тиосульфатъ. На основаніи этихъ данныхъ можно, пожалуй, придти къ заключенію, что и эти формы автотрофны; и на самомъ дѣлѣ Натансону удавалось получать длительное размноженіе и увеличеніе сухого вѣса за счетъ исключительно одной углекислоты.

Между тѣмъ какъ эти, изученныя Натансономъ, бактеріи необходимо нуждаются въ кислородѣ воздуха для окисленія сѣрноватистыхъ солей, Бейеринку <sup>7)</sup> удалось найти организмъ, *Thiobacillus thioar-*

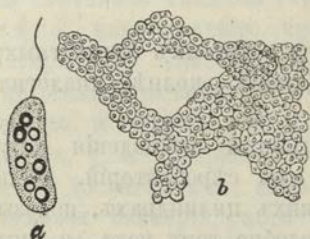


Рис. 45. а—*Chromatium Okenii*. Увел. 900. б—*Lamprocystis roseo-persicina*. Увел. 500. Изъ Лекцій о бактеріяхъ, Фишера.

*gus*, являющійся типичнымъ анаэробомъ. Форма эта, несомнѣнно близкая къ предыдущимъ, подробно была изучена затѣмъ Лиске <sup>8)</sup>. Чистыя культуры этого короткаго бацилла даютъ хороший ростъ въ условіяхъ полнаго отсутствія кислорода. Присутствіе органическихъ веществъ не вредитъ, но и не влечетъ за собой какихъ либо выгодъ. Источникомъ углерода можетъ служить исключительно лишь углекислота карбонатовъ и бикарбонатовъ; источникомъ энергіи для ассимиляціи ея является процессъ окисленія сѣрководорода,

сѣры, сѣрноватистаго и сѣрнистокислаго натра, въ результатъ котораго получаютъ сѣрнокислыя соли. Необходимый для этого окислительнаго процесса кислородъ организмъ заимствуетъ у нитратовъ, восстанавливаемыхъ имъ вплоть до свободнаго азота.

Къ безвѣтнымъ сѣробактеріямъ примыкаетъ обширная группа пурпурныхъ сѣробактерій (рис. 45), изученіе физиологии которыхъ, еще не вполне законченное, привело къ установленію характерныхъ различій по сравненію съ *Beggiatoa*. Организмы эти отличаются присутствіемъ въ клѣткахъ краснаго, различныхъ оттѣнковъ, пигмента (бактеріопурпурина), физиологическое значеніе котораго до сихъ поръ остается неяснымъ. Въ своемъ распространеніи они рѣзко отличаются отъ *Beggiatoa*, такъ какъ селятся преимущественно въ водоемахъ съ насыщенною сѣрководородомъ водѣ: даже концентрированный растворъ этого газа не отзывается на нихъ вредно. Поэтому надо думать, что организмы эти принадлежатъ къ числу анаэробовъ, избѣгающихъ мѣсть съ значительнымъ содержаніемъ кислорода. Въмѣстѣ съ тѣмъ они всегда стремятся къ свѣту или развиваются особенно сильно на ярко освѣщенныхъ мѣстахъ, между тѣмъ

<sup>8)</sup> Lieske 1912. Ber. Bot. Ges. 30 (12). Подробная работа въ Sitzungsber. Heidelberg. Akad. 1912. Abth. 6



какъ *Beggiatoa* не выносить яркаго свѣта. Общимъ съ *Beggiatoa* признакомъ является у нихъ, во всякомъ случаѣ, использование сѣрководорода.

Не вполне понятно, откуда берутъ эти организмы, вегетирующіе въ концентрированныхъ растворахъ сѣрководорода, необходимый для окисленія его кислородъ. По мнѣнію Виноградскаго <sup>9)</sup>, загадка эта рѣшается въ томъ смыслѣ, что пурпурныя бактеріи постоянно сожительствуютъ съ другими микробами, обладающими хлорофилломъ, а, слѣдовательно, выдѣляющими кислородъ въ процессѣ разложенія углекислоты. Пурпурныя сѣробактеріи улавливаютъ эти кислородные слѣды, обращая ихъ на окисленіе сѣрководорода. И, на самомъ дѣлѣ, развитіе этихъ организмовъ шло у Виноградскаго лишь тогда, когда съ ними оказывались въ смѣси и зеленныя формы.

Иначе смотритъ на эти организмы Энгельманъ <sup>10)</sup>. Онъ считаетъ доказаннымъ при помощи своего, описаннаго выше (стр. 168) бактеріальнаго метода, что пурпурныя сѣробактеріи способны къ самостоятельному разложенію углекислоты при помощи свѣта, главнымъ образомъ инфра—красныхъ его лучей; такимъ образомъ они сами добываютъ необходимый имъ для окисленія сѣрководорода кислородъ. Возрѣніе это очень подкупаетъ, такъ какъ оно даетъ объясненіе и физиологической роли бактеріо—пурпурина, какъ аналогичнаго хлорофиллу пигмента. Кромѣ того, можно было бы провести непосредственную зависимость между свѣтомъ и характернымъ стремленіемъ къ нему пурпурныхъ бактерій, между тѣмъ какъ, по Виноградскому, связь эта только косвенная. Однако, нельзя считать возрѣніе Энгельманна вполне доказаннымъ; возраженія, выставленныя противъ него Виноградскимъ <sup>9)</sup>, сохраняютъ свою силу и до сихъ поръ. Въ недавнее время вопросомъ этимъ занялся вновь Молишъ <sup>11)</sup>. Несмотря на разнообразіе примѣненныхъ имъ методовъ, ему не удалось констатировать выдѣленія кислорода пурпурными бактеріями; поэтому и наличность его теперь подвергается глубокому сомнѣнію <sup>12)</sup>. Но отсюда еще не слѣдуетъ, чтобы у этихъ организмовъ отсутствовала и способность разлагать углекислоту. Вполнѣ возможно, на примѣрѣ, предположеніе, что выдѣляющійся при ассимиляціи углекислоты кислородъ тотчасъ же утилизируется на окисленіе сѣрководорода. Вѣроятіе существованія у этихъ формъ нормальнаго процесса ассимиляціи углекислоты, наоборотъ, возросло еще болѣе благодаря работѣ Молиша, такъ какъ и онъ отмѣтилъ, если не необходимость, то, во всякомъ случаѣ, полезное дѣйствіе свѣта для этихъ организмовъ. И въ другомъ отношеніи Молишъ сильно расходится съ Виноградскимъ; по его даннымъ, пурпурныя бактеріи для развитія своего нуждаются въ

<sup>9)</sup> Winogradsky. 1888. Beitr. f. Morphologie und Physiologie der Pflanzen. I. Schwefelbakterien. Leipzig.

<sup>10)</sup> Th. W. Engelmann. 1888. Pflügers Archiw. 42, 183.

<sup>11)</sup> Molisch. 1907. Die Purpurbakterien. Jena.

<sup>12)</sup> Сравни также Надсона (Nadson 1912. Bull. Jard. Pétersbourg, 12, 53).



пептонъ; правда, къ числу ихъ онъ относитъ и такіе организмы, въ клеткахъ которыхъ никогда не отлагается сѣры, и общимъ связующимъ ихъ звеномъ оказывается лишь характерный красный пигментъ. Повидимому, Молишъ считаетъ, что переработка сѣры не играетъ сколько нибудь существенной роли въ жизни этихъ организмовъ.—Несомнѣнно одно, что весь этотъ вопросъ долженъ быть радикально пересмотрѣнъ и переработанъ.

Въ различныхъ типахъ сѣробактерій мы имѣемъ передъ собой чрезвычайно интересныя, съ физиологической стороны, организмы. Послѣ знакомства съ ними вполне естественно возникаетъ предположеніе, не могутъ ли и другія неорганическія вещества служить для какихъ либо организмовъ источниками энергіи въ процессѣ своего окисленія, какъ это несомнѣнно можетъ быть установлено для возстановленной изъ сѣроводорода сѣры. Изслѣдованія послѣднихъ лѣтъ отвѣтили на этотъ вопросъ вполне положительно; оказывается, что есть много такихъ организмовъ; мало того, мы имѣемъ всѣ основанія предполагать, что число ихъ значительно увеличится при дальнѣйшихъ изслѣдованіяхъ. Такъ, вполне доказаннымъ является окисленіе водорода, метана, амміака и солей закиси желѣза; всѣ бактеріи, утилизирующія эти окислительные процессы какъ источникъ энергіи, оказываются, вмѣстѣ съ тѣмъ, автотрофными по отношенію къ углероду. Наше знакомство съ ними мы начнемъ съ организмовъ, вызывающихъ процессъ нитрификаціи; задача ихъ въ обмѣнѣ веществъ въ природѣ сводится къ тому, чтобы окислять образующійся въ рядѣ биологическихъ процессовъ амміакъ до азотистой и далѣе, до азотной кислоты.

Извѣстный подъ именемъ нитрификаціи, широко распространенный во всѣхъ полевыхъ почвахъ, процессъ считался прежде окислительной реакціей чисто неорганическаго характера. Однако, уже наблюденія Шлессинга и Мюнца <sup>13)</sup> надъ зависмостью нитрификаціи отъ внѣшнихъ условій, главнымъ образомъ отъ температуры и анестетиковъ, могли получить достаточное объясненіе лишь биологическимъ путемъ, при допущеніи содѣйствія низшихъ организмовъ. Но отъ констатированія этого общаго факта до несомнѣннаго изолированія вызывающихъ нитрификацію микробовъ предстояло пройти еще длинную и трудную экспериментальную дорогу. Цѣлый рядъ изслѣдователей старался изолировать изъ почвы возбудителей окисленія амміака при помощи обычныхъ бактериологическихъ методовъ (на питательной желатинѣ); нерѣдко, дѣйствительно, и удавалось получать такимъ образомъ различныя чистыя культуры бактерій, которымъ и приписывалась способность къ нитрификаціи. Но процессъ этотъ шель обычно въ такомъ скромномъ масштабѣ, что невольно закрадывалось сомнѣніе, не поглощаются ли нитраты, появляющіеся въ питательной жидкости, изъ атмосфернаго воздуха,

<sup>13)</sup> Schlössing u. Müntz 1877—79, Compt. rend. 84, 301; 85, 1018; 86, 892; 89, 891, 1074.



вмѣсто того чтобы явиться результатомъ бактеріальной дѣятельности. А хорошо извѣстно, что въ атмосферномъ воздухѣ, особенно лабораторномъ, обильно встрѣчаются окислы азота, энергично поглощаемые щелочными растворами <sup>14)</sup>.

Шагомъ впередъ въ этой области явились работы Варрингтона и Франкланда <sup>15)</sup>; главная же заслуга въ выясненіи основныхъ физиологическихъ явленій нитрификаціи принадлежитъ, несомнѣнно, С. Виноградскому <sup>16)</sup>, взглядовъ котораго мы и будемъ держаться въ нашемъ изложеніи. Классическая работа его принадлежитъ къ числу важнѣйшихъ открытій въ области физиологіи вообще.

Изслѣдованія Виноградскаго надъ сѣробактеріями явились великолѣпной подготовительной стадіей къ изученію процесса нитрификаціи. Въ окисленіи сѣрводорода ему пришлось столкнуться съ необыкновенно характерными физиологическими типами организмовъ, отличныхъ отъ всей массы остальныхъ бактерій отношеніемъ своимъ къ органическимъ питательнымъ веществамъ. Уже при изученіи ихъ оказались совершенно непригодными всѣ тѣ приемы культуры и изолированія, которые выработаны и примѣняются въ обычной бактеріологической техникѣ. Не обусловливались ли эти неудачи съ нитрификаціонными микробами тѣмъ, что они предъявляютъ въ питаніи своемъ вполне специфическія требованія и не могутъ быть втиснуты въ общія, шаблонныя для всѣхъ организмовъ рамки?

Виноградскій исходилъ изъ мысли, что и нитрифицирующіе организмы, какъ ему пришлось установить и для сѣробактерій, страдаютъ отъ присутствія такъ называемыхъ хорошихъ питательныхъ матеріаловъ; поэтому онъ и попробовалъ культуру ихъ въ растворѣ, содержащемъ кромѣ необходимыхъ минеральныхъ веществъ одну лишь виннокислую соль калия, какъ источникъ углерода, и хлористый аммоній въ качествѣ источника азота и какъ матеріалъ для нитрификаціи. Однако, при зараженіи такого раствора небольшимъ количествомъ земли, въ которой при естественныхъ условіяхъ несомнѣнно шла энергичная нитрификація, желаемого результата не получилось, не смотря даже на самыя разнообразныя измѣненія въ концентраціи питательнаго раствора и т. п. А такъ какъ уже изъ наблюденій Гергеуса <sup>17)</sup> ясно было неблагоприятное дѣйствіе органическихъ веществъ, для дальнѣйшихъ опытовъ былъ примѣненъ питательный растворъ уже безъ виннокислаго калия. Результатъ былъ прямо поражающій: тотчасъ же наступила энергичная нитрификація, ясно указывая тѣмъ самымъ путь для дальнѣйшаго хода работы. Затѣмъ выяснилось и благоприятное дѣйствіе угле-

<sup>14)</sup> Baumann. 1888. Versuchstat. 35, 217.

<sup>15)</sup> Warrington. 1888. Cbl. Bakt. 6, 498. G. und P. Frankland. 1889. Zeitschr. f. Hygiene 6, 373.

<sup>16)</sup> Vinogradsky. 1890—91. Recherches sur les organismes de la nitrification. Annales Institut Pasteur. 1890: 4, 213; 4, 257; 4, 760. 1891: 5, 92; 5, 577.

<sup>17)</sup> Heraeus. 1886. Zeitschr. f. Hygiene 1, 193.



кислыхъ солей щелочноземельныхъ металловъ, такъ что составъ питательнаго раствора опредѣлился, въ концѣ концовъ, въ слѣдующемъ видѣ:

Вода (изъ Цюрихскаго озера) . . . . .	1000,0
Сѣрнокислаго аммоніа . . . . .	1,0
Фосфорнокислаго калия . . . . .	1,0
Основной углекислой соли магнія . . . . .	5—10,0

При зараженіи такого раствора, послѣ его стерилизаціи, минимальной капелькой, взятой изъ предыдущей культуры на такомъ же субстратѣ, уже черезъ нѣсколько дней появляется рѣзкая реакція на селитру, а черезъ двѣ недѣли весь амміакъ оказывается уже надѣло исчезнувшимъ, между тѣмъ какъ въ контрольныхъ, не подвергавшихся зараженію, колбочкахъ нельзя было замѣтить какихъ либо измѣненій. Но такія культуры еще не были чистыми; въ нихъ было не мало разнообразныхъ бактерий и другихъ микроорганизмовъ; число ихъ можно было значительно уменьшить послѣдовательной перевивкой въ новые питательные растворы того же состава, но уменьшеніе это шло лишь до извѣстнаго предѣла, за которымъ качественный составъ флоры уже не измѣнялся. Въ тонкой пленкѣ, затягивавшей поверхность раствора, въ которой Виноградскій и искалъ чрезвычайно, по всей вѣроятности, нуждающихся въ кислородѣ возбудителей нитрификаціи, оказывалось цѣлыхъ пять различныхъ организмовъ. Всѣ они подверглись изученію, но ни одинъ изъ нихъ не оказался обладающимъ способностью къ нитрификаціи. Наконецъ, удалось найти и этого специфическаго возбудителя, уже въ совсѣмъ другомъ мѣстѣ культуры, именно на осадкѣ, состоящемъ изъ углекислаго магнія; поверхность его оказалась покрытой бактеріальной зооглеей, образующейся изъ обладающихъ вначалѣ подвижностью и въ теченіе короткаго промежутка времени оживленно передвигающихся въ питательной жидкости овальныхъ бактерий. Но и послѣ установленія природы этихъ организмовъ Виноградскому пришлось побороть не мало затрудненій, чтобы получить дѣйствительно чистыя культуры нитрификаторовъ. Работа его необыкновенно поучительна въ методологическомъ отношеніи; но мы не станемъ останавливаться на изложеніи хода ея, ограничившись лишь изложеніемъ результатовъ, полученныхъ помощью чистыхъ культуръ; сначала скажемъ нѣсколько словъ о процессѣ окисленія амміака, а затѣмъ перейдемъ и къ своеобразному процессу ассимиляціи углерода.

Присматриваясь къ теченію нитрификаціоннаго процесса, Виноградскому не трудно было установить, что скорость и успѣшность его значительно возрастаетъ, если подлежащія окисленію амміачныя соли прибавляются лишь понемногу, по мѣрѣ потребленія ихъ организмомъ. Сообразно съ этимъ онъ и давалъ своимъ культурамъ заразъ не болѣе 0.04—0.1 гр. сѣрноаммонійной соли, и уже во второмъ своемъ сообщеніи указалъ на энергичнѣйшій, въ этихъ условіяхъ, ходъ окисленія. Такъ, на примѣръ, одна изъ его культуръ въ 37 дней окислила 860 миллиграммовъ соли, другая въ 30 дней—930 миллиграммовъ; въ среднемъ это составляетъ на день 4.93 и 6.6. миллиграммовъ подвергшагося нитрифи-



каціи азота. Вниманіе Виноградскаго оказалось привлеченнымъ тѣмъ, что не весь амміакъ въ культурахъ оказывался превращеннымъ въ нитраты, а нѣкоторая часть его, въ мѣняющихся соотношеніяхъ, переходила въ азотистыя соли, нитриты.—Франкланды <sup>18)</sup> также наблюдали образованіе нитрита въ своихъ культурахъ, между тѣмъ какъ въ почвѣ весь амміакъ всегда цѣликомъ переходитъ въ азотную кислоту. Виноградскій сначала склонялся къ тому, чтобы приписать образованіе нитритовъ неблагопріятнымъ условіямъ культуры и пытался облегчить доступъ кислорода, примѣняя питательные растворы въ большихъ количествахъ, но въ сравнительно тонкихъ слояхъ. И, дѣйствительно, культура, окислявшая до того 9 миллигр. азота въ сутки, помещенная въ сосудъ, гдѣ свободная ея поверхность увеличилась болѣе чѣмъ въ четыре раза, стала окислять уже цѣлыхъ 22.7 миллигр., т. е. стала работать несравненно энергичнѣе. Но желаемаго результата всетаки не оказалось: нитритъ не исчезъ, а даже сталъ встрѣчаться въ еще большихъ количествахъ. Очевидно, что появленіе его было связано съ какими то болѣе глубокими причинами; вскорѣ Виноградскому и удалось установить, что сначала всегда образуется окисленіемъ амміака нитритъ и лишь затѣмъ, по большей части послѣ исчезанія амміака и нитриты окисляются далѣе въ нитраты.

Необходимо было теперь рѣшить вопросъ, однимъ ли и тѣмъ же организмомъ вызывается процессъ окисленія амміака въ нитриты и нитритовъ въ нитраты, подобно тому, какъ при искусномъ броженіи спиртъ окисляется сначала въ искусную кислоту, а затѣмъ тѣми же бактеріями кислота эта сожигается далѣе въ углекислоту, или здѣсь работаютъ два обособленныхъ организма, вызывающіе одинъ образованіе нитритовъ, другой—образованіе нитратовъ?

Возможность послѣдняго была вѣроятна уже изъ ряда опытныхъ данныхъ: такъ, на примѣръ, было произведено зараженіе путемъ засѣва изъ культуръ на стадіи энергичнаго образованія нитритовъ; въ дочернихъ культурахъ появились одни лишь нитриты. Конечно, можно было бы предположить, что организмъ нитрификаціи радикально измѣнился въ своихъ свойствахъ, потерявъ способность образовывать нитраты; но гораздо болѣе вѣроятнымъ являлось предположеніе, что по счастливой случайности въ новую культуру попали одни возбудители процесса нитритообразованія, между тѣмъ какъ во всѣхъ предшествовавшихъ опытахъ наблюдалась сочетанная дѣятельность двухъ различныхъ микробовъ, обусловливавшая переводъ амміака въ соли азотной кислоты. Въ дальнѣйшемъ Виноградскому и удалось, дѣйствительно, установить существованіе двухъ группъ нитрифицирующихъ организмовъ, изъ которыхъ одни функционируютъ въ качествѣ нитритныхъ, а другіе въ качествѣ нитратныхъ производителей. И тѣ, и другіе вполне постоянны въ своей специфической дѣятельности, нуждаясь для ея воспроизведенія въ амміакѣ и, соответственно, въ нитритахъ; какія бы то ни было другія азотсодер-

<sup>18)</sup> G. and P. Frankland. 1890. Phil. Transactions. V. 181, 107.



жація вещества, вродѣ мочевины, аспарагина, бѣлковыхъ тѣлъ и т. п.<sup>19)</sup> не могутъ быть подвергнуты процессу нитрификаціи, и процессы окисленія, вызываемые нитратными организмами, не могутъ быть распространены на соли фосфористой или сѣрнистой кислотъ<sup>20)</sup>.

Лишь вкратцѣ коснемся морфологіи этихъ организмовъ<sup>20а)</sup>. Нитритный организмъ, повидимому, одинъ и тотъ же для всѣхъ европейскихъ почвъ; это овальный, какъ мы уже указывали выше, и временно обладающій подвижностью микробъ (рис. 46а). Очень близки къ нему формы, выдѣленные изъ яванской и другихъ не-европейскихъ почвъ (рис. 46б); лишь въ американскихъ почвахъ найдены были другія формы, въ видѣ мелкихъ кокковъ. Нитратные организмы, въ изученныхъ до сихъ поръ формахъ, представляютъ собой тонкія мелкія палочки (рис. 46с).

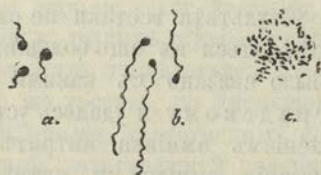


Рис. 46. Бактеріи, вызывающія образование селитры. а—нитритные бактеріи изъ Цюриха. б—нитритные бактеріи съ Явы. с—нитратныя бактеріи изъ Кьито. Увел. 1000. Изъ лекцій о бактеріяхъ Фишера.

Нитритныя и нитратныя бактеріи нуждаются, какъ мы видимъ, въ совершенно различныхъ соединеніяхъ азота для процесса окисленія; въ отношеніи же источника углерода они представляютъ полное сходство. И тѣ и другія не только не нуждаются въ органически связанномъ углеродѣ, но и страдаютъ отъ его присутствія. Откуда же, изъ какого соединенія углерода покрываютъ они свои затребованія?—

Вотъ тотъ основной по важности вопросъ, къ которому намъ придется теперь перейти. За первыми опытами Виноградскаго, въ которыхъ примѣнялись просто растворы минеральныхъ веществъ безъ примѣси какихъ либо органическихъ соединеній, послѣдовалъ рядъ опытовъ, въ которыхъ всѣ ингредиенты, начиная съ культурныхъ сосудовъ и кончая питательными жидкостями, тщательно очищались отъ органическихъ примѣсей, а въ теченіе самаго опыта устранялась и возможность попаданія ихъ изъ воздуха. Въ такихъ условіяхъ окисленіе амміака и развитіе нитрифицирующихъ бактерій шло настолько успѣшно, что прибыль органическаго вещества въ ихъ тѣлахъ можно было установить непосредственно вѣсовымъ путемъ. Такъ, въ четырехъ такихъ культурахъ, развивавшихся въ теченіе трехъ мѣсяцевъ, Виноградскій нашелъ отъ 15 до 26 mg. связаннаго углерода. Введенное при засѣвѣ количество органическаго углерода было невѣсомъ мало; слѣдовательно, весь этотъ углеродъ былъ связанъ въ органическую форму уже въ самихъ культурахъ.

Такимъ образомъ получилась, хотя и очень незначительная, но вполне опредѣленно констатированная прибыль органическаго вещества, которое могло образоваться исключительно за счетъ углерода углекис-

<sup>19)</sup> Omelianski. 1899. Cbl. Bakt. II. 5, 473.

<sup>20)</sup> Omelianski. 1902. Cbl. Bakt. II. 9, 63.

<sup>20а)</sup> Winogradsky. 1892. Arch. sc. biol. Pétersbourg. 1.



слоты. Источникомъ этого газа могли служить, съ одной стороны, атмосферный воздухъ, а съ другой—углекислыя соли раствора. Какъ удалось показать Годлевскому<sup>20в)</sup>, карбонатовъ, во всякомъ случаѣ, далеко недостаточно и нитрификація останавливается, если исключить доступъ атмосферной углекислоты. Впрочемъ, углекислыя соли могли бы быть использованы въ качествѣ источника углекислоты лишь одними нитритными организмами, такъ какъ образующаяся при окисленіи амміака азотистая кислота должна разлагать часть карбоната; при дальнѣйшемъ же окисленіи азотистой кислоты въ азотную уже нельзя, конечно, ждать выдѣленія въ свободномъ видѣ углекислоты.

Такимъ образомъ, Виноградскій количественнымъ путемъ подтвердилъ то, что ранѣе утверждали Гереусъ<sup>17)</sup> и Гюппе<sup>21)</sup>, а именно, что нитробактеріи способны синтезировать, исходя изъ углекислоты, органическія вещества своего тѣла; иначе говоря, онѣ, какъ и зеленія растенія, автотрофны. Выше мы видѣли, что образованіе органическаго вещества изъ углекислоты необходимымъ образомъ связано съ затратой энергіи, и что эту энергію для зеленаго растенія доставляетъ солнечный лучъ. У нитробактерій процессъ идетъ иначе: ассимиляція углекислоты совершается у нихъ и въ полной темнотѣ, если только въ распоряженіи ихъ имѣется амміакъ или нитритъ, окисляемый ими при помощи кислорода воздуха. Очевидно, что энергія, освобождающаяся при окисленіи амміака играетъ у нитробактерій ту же роль, какъ энергія солнца у зеленаго растенія; понятно поэтому, что Виноградскому удалось установить и опредѣленное отношеніе между количествомъ синтезированнаго органическаго вещества и сожженнаго амміака: въ среднемъ на 1 mgr. органически связаннаго углерода сожжилось 35.4 азота. Цифры отдѣльныхъ опытовъ разнятся сравнительно незначительно:

Окислено N . . . . .	722.0	506.1	928.3	815.4
Ассимилировано С . . . . .	19.7	15.2	26.4	22.4
Отношеніе: . . . . .	36.6	33.3	35.2	36.4

Эти данныя Виноградскаго относятся еще къ тому времени, когда имъ не была установлена разница между нитритными и нитратными организмами; слѣдовательно, они являются суммарными, относящимися къ совмѣстной дѣятельности обѣихъ группъ микробовъ. По всей вѣроятности, цифры получились бы совершенно иныя, если бы опредѣленія были сдѣланы съ чистой культурой какого либо одного микроба. Въ ихъ способности окислять азотъ, дѣйствительно, оказываются крупныя различія. Такъ, напримѣръ, въ одной изъ культуръ нитритныхъ организмовъ количество окисляемаго азота съ 3.0 mgr. на пятья сутки

<sup>20в)</sup> Godlewski 1895. Anzeiger Akad. Krakau.

<sup>21)</sup> Hürpe 1887. Biol. Cbl. 7, 701; сравни также 1906. Kongress internat. bot. Wien; 1905. Ergebnisse, стр. 192.



постепенно возрасло черезъ четыре недѣли до 20.0 mgr., между тѣмъ какъ самая энергичная культура нитратныхъ бактерій даже черезъ 6 недѣль послѣ зараженія оказывалась способной окислять не болѣе 10,0 mgr. азота въ сутки. Понятно, что у этихъ двухъ формъ рѣзко отличаются не только окислительныя, но и ассимиляціонныя функціи.

Выясненіе этого вопроса необходимо предоставить будущимъ изслѣдованіямъ, для которыхъ открывается здѣсь широкая область. Такъ, на примѣръ, остается еще совершенно неизвѣстнымъ ходъ ассимиляціи углекислоты и невыясненъ вопросъ о первыхъ ея продуктахъ. Нѣтъ, конечно, никакой принципиальной необходимости предполагать, что процессъ ассимиляціи углерода у нитробактерій идетъ совершенно такъ же, какъ и у зеленыхъ растений, т. е. съ отщепленіемъ кислорода отъ разлагаемой частицы углекислоты. Виноградскій выставилъ даже противъ этого рѣшающій, по его мнѣнію, доводъ: онъ говорилъ, что если бы при ассимиляціонномъ процессѣ освобождался кислородъ, онъ могъ бы поддерживать нитрификацію совершенно такъ же, какъ дыханіе зеленого растенія можетъ быть поддерживаемо за счетъ кислорода, освобождающагося при ассимиляціи. При этомъ, однако, Виноградскій не принялъ въ расчетъ, что количественныя соотношенія между процессомъ окисленія азота и ассимиляціей углерода у нитробактерій совершенно иныя, чѣмъ соотношенія между дыханіемъ и ассимиляціей у зеленого растенія; у нитробактерій кислорода, освобожденнаго въ процессѣ ассимиляціи, далеко не хватило бы на нитрификацію, между тѣмъ какъ у зеленого растенія ассимиляція съ избыткомъ покрываетъ потребность въ кислородѣ при дыханіи. Такимъ образомъ, не исключена возможность отщепленія и нитробактеріями кислорода отъ частицы углекислоты въ процессѣ образованія углеводовъ; вполне возможно также и предполагаемое Виноградскимъ непосредственное сочетаніе углекислоты и амміака въ мочевины, изъ которой уже и строятся всѣ остальные органическія вещества нитробактерій. Впрочемъ, не въ пользу этой гипотезы говорить отношеніе этихъ организмовъ къ самой мочевины.

Синтезъ органическаго вещества изъ углекислоты у нитробактерій является одной изъ наиболѣе интересныхъ сторонъ ихъ физиологии; не лишено также глубокаго интереса и значенія отношеніе ихъ къ органическимъ веществамъ, представляемымъ имъ уже въ готовомъ видѣ. Какъ мы уже указывали, въ опытахъ Виноградскаго развитіе этихъ организмовъ задерживалось уже виннокислымъ калиемъ и желатиной. Это воздѣйствіе органическихъ веществъ было изучено нѣсколько позже Виноградскимъ въ сотрудничествѣ съ Омелянскимъ<sup>19)</sup>; полученные ими результаты сведены въ нижеслѣдующую таблицу:

	Нитритные		Нитратные организмы.	
Глюкоза . . . . .	0.025—0.05	0.2	0.05	0.2—0.3
Пептонъ . . . . .	0.025	0.2	0.8	1.25
Аспарагинъ . . . . .	0.025	0.3	0.005	0.5—1.0
Глицеринъ . . . . .	>0.2	—	0.05	> 1.0
Мочевина . . . . .	>0.2	—	0.5	> 1.0



Уксуснокислый натрій. . . . .	0.5	> 1.5	1.5	3.0
Маслянокислый " . . . . .	0.5	> 1.5	0.5	1.0
Мясной отваръ. . . . .	10.0	20—40	10.0	60.0
Амміакъ. . . . .	—	—	0.0005	0.015.

Въ первомъ столбцѣ приведены для каждой группы организмовъ наименьшія дозы (въ ‰), задерживающія развитіе, во второмъ—количества, вполне угнетающія ростъ организма. Знакъ > обозначаетъ «больше», но, по всей вѣроятности, немного больше, чѣмъ указанная цифра <sup>22)</sup>).

Изъ этой таблицы можно сдѣлать рядъ важныхъ выводовъ.

1. Органическія вещества не безразличны для нитробактерій, но оказываютъ на нихъ воздѣйствіе, приближающееся къ антисептическому. Такое ядовитое ихъ дѣйствіе въ нѣкоторыхъ случаяхъ не уступаетъ даже дѣйствію карболовой кислоты и т. п. на обыкновенныя бактеріи. Такимъ образомъ, автотрофизмъ нитробактерій оказывается гораздо ярче выраженнымъ, чѣмъ у зеленыхъ растений: послѣднія являются, во всякомъ случаѣ, факультативно гетеротрофными, такъ какъ могутъ обосновывать свой жизненный обмѣнъ на доставляемомъ извнѣ органическомъ матеріалѣ. Впрочемъ, нужно думать, что такое органическое питаніе достижимо и у нитробактерій: необходимо лишь знать природу перваго ихъ ассимиляціоннаго продукта.

2. Какъ разъ тѣ вещества, которыя представляютъ собой наилучшій питательный матеріалъ для обыкновенныхъ бактерій и вообще для гетеротрофныхъ организмовъ, оказываются наиболѣе рѣзкими ядами для процесса нитрификаціи. Впрочемъ, органическія кислоты задерживаютъ развитіе нитробактерій значительно слабѣе, чѣмъ сахаръ, который, въ свою очередь, въ минимальныхъ концентраціяхъ уже, повидимому, не угнетаетъ, а ускоряетъ процессъ развитія нитрифицирующихъ организмовъ <sup>23)</sup>).

3. Нитритные организмы значительно болѣе чувствительны къ органическимъ веществамъ, чѣмъ нитратные. Наоборотъ, нитратныя бактеріи поразительно чувствительны по отношенію къ амміаку: онъ является для нихъ ядомъ несравненно болѣе энергичнымъ, чѣмъ сулема для другихъ организмовъ.

Слѣдовало бы, поэтому, думать, что въ природѣ образованіе нитратовъ начинается лишь послѣ того, какъ въ процессѣ образованія нитритовъ окажется использованнымъ весь бывший въ наличности амміакъ. На самомъ дѣлѣ, однако, въ почвѣ обѣ группы бактерій, и нитратныхъ и нитритныхъ присутствуютъ всегда одновременно. Это, несомнѣнно, связано съ тѣмъ, что вредное дѣйствіе амміака характерно отражается лишь на развитіи нитратныхъ организмовъ, между тѣмъ какъ уже вполне вы-

<sup>22)</sup> Сравни также Boullanger et Massol 1903 и 1904. Ann. Inst. Pasteur 17, 492; 18, 180.

<sup>23)</sup> Colemann 1908. Cbl. Bakt. 20, 401.



росшія кѣтки ихъ гораздо менѣ чувствительны къ нему<sup>24</sup>). Мы не станемъ разбираться въ сложномъ и еще неясномъ вопросѣ, связано ли начало дѣятельности нитритныхъ бактерій въ почвѣ съ полнымъ разрушеніемъ обычными возбудителями гніенія органическихъ веществъ (остатковъ животныхъ и растений, ихъ экскрементовъ и т. п.), съ окончательнымъ переводомъ ихъ углерода въ углекислоту, а азота въ амміакъ или газообразный свободный азотъ<sup>25</sup>). Весьма вѣроятно, что въ природѣ осуществляется цѣлый рядъ условій, парализующихъ ядовитое воздѣйствіе органическихъ веществъ на нитрифицирующіе организмы. Рѣзкое разграниченіе между процессами нитрификаціи и процессами разрушенія органическихъ веществъ могло бы, впрочемъ, имѣть крупное біологическое значеніе, такъ какъ, въ противномъ случаѣ, образующіеся нитраты доставались бы не зеленымъ растениямъ, а становились бы добычей возбудителей бродильныхъ процессовъ, приводящихъ къ денитрификаціи.

Отмѣтимъ также, что процессы нитрификаціи развертываются не только въ почвенномъ слое, гдѣ необходимый для нихъ амміакъ доставляется въ видѣ удобрения, но и въ морскихъ водоемахъ, гдѣ по Томсену<sup>26</sup>) повсемѣстно оказываются распространенными нитритные организмы, нитратные же встрѣчаются лишь около береговъ. Кромѣ того, организмы нитрификаціи заселяютъ, какъ показалъ еще Виноградскій, и обнаженныя горныя породы, содержащія въ себѣ известняки. Здѣсь ими переводятся въ азотистую кислоту тѣ небольшія количества связаннаго азота, которыя приносятся изъ воздуха вмѣстѣ съ атмосферными осадками. Вмѣстѣ съ тѣмъ ими вызываются процессы разложенія известняковъ, благодаря чему скалистая почва становится доступной уже для высшихъ растений. Такимъ образомъ, нитробактеріи оказываются первыми пионерами на известковыхъ скалахъ, созидающими, совершенно независимо отъ свѣта и отъ другихъ организмовъ, сложныя органическія вещества. Независимость эта безусловна лишь для нитратныхъ бактерій: амміакъ, утилизируемый нитритными, является всегда результатомъ дѣятельности организованныхъ существъ, нитратныя же бактеріи могутъ имѣть въ распоряженіи своемъ небольшія количества нитритовъ, образующіяся въ атмосферѣ при электрическихъ разрядахъ.

Аналогичными сѣробактеріямъ типа *Beggiatoa* являются желѣзобактеріи. По представленіямъ Виноградскаго<sup>27</sup>) организмы эти обладаютъ способностью переводить въ окисныя соединенія встрѣчающіяся въ природѣ закисныя соли желѣза, добывая этимъ путемъ необходимую для ихъ развитія энергію. Такое окисленіе идетъ и безъ со-

<sup>24</sup>) Boullanger et Massol 1904, цит. въ сноскѣ 22.

<sup>25</sup>) Löbhnis 1904. Cbl. Bakt. II 11, 701, Niklewski 1910. Cbl. Bakt. II, 26, 388.

<sup>26</sup>) Thomsen 1907. Ber. Bot. Ges., 25, 16.

<sup>27</sup>) Winogradsky 1888. Bot. Ztg. 46, 261.



дѣйствія организмовъ; наблюдение показываетъ, однако, что у желѣзобактерій окись желѣза отлагается всегда въ строго опредѣленномъ мѣстѣ, именно во влагилицахъ нитей; отложение это строго связано съ жизнью клѣтокъ и не наблюдается въ пустыхъ, лишенныхъ живого содержимаго, влагилицахъ. Наряду съ окислами желѣза отлагаются, и иногда даже въ особенно значительныхъ количествахъ, окислы марганца.—Взгляды Виноградскаго одно время были сильно поколеблены опытами Молиша <sup>28)</sup>, показавшаго, что одна изъ такъ называемыхъ желѣзобактерій, *Leptothrix ochracea*, является самымъ обычнымъ сапрофитомъ, нуждающимся въ органическомъ сложномъ матеріалѣ (марганцевомъ соединеніи пептона), но совершенно независимымъ въ своемъ обмѣнѣ отъ солей закиси желѣза; если онѣ присутствуютъ въ растворѣ, организмъ этотъ, дѣйствительно, вызываетъ ихъ окисленіе и отложение окиси желѣза во влагилицахъ нитей, но не извлекаетъ никакой біологической выгоды изъ этого окисленія. Недавно, впрочемъ, Лиске <sup>29)</sup> удалось показать, что въ естественныхъ водахъ, содержащихъ соли закиси желѣза, встрѣчаются бактеріальныя формы съ обмѣномъ, во всѣхъ подробностяхъ повторяющимъ данныя Виноградскаго. Наболѣе подробно изученъ организмъ, извѣстный подъ именемъ *Spirorhylum tenue*. Оказалось, что бактерія эта не только безусловно нуждается въ жизненномъ обмѣнѣ своемъ въ окисленіи солей закиси желѣза, но и утилизируетъ освобождающуюся при этомъ энергію для процесса ассимиляціи углекислоты, являясь, такимъ образомъ, типичнымъ автотрофнымъ организмомъ.

Вмѣстѣ съ этими бактеріями въ естественныхъ условіяхъ вегетируютъ обычно и другіе организмы (грибки изъ группы *Citromyces*) съ совершенно иными фізіологическими свойствами. Они вызываютъ восстановление солей окиси желѣза въ соли закиси, подготавливая, такимъ образомъ, почву для развитія желѣзобактерій. Связанъ ли процессъ восстановления окисныхъ соединений съ добычей кислорода, еще не установлено сколько нибудь опредѣленно. Несомнѣнно, впрочемъ, что всѣ эти грибки нуждаются для питанія своего въ органическихъ веществахъ.

Организмы, окисляющіе водородъ въ воду, изучены Казереромъ, Лебедевымъ и Никлевскимъ <sup>30)</sup> Данныя этихъ авторовъ, однако, значительно разнятся другъ отъ друга. Никлевскій выдѣлилъ въ чистой культурѣ двѣ бактеріальныя формы, способныя въ обособленномъ другъ отъ друга видѣ развиваться лишь при уменьшенномъ, сравнительно съ атмосфернымъ, давленіи кислорода и окисляющія въ этихъ условіяхъ водородъ. Вмѣстѣ съ тѣмъ онѣ оказываются способными и къ ассимиляціи углекислоты. Отъ большинства автотрофныхъ бактерій онѣ

<sup>28)</sup> Molisch 1910. Die Eisenbakterien. Jena.

<sup>29)</sup> Lieske 1911. Jahrb. wiss. Bot. 49, 91; ibidem 50, 328.

<sup>30)</sup> Kaserer 1906. Cbl. Bakt. II, 16, 681 и 769. Lebedeff 1909. Ber. Bot. Ges. 27, 598. Niklewski 1910. Jahrb. wiss. Bot. 48, 113.



отличаются своей факультативной гетеротрофностью. Получая органический питательный материал (соли уксусной кислоты; меньше пригодны соли других органических кислот), бактерии эти могут развиваться и без водорода; органическое вещество служит имъ, приэтомъ, не только для постройки ихъ тѣла, но и для процессовъ разрушительнаго обмѣна веществъ. Чѣмъ обусловливается фактъ, что обѣ бактерии Никлевскаго, взятая въ смѣшанной культурѣ, выносятъ несравненно большія концентраціи кислорода, чѣмъ порознь каждая, еще совершенно неясно.

Установлено также, что нѣкоторыя бактеріальныя формы способны окислять метанъ <sup>31)</sup> и окись углерода <sup>32)</sup>. Не останавливаясь на подробностяхъ этихъ любопытныхъ процессовъ, отошлемъ интересующихся къ специальной литературѣ.

Если и можно выставить предположеніе, что водородобактеріи никогда не обходятся въ обмѣнѣ своемъ безъ сжиганія органическаго матеріала, для большинства разсмотрѣнныхъ въ этой главѣ организмовъ вопросъ этотъ долженъ быть еще оставленъ открытымъ; у всѣхъ ихъ такое „нормальное“ дыханіе, если вообще оно и присуще имъ, не можетъ замѣнить собой окисленія специфическихъ неорганическихъ веществъ. Для бактерій, окисляющихъ сѣрноватистыя соли можно считать вполне установленнымъ полное отсутствіе процесса сжиганія органическаго матеріала. Этимъ является съ несомнѣнностью доказаннымъ, что для поддержанія жизни не является необходимымъ постоянный распадъ живого вещества (сравни стр. 354).

## ГЛАВА XVIII.

### Процессы связыванія свободного азота. Симбіозъ и метабіозъ. Круговоротъ азота и углерода.

Мы уже видѣли въ главѣ XVI, что подъ влияніемъ микроорганизмовъ изъ селитры и бѣлковыхъ соединений можетъ быть отщепляемъ свободный, газообразный азотъ. Такъ какъ прежде не было извѣстно организмовъ, способныхъ связывать свободный азотъ, распространено было мнѣніе, что такія непрерывныя потери въ запасахъ связаннаго азота должны, въ концѣ концовъ, привести къ невозможности существованія на земной поверхности живыхъ существъ <sup>1)</sup>.

<sup>31)</sup> Söhngen 1906. Cbl. Bakt. II, 15, 313 (Archives néerl. 11, 307). Kaserer 1906. Cbl. Bakt. II, 16, 769.

<sup>32)</sup> Kaserer. 1906. Cbl. Bakt. II, 16, 769.

<sup>1)</sup> Сравни Bunge 1889. Lehrbuch d. physiol. u. pathol. Chemie 2 Aufl. стр. 21. Leipzig.



Давно извѣстнымъ, однако, фактомъ явилось вполне измѣримое обогащеніе соединеніями связаннаго азота нѣкоторыхъ культурныхъ почвъ, причемъ единственнымъ источникомъ азота могъ явиться газообразный атмосферный азотъ; а въ 1892 году Бертелло<sup>2)</sup> указалъ, что процессъ переведенія его въ связанное состояніе зависитъ отъ жизнѣдѣтельности микроорганизмовъ, такъ какъ его можно прервать нагреваніемъ почвы до 100°. Первые точныя изслѣдованія въ этой области принадлежатъ Виноградскому<sup>3)</sup>.

Ученый этотъ воспользовался опытомъ, приобретеннымъ при культивированіи сѣро—и нитробактерій и примѣнилъ для изслѣдованій надъ связывающими азотъ организмами особый питательный растворъ, заключавшій, наряду съ глюкозой, необходимыя минеральныя соли, но совершенно свободный отъ какихъ либо соединений азота. Путемъ такой „элективной“ культуры онъ надѣялся, предоставивъ искомому организму всѣ необходимыя для развитія его условія, получить его въ чистомъ, изолированномъ отъ другихъ почвенныхъ бактерій видѣ, такъ какъ всѣ онѣ, не будучи способными развиваться безъ соединеній азота, были бы исключены уже однимъ составомъ раствора. Онъ и не обманулся въ своихъ ожиданіяхъ. Питательная жидкость была разлита тонкимъ слоемъ въ колбы, заражена небольшимъ количествомъ почвы и черезъ нѣсколько дней началось оживленное маслянокислое броженіе, вызываемое появляющимися бактеріальными зооглеями неправильно округлой формы. При нейтрализаціи образующейся кислоты броженіе продолжается, не ослабляясь, вплоть до полного разложенія всего сахара. Въ составѣ питательнаго раствора, независимо отъ появленія продуктовъ броженія, происходятъ приэтомъ существенныя измѣненія; это вѣрно уже по тому, что по окончаніи броженія на бактеріальныхъ зооглеяхъ появляются сначала плѣсневые грибки, а затѣмъ, послѣ сожиганія ими масляной кислоты, въ растворѣ поселяются и зеленыя водоросли. И грибки, и водоросли не были сначала способны развиваться въ питательномъ растворѣ, не содержащемъ соединеній азота; уже одно ихъ появленіе указываетъ, такимъ образомъ, на вѣроятность присутствія связаннаго азота, что и было подтверждено данными химическаго анализа.

Микроскопическое изслѣдованіе зооглей показало присутствіе двухъ нитчатыхъ бактерій и одного кластридія (т. е. такого бактеріальнаго организма, который вздувается веретенообразно при образованіи споръ). Культура нитчатыхъ бактерій въ чистомъ видѣ удается сравнительно легко, такъ какъ онѣ оказываются самыми обычными сапрофитами, хотя правда и очень мало требовательными по отношенію къ азоту, но не способными нисколько къ связыванію свободнаго атмосфернаго азота; вмѣстѣ съ тѣмъ онѣ и не вызываютъ маслянокислаго броженія. Поэтому весь интересъ изслѣдователя сосредоточился на третьей бактеріальной формѣ, названной имъ *Clostridium Pasteurianum* (рис. 47): съ нею мы

<sup>2)</sup> Berthelot 1892. Compt. rendus 115, 569 и въ др. м.

<sup>3)</sup> Winogradsky. 1893. Archives de sciences biologiques. St. Pétersbourg. 3.



уже отчасти знакомы. Изолирование ее в чистой культуре представило немалые затруднения и было достигнуто путем культуры на кусках моркови, помещенных в бескислородное пространство. Полученный организм, засеянный с этого субстрата в чистой культуре в первоначальный питательный раствор, не вызвал однако, ни брожения, ни связывания свободного азота. Оба эти процесса наступили тотчас же, когда Виноградский присоединил к *Clostridium* оба сожителя, существующих с ним в зооглеях микроба, или когда он стал исключать присутствие кислорода. Этими опытами были установлены биологические соотношения всех трех организмов. Способность связывать газообразный азот присуща исключительно лишь одному кластридию. Организм этот строго анаэробен и в чистой культуре развивается лишь в отсутствии кислорода. В природе же он развивается и в хорошо аэрированных верхних слоях почвы, так как сожителями с ним бактериальные формы защищают его от вредного воздействия кислорода.



Рис. 47. *Clostridium Pasteurianum*. 1. Вегетивные палочки. 2. Спороносные веретенообразные вздутые палочки. 3. Вскрывшиеся спороносные палочки. 4. Проростающие споры. (По Виноградскому). Из лекций о бактериях Фишера.

В этом воздействии сожителей не нужно усматривать чего либо специфического, так как их можно заменить и другими поглощающими кислород организмами, как, например, плесневыми грибами. Однако, далеко не всякий организм оказывается способным в полной мере играть такую защитную роль. Такой организм должен первый развиваться в питательном субстрате и вызвать этим поглощение кислорода, чтобы дать возможность кластридию начать связывание азота; в начале процесса защитный организм должен, таким образом, иметь некоторое количество соединений азота в питательном субстрате; в дальнейшем же запас их пополняется уже деятельностью кластридия. Очевидно, поэтому, что наилучшими сожителями для кластридия являются организмы, предъявляющие наименьшие требования по отношению к связанному азоту. Таковы, как раз, оба сопутствующие в зооглеях бактерии, довольствующиеся следами соединений азота, от которых не удастся избавиться даже при самой тщательной очистке химических продуктов; Виноградский, вместе с тем, показал, что добавление в начале культуры небольших количеств аммиака или азотнокислых солей значительно ускоряет наступление брожения и связывания азота.

Основываясь на своих прежних опытах, Виноградский во второй раз получил чистую культуру *Clostridium Pasteurianum* уже гораздо быстрее, работая навстречу. Он поместил немного садовой земли в свободную от соединений азота питательную среду и стал



пропускать сквозь содержащей ее сосудъ токъ азота; черезъ нѣсколько времени изъ этой культуры бралась капля, которой заражался свѣжій питательный растворъ и процессъ этотъ повторялся много разъ подрядъ. Наконецъ, одна изъ культуръ нагрѣвалась, послѣ образованія клостридіемъ споръ, до 80°, чтобы убить всѣ случайныя примѣси. Въ рукахъ изслѣдователя и оказался, дѣйствительно, чистый матеріалъ, состоящій исключительно изъ споръ *Clostridium Pasteurianum*.

На чемъ основано связываніе газообразнаго азота, остается еще совершенно неизвѣстнымъ. Мы не знаемъ ни первыхъ, ни конечныхъ продуктовъ процесса, не знаемъ, образуется ли при этомъ амміакъ, перерабатываемый далѣе въ другія соединенія, синтезируется ли уже съ самаго начала болѣе сложное азотсодержащее вещество. Виноградскій указываетъ лишь на то, что связанный азотъ оказывается, главнымъ образомъ, въ нерастворимомъ органическомъ видѣ и лишь въ очень незначительномъ количествѣ переходитъ и въ растворъ. Эти растворимыя въ водѣ соединенія азота, освобождающіяся, быть можетъ, лишь послѣ отмиранія клѣтокъ клостридія, могутъ быть использованы въ качествѣ питательнаго матеріала и другими организмами, въ особенности же обоими сожителями клостридія.

*Clostridium Pasteurianum* является, такимъ образомъ, анаэробомъ. Онъ перебращиваетъ сахарозу, глюкозу, фруктозу и нѣкоторые другіе углеводы; недоступными для использованія имъ оказываются крахмалъ, клѣтчатка, молочный сахаръ и высшіе спирты. Въ качествѣ продуктовъ броженія появляются, съ одной стороны, масляная и уксусная кислоты (около 45% сброженнаго сахара), а съ другой углекислота и водородъ (55% использованнаго матеріала)<sup>4)</sup>. Бродительный процессъ служитъ источникомъ энергіи, необходимой для связыванія свободного азота; не удивительно поэтому, что Виноградскому удалось установить вполне опредѣленные числовыя соотношенія между количествомъ разложеннаго сахара и прибылью азота; на 1 граммъ разложеннаго сахара оказывалось связаннымъ 2.5—3.0 миллиграмма азота.

Въ связи съ изслѣдованіями Виноградскаго было установлено затѣмъ, что во многихъ культурныхъ почвахъ можно найти бактеріи, и морфологическими, и физиологическими своими функціями близко сходныя съ *Clostridium Pasteurianum*<sup>5)</sup>; такіе же организмы находятся и въ морской водѣ<sup>6)</sup>.

Бредеманнъ<sup>7)</sup> показалъ, что всѣ эти бактеріи, въ сущности, идентичны и могутъ быть соединены подъ однимъ общимъ названіемъ *Bacillus Amylobacter*.

<sup>4)</sup> Winogradsky 1902. Cbl. Bakt. II, 9, 43.

<sup>5)</sup> Сравни Nасelhoff und Bredemann 1906. Landw. Jahrb. 35, 381. H. Pringsheim 1906. Cbl. Bakt. II, 16, 795.

<sup>6)</sup> Keutner 1904. Wiss. Meeresuntersuchungen. (N. F.). 8. Kiel.

<sup>7)</sup> Bredemann 1909. Cbl. Bakt. II, 23.



Помимо этого Бейеринкъ <sup>8)</sup> изолировалъ изъ почвы отличающагося своей крупной величиной и напоминающаго своимъ обликомъ безцвѣтную синезеленую водоросль бактеріальный организмъ. *Azotobacter chroococcum* <sup>9)</sup> (рис. 48), способность котораго связывать газообразный азотъ была установлена затѣмъ Герлахомъ и Фогелемъ и А. Кохомъ <sup>10)</sup>. Азотобактеръ рѣзко отличается отъ кластридія своимъ аэробнымъ ростомъ и далеко не такъ требователенъ на источники органическаго питанія, какъ кластридій. Онъ отлично уживается на сахарѣ; еще болѣе пригодной средой являются растворы маннита или соли пропионовою кислоты; всѣ эти вещества сжигаются азотобактеромъ въ процессѣ нормальнаго дыханія. По способности связывать свободный азотъ онъ значительно превосходитъ кластридія; азотъ связывается, повидимому, лишь пока идетъ ростъ и развитіе бактеріальныхъ клѣтокъ <sup>11)</sup>;



Рис. 48. *Azotobacter chroococcum* по Бенеке.

процессъ этотъ можетъ быть значительно ускоренъ (стимулированъ) <sup>12)</sup> нѣкоторыми неорганическими составными частями почвы <sup>13)</sup>. Между тѣмъ какъ у *Clostridium* на 1 gr. разложеннаго сахара оказывалось около 2—3 mgr. прибыли азота, по Коху <sup>11)</sup> *Azotobacter* можетъ дать на то же количество сожженнаго сахара вплоть до 80 миллиграммовъ связаннаго азота. Распространеніе азотобактера чрезвычайно широко; его можно найти почти во всякой полевой почвѣ; постоянно встрѣчается онъ и въ морѣ <sup>14)</sup>.

Несомнѣнно, что кромѣ указанныхъ двухъ организмовъ есть еще немало и другихъ бактерій, съ болѣе или менѣе выраженной способностью связывать газообразный азотъ; назовемъ хотя бы *Bacillus astroprous* <sup>15)</sup> и нѣкоторыя термофильныя формы <sup>16)</sup>.

Во всѣхъ случаяхъ оказалось, вмѣстѣ съ тѣмъ, возможнымъ установить, что способность связывать свободный азотъ легко теряется при питаніи соединеніями азота, но можетъ быть восстановлена (регенерирована) культурой въ растворахъ съ примѣсью земли <sup>17)</sup>. И это говорить за то, что есть еще много бактерій, съ перваго взгляда и не ассимилирующихъ свободнаго азота, но одаренныхъ, на самомъ дѣлѣ, этой способностью.

<sup>8)</sup> Beijerinck 1901. Cbl. Bakt. II, 7, 561.

<sup>9)</sup> Морфологическія данныя объ азотобактеріи смотри у Prazmowski, Cbl. Bakt. II, 33, 292.

<sup>10)</sup> Gerlach und Vogel 1902. Cbl. Bakt. II, 8, 669. A. Koch 1902. Verhandl. Naturf. Ges. Karlsbad Allg. Teil.

<sup>11)</sup> Koch. Cbl. Bakt. II, 31, 570.

<sup>12)</sup> Krzemieniewski 1908. Bull. Acad. de Cracovie.

<sup>13)</sup> Remy Cbl. Bakt. II, 30, 349. Kaserer ibidem 31, 577; 30, 509. Rosing. ibidem, 33, 618.

<sup>14)</sup> Keutner 1904, цит. въ сноскѣ 6. Benecke 1907. Ber. Bot. Ges. 25, 1.

<sup>15)</sup> Bredemann Cbl. Bakt. 22, 44.

<sup>16)</sup> Pringsheim Cbl. Bakt. 31, 23.

<sup>17)</sup> Pringsheim. Ber. Bot. Ges. 26a, 547. Bredemann Cbl. Bakt. 23, 41.



Въ естественныхъ условіяхъ бактеріи эти, конечно, не находятъ ни въ почвѣ, ни въ морской водѣ необходимаго имъ для связыванія азота сахара. Весьма интересны, поэтому, опыты, показывающіе сожителство этихъ организмовъ съ другими бактеріями, способными переводить клѣтчатку или агаръ въ сахара <sup>18)</sup>. Кромѣ того имъ доставляется сахаръ также и клѣтками зеленыхъ и синезеленыхъ водорослей. Способность же этихъ организмовъ <sup>19)</sup> самостоятельно связывать свободный азотъ весьма сомнительна.

При благоприятныхъ условіяхъ прибыль связаннаго азота въ почвѣ можетъ достигнуть очень крупныхъ величинъ; приведемъ, чтобы дать понятіе объ интенсивности процесса въ культурной почвѣ, данныя Кюна <sup>20)</sup>. Ему удавалось воздѣлывать на одномъ и томъ же участкѣ въ теченіе 20 лѣтъ подрядъ озимую рожь, не давая ей азотистаго удобренія и получая, тѣмъ не менѣе, вполне достаточные и даже повышавшіеся съ году на годъ урожаи. Это показываетъ, что ежегодно почвой связывалось больше азота, чѣмъ уносилось прочь съ урожайною массою; а такъ какъ сама рожь не обладаетъ способностью связывать азотъ и съ осадками въ почву приносится значительно меньше, чѣмъ нужно, чтобы покрыть потерю на урожай (сравни стр. 223), ясна необходимость наличности въ почвѣ процессовъ связыванія атмосфернаго азота.

Пуріевичъ и Саида <sup>21)</sup> указывали на способность также и нѣкоторыхъ плѣсневыхъ грибовъ связывать свободный азотъ. Однако прибыли связаннаго азота въ ихъ культурахъ были лишь очень незначительны и данныя ихъ не могли быть подтверждены другими авторами <sup>22)</sup>. Мы не станемъ останавливаться на разборѣ новѣйшихъ работъ, стремящихся обосновать болѣе устойчивымъ образомъ способность къ связыванію азота у плѣсневыхъ грибовъ <sup>23)</sup>.

Если бы во всѣхъ почвахъ происходило такое же энергичное связываніе азота, какъ и въ опытныхъ участкахъ Кюна, тогда не чувствовалось бы необходимости вообще въ какомъ либо искусственномъ обогащеніи почвы связаннымъ азотомъ, иначе говоря, въ азотистомъ удобреніи. Опытъ, однако, показываетъ намъ обратное: азотистое удобреніе необходимо для культуры какъ общее правило и только одни бобовыя растенія представляютъ исключеніе изъ этого правила. Растенія эти играютъ въ

<sup>18)</sup> Koch. Cbl. Bakt. 27, 1; 31, 567. Pringsheim. Cbl. Bakt. 26, 221, 227.

<sup>20)</sup> J. Kühn. 1901. Fühling's landw. Ztg. 1, 2. Ref. Cbl. Bakt. II, 7, 601.

<sup>19)</sup> Недавно Эзъ (Oes. Zeitsch. f. Bot. 1913. 5, 145) привелъ доказательства тому, что *Azolla* оказывается способнымъ связывать газообразный азотъ, благодаря содѣйствию обитающей среди тканей этого растенія синезеленой водоросли *Anabaena*.

<sup>21)</sup> Puriewitsch 1895. Ber. Bot. Ges. 13, 342. Saida 1901. Ber. Bot. Ges. 19, 107.

<sup>22)</sup> Koch въ Lafar, Mykologie III, 12. Czapek 1902. Beitr. z. chem. Physiologie und Pathologie 2, 559.

<sup>23)</sup> Froelich. Jahrb. wiss. Bot. 45. Stahel. Jahrb. wiss. Bot. 49, 577. Ternetz 1907. Jahrb. wiss. Bot. 44, 353. Latham. Torrey bot. Club. 36, 235. Сравни также критическія замѣчанія А. Коха (A. Koch. Ztschr. f. Bot. 4, 713).



сельскохозяйственной практикѣ совершенно особую роль, не только потому что они отлично разрастаются безъ всякаго азотистаго удобрения на самыхъ бесплодныхъ песчаныхъ почвахъ, но и благодаря своей способности улучшать эти почвы, дѣлая ихъ пригодными для культуры и другихъ, не бобовыхъ растений. Эти свойства бобовыхъ растений отчасти были извѣстны еще въ древности <sup>24)</sup>, но вполне опредѣленно отмѣчены впервые Шульцъ-Лулицемъ <sup>25)</sup>, который на песчаной почвѣ своего расположеннаго въ Сѣверной Пруссіи имѣнія вырастилъ другъ за другомъ 15 урожаевъ лупиновъ, давая имъ исключительно лишь минеральное безъ примѣси соединеній азота, удобрение; при этомъ не было замѣтно какого либо уменьшенія или задержки въ ростѣ воздѣлываемыхъ растений. вмѣстѣ съ тѣмъ ему удалось установить, что лупины, воздѣлываемые въ качествѣ зеленого удобрения, увеличиваютъ урожай злаковыхъ хлѣбовъ вдвое или втрое. На этихъ общихъ результатахъ Шульцъ-Лулицъ, однако, не остановился; онъ предпринялъ опредѣленіе содержанія азота въ почвѣ опытныхъ участковъ и получилъ слѣдующіе результаты:

1. Въ почвѣ участка не обрабатывавшагося и не удобрявшагося, въ теченіе 15 лѣтъ, запущеннаго подъ пастбище для овецъ, оказалось азота въ ‰:

Въ пахотномъ слоѣ до 6 дюймовъ глубины . . . 0.027

Въ подпочвенномъ слоѣ отъ 6—24 дюймовъ глубины. 0.021

2. Въ такой же почвѣ, находившейся въ теченіе 15 лѣтъ подъ культурою лупиновъ и получавшей одно минеральное удобрение:

Въ пахотномъ слоѣ до 8 дюймовъ глубиною . . 0.087

Въ подпочвѣ отъ 8 до 24 " " . . 0.025

Такимъ образомъ, въ поверхностномъ слоѣ почвы оказалась значительная прибыль азота; результаты эти были подтверждены позднѣе анализами Франка <sup>26)</sup>, изслѣдовавшаго почву тѣхъ же самыхъ участковъ послѣ 20 лѣтъ непрерывной на нихъ культуры лупиновъ.

Для сельскихъ хозяевъ и агрономовъ данныя Шульца могутъ, пожалуй, представлять достаточную убѣдительность въ томъ, что бобовыя растения, въ частности лупины, дѣйствительно обладаютъ способностью связывать атмосферный азотъ. Ботаники, однако, должны были имѣть въ виду непререкаемые по точности опыты Буссенго, показывавшіе съ полной несомнѣнностью, что бобы и лупинъ, выращиваемые въ почвѣ, лишенной соединеній азота и не имѣющіе никакихъ другихъ источниковъ азота, кромѣ атмосфернаго воздуха, не даютъ ни умень-

<sup>24)</sup> Plinius. Historia naturalis, 18 книга. Цитировано по сообщенію Уршпрунга.

<sup>25)</sup> Schultz-Lupitz 1881. Landw. Jahrb. 10, 777.

<sup>26)</sup> Frank. 1838. Landw. Jahrb. 17, 441. (Die Ernährung der Pflanzen mit Stickstoff. Berlin).



шенія, ни прибыли въ исходномъ содержаніи этого элемента. Эти классическіе опыты Буссенго, несомнѣнно, вполне точны, но вмѣстѣ съ тѣмъ, на нихъ нельзя основываться для общаго доказательства отсутствія у бобовыхъ способности связывать азотъ: доказательность ихъ имѣетъ силу только для тѣхъ условий, въ которыхъ они были произведены. Поэтому то эти опыты Буссенго и не противорѣчатъ, въ сущности, классическимъ изслѣдованіямъ Гельригеля и Вильфарта, несмотря на то, что оба послѣднихъ ученыхъ дали полное и окончательное доказательство въ пользу связыванія азота бобовыми растеніями.

Гельригель и Вильфартъ <sup>27)</sup> пользовались, въ качествѣ субстрата для культуры, чистымъ кварцевымъ пескомъ, совершенно безплоднымъ, если не вносить въ него минеральныхъ удобрений. Изслѣдуемая бобовая растенія тщательно сравнивались ими со злаковыми хлѣбами (овсомъ и ячменемъ) которые, какъ не трудно было установить рядомъ опытовъ, развиваются только при наличности азотистаго удобрения (нитратовъ) и не могутъ утилизировать никакихъ другихъ источниковъ азота, кромѣ внесенныхъ въ почву, а, слѣдовательно, не способны использовать и атмосфернаго азота.

Въ песчаной почвѣ, освобожденной нагрѣваніемъ отъ микроорганизмовъ (иначе говоря, стерилизованной) и предохранявшейся и впоследствии отъ зараженія ими, всѣ бобовыя (сераделла, горохъ, лупинъ) развивались совершенно одинаково со злаковыми растеніями, обнаруживая прибыль въ азотѣ только при дачѣ нитратовъ. Данные эти, такимъ образомъ, цѣликомъ совпадаютъ съ результатами, добытыми Буссенго.—Но когда къ стерильной отъ микробовъ почвѣ, бѣдной соединеніями азота, прибавилось небольшое количество почвеннаго настоя, картина радикально мѣнялась: въ урожаѣ оказывалась значительная прибыль азота, источникомъ которой могъ быть только одинъ атмосферный азотъ. Освѣтимъ эти результаты нѣсколькими цифрами: <sup>28)</sup>

	Культуры стерильны.		Культуры заражены вытяжкой.	
	Сухой вѣсъ урожаѣ.	Прибыль N.	Сухой вѣсъ урожаѣ.	Прибыль N.
Сераделла . . . . .	0.092 гр.	—0.022 гр.	16.864 гр.	+0.326 гр.
Лупины . . . . .	0.919 „	—0.049 „	44.718 „	+1.077 „
Горохъ . . . . .	0.779 „	—0.025 „	17.616 „	+0.449 „

Если же вмѣсто бобовыхъ для опытовъ взять, напримѣръ, овесъ, зараженіе культуръ почвенной вытяжкой остается безрезультатнымъ.

Вліяніе почвеннаго настоя не можетъ быть, поэтому, объяснено содержаніемъ въ немъ питательныхъ веществъ; дѣйствіе его скорѣе

<sup>27)</sup> Hellriegel und Wilfarth 1888. Untersuchungen über d. Stickstoffnahrung der Gramineen und Leguminosen. (Beil. z. Zeitschr. d. Vereins für d. Rübenzuckerindustrie). Berlin.

<sup>28)</sup> См. сноску 27; стр. 145.



нужно приписать содержащимся въ немъ микроорганизмамъ, тѣмъ болѣе, что нагреваніе уже до 70° отнимаетъ у него всякую активность. Дѣло здѣсь, однако, не въ присутствіи какихъ либо свободно живущихъ въ почвѣ связывающихъ свободный азотъ микроорганизмовъ; это видно уже по тому, что зараженіе злаковыхъ культуръ даетъ типичный отрицательный результатъ. Несомнѣнно, что здѣсь играютъ роль организмы со вполне специфическимъ, особеннымъ отношеніемъ къ бобовымъ растеніямъ. Мало того, у различныхъ бобовыхъ должны быть и различные микроорганизмы<sup>29)</sup>, такъ какъ при употребленіи настоя почвы изъ-подъ сахарной свекловицы, на которой раньше культивировались въ правильномъ сѣвооборотѣ горохъ и различные клевера, но никогда не воздѣлывались еще лупины и сераделла, оказалось улучшение роста гороха, но не сераделлы и не лупина. Наряду съ стимуляціей роста почвеннымъ настоемъ на корняхъ бобовыхъ растеній образовывались своеобразные клубеньки, извѣстные уже давно, но несенные съ точки зрѣнія происхожденія и функциональности.

Гелльригель и Вильфартъ вполне ясно и отчетливо установили соотношеніе между присутствіемъ въ почвенномъ настоеѣ микроорганизмовъ и образованіемъ клубешковъ на корняхъ бобовыхъ. вмѣстѣ съ тѣмъ съ полной несомнѣнностью выяснился фактъ, что бобовыя лишь тогда могутъ утилизировать атмосферный азотъ, когда въ ихъ корневой системѣ поселяются, вызывая появленіе клубешковъ, микроорганизмы. „Для того, чтобы свободный азотъ атмосферы сдѣлался пригоднымъ для цѣлей питанія бобовыхъ растеній, говорятъ Гелльригель и Вильфартъ, недостаточно одного лишь присутствія микроорганизмовъ въ почвѣ; необходимо, вмѣстѣ съ тѣмъ, чтобы нѣкоторые, вполне опредѣленные виды микробовъ вступили съ высшимъ растеніемъ въ симбіотическія отношенія“.

Симбіозомъ же, по де-Бари<sup>30)</sup> называютъ такое совмѣстное сожительство двухъ организмовъ, при которомъ оба извлекаютъ пользу изъ совмѣстной жизни, или, по крайней мѣрѣ, ни одинъ изъ нихъ не имѣетъ какой либо односторонней выгоды. Въ послѣднемъ случаѣ мы говоримъ уже о паразитизмѣ. Въ чемъ собственно состоитъ обоюдная выгода сожительства бобовыхъ и поселяющихся на ихъ корняхъ бактерій, Гелльригель и Вильфартъ точно не выяснили, да и теперь вопросъ этотъ не вполне ясенъ, несмотря на пѣлый рядъ основныхъ работъ Бейеринка, Пражмовскаго, Ноббе и Гильтнера и др.<sup>31)</sup> надъ образованіемъ и значеніемъ клубешковъ.

Бейеринку<sup>32)</sup> удалось изолировать микроорганизмы клубешковъ (*Bacillus radiceicola*) и получить ихъ въ чистой культурѣ внѣ организма

<sup>29)</sup> О вопросѣ различія видовъ *Bac. radiceicola* см. у Nobbe, Versuchstationen 68, (Bot. Cbl. III, 305).

<sup>30)</sup> De-Bary. 1879. Die Erscheinung der Symbiose. Strassburg.

<sup>31)</sup> Сравни Lafar, Mykologie III, 24.

<sup>32)</sup> Beijerinck. 1888. Bot. Ztg., 46, 725.



высшаго растенія; Пражмовскій<sup>33)</sup>, наблюдалъ затѣмъ процессъ зараженія ими корней бобоваго растенія. Онъ установилъ, что бактеріи проникаютъ внутрь корневыхъ волосковъ, проростая затѣмъ въ видѣ сплошнаго мѣшковиднаго тяжа по полости корневого волоска, а затѣмъ и сквозь рядъ кѣттокъ наружной паренхимы корня (рис. 49). Достигнувъ извѣстной глубины въ ткани корня, эти инфекціонные тяжи рассыпаются на

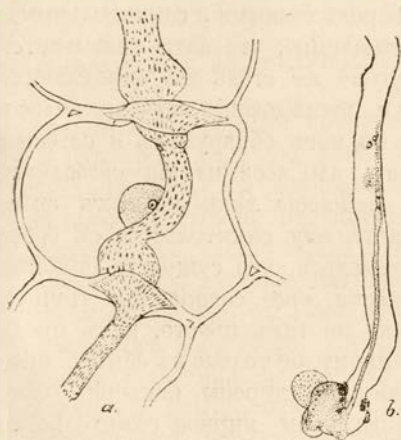


Рис. 49. Выдреніе бактерій въ ткани корня бобоваго растенія; а\* кѣттки корня гороха съ расположенными въ видѣ тяжей бактеріальными массами. Увел. 650. б\* корневой волосокъ гороха, на концѣ котораго (слѣва) расположено скопленіе бактеріальныхъ кѣттокъ. Въ самомъ концѣ волоска плазма растенія-хозяина смѣшана съ бактеріями; отсюда тянется вовнутрь инфекціонный бактеріальный тяжъ въ видѣ переполненной бактеріями трубки. Увел. 175. Изъ Фишера, Лекціи о бактеріяхъ.

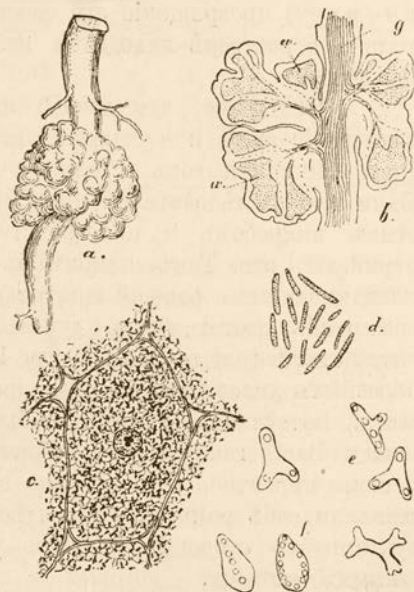


Рис. 50. Клубешки на корняхъ бобовыхъ; а клубешекъ на корнѣ лупина, въ естественную величину. б\* продольный разрѣзъ этого клубешка, увеличенный въ нѣсколько разъ: g—сосудистый пучекъ, w бактеріальная ткань. с заселенная бактеріями кѣтка клубешка лупина. Бактеріи обозначены чернымъ. Увелич. 600 разъ. d бактеріи, сожительствующія съ лупиномъ, e бактеріонды вики (*Vicia villosa*), f бактеріонды лупина (*Lupinus albus*), d—f увеличены въ 2500 разъ. Изъ Фишера, Лекціи о бактеріяхъ.

отдѣльныя бактеріи, заполняя ими внутренность кѣттокъ корня хозяина. Эти бактеріи вызываютъ потомъ раздраженіе въ заполненной ими паренхиматической ткани и, совершенно точно также, какъ это наблюдается у орѣхотворокъ, вызываютъ ея энергичный ростъ и дѣленіе ея кѣттокъ. Благодаря этому и получается мѣстное разрастаніе тканей—гипертрофія, — дающее клубешекъ, или, если учесть способъ его образованія—бактеріальный галль (рис. 50 а, b). Въ центральныхъ кѣткахъ клубешка

<sup>33)</sup> Prazmowski. 1890—91. Versuchstationen 37, 161; 38, 5.



(рис. 50, с) вначалѣ палочковидныя бактеріи (d) превращаются въ развѣтвленныя, чрезвычайно богатыя бѣлковыми соединеніями образованія (e, f), уже давно извѣстныя подъ названіемъ бактериоидовъ. По всей вѣроятности, это—дегенеративныя формы, нерѣдко наблюдаемыя и у другихъ бактерій; они носятъ общее названіе инволюціонныхъ формъ. Нѣкоторымъ изслѣдователямъ удалось получить эти бактериоиды и въ питательномъ растворѣ внѣ тѣла живого растенія<sup>34</sup>). По Гилтнеру<sup>35</sup>) превращеніе это совершается легко и быстро, если въ питательномъ растворѣ находится избытокъ углеводовъ или органическихъ кислотъ.

Естественно, что многіе авторы<sup>36</sup>) дѣлали попытки обнаружить связываніе азота и чистыми культурами одного *Bacillus radiceicola*. Результаты этихъ попытокъ остались очень неопредѣленными и сомнительными. Одни изъ изслѣдователей пришли къ заключенію, что азотъ связывается этимъ микробомъ и непосредственно, другіе же столь же опредѣленно отрицаютъ это. Такъ, напримѣръ, Россіи, изслѣдованіе котораго велось, повидимому, съ большою тщательностью, не могъ обнаружить и слѣдовъ связыванія азота; нужно думать, поэтому, что ассимиляція свободнаго азота становится возможной для *Bacillus radiceicola* лишь въ тѣхъ своеобразныхъ условіяхъ, которыя представляетъ ему сожителство съ бобовыми. Во всякомъ случаѣ, необходимо сознаться, что сущность симбіоза между *Bact. radiceicola* и бобовыми остается еще совершенно темной. Весьма вѣроятно, что явленіе это далеко не такъ просто, какъ представляли себѣ раньше. Дѣло здѣсь, повидимому, не только въ обмѣнѣ продуктами—со стороны бобовыхъ углеводами, со стороны бактерій—связаннымъ азотомъ,—который и обусловливалъ бы мирное сожителство двухъ организмовъ. Факты, приводимые Гилтнеромъ<sup>37</sup>) говорятъ, наоборотъ, самымъ рѣшительнымъ образомъ за то, что микробы въ извѣстныхъ условіяхъ и, во всякомъ случаѣ, въ началѣ симбіоза являются настоящими паразитами. Какимъ путемъ достигается превращеніе растеніемъ паразита въ мирное домашнее животное, мы не знаемъ. Въ особенности неясной является пока роль бактериоидовъ.

Восполнимъ нѣсколько пробѣловъ, которые могли бы быть отмѣчены въ нашемъ изложеніи затронутой нами темы. Такъ, напримѣръ, изслѣдованія Гельбригеля и Вильфарта дали лишь косвенное доказательство тому, что бобовыми связывается газообразный азотъ: имъ удалось отмѣтить приростъ азота въ урожаѣ и констатировать, вмѣстѣ съ тѣмъ, что единственнымъ источникомъ его могъ служить одинъ лишь атмосферный азотъ. Небезынтересно отмѣтить, что въ научной литературѣ встрѣчаемся

<sup>34</sup>) Beijerinck. 1888, въ сноскѣ 32. Hiltner 1900. Cbl. Bakt. II, 6, 273. Stutzer, 1901. Cbl. Bakt. II, 7, 897.

<sup>35</sup>) Hiltner, въ Lafar, Mykologie III, 31.

<sup>36</sup>) Beijerinck. 1888, въ сноскѣ 32. Mazé 1897. Annales de l'Institut Pasteur. II, 44; 12, 1. Hiltner въ Lafar, Mykologie III, 30. Rossi. Annali di bot. 7. Рефератъ въ Zeitschr. f. Bot. 2, 345.

<sup>37</sup>) Hiltner въ Lafar, Mykologie, III 45.



мы и съ прямымъ доказательствомъ того же факта: такъ, на примѣръ, Шлезингъ и Лоранъ <sup>38)</sup> опредѣлили, сколько миллиграммовъ азота растение гороха поглощаетъ изъ воздуха въ теченіе нѣсколькихъ мѣсяцевъ вегетации, сравнивая эти данныя съ прибылью связаннаго въ почвѣ и въ тѣлѣ растенія азота. Какъ видно изъ приводимыхъ ниже цифръ, совпаденіе обоихъ результатовъ весьма и весьма удовлетворительно:

Атмосфернаго азота въ приборѣ до начала опыта . . . . .	2.681,2 cm <sup>3</sup>
"    "    "    "    "    въ концѣ    "    . . . . .	2.653,1 "
Слѣдовательно, ассимилировано растеніемъ . . . . .	29,1 cm <sup>3</sup>
или въ миллиграммахъ . . . . .	=36,5 mgr.
Азота въ почвѣ и сѣмени . . . . .	32,6 "
"    "    "    "    урожаѣ . . . . .	73,2 "
Слѣдовательно, ассимилировано растеніемъ . . . . .	40,6 mgr.

Затѣмъ крупный интересъ представляетъ приведенное Ноббе и Гильтнеромъ <sup>39)</sup> доказательство, что атмосферный азотъ связывается, дѣйствительно, въ клубешкахъ, а не другихъ органахъ, напр., не въ листьяхъ растений, несущихъ на своей корневой системѣ клубешки. Доказать это было важно потому, что было высказываемо мнѣніе, что само бобовое растение настолько сильно измѣняется въ природѣ своей отъ сожителства съ *Bact. radialiscola*, что уже само по себѣ оказывается способнымъ связывать газообразный азотъ. Ноббе и Гильтнеръ заражали экземпляры бѣлыхъ акацій (*Robinia*), росшіе въ несодержащемъ соединенія азота питательномъ растворѣ, бактеріями клубешковъ (*Bac. radialiscola*) и наблюдали появленіе вполне нормальныхъ клубешковъ и въ водной средѣ; но пока они оставались покрытыми водой, значеніе ихъ для растенія сводилось совершенно къ нулю и связываніе азота начиналось лишь тогда, когда ихъ помѣщали непосредственно на воздухъ. Наблюденія эти говорятъ за то, что азотъ воздуха связывается въ самыхъ клубешкахъ бобовыхъ, куда онъ и долженъ имѣть непосредственный доступъ.

Совершенно аналогичными клубешкамъ бобовыхъ являются наросты или галлы, вызываемые бактеріями на листьяхъ многихъ тропическихъ мареновыхъ (*Rubiaceae*) и *Myrtsinaceae* <sup>40)</sup>. Наблюдаемое, притомъ, сожителство обоихъ организмовъ отличается еще большей закономѣрностью, чѣмъ у бобовыхъ, такъ какъ здѣсь бактеріи оказываются уже въ сѣмени заражаемаго ими растенія. Онѣ располагаются подъ кожурой, снаружи отъ зародыша, проникая въ его ткани лишь позднѣе, при его проростаніи. Наличие связыванія газообразнаго азота у этихъ растений

<sup>38)</sup> Schlössing et Laurent. 1890. Comptes rendus. 111, 750; сравни также Annales de l'Institut Pasteur 6, 65; 6, 824 (Koch Jahresbericht. 1890—92).

<sup>39)</sup> Nobbe und Hiltner. 1899. Versuchstationen 52, 455.

<sup>40)</sup> Zimmermann. 1902. Jahrb. wiss. Bot. 37, 1. Mische 1911. Abhandl. Kgl. Sächs. Akad. 32, 399. v. Faber. 1912. Jahrb. wiss. Bot. 51, 285.



еще не вполне точно установлена, но, во всякомъ случаѣ, въ высшей степени вѣроятна. Такъ, Фаберу удалось выкультивировать, съ одной стороны, чистую разводку бактерій, а съ другой, свободное отъ нихъ растеніе (изъ семейства Rubiaceae). Оказалось, что чистая культура бактерій даетъ прибыль въ связанномъ азотѣ уже сама по себѣ, незараженное же бактеріями растеніе значительно отстаетъ отъ своихъ зараженныхъ бактеріями сотоварищей, если для культуры былъ взятъ промытый, бѣдный азотомъ песокъ; содержаніе азота въ немъ было также значительно меньше.

Если мы обозначимъ сожительство между бобовыми и мареновыми, съ одной стороны, и бактеріями, съ другой, именемъ симбіоза, то, вернувшись немного назадъ, намъ придется то же обозначеніе примѣнить и къ соотношеніямъ между *Clostridium Pasteurianum* и двумя сопутствующими ему аэробными бактеріями. Воспользуемся случаемъ, чтобы познакомиться еще съ нѣсколькими примѣрами такой же совмѣстной жизни.

Начнемъ съ Иерусалимской вербы (*Eleagnus*), восковника (*Myrtila*) и обыкновенной ольхи (*Alnus*), такъ какъ всѣ эти древесныя растенія на корняхъ своихъ образуютъ клубешки, очень похожіе на клубешки бобовыхъ. Ноббе и Гилтнеръ <sup>41)</sup> показали, вмѣстѣ съ тѣмъ, что всѣ эти растенія развиваются и безъ клубешковъ на корневой системѣ, но нуждаются тогда въ соединеніяхъ азота въ питательномъ субстратѣ; если же на корняхъ у нихъ образовались клубешки, они оказываются уже въ состояніи обходиться безъ соединеній азота, вегетируя за счетъ его атмосфернаго запаса. Исторія развитія организмовъ, вызывающихъ образованіе клубешковъ у ольхи и восковника, подробно изучилъ сравнительно недавно Пекло <sup>42)</sup>; онъ относитъ ихъ къ группѣ лучистыхъ грибовъ (*Actinomycetes*). Другіе изслѣдователи <sup>43)</sup> пришли, однако, къ инымъ выводамъ; Шибата <sup>44)</sup> даетъ, между прочимъ, рядъ чрезвычайно интересныхъ подробностей строенія этихъ клубешковъ.

Оказывается, такимъ образомъ, что использование свободного азота высшими растеніями не ограничивается одними бобовыми; поэтому можно было бы думать, что высказанное Франкомъ <sup>45)</sup> воззрѣніе имѣетъ свои основанія, и что способность связывать свободный азотъ присуща всѣмъ вообще растительнымъ организмамъ, въ большей или меньшей степени. Необходимо, однако, отмѣтить, что точно поставленные опыты надъ значительнымъ числомъ разнообразныхъ представителей цвѣтковыхъ растеній, вродѣ злаковъ, крестоцвѣтныхъ <sup>46)</sup> и т. п. привели къ совершенно отрицательнымъ въ этомъ отношеніи результатамъ.—Въ нѣкоторыхъ же

<sup>41)</sup> Nobbe und Hiltner. 1904. Bot. Cbl. 96, 486.

<sup>42)</sup> Peklo. Cbl. Bakt. 27, 451.

<sup>43)</sup> Bottomley. Annals of. Bot. 26, 111, Spratt, Annals of. Bot. 26, 119.

<sup>44)</sup> Schibata. 1902. Jahrb. wiss. Bot. 37, 643.

<sup>45)</sup> Frank. 1890. Landw. Jahrb. 19, 323 (Die Pilzsymbiose der Leguminosen. Berlin).

<sup>46)</sup> Aebv. 1896. Versuchstationen 46, 409. Pfeiffer und Franke 1897. Versuchstationen 48, 455. Lemmermann и др. 1910. Versuchstat. 73, 425.



случаяхъ, именно тогда, когда имѣется налицо опять таки сожигательство низшихъ организмовъ съ цвѣтковыми, удавалось, дѣйствительно, доказывать связываніе газообразнаго азота или, по крайней мѣрѣ, устанавливать значительную вѣроятность этого процесса. Укажемъ прежде всего на одно изъ хвойныхъ (*Coniferae*), такъ называемый подокарпъ (*Podocarpus*), отличающійся, между прочимъ, присутствіемъ клубеньковъ на своей корневой системѣ. Клубешки эти представляютъ собой видоизмѣненные боковые корешки, внутреннія ткани которыхъ оказываются сплошь переполненными гифами грибка. Попытки выростить подокарпъ безъ этого грибка до сихъ поръ не удавались; Ноббе и Гилтнеръ<sup>46а)</sup> отмѣчаютъ, вмѣстѣ съ тѣмъ, что имъ удавалось культивировать это растеніе въ чистомъ кварцевомъ пескѣ, лишенномъ всякихъ соединений азота въ теченіе 5 лѣтъ подрядъ; растеніе развивалось при этихъ условіяхъ самымъ успѣшнымъ образомъ. Нѣтъ сомнѣнія, что и здѣсь мы имѣемъ дѣло съ ассимиляціей газообразнаго азота; весьма вѣроятно, что основную роль въ этомъ процессѣ играетъ опять таки низшій организмъ—грибокъ.

Отъ симбіоза въ корняхъ подокарпа до такъ называемой микоризы<sup>47)</sup> уже одинъ только шагъ. Микоризы т. е. симбіотическія сочетанія гифъ грибка и корней цвѣтковаго растенія необыкновенно широко распространены въ природѣ. Онѣ встрѣчаются въ двухъ основныхъ формахъ, въ видѣ эндотрофной и эктотрофной микоризы. Первая изъ нихъ извѣстна уже давно; такъ, напримѣръ, еще Шлейденъ указывалъ на присутствіе микоризы въ корняхъ гнѣздовки (*Neottia Nidus*), а Франкъ и Шлихтъ<sup>48)</sup> доказали широкое ея распространеніе у орхидныхъ (*Orchideae*) и вересковыхъ (*Ericaceae*). Грибныя гифы располагаются или въ межклетникахъ, посылая внутрь клетокъ древесовидно развѣтвленные присоски (*Agum, Allium*), или же переполняютъ внутренность самихъ клетокъ корня, какъ у орхидныхъ (*Orchideae*), вороньяго глаза (*Paris*) и вѣтреницы (*Anemone*), или же, наконецъ, разрастаются преимущественно на поверхности корня, проникая лишь въ клетки эпидермиса (*Ericaceae*). Во всѣхъ этихъ случаяхъ зараженныя грибомъ клетки не отмираютъ.—Микориза гнѣздовки (*Neottia*) была подробно изучена Магнусомъ<sup>49)</sup>. Грибокъ проникаетъ въ корни извнѣ и развѣтвляется на нѣкоторой глубинѣ подъ эпидермисомъ, такъ что въ корнѣ и корневищѣ гнѣздовки переполняется грибными массами слой концентрически расположенныхъ клетокъ. Служація помѣщеніемъ для грибка клетки различно относятся къ зараженію имъ. Въ однихъ грибокъ оживленно разрастается, образуя въ концѣ концовъ, съ несомнѣннымъ для протоплазмы растенія хозяина вредомъ, особые органы, предназначенные для перезимовыванія и зараженія въ слѣдующемъ году дру-

<sup>46а)</sup> Nobbe und Hiltner. 1899. Versuchstat. 51, 241.

<sup>47)</sup> Сводка о микоризахъ у Magnus'a. Текстъ къ таблицамъ Кпу (116 и 117). Berlin. 1911.

<sup>48)</sup> Frank 1887. Ber. Bot. Ges. 5, 395. Schlicht 1889. Landw. Jahrb. 18, 477.

<sup>49)</sup> W. Magnus 1900. Jahrb. wiss. Bot. 35, 205.



того растенія; въ другихъ грибныя гифы оказываются, наоборотъ, отчасти переваренными протоплазмой клѣтки-хозяина, усвоившей богатое бѣлками содержимое ихъ; остающія же непереваренными части скопляются въ видѣ плотнаго клубка въ центрѣ клѣтки и отчленяются отъ живого содержимаго слоями клѣтчатки. Почти тоже самое наблюдается и у *Psilotum triquetrum* <sup>44</sup>); въ корняхъ этого растенія клѣтки, гдѣ грибокъ развивается безпрепятственно, и клѣтки, гдѣ гифы его уничтожаются воздѣйствіемъ хозяина, лежатъ въ безпорядкѣ, одна

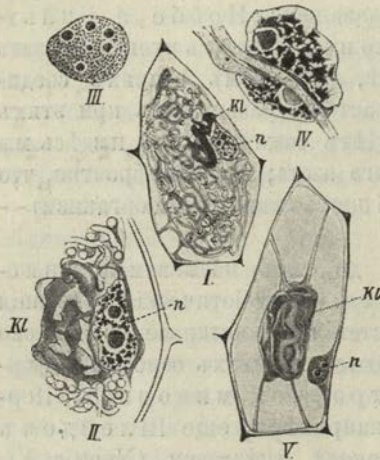


Рис. 51. *Psilotum triquetrum*. I переполненная грибными гифами клѣтка корня; *n* ядро; у *Kl* начинается процесс перевариванія грибка. Увел. 210. II ядро *n* и переваренная масса грибныхъ гифъ въ такой же клѣткѣ, при большемъ увеличеніи (400 разъ). III нормальное покоящееся ядро изъ клѣтки корневища *Psilotum*. Увел. 625. IV Ядро клѣтки, подвергшейся зараженію грибомъ. Увел. 625. V клѣтка, въ которой процесс перевариванія грибка уже вполнѣ законченъ; *Kl* — переваренная и заключенная въ целлюлезный мѣшокъ масса грибка. Увел. 240. По Шибата <sup>44</sup>).

около другой. Въ первыхъ изъ нихъ грибныя гифы располагаются по стѣнкамъ; ядро клѣтокъ не испытываетъ, при этомъ, никакихъ видимыхъ измѣненій; въ клѣткахъ, гдѣ идетъ перевариваніе (рис. 51, I и II), между тѣмъ ядро клѣтки значительно увеличивается въ размѣрахъ, своеобразно измѣняясь и въ своемъ внутреннемъ строеніи (сравни рис. 51, III и IV). Въ концѣ концовъ непереваренный остатокъ грибной массы оказывается

скупеннымъ въ центрѣ клѣтки (V) и окруженнымъ со всѣхъ сторонъ целлюлезной оболочкой. По Шибата различіе между подокарпомъ и псилотомъ, въ сущности, самое поверхностное: и у подокарпа клѣтки клубешковъ плотно набиты грибными гифами и способны ихъ переваривать, усваивая, такимъ образомъ, связанный грибомъ изъ атмосферы азотъ. Такое перевариваніе, по Франку, происходитъ и въ клубешкахъ бобовыхъ; сожительствующія съ ними бактеріи или бактериоды подпадаютъ дѣйствію плазмы хозяина и растворяются нацѣло. Однако Гилтнеръ <sup>50</sup>) отрицаетъ фактъ перевариванія какъ для подокарпа, такъ и для клубешковъ бобовыхъ. Онъ утверждаетъ, что, по крайней мѣрѣ, тогда, когда грибной организмъ связываетъ газообразный азотъ, никакихъ явленій перевариванія не наступаетъ и лишь тогда, когда высшее растеніе окажется окрѣпшимъ, благодаря усвоенію извнѣ соединеній азота, оно начинаетъ пытаться избавиться отъ грибка путемъ перевариванія

<sup>50</sup>) Hiltner въ Lafar, Mykologie III.



его гифъ. Каково бы ни было окончательное рѣшеніе этого вопроса, во всякомъ случаѣ весьма вѣроятно, что и другія эндотрофныя микоризы, подобно микоризѣ подокарпа, играютъ роль органовъ, переводящихъ элементарный азотъ въ связанное состояніе.

Немало было попытокъ обосновать это предположеніе; такъ, напри- мѣръ, Шарлотта Тернець <sup>51)</sup> указывала на способность связывать свободный азотъ, открытую ею у изолированного изъ торфяниковой почвы грибка, сходнаго, по ея мнѣнію, съ грибомъ микоризы вересковыхъ (Ericaceae). Полнаго тождества этихъ двухъ организмовъ, однако, не уда- лось установить, да и прибыли азота, констатированныя изслѣдователь- ницей, далеко не очень велики. Наблюденія Мюллера <sup>52)</sup>, по кото- рымъ ели растутъ на нѣкоторыхъ особенно бѣдныхъ азотомъ песчаныхъ почвахъ лишь совмѣстно съ горной сосной, могли бы, пожалуй, служить указаніемъ на то, что эндотрофная микориза послѣдняго дерева способна связывать атмосферный азотъ; однако опыты Мёллера <sup>53)</sup> не дали въ этомъ направленіи положительнаго результата. Изъ коротенькой замѣтки Бейеринка <sup>54)</sup> видно, что и онъ не могъ установить способности къ ас- симилиаціи свободнаго азота у изолированного изъ орхидей грибка. Къ такому же результату пришелъ и Бургегфъ <sup>55)</sup>. Всѣ эти опыты, однако, являются еще малоубѣдательными, такъ какъ и для чистой культуры клубешковаго бацилла способность связывать азотъ является далеко не безусловно установленной.

Необходимо, во всякомъ случаѣ, особенно подчеркнуть, что нельзя сомнѣваться въ полезности для многихъ растений эндотрофной микоризы, хотя существованіе ея и связано, быть можетъ, съ совершенно иными процессами, а вовсе не съ ассимиляціей газообразнаго азота. Такъ, на- примѣръ, Бернаръ <sup>56)</sup> показалъ, что для орхидныхъ присутствіе эндо- трофныхъ грибовъ совершенно необходимо. Грибки эти принадлежатъ къ различнымъ видамъ рода *Rhizoctonia* <sup>57)</sup> и могутъ питаться чисто сапрофитнымъ порядкомъ (Бернаръ, Бургегфъ). Зараженіе обычно- венно происходитъ уже на стадіи проростка, во исполнѣ опредѣленномъ его мѣстѣ; нерѣдко даже для самого проростанія необходимо предвари- тельное зараженіе сѣмени грибными гифами; у другихъ видовъ молодое

<sup>51)</sup> Ternetz 1904. Ber. Bot. Ges. 22, 267.

<sup>52)</sup> Müller 1903, цит. по Möller 1906, см. сноску 53.

<sup>53)</sup> Möller 1906. Ber. Bot. Ges. 24, 230. Обыкновенный плевель (*Lolium temulentum*) какъ оказывается, находится въ постоянномъ симбиозѣ съ грибомъ, обуславливающимъ его ядовитыя свойства. Hannig 1908. Ber. Bot. Ges. 26-a, 238 старался доказать спо- собность плевела связывать, совмѣстно съ грибомъ, свободный азотъ атмосферы; впо- слѣдствіи, однако, онъ убѣдился, что едва ли здѣсь осуществляется ассимиляція азота (устное сообщеніе).

<sup>54)</sup> Beijerinck 1907. Bot. Chb. 104, 90.

<sup>55)</sup> Burgeff 1909. Die Wurzelpilze der Orchideen. Jena.

<sup>56)</sup> Bernard 1904. Revue gén. de bot. 16, 405; 1905. Comptes rend. 140, 1272.

<sup>57)</sup> Одна изъ безхлорофильныхъ японскихъ орхидей сожительствуетъ съ грибомъ изъ семейства Agaricaceae, извѣстнымъ опенкомъ (*Armillaria mellea*). Kusano 1911. Journ. Coll. Agric. Tokyo 4, N<sup>o</sup> 1.



растеньице должно быть заражено грибомъ на болѣе или менѣе ранней стадіи, безъ чего происходитъ остановка въ дальнѣйшемъ развитіи. Зараженіе можно осуществить и другими видами *Rhizoctonia*, кромѣ специально живущаго на данной орхидеѣ; но въ такомъ случаѣ дальнѣйшее развитіе растенія обычно бываетъ нарушено, такъ какъ или грибокъ убиваетъ орхидею, или же орхидея приводитъ къ отмиранію грибокъ (Бернаръ, Бургель).

Несомнѣнно, такимъ образомъ, что грибокъ стимулируетъ развитіе орхиднаго растенія исходящими отъ него химическими раздраженіями; однако, главная роль эндотрофной микоризы и у орхидныхъ, по господствующему воззрѣнію, состоитъ въ томъ, что высшее растеніе извлекаетъ питательныя вещества изъ грибка, переваривая живущія въ ея клѣткахъ гифы <sup>58</sup>). Вейландъ показалъ, что среди усвояемыхъ такимъ образомъ веществъ особенно много азота (въ видѣ мочевины), фосфорной кислоты и калия. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ, быть можетъ, и грибокъ получаетъ отъ высшаго растенія—хозяина питаніе въ видѣ углеводовъ; въ такихъ случаяхъ можно было бы говорить и о настоящемъ симбіозѣ. Этого, конечно, не наблюдается у всѣхъ безхлорофильныхъ цвѣтковыхъ обитателей гумуса, всѣ они оказываются снабженными эндотрофной микоризой и, безъ сомнѣнія, всѣ свои питательныя матеріалы черпаютъ изъ клѣтокъ перевариваемаго ими грибка. Необходимо, конечно, уже аргюи предпологать, что грибокъ способенъ использовать недоступныя для цвѣтковыхъ составныя части гумусовой почвы.

Какъ намъ кажется, слѣдуетъ рѣзко различать такъ называемыя эктотрофныя микоризы отъ микоризъ эндотрофныхъ. Онѣ были открыты Каменскимъ <sup>59</sup>) у подбельника (*Monotropa*). Вскорѣ затѣмъ и Франкъ <sup>45</sup>) указалъ на широкое распространеніе ея у нашихъ лѣсныхъ деревьевъ (*Cupuliferae*, *Betulaceae*, *Coniferae*). У нихъ грибокъ—какъ оказывается, здѣсь участіе принимаетъ мицелій крупныхъ формъ семейства *Agaricineae* и *Tuberaceae*—уже не проникаетъ внутрь клѣтокъ корня, а образуетъ лишь густое сплетеніе на его поверхности, плотнымъ чехломъ закрывая его до самой точки роста. Отдѣльныя гифы грибка иногда проникаютъ и внутрь корня между поверхностными его клѣтками, но распространеніе ихъ ограничивается, въ этомъ случаѣ, исключительно лишь межкѣтниками. Съ зараженіемъ этимъ связаны характерныя измѣненія наружнаго вида и анатомическаго строенія корня, по которымъ легко узнать снабженныя микоризой растенія; несомнѣнно, что измѣненія эти играютъ и опредѣленную физиологическую роль въ обиходѣ растенія. Такъ, напримѣръ, на корнѣ, опутанномъ грибнымъ мицеліемъ, уже не развивается корневыхъ волосковъ, (сравни рис. 52) и весь процессъ воспріятія питательныхъ веществъ и воды оказывается возможнымъ лишь при посредствѣ грибныхъ гифъ. Въ этомъ и состоитъ

<sup>58</sup>) Bernard und Weyland 1912. Jahrb. wiss. Bot. 51, 1 въ перевариваніи грибка видятъ лишь обезвреживаніе черезчуръ усилившагося противника.

<sup>59</sup>) Kamienski 1881. Bot. Ztg. 39, 457.

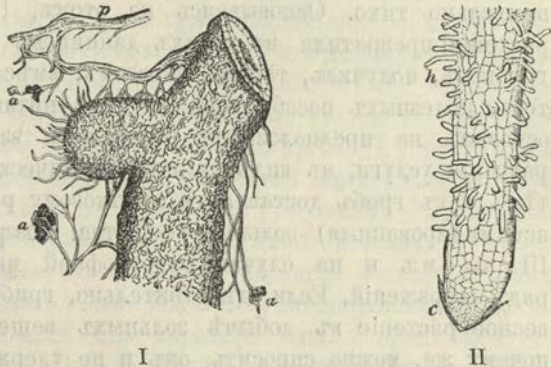


основное отличие отъ эндотрофной микоризы, у которой преобладающая масса грибка залегаетъ внутри клѣтокъ и лишь рѣдкими перемычками связана съ живущими внѣ растенія, въ почвѣ, частями мицелія. Между тѣмъ какъ для многихъ растений съ эндотрофной микоризой сожителство ихъ съ грибомъ сдѣлалось, безъ сомнѣнія, совершенно необходимымъ, для нашихъ лѣсныхъ деревьевъ этого сказать, во всякомъ случаѣ, нельзя. Ихъ можно встрѣтить безъ всякой микоризы не только въ естественныхъ условіяхъ, въ природѣ, но и выростить свободными отъ грибка и въ искусственной культурѣ. Ноббе<sup>60)</sup> съ большимъ успѣхомъ культивировалъ въ теченіе 25 лѣтъ сосны, ели, буки и лиственницы на чистомъ, лишенномъ какихъ бы то ни было гумусовыхъ соединений кварцевомъ пескѣ, безъ участія какого либо грибка. Не исключена, поэтому, возможность, что грибки оказываются, въ данномъ случаѣ, лишь паразитами на корняхъ деревьевъ<sup>61)</sup>.

Изъ того, что зеленія растенія не страдаютъ отъ нихъ, не слѣдуетъ, во всякомъ случаѣ, дѣлать заключенія, что грибки эти не являются паразитами. Съ другой стороны, вполне возможно, что грибы участвуютъ въ доставленіи цвѣтковому растенію питательныхъ матеріаловъ. Возможны, при этомъ, слѣдующія комбинаціи: 1) грибокъ способенъ связывать газообразный азотъ, 2) грибокъ способенъ воспринимать изъ гумуса соли амміака и перерабатывать ихъ далѣе; цвѣтковые же растенія могли бы тогда, предположительно, принадлежать къ числу пептонныхъ организмовъ. Впрочемъ, такъ какъ развитіе ихъ въ водныхъ культурахъ говоритъ какъ разъ противъ такой возможности, приходится допустить третью возможность, а именно, что 3) грибокъ не участвуетъ въ снабженіи высшаго растенія соединениями азота, а снабжаетъ его минеральными солями<sup>62)</sup>.

Грибные организмы отличаются особенно рѣзко выраженной потребностью въ зольныхъ питательныхъ веществахъ и, обладая способностью быстро использовать въ этомъ отношеніи субстратъ, являются опасными конкуррентами

Рис. 52. I Корень бука, выросшій въ богатой перегноемъ почвѣ. Увел. *p* тяжи грибныхъ гифъ, сросшихся при *a* съ частичками гумуса. II. Корень бука, выросшій въ стерилизованной перегнойной почвѣ. Увел. *c* корневой чехликъ, *h*—корневые волоски. Изъ Практикума Детмера.



<sup>60)</sup> Nobbe 1899. Versuchstat. 51, 241.

<sup>62)</sup> Stahl 1900, Jahrb. wiss. Bot. 34, 539.

<sup>61)</sup> Сравни Fuchs 1911. Bibl. botan., Heft 76.



сравнительно медленно вегетирующимъ цвѣтковымъ растеніямъ, въ особенности на почвахъ, бѣдныхъ солями. И на самомъ дѣлѣ, высшія растенія, не имѣющія микоризъ, растутъ на почвахъ, богатыхъ перегноемъ, несравненно лучше, когда онѣ искусственно лишены своего обычнаго грибнаго населенія<sup>63</sup>). При господствѣ же грибовъ въ гумусовой почвѣ, ростъ высшихъ растеній идетъ со всѣми признаками интенсивнаго „голоданія отъ недостатка зольныхъ веществъ“. Микориза свойственна какъ разъ тѣмъ растеніямъ, которыя обитаютъ на гумусовыхъ почвахъ или же такимъ, у которыхъ по какой либо причинѣ (напр. слабая транспирація) притокъ зольныхъ веществъ идетъ сравнительно тихо. Основываясь на этомъ, Шталъ думаетъ, что такія растенія превратили въ своихъ данниковъ нѣкоторыхъ изъ почвенныхъ грибовъ, получивъ, такимъ образомъ, вмѣсто безпощадныхъ конкурентовъ, полезныхъ пособниковъ въ дѣлѣ питанія. Взглядъ этотъ, конечно, основанъ на предположеніи наличности взаимной со стороны высшаго растенія услуги, въ видѣ отдачи органической пищи—углеводовъ, между тѣмъ какъ грибокъ доставляетъ цвѣтковому растенію уже переработанныя ассимилированныя) зольныя вещества. Возрѣніе это, распространяемое Шталемъ и на случаи эндотрофной микоризы, встрѣчаетъ, однако, рядъ возраженій. Если, дѣйствительно, грибокъ настолько опережаетъ древесное растеніе въ добычѣ зольныхъ веществъ изъ почвеннаго слоя, почему же, можно спросить, онъ и не удерживаетъ ихъ въ своихъ клѣткахъ, а свободно отдаетъ уже во вполне ассимилированномъ видѣ? У микоризъ эндотрофныхъ отдача эта легко объясняется процессомъ перевариванія грибныхъ гифъ; у микоризъ же эктотрофныхъ нѣтъ никакихъ основаній изыскивать подобныя же явленія. Вмѣстѣ съ тѣмъ изслѣдованія Мёллера<sup>64</sup>) надъ сосной привели къ неожиданному факту, что на корняхъ ея не бываетъ микоризы въ перегнойныхъ почвахъ, между тѣмъ какъ на песчаной почвѣ микориза оказывается уже обычной. Развитие же дерева идетъ на гумусовой почвѣ, но безъ гриба, значительно пышнѣе, чѣмъ на пескѣ, но съ грибными обложками.

Очевидно, здѣсь еще много вопросовъ ожидаютъ своего разрѣшенія; невольно бросается въ глаза, какъ мало пользовались опытомъ въ этой крайне любопытной области. Между тѣмъ планомерно проведенные опыты должны быть далеко не безнадежными, такъ какъ свободную отъ грибовъ корневую систему получить не трудно, а послѣдствія зараженія должно бы сказываться какимъ либо, вполне замѣтнымъ, образомъ. Намъ думается, что подобныя опыты смогутъ выяснитъ разнообразіе въ природѣ микотрофныхъ растеній: наряду съ настоящимъ симбиозомъ окажутся съ одной стороны безвредныя или даже вполне индифферентныя для обѣихъ сторонъ сожительства, а съ другой и случаи ярко выраженаго паразитизма; при этомъ паразитомъ одинаково можетъ быть и грибной организмъ, и высшее цвѣтковое растеніе: во

<sup>63</sup>) Сравни однако, Neger 1903. Naturw. Zeitschr. f. Land. u. Forstwirtschaft. 1.

<sup>64</sup>) Müller 1902. Рефератъ въ Bot. Ztg., 60, II, 201; 1903. Bot. Ztg. 61, II, 329.



многихъ случаяхъ эндотрофной микоризы паразитомъ, по всей вѣроятности, является грибокъ, а при эктотрофной микоризѣ у безхлорофильныхъ цвѣтковыхъ — паразитирующей стороною оказывается уже высшее растеніе.

Говоря объ явленіяхъ симбіоза, нельзя пройти мимо лишайниковыхъ организмовъ; къ этому удивительному сочетанію грибковъ и водорослей и было впервые примѣнено де-Бари <sup>65)</sup> выраженіе „симбіозъ“. Впрочемъ, и теперь еще нѣтъ полнаго согласія во взглядахъ на сущность этого симбіоза. Бейеринкъ и Артари <sup>66)</sup> показали, что многія изъ входящихъ въ составъ лишайниковъ водоросли являются „пептонными“ организмами; можно, поэтому, думать, что грибокъ доставляетъ имъ пептоны, получая взамѣнъ отъ водоросли, ассимилирующей углекислоту, синтезированные ею углеводы. Возможно также, что сожительство это представляетъ собой случай чистаго паразитизма; возрѣніе это съ каждымъ годомъ приобретаетъ все больше и больше сторонниковъ <sup>66a)</sup>. Не каждый паразитъ настолько мало цѣлесообразенъ въ своей жизнедѣятельности, что быстро убиваетъ своего хозяина: наиболѣе утонченные паразитные организмы вытягиваютъ необходимые имъ соки лишь понемногу, чтобы не подвергнуть опасности самое существованіе хозяина; благодаря этому обезпечивается болѣе продолжительное использованіе зараженнаго организма и, слѣдовательно, ббльшая для паразита выгода такой эксплуатаціи. — Напомнимъ хотя бы о паразитныхъ грибахъ изъ семействъ ржавчинныхъ (*Uredineae*), головневыхъ (*Ustilagineae*) и пероноспоровыхъ (*Pterosporeae*). Однако, въ лишайникахъ нерѣдко не наблюдается вовсе явленій страданія клѣтокъ водоросли; наоборотъ, часто замѣчается усиленное ея развитіе подъ воздѣйствіемъ гриба: клѣтки ея достигаютъ въ ткани лишайника значительно ббльшихъ размѣровъ, чѣмъ въ свободномъ состояніи. Но и это не говоритъ еще противъ „паразитизма“. И въ другихъ случаяхъ нерѣдки такія же воздѣйствія грибныхъ паразитныхъ гифъ, приводящія къ разрастанію клѣтокъ хозяина; объясненіе имъ нужно искать въ раздраженіи, вызываемомъ и завѣдомыми ядами, дозируемыми въ очень незначительныхъ количествахъ.

Въ нашу задачу не входитъ подробное разсмотрѣніе большого числа примѣровъ болѣе или менѣе ярко выраженнаго симбіоза. Укажемъ лишь, что понятію „симбіозъ“ можно придавать и болѣе широкій смыслъ. Симбіозъ въ узкомъ смыслѣ слова мы имѣемъ тогда, когда оба симбіонта составляютъ совмѣстно какъ бы одинъ организмъ, съ морфологическими или физиологическими свойствами, не присущими вовсе составляющимъ его

<sup>65)</sup> de-Bary 1879. Die Erscheinung der Symbiose. Strassburg. Представленіе о лишайникахъ, какъ составныхъ изъ водоросли и гриба организмахъ обосновано было Швенденеромъ (Schwendener 1869. Algentypen der Flechtengonidien). Сравни также de-Bary 1865. Morphologie und Physiologie der Pilze etc. Leipzig и Reinke 1894. Jahrb. wiss. Bot. 26, 524.

<sup>66)</sup> Beijerinck 1890. Bot. Ztg. 48, 725. Artari 1890. Bull. des naturalistes de Moscou, № 1.

<sup>66a)</sup> Сравни Treboux 1912. Ber Bot. Ges. 30, 69.



организмамъ, или присущимъ имъ въ сравнительно слабой степени (таковы, напр., лишайники, бобовыя); гораздо меньшее взаимное приспособленіе наблюдается тогда, когда оба симбіонта сочетаются въ лишенную опредѣленной формы колонію—зооглею, какъ мы видѣли, напримѣръ у *Clostridium Pasteurianum* съ его двумя аэробными спутниками; можно, затѣмъ, говорить о симбіозѣ и тогда, когда въ почвенномъ слое бокъ о бокъ развиваются зеленныя водоросли и *Clostridium Pasteurianum*, обмѣниваясь продуктами своей жизнедѣятельности. Сдѣлавъ еще шагъ дальше, мы перейдемъ къ организмамъ, смѣняющимъ другъ друга на одномъ и томъ же субстратѣ, причѣмъ предыдущій какъ бы подготавливаетъ почву для слѣдующаго; это явленіе получаетъ названіе метабіоза<sup>67)</sup>. Ясно, что между симбіозомъ и метабіозомъ, въ сущности, очень близкая связь. Намъ уже приходилось имѣть дѣло съ явленіями метабіоза, широко распространенными въ природѣ; подведемъ теперь итогъ нашему знакомству съ обмѣномъ веществъ у растений, пробѣжавъ еще разъ различныя формы метабіоза въ растительномъ мірѣ, расположивъ ихъ въ видѣ таблицы. Ограничимся при этомъ, главнымъ образомъ, тѣми двумя элементами, на которыхъ намъ приходилось особенно останавливаться; иначе говоря, сведемъ въ схему круговоротъ углерода и азота въ мірѣ организмовъ.

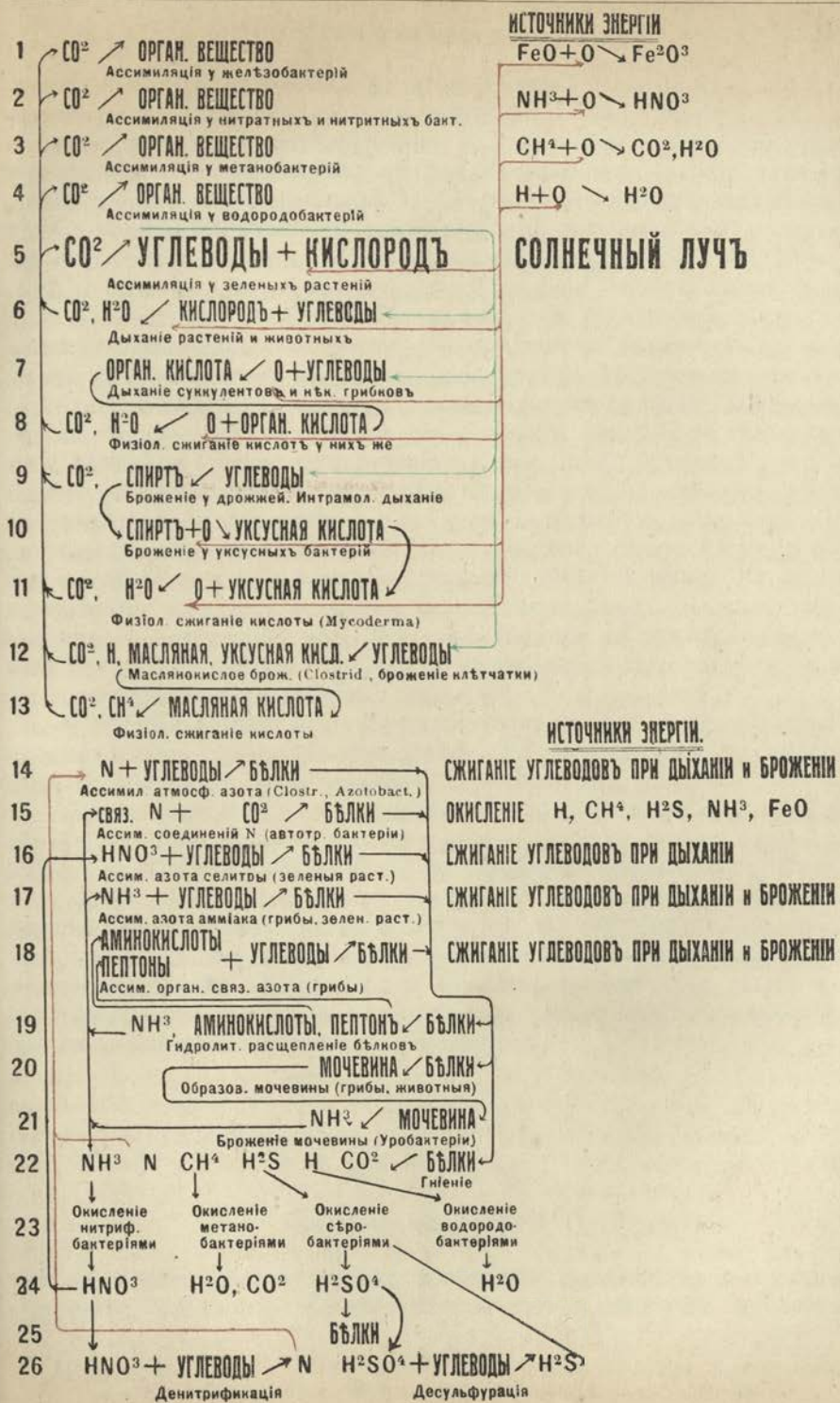
Исчезновеніе вещества на нашей планетѣ немыслимо уже по основнымъ законамъ химіи; что же касается круговорота веществъ, то въ немъ немалую роль играетъ явленіе органическаго метабіоза. Хотя и отмѣченъ фактъ способности нѣкоторыхъ грибовъ улучшать для себя используемый ими субстратъ какими то неизвѣстными ближе выдѣленіями<sup>68)</sup>, но, въ общемъ, всякій организмъ въ развитіи своемъ весьма скоро измѣняетъ окружающую среду настолько односторонне, что отрѣзываетъ самъ себѣ возможность дальнѣйшаго существованія. Лишь на совмѣстномъ существованіи большого числа различно функціонирующихъ организмовъ основывается возможность непрерывнаго обновленія жизни на землѣ.

Прилагаемая при этомъ таблица должна представить круговоротъ углерода и азота, совершаемый путемъ организмовъ. Она не претендуетъ на какую либо полноту; даже и въ томъ, что она даетъ, есть пробѣлы: можно было бы прибавить еще много продуктовъ обмѣна, провести много стрѣлокъ и линій; все это мы оставляемъ, чтобы не лишить таблицу ея необходимой наглядности. Для отдѣльныхъ процессовъ обмѣна въ таблицѣ указаны лишь тѣ продукты, которые насъ интересовали въ нашемъ изложеніи. Химическія уравненія выпущены; начальные и конечныя продукты процесса сочетаны при помощи стрѣлокъ, указывающихъ, въ тоже самое время, направленіе процесса. Одни изъ нихъ идутъ слѣва направо, другіе въ обратномъ направленіи. Если при реакціи необходима

<sup>67)</sup> Ward. 1899. Annals Bot. 13, 52.

<sup>68)</sup> Nikitinski 1904. Jahrb. wiss. Bot. 40, 1.





**Круговоротъ углерода и азота въ природѣ.**







затрата энергии, стрѣлка обращена кверху ↗, приходъ энергии выражаетъ стрѣлкой, направленной книзу, ↘.

Особенно жирно оттиснуть подь № 5 процессъ ассимиляціи углекислоты зеленымъ растеніемъ; необходимая для него энергія, какъ извѣстно, доставляется солнечнымъ лучемъ. Изъ обоихъ получающихся при этомъ продуктовъ важенъ, съ одной стороны, кислородъ, обуславливающий рядъ окислительныхъ процессовъ, отмѣченныхъ подь №№ 1—4 и 6, 7, 8, 10 и 11. Другой же продуктъ (углеводы) уже въ самомъ зеленомъ растеніи или въ другихъ организмахъ, въ тѣло которыхъ онъ попадаетъ, вновь подпадаетъ процессу разрушенія до углекислоты и воды, путемъ окислительныхъ процессовъ или реакцій расщепленія. Смыслъ этого разрушительнаго процесса заключается въ добычѣ химической энергіи, отложенной про запасъ въ углеводѣ изъ энергіи солнечнаго луча; однимъ изъ конечныхъ продуктовъ разрушенія углеводовъ оказывается, въ концѣ концовъ, опять таки питательное для зеленого растенія вещество — углекислота. Такъ какъ большинство организмовъ не способны къ самостоятельному синтезу углеводовъ, автотрофному растенію и принадлежит по праву центральное мѣсто въ жизни на земной поверхности; наряду съ зелеными растеніями къ этимъ „созидателямъ“ относятся и отмѣченныя подь №№ 1—4 бактеріи съ неизвѣстными еще пока продуктами синтеза; поэтому то въ таблицѣ и поставлено у нихъ общее выраженіе „органическое вещество“.

Освобождающаяся при разрушительномъ обмѣнѣ веществъ энергія можетъ получать различное примѣненіе (№№ 1—4; 14—18); нерѣдко служить она и для разнообразныхъ синтетическихъ реакцій.

Въ таблицѣ изображенъ также и круговоротъ азота. Въ строкахъ 14—18 отмѣчены процессы ассимиляціи свободного азота или его соединеній; ниже — процессы расщепленія бѣлковыхъ веществъ.

Задача таблицы — отмѣтить главнѣйшія черты обмѣна веществъ въ органическомъ мірѣ, по крайней мѣрѣ, съ качественной точки зрѣнія. Количественная сторона этихъ процессовъ не поддается нашему учету и поэтому и нельзя сказать, идетъ ли жизнь на землѣ на убыль или все разрастается вширь и не предстоитъ ли ей когда либо изсякнуть изъ за недостатка питательныхъ матеріаловъ.

## ГЛАВА XIX.

### Превращеніе энергіи <sup>1)</sup>.

Набросавъ общую картину процессовъ превращенія вещества въ растеніяхъ, мы можемъ теперь отмѣтить, что, несмотря на безконечное

<sup>1)</sup> Сравни Pfeffer 1892. Energetik. (Abh. Kgl. Ges. Leipzig 18) и въ особенности Nathansohn 1910. Der Stoffwechsel der Pflanzen. Leipzig. Глава 28, 30.



разнообразіе обмѣна, ясно намѣчаются всюду двѣ основныхъ линіи явленій, существенно различныхъ другъ отъ друга—процессовъ ассимиляціи и процессовъ диссимиляціи. Смыслъ ассимиляціи понятенъ, конечно, самъ по себѣ; для постоянного разрастанія и связаннаго съ нимъ увеличенія своихъ частей растеніе необходимо должно имѣть притокъ вещества изъ окружающей среды, чтобы претворить его въ свое тѣло. Не такъ ясно значеніе процесса диссимиляціи, разрушающаго отчасти то, что было создано ассимиляціей. Мы указывали уже, что этотъ разрушительный процессъ обмѣна служитъ цѣлямъ добычи энергіи. Такимъ образомъ, изученіе процессовъ добычи организмомъ энергіи и ея превращенія естественно примыкаетъ къ знакомству съ обмѣномъ веществъ.

Необходимой, само собой понятной, предпосылкой при этомъ будетъ законъ сохраненія энергіи. Растеніе не можетъ создать изъ ничего вещества; точно также оно не можетъ и производить изъ ничего энергію; оно воспринимаетъ и вещество, и энергію извнѣ и можетъ производить лишь ихъ превращенія.

Источниками энергіи могутъ служить съ одной стороны различныя формы свободной энергіи, какъ электричество, тепло и свѣтъ; съ другой—энергія связанная, потенціально присутствующая въ веществѣ. Мало вѣроятно, чтобы растеніе могло какъ-либо использовать электрическую энергію, притекающую къ нему извнѣ: во всякомъ случаѣ, мы объ этомъ не имѣемъ никакихъ свѣдѣній. Наоборотъ, мы хорошо знаемъ, что растеніе можетъ отлично развиваться и безъ притока этой формы энергіи. Не то съ тепловой энергіей. Мы уже указывали выше, что вся жизнедѣятельность растительнаго организма заключена въ опредѣленныя, сравнительно узкія, температурныя рамки. Это, однако, не значитъ, что тепло окружающей среды представляетъ собой источникъ энергіи для растенія. Конечно, всякій организмъ долженъ поглощать извнѣ тепло, если температура его оказывается ниже окружающей среды; и случаи эти совсѣмъ не такъ рѣдки. Если же растеніе воспринимаетъ такимъ образомъ тепловую энергію, общій энергетическій запасъ его, само собой разумѣется, увеличивается. Фактъ этотъ, однако, не представляетъ особеннаго интереса уже потому, что онъ понятенъ уже самъ по себѣ. Существеннымъ было бы знать, нуждается ли растеніе въ этомъ притоцѣ тепла извнѣ; къ сожалѣнію, на этотъ вопросъ нельзя дать вполне опредѣленнаго отвѣта: по всей вѣроятности, такой притокъ не является неизбѣжно необходимымъ <sup>2)</sup>. Можно представить себѣ, во всякомъ случаѣ, что растеніе будетъ поддерживать температуру своего тѣла на болѣе высокомъ, чѣмъ окружающая среда, уровнѣ путемъ ряда процессовъ, выдѣляющихъ тепло и при помощи уменьшенія испаренія; тогда растеніе будетъ само отдавать тепло въ окружающую среду. Совершенно иначе обстоитъ дѣло съ третьей формой свободной энергіи, свѣтомъ. Мы знаемъ, что зеленое растеніе нуждается въ свѣтовой энергіи, что оно развиваетъ широкія листовыя поверхности, чтобы улав-

<sup>2)</sup> Сравни также Nathanson, Stoffwechsel, стр. 397.



ливать ими свѣтъ и поглощать его энергію. Часть этой поглощенной энергіи превращается въ листвѣ въ энергію химическую, накапливающуюся въ продуктахъ ассимиляціи; и уже эта скрытая химическая энергія ассимилятовъ, а не непосредственно энергія солнечнаго луча работаетъ затѣмъ въ растеніи, безразлично, въ зеленомъ, или безцвѣтномъ. Да и всѣ остальные организмы, какъ намъ уже приходилось указывать, живутъ исключительно за счетъ продуктовъ ассимиляціи зеленаго растенія. Поэтому энергія солнечнаго луча играетъ и въ жизни гетеротрофовъ громадную, хотя и косвенную роль. Если же принимать въ расчетъ лишь ближайшіе источники энергіи, придется сказать, что частью она заимствуется у свѣтового луча, частью же черпается изъ питательныхъ матеріаловъ.

Вопросъ, стоящій передъ нами, таковъ: какимъ образомъ совершается преобразование поступившей извнѣ въ организмъ энергіи? Въдѣ можно представить себѣ, что въ организмѣ, наряду съ химическими соединениями, синтезируемыми имъ однимъ, могутъ возникать и вполне своеобразныя формы энергіи, неизвѣстныя внѣ его. Однако до сихъ поръ мы ничего не знаемъ о такихъ специфическихъ энергіяхъ организмовъ. Но, вмѣстѣ съ тѣмъ, надо сознаться, что и общія наши свѣдѣнія о превращеніи поступившей въ растеніе извнѣ энергіи очень и очень скудны. Доступными для изслѣдованія оказываются, прежде всего, конечныя звенья превращеній, являющіяся уже отбросами, между тѣмъ какъ о превращеніяхъ внутри организма можно лишь строить различныя предположенія. Среди этихъ конечныхъ звеньевъ превращенія энергіи одной изъ важнѣйшихъ является механическая энергія. Передвиженія, выполняемыя организмомъ или его частями, представляютъ собой, конечно, наиболѣе замѣтныя и, поэтому, наиболѣе изученныя жизненныя проявленія. Затѣмъ слѣдуетъ указать на процессъ выдѣленія тепла, какъ на чрезвычайно широко распространенное явленіе; значеніе его остается для насъ еще сравнительно темнымъ, въ химическихъ основахъ же его мы разобрались сравнительно хорошо. Кромѣ выдѣленія тепла необходимо познакомиться и съ возникновеніемъ электрическихъ токовъ и испусканіемъ свѣта растеніемъ, двумя явленіями, которыя до сихъ поръ играютъ въ физиологій растений лишь побочную, второстепенную роль.

Задача наша сведется, такимъ образомъ, къ изученію возникновенія этихъ формъ энергіи въ растеніи въ связи съ обмѣномъ веществъ въ его тѣлѣ. Начнемъ съ тепловой энергіи.

Температура растенія обычно колеблется вмѣстѣ съ температурой окружающей среды; оно то отдаетъ тепло наружу, то поглощаетъ его извнѣ; въ немъ недостаетъ, такимъ образомъ, приспособленій, при помощи которыхъ такъ называемыя теплокровныя животныя поддерживаютъ на одномъ уровнѣ, внѣ зависимости отъ окружающей среды, свою внутреннюю температуру. Путемъ излученія, а кромѣ того и благодаря испаренію, температура растительнаго тѣла можетъ быть понижена по сравненію съ окружающей средой. Поэтому, чтобы обнаружить выдѣленіе тепла растеніемъ, необходимо задержать процессы излученія и испаренія



и уменьшить, насколько возможно, потерю тепла благодаря теплопроводности, а, вмѣстѣ съ тѣмъ, конечно, устранить и причины поступления тепла извнѣ, главнымъ образомъ, паденіе солнечныхъ лучей. Нерѣдко одного устраненія испаренія оказывается достаточнымъ, чтобы у растительнаго органа, имѣвшаго до того температуру воздуха, удалось констатировать нѣсколько повышенную, сравнительно съ прежней, температуру. Еще явственнѣе можно отмѣтить повышение температуры <sup>3)</sup>, если выбрать для опыта массивные растительные органы, съ сравнительно небольшой внѣшней поверхностью, или же скучить въ большомъ количествѣ испытываемые объекты, окруживъ ихъ, кромѣ того, плохими проводниками тепла. Такъ, напримѣръ, у многихъ соевѣтій температура на много превышаетъ температуру окружающаго воздуха: превышенія въ 5—10 градусовъ не рѣдкость. Нагрѣванія въ нѣсколько градусовъ нетрудно достигнуть при помѣщеніи проростающихъ сѣмянъ, точекъ роста, цвѣточныхъ почекъ и т. п. въ колбу, окруживъ ее какимъ нибудь дурнымъ проводникомъ тепла и позаботившись о достаточномъ доступѣ воздуха внутрь колбы. Значительное нагрѣваніе можно получить и при скопленіи въ общую массу зеленыхъ листьевъ нѣкоторыхъ деревьевъ <sup>4)</sup>. Если тѣ же опыты производить съ мертвыми объектами и устранять возможность появленія микроорганизмовъ, нагрѣванія не наблюдается никогда <sup>5)</sup>. Если же необходимо изучить незначительныя температурныя отличія въ рядѣ растительныхъ органовъ, пользуются извѣстнымъ термоэлектрическимъ методомъ: въ видѣ иголь изготовляются спай желѣзной и мѣдной проволоки и покрываются сверху лакомъ; одна изъ такихъ термо-электрическихъ иголь втыкается въ изслѣдуемый растительный органъ, другая же остается на воздухѣ, или помѣщается въ органъ, служащій для сравненія; по отклоненію стрѣлки гальванометра можно непосредственно судить о различіи температуры обѣихъ иголь <sup>6)</sup>.

Этимъ способомъ можно придти къ установленію лишь чисто качественнымъ путемъ, выдѣляетъ ли растеніе тепло, или нѣтъ; для рѣшенія же важнаго вопроса о количествѣ выдѣляемаго тепла необходимо обратиться уже къ калориметрическимъ опредѣленіямъ. По Боннье <sup>7)</sup> килограммъ проростающихъ сѣмянъ или молодыхъ растеньицъ выдѣляетъ въ минуту 20—50, иногда даже свыше 100 калорій, т. е. вполне ощутимыя величины (1 Kal. = количеству тепла, нагрѣвающаго 1 граммъ воды съ 0° до 1°С). Пирсъ <sup>8)</sup>, однако, получилъ на томъ же самомъ матеріалѣ гораздо меньшее выдѣленіе тепла, достигавшее лишь 8.5 Kal. Въ процессѣ выдѣленія тепла играетъ крупную роль и состояніе самого растенія, и внѣшнія условія опыта, какъ это нетрудно отмѣтить не

<sup>3)</sup> Сравни Leick 1912. Mitt. naturw. Vereins Vorpommern 43.

<sup>4)</sup> Molisch. 1908. Bot. Ztg. 66.

<sup>5)</sup> Нельзя сказать съ полной опредѣленностью, были ли въ этихъ опытахъ съ сѣменами, почками и листьями исключены микроорганизмы, или нѣтъ.

<sup>6)</sup> Dutrochet 1840. Annales sc. nat. Bot. (2) 13, 5.

<sup>7)</sup> Bonnier 1893. Annales sc. nat. Bot. (7) 18, 1.

<sup>8)</sup> Peirce 1912. Bot. Gaz. 53, 89.



только при калориметрическихъ, но и при термометрическихъ опредѣленіяхъ. Намъ придется довольствоваться лишь послѣдними, такъ какъ калориметрическія данныя еще не могутъ считаться сколько нибудь точными.

Выдѣленіе тепла явственно зависитъ отъ стадіи развитія растительнаго органа: вообще говоря, всѣ молодые органы выдѣляютъ больше тепла, чѣмъ органы возросшіе; но уже и Дютроше<sup>9)</sup> смогъ констатировать и для взрослыхъ стеблевыхъ частей многихъ растений превышеніе внутренней температуры надъ атмосферной, достигавшее отъ 0.1 до 0.3°C, если только было тщательно устранено всякое испареніе. Тѣ-же соотношенія оказываются и у шляпныхъ грибовъ, между тѣмъ какъ у листьевъ и плодовъ нагрѣваніе оказывается сравнительно болѣе слабымъ. Есть, однако, и такіе органы, которые даютъ максимальное выдѣленіе тепла какъ разъ къ моменту полнаго развитія: это вполне развитыя соцветія и распутившіеся цвѣты, обнаруживающіе вообще наибольшіе температурные избытки и наивысшія температуры. Съ этими объектами удобнѣе всего манипулировать, когда дѣло идетъ лишь о демонстраціи выдѣленія тепла растеніемъ, такъ какъ о немъ нерѣдко можно судить по одному прикосновенію. Термометрическіе отчеты показываютъ, что въ соцветіяхъ пальмъ и саговниковъ, а также въ опредѣленныхъ мѣстахъ цвѣтка *Victoria regia*<sup>10)</sup> температура поднимается на 10 и болѣе градусовъ выше атмосферной, а въ початкахъ ароидныхъ наблюдались и еще болѣе высокія температуры. Такъ, напримѣръ, Краусъ<sup>11)</sup> отмѣтилъ на термометрахъ, обвязанныхъ нѣсколькими початками аронника (*Arum italicum*) температуры, достигавшія 49,2°C и даже 51.3°C и превышавшія атмосферную на 33.2 и 35.9°C. Въ естественныхъ условіяхъ такое нагрѣваніе устраняется постоянной транспираціей, что вполне цѣлесообразно, такъ какъ указанныя высокія температуры могли бы, въ концѣ концовъ, весьма вредно отозваться на жизнеспособности растенія. Конечно, могутъ быть выработаны специфическія приспособленія и къ такому избыточному нагрѣванію, и мы, дѣйствительно, знаемъ бактерій, характерныхъ высокой точкой ихъ температурнаго максимума и энергичнымъ, вмѣстѣ съ тѣмъ, выдѣленіемъ тепла.

Дѣятельностью такихъ термофильныхъ бактерій<sup>12)</sup> обуславливается также значительное нагрѣваніе, наблюдающееся нерѣдко въ сложенномъ въ копны сѣнѣ. По Міэ начальное повышеніе температуры до 40°C производится микробами *Bacillus coli* и *Oidium lactis*; достиженіе этой точки дѣлаетъ возможнымъ развитіе собственно термофильнаго организма сѣна, именно *Bacillus calfactor*. Минимальная температурная точка его

<sup>9)</sup> Dutrochet, см. сноску 6. Leick см. сноску 3.

<sup>10)</sup> Knoch 1899. Bibliotheca botanica, Heft 47.

<sup>11)</sup> Kraus 1894—95 Abh. Naturf. Ges. Halle. 16, 35 и 257. Leick 1910. Diss. Greifswald.

<sup>12)</sup> Cohn 1893. Ber. Bot. Ges. 11, (66). Miede 1907. Selbsterhitzung des Heus. Jena. О самонагрѣваніи сѣна сравни также: Boekhout und Ott de Vries, Cbl. Bakt. (II) 23, 106 и раньше.



лежитъ около  $30^{\circ}\text{C}$ ; развиваясь, онъ способенъ поднять температуру съна вплоть до  $70^{\circ}\text{C}$ —его температурнаго максимума. Въ простерилизованномъ сънѣ всякія явленія самонагрѣванія оказываются исключенными.

Изъ ряда внѣшнихъ агентовъ на первое мѣсто надо поставить самую температуру, такъ какъ самонагрѣваніе конечно не дѣлаетъ растеніе независимымъ отъ внѣшней температуры; какъ и при сжиганіи угля и т. п. начало выдѣленія тепла достигается лишь нагрѣваніемъ объекта до достаточно высокой температуры.—Выдѣляемой самимъ растеніемъ теплоты не достаточно, такимъ образомъ, для того, чтобы предохранить его отъ мороза. Почки конского каштана (*Aesculus*) при  $5-6^{\circ}$  внѣшней температуры не вызывали вовсе поднятія столбика термометра, при  $20^{\circ}$  же давали избытокъ самонагрѣванія въ  $0.63^{\circ}\text{C}$ ; проростки пшеницы, дававшіе при  $11^{\circ}$  повышеніе въ  $1.1^{\circ}$ , при  $15^{\circ}$  дали уже  $1.4^{\circ}\text{C}$  избытка надъ окружающей средой. Систематическихъ изслѣдованій надъ этой зависимостью еще нѣтъ; а было бы крайне интересно посмотрѣть, не падаетъ ли вновь выдѣленіе тепла растеніемъ, если перейти съ повышеніемъ внѣшней температуры опредѣленную границу; кажется, впрочемъ, что такого паденія не наблюдается.

Нерѣдко удавалось наблюдать опредѣленную закономерность въ выдѣленіи тепла въ теченіе опредѣленныхъ промежутковъ времени. У аронника (*Arum italicum*) молодое соцвѣтіе показываетъ сначала примѣрно такой же избытокъ тепла, какъ и всякая другая часть растенія. Энергичное самонагрѣваніе начинается лишь вечеромъ ко времени вскрыванія покрывала, быстро нарастаетъ въ своей силѣ, достигая вполне ясно выраженаго максимума еще до полуночи. На слѣдующее утро температура соцвѣтія вновь опускается до уровня температуры окружающаго воздуха и весь процессъ самонагрѣванія ограничивается, такимъ образомъ, однимъ рѣзкимъ повышеніемъ. У викторіи регіи (*Victoria regia*) самонагрѣваніе цвѣтка начинаетъ давать себя знать уже часовъ за девять до распусканія; вскорѣ послѣ раскрыванія цвѣтка (къ вечеру) выдѣленіе тепла достигаетъ максимума, смѣняющагося въ теченіе ночи охлажденіемъ; къ вечеру второго дня слѣдуетъ второе повышеніе температуры цвѣтка, уже болѣе слабое <sup>13)</sup>. Подобныя періодическія колебанія наблюдаются вообще при всякихъ сколько нибудь длительныхъ процессахъ выдѣленія тепла растительными органами. Максимумъ нагрѣванія нерѣдко передвигается отъ дня ко дню, то впередъ, то назадъ, но падаетъ всегда на дневные часы, до или послѣ полудня, никогда не совпадая, повидимому, съ ночнымъ періодомъ <sup>14)</sup>. Ближайшія причины такой періодичности остаются совершенно невыясненными; можно лишь предполагать, что они связаны съ періодической смѣной въ интенсивностяхъ дыханія <sup>15)</sup>.

<sup>13)</sup> Knosch, см. сноску 10.

<sup>14)</sup> Kraus 1896. *Annales jard. bot. de Buitenzorg* 13, 217.

<sup>15)</sup> Meyer und Deleano 1911 и 1913. *Zeitsch. f. Bot.* 3, 657, 5, 209.



И дѣйствительно, выдѣленіе тепла стоитъ въ близкой, непосредственной связи съ дыханіемъ. Мы отмѣтили уже выше, что опытъ съ самонагрѣваніемъ проростающихъ сѣмянъ удается лишь тогда, когда обезпеченъ притокъ кислорода къ растеніямъ. Установлено уже давно, что поглощеніе кислорода повышается вмѣстѣ съ выдѣленіемъ тепла, достигая поражающихъ величинъ въ энергично нагрѣваемыхъ цвѣтахъ и соцвѣтіяхъ. Подробныя изслѣдованія въ этомъ отношеніи были предприняты уже давно Гарро <sup>16)</sup>, установившимъ почти полную пропорціональную зависимость между поглощеніемъ кислорода и повышеніемъ температуры органа. Съ другой стороны Эрикссону <sup>17)</sup> удалось констатировать, что при отнятіи кислорода, т. е. съ началомъ интрамолекулярнаго дыханія, температура органа уже почти перестаетъ показывать повышение надъ окружающей. Такъ, на примѣръ, у аронника (*Arum*) при интрамолекулярномъ дыханіи температурный избытокъ равнялся лишь 0.3°, между тѣмъ какъ нормальное дыханіе давало до 16.5°; проростки рѣдьки (*Raphanus*) нагрѣвались въ отсутствіи кислорода лишь на 0.2° С, въ присутствіи его—на 5.7° С. Извѣстно, однако, что въ бродильныхъ процессахъ, протекающихъ анаэробно, могутъ обнаруживаться значительныя нагрѣванія субстрата. Такъ, на примѣръ, Эрикссонъ наблюдалъ у бродящихъ въ извѣстныхъ условіяхъ дрожжей температурный избытокъ, близкій къ 4° С; если же тѣ же самыя дрожжи получали вмѣсто глюкозы лактозу, т. е. не могли вызывать броженія, температура бродящаго субстрата повышалась едва на 0.2° С.—Всѣ эти факты хорошо согласуются съ уже установленнымъ ранѣе положеніемъ, что интрамолекулярное дыханіе оказывается недостаточнымъ для поддержанія жизни аэробовъ; но для анаэробовъ оно, въ видѣ броженія, уже совершенно достаточно. Закончимъ наше констатированіе связи между дыханіемъ и выдѣленіемъ тепла растеніемъ указаніемъ на то, что при повышеніи интенсивности дыхательнаго процесса, вызываемомъ пораненіями, наблюдается также и повышеніе выдѣленія тепла <sup>18)</sup>. (Сравни стр. 332).

Соотношенія эти легче всего объяснить, если принять, что, какъ дыханіе, такъ и родственное ему броженіе служатъ источникомъ выдѣляемой организмомъ теплоты. Намъ приходилось уже раньше подчеркивать, что при окисленіи органическихъ веществъ, равно какъ при рядѣ разнообразныхъ расщепленій, должна освободиться въ извѣстномъ избыткѣ свободная химическая энергія. Весь смыслъ этихъ процессовъ въ обиходѣ растенія и сводился нами къ этому процессу. Едва ли нужно останавливаться на томъ, что эта освобождающаяся энергія или отчасти, или цѣликомъ можетъ переходить въ тепло: въ повседневной жизни мы пользуемся для цѣлей нагрѣванія какъ разъ рядомъ окислительныхъ процессовъ сгоранія. Вполнѣ возможенъ, однако, вопросъ, достаточно

<sup>16)</sup> Garreau 1851. Annales sc. natur. (3) 16, 250.

<sup>17)</sup> Eriksson 1881. Untersuch. bot. Inst. Tübingen 1, 105.

<sup>18)</sup> Richards 1896. Annals of Botany 10, 531.



ли одного дыханія для выдѣленія наблюдающихся при самонагрѣваніи количествъ тепла. Въ опытахъ Родевальда <sup>19)</sup>, произведенныхъ надъ покоющимися растительными органами, общее количество выдѣленной тепловой энергіи примѣрно соответствовало тому количеству, которое получилась бы, если бы вся химическая энергія дыхательнаго матеріала оказалась переведенной въ тепловую. Однако, опыты Боннье <sup>19)</sup> надъ проростающими сѣменами показываютъ, что нерѣдко выдѣляется значительно больше—иногда вдвое—тепла, чѣмъ могло бы получиться за счетъ идущаго одновременно дыхательнаго процесса. Источникомъ этого теплового избытка являются уже разнообразныя другіе процессы, идущіе въ растеніи, какъ напримѣръ, раствореніе твердыхъ тѣлъ, взаимное смѣшеніе жидкостей, явленія разбуханія и, наконецъ, треніе, какъ напр., треніе столба воды о стѣнки сосудовъ. Какое значеніе имѣетъ каждый изъ этихъ процессовъ въ отдѣльности, мы не знаемъ; однако едва ли будетъ крупной ошибкой, если скажемъ, что всѣ они сравнительно второстепенны и что главнымъ источникомъ выдѣляемой растеніемъ теплоты является одно лишь дыханіе.

Но если бы весь запасъ химической энергіи дыхательнаго матеріала оказывался цѣликомъ и непосредственно переведеннымъ при дыханіи въ тепло, данное нами выше толкованіе процессу дыханія являлось бы уже несостоятельнымъ. Если дыханіе представляетъ собой источникъ энергіи для поддерживанія жизненнаго круговорота, то освобождающаяся при немъ химическая энергія уже не можетъ просто на просто выдѣляться въ видѣ нагрѣванія; иначе можно было бы, какъ мы уже и указывали, замѣнить процессъ дыханія нагрѣваніемъ органа извнѣ; а мы знаемъ, что это неосуществимо. Очевидно, что при дыханіи сначала освобождаются какія то иныя формы энергіи, которыя могутъ возникнуть лишь этимъ путемъ; выдѣленіе тепла является лишь конечнымъ моментомъ въ цѣпи процессовъ, энергетическое значеніе которыхъ намъ еще до сихъ поръ не удалось разгадать.

Изъ этого не слѣдуетъ, однако, чтобы повышеніе температуры, наступающее при дыханіи, не имѣло рѣшительно никакого значенія для растенія <sup>20)</sup>. Наоборотъ, у нѣкоторыхъ растений, повидимому, даже отлагаются особые „горючіе“ матеріалы. У аронника (*Arum italicum*), напримѣръ, тепло выдѣляется особымъ органомъ соцвѣтія, такъ называемой „булавой“. По даннымъ Крауса <sup>21)</sup> этотъ органъ состоитъ до цвѣтенія на  $\frac{3}{5}$  изъ воды и на  $\frac{2}{5}$  изъ сухого вещества; послѣднее на 80% состоитъ изъ углеводовъ, нацѣло сожигаемыхъ въ теченіе нѣсколькихъ часовъ до углекислоты и воды, между тѣмъ какъ всѣ азотсодержащія вещества остаются совершенно нетронутыми. Булава аронника

<sup>19)</sup> Rodewald 1887—89. Jahrb. wiss. Bot. 18. 263; 19, 221; 20, 261. Bonnier 1893 Annal. sc. nat. (7) 18. 1.

<sup>20)</sup> Euler 1911. (Zeitschr. f. allg. Phys. 12, 364) указываетъ, что, быть можетъ, для растенія играетъ существенную роль и мѣстная очень высокая температура (температура молекулы).

<sup>21)</sup> Kraus 1894—5, цит. въ сноскѣ 11.



представляетъ, вмѣстѣ съ тѣмъ, вполне выросшій и сформировавшійся органъ, теряющій всякое значеніе тотчасъ же за отцвѣтаніемъ соцвѣтія; въ быстромъ сожиганіи накопленныхъ въ немъ веществъ нельзя, поэтому, предполагать какихъ либо особыхъ функціональныхъ примѣненій, какъ напримѣръ, въ какомъ либо растущемъ органѣ. Въ данномъ случаѣ, такимъ образомъ, нельзя обойти допущенія, что весь углеводный запасъ цѣликомъ и непосредственно идетъ на образованіе тепла. И, вмѣстѣ съ тѣмъ, конечно, никому не придетъ въ голову, что такія значительныя количества вещества тратятся въ растеніи для самонагрѣванія безъ всякаго смысла и пользы. Нужно думать, что у аронника и вообще у всѣхъ выдѣляющихъ тепло цвѣтотъ процессъ нагрѣванія не является бесполезнымъ побочнымъ явленіемъ, а играетъ весьма существенную роль въ жизни органа, привлекая, напримѣръ, къ соцвѣтіямъ на сѣкомыхъ, какъ уже указывали Дельпино<sup>22)</sup> и Краусъ<sup>21)</sup>. У пальмъ выдѣленіе тепла имѣетъ, быть можетъ, значеніе лишь при вскрываніи обертки<sup>23)</sup>. Во всякомъ случаѣ, это самонагрѣваніе цвѣтотъ нужно признать явленіемъ *suí generis*, не имѣющимъ ничего общаго съ выдѣленіемъ тепла гдѣ либо въ другихъ органахъ растенія, хотя, съ фізіологической точки зрѣнія, это тепло и является результатомъ совершенно такихъ же процессовъ сожиганія, которые характерны для всѣхъ растеній, для всѣхъ даже организованныхъ существъ.

Если мы до сихъ поръ еще и не можемъ дать вполне опредѣленнаго толкованія процессу выдѣленія тепла растеніемъ въ его общемъ выраженіи, свѣдѣнія наши объ этомъ процессѣ всетаки очень полны, сравнительно съ тѣмъ немногимъ, что мы знаемъ по вопросу о выдѣленіи свѣта растеніемъ. Правда, что это явленіе наблюдается гораздо рѣже, чѣмъ выдѣленіе тепла и не представляетъ, поэтому, и такого интереса. „Свѣченіе“ въ растительномъ мірѣ ограничивается лишь нѣкоторыми грибами и бактеріями<sup>24)</sup>. Оно связано самымъ непосредственнымъ образомъ съ явленіями жизни и до сихъ поръ еще не удалось изолировать изъ растительнаго организма вещества, вызывающаго это свѣченіе, хотя и извѣстно немало химическихъ соединений, способныхъ къ самосвѣченію и удавалось даже изолировать ихъ изъ животныхъ организмовъ. Свѣченіе растеній не основано также на „магазинированіи“ свѣта, оказываясь совершенно независимымъ отъ предшествующаго освѣщенія; свѣтящаяся бактеріи и ризоморфы продолжаютъ свѣтиться и въ длительной культурѣ въ темнотѣ. Вполнѣ несомнѣнно установлено, что свѣченіе происходитъ лишь въ присутствіи кислорода (ср. стр. 168), иначе говоря, связано съ процессами окисленія. Однако его нельзя непосредственно сводить къ процессамъ дыханія, такъ какъ въ извѣстныхъ условіяхъ, напримѣръ при повышеніи температуры, способность свѣченія угасаетъ, между тѣмъ какъ процессъ дыханія становится все болѣе

<sup>22)</sup> DeIpino 1870. Сравни Hildebrand Bot. Ztg. 28, 590.

<sup>23)</sup> K'raus 1896. цит. въ сноскѣ 14.

<sup>24)</sup> Литература у Молиша (Molisch 1912. Leuchtende Pflanzen. 2 Aufl. Jena)



энергичнымъ. Нерѣдко даже способность къ свѣченію того или другого организма оказывается длительно потерянной благодаря высокой температурѣ или какимъ либо другимъ воздѣйствіямъ, хотя ростъ и дыханіе и идутъ своимъ чередомъ. Бейеринкъ <sup>25)</sup> доказалъ для изслѣдованныхъ имъ свѣтящихся организмовъ, что способность эта зависитъ отъ присутствія вполне опредѣленныхъ питательныхъ матеріаловъ. Но такъ какъ они чрезвычайно разнообразны для различныхъ организмовъ, и нельзя вывести какого либо общаго о нихъ заключенія. Еще меньше, чѣмъ о причинахъ свѣченія, знаемъ мы о его смыслѣ для растенія. Намъ кажется, поэтому, болѣе цѣлесообразнымъ вовсе не касаться деталей изслѣдованій надъ свѣченіемъ растительныхъ организмовъ, перейдя непосредственно къ знакомству съ третьей формой энергіи, которую можно наблюдать въ растительныхъ органахъ, именно къ электричеству.

Уже давно извѣстно, что въ неповрежденныхъ органахъ живого растенія можно обнаружить электрическіе токи, отмѣчаемые при помощи чувствительнаго гальванометра или капилляръ-электрометра. Если неполяризующіеся электроды расположить на листѣ какого либо двудольнаго растенія такъ, чтобы одинъ изъ нихъ касался мезофилла, а другой срединной жилки, обычно получается положительный токъ, идущій въ направленіи отъ жилки къ пластинкѣ листа. Такимъ образомъ, срединная жилка оказывается положительно заряженной по отношенію къ пластинкѣ; такое же соотношеніе существуетъ между ней и другими, болѣе слабыми жилками. Если же соединить двѣ точки, симметрически расположенныя по отношенію къ средней жилкѣ листа, тока не получается, совершенно точно такъ же, какъ и при соединеніи двухъ точекъ на поверхности стебля. Но если, въ этомъ случаѣ, въ неповрежденномъ растеніи и не бываетъ электрическихъ токовъ, наличность ихъ тотчасъ же обнаруживается, если поранить или смять растительный органъ; тогда положительнымъ становится ближайшій къ поврежденному мѣсту электродъ. Если соединить неповрежденный эпидермисъ листа съ поверхностью его поперечнаго разрѣза, получится токъ, идущій по направленію къ поврежденному мѣсту; направленіе его измѣняется въ обратную сторону, если сорвать съ листа эпидермисъ. т. е. соединить продольный разрѣзъ съ поперечнымъ: теперь уже токъ пойдетъ отъ поперечнаго свѣченія къ обнаженной поверхности листа.

Въ 1878 году Кункель <sup>26)</sup> попытался свести всѣ электрическіе токи, наблюдающіеся въ растеніи, къ одной общей причинѣ, именно къ передвиженію воды. Возможность электрическихъ возмущеній путемъ токовъ воды несомнѣнна уже съ чисто физической точки зрѣнія. Тѣ явленія электрическихъ токовъ въ неповрежденномъ растеніи, о которыхъ было только что сказано нѣсколько словъ, и которыя представляютъ, несомнѣнно, глубокий интересъ, по представленію Кункеля были обу-

<sup>25)</sup> Beijerinck 1890. Mededel. Akad. Amsterdam Natuur. II, 7.

<sup>26)</sup> Kunkel 1878. Arb. bot. Inst. Würzburg. 2, 1.



словлены лишь тѣмъ, что жилки листа и поверхность его пластинки неодинаково смачиваются водою и, слѣдовательно, при помѣщеніи на нихъ влажныхъ электродовъ и получаются неодинаковые токи воды. Иначе говоря, всѣ наблюдаемыя при этомъ электрическія явленія не имѣютъ ничего общаго съ жизнью растенія и должны получаться и на убитыхъ его органахъ.

Однако возрѣніе Кункеля не могло устоять противъ критическаго разбора и новѣйшихъ изслѣдованій, показавшихъ, какъ, напримѣръ, работа Гааке<sup>27)</sup>, съ полной отчетливостью, что электрическія явленія въ растеніи несравненно болѣе сложны, чѣмъ думалъ Кункель. Появленіе токовъ можетъ вызываться, какъ оказывается, и токами воды, но эта причина далеко не является единственной и, тѣмъ менѣе, важнѣйшей. Гааке показалъ, напримѣръ, что на листѣ водяного растенія, смачиваемомъ одинаково на всей своей поверхности и покрытомъ сплошнымъ водянымъ слоемъ, можно открыть существованіе электрическихъ токовъ. Съ другой же стороны то весьма энергичное передвиженіе воды, которое связано съ испареніемъ воды растеніемъ, ничѣмъ не отражается на электрическихъ явленіяхъ въ растеніи. Наоборотъ, всѣ они самымъ тѣснымъ образомъ связаны съ жизнедѣятельностью растительнаго организма. Такъ, напримѣръ, у убитыхъ листьевъ уже не удастся открыть нормальныхъ токовъ. вмѣстѣ съ тѣмъ появленіе токовъ явственно связано съ процессомъ дыханія: съ исключеніемъ доступа кислорода тотчасъ же исчезаютъ и токи, у сильно же дышащихъ органовъ, вродѣ соцветій аронника, они отличаются своей интенсивностью. Эти измѣненія въ электрическомъ напряженіи связаны не только съ процессомъ дыханія, но и съ ассимиляціей углерода. Затемнѣніе не мѣняетъ направленія тока въ безхлорофильныхъ органахъ растенія, но у зеленыхъ частей вызываетъ, вмѣстѣ съ остановкой ассимиляціи углекислоты, весьма существенное измѣненіе въ токахъ. Укажемъ, наконецъ, что у растеній, характерныхъ, какъ стыдливая мимоза (*Mimosa*) и венерина мухоловка (*Dionaea*), своими рѣзкими движеніями, съ этими явленіями передвиженія листовыхъ частей связаны рѣзко выраженные и вполне закономѣрно ориентированные электрическіе токи<sup>28)</sup>.

Общимъ выводомъ изъ сказаннаго можетъ быть, что различія въ электрическомъ напряженіи въ растеніи обнаруживаются всюду и вездѣ тамъ, гдѣ имѣются химическія или физическія различія въ строеніи соедѣнныхъ тканей; главнымъ источникомъ растительнаго электричества нужно считать идущія въ тканяхъ растенія химическія превращенія<sup>29)</sup>. Весьма вѣроятно, поэтому, что такія электрическія явленія могутъ имѣть мѣсто и между отдѣльными частями одной и той же кѣтки, даже между

<sup>27)</sup> Haaske 1892. Flora 75, 453.

<sup>28)</sup> Munk 1876. Arch. f. Anat. u. Phys., стр. 30. Burdon-Sanderson 1888. Phil. Transact. 179, 417. Сравни также Fitting 1906. Ergebn. der Physiologie 5, 200.

<sup>29)</sup> Сравни также Potter, 1901. Proc. Roy. Soc. B. 84, 260.



частями одного клеточнаго органа, совершенно точно также, какъ и между отдѣльными клетками или цѣлыми тканями.

Намъ придется ограничиться этими краткими указаніями, такъ какъ, въ сущности, мы не знаемъ ничего, что позволило бы намъ ближе подойти къ изученію причины электрическихъ явленій въ растеніи <sup>30)</sup>, а также потому, что о физиологическомъ значеніи этихъ токовъ въ обиходѣ растенія не высказывалось даже и предварительныхъ предположеній <sup>31)</sup>.

Изъ всѣхъ функцій растенія наиболѣе замѣтной, какъ мы уже отмѣчали раньше, является проявленіе механической энергіи, и выполняемая при помощи нея передвиженія изучены гораздо болѣе точно и подробно, чѣмъ электрическія, термическія и свѣтovyя явленія. Мы отчасти уже знакомы съ этими движеніями, такъ какъ при изученіи поглощенія и распределенія питательныхъ веществъ по растенію необходимо было коснуться и ихъ передвиженія; поэтому мы уже не разъ говорили объ активныхъ силахъ въ передвиженіи веществъ въ растеніи. Теперь же намъ придется заняться иными явленіями движенія: свободнымъ передвиженіемъ низшихъ организмовъ, аналогичнымъ ему передвиженіемъ протоплазмы внутри клетокъ и, наконецъ, безконечнымъ разнообразіемъ движеній органовъ высшихъ, прикрѣпленныхъ къ мѣсту, растеній. При всѣхъ этихъ движеніяхъ растеніе должно преодолѣть внѣшнія и внутреннія сопротивленія: иначе говоря, производить работу. И уже теперь, не изучая каждаго вида движеній въ отдѣльности, мы вполне суммарно можемъ попытаться опредѣлить, откуда беретъ растеніе необходимую ему для всѣхъ этихъ процессовъ энергію.

Вспомнимъ прежде всего химическую энергію, играющую, внѣ сомнѣнія, самую основную роль въ процессахъ движенія. Съ одной стороны, связь эта является косвенной, такъ какъ безъ химической, освобождающейся въ процессѣ дыханія, энергіи невозможно, конечно, и само построение тѣхъ аппаратовъ, которые обуславливаютъ возможность движеній. Съ другой стороны, несомнѣнно, что освобождающаяся при разрушительномъ обмѣнѣ энергія и непосредственно участвуетъ въ воспроизведеніи движеній, такъ какъ установлено, что немало явленій этого рода наитѣснѣйшимъ образомъ связаны съ дыханіемъ и тотчасъ же останавливаются при замѣнѣ нормальнаго дыханія у обыкновеннаго растенія дыханіемъ интрамолекулярнымъ. Конечно, сопоставленіемъ этимъ констатируется лишь необходимость дыханія для возможности проявленія двигательныхъ процессовъ, но нисколько не устанавливается фактъ доставленія дыханіемъ энергіи, необходимой для двигательныхъ явленій <sup>32)</sup>. Весьма вѣроятно, однако, что дыханіе имѣетъ нерѣдко непосредственное энергетическое значеніе, иначе говоря, что освобождающаяся при немъ химическая энергія

<sup>30)</sup> Сравни Nathansohn, 1910. Stoffwechsel, стр. 442. Bette, 1910. Scientia, 8 Bologna.

<sup>31)</sup> Смотри далѣ Biedermann, 1895. Elektrophysiologie. Jena. Pfeffer Phys. II, 861.

<sup>32)</sup> Pfeffer, 1892. Energetik (Abh. Kgl. Ges. Leipzig. 18).



непосредственно превращается въ энергію механическую. Однако, непосредственнаго доказательства этому предположенію нѣтъ. Обычно, говоря о значеніи дыханія, основываются на производствѣ работы при различныхъ другихъ сожиганіяхъ. Но въ этихъ случаяхъ, какъ, на примѣръ, при сгораніи угля или дровъ въ топкѣ паровой машины химическая энергія сначала превращается въ тепловую и лишь она вызываетъ производство работы. Въ растеніи же, какъ мы недавно указывали, образующаяся при дыханіи теплота не можетъ играть сколько нибудь существенной роли и не можетъ быть замѣнена притокомъ теплоты извнѣ. Но даже если бы и удалось доказать, что дыханіе является типично энергетическимъ процессомъ, и тогда мы не могли бы быть вполне удовлетворенными, такъ какъ мы не имѣемъ абсолютно никакихъ представлений о процессѣ непосредственнаго превращенія химической энергіи въ механическую<sup>33)</sup>.

Поэтому то другія формы энергіи, являющіяся во многихъ случаяхъ ближайшими причинами явленій движенія, пріобрѣтаютъ особый интересъ, являясь гораздо болѣе доступными нашему пониманію; мы обязаны особенно Пфефферу<sup>32)</sup> тѣмъ, что онъ попытался подробнѣйшимъ образомъ разобраться въ силахъ, работающихъ въ растеніи и не связанныхъ, при этомъ, непосредственно съ дыханіемъ.

Такая независимость отъ дыханія возможна въ слѣдующихъ случаяхъ:

1. Въ проявленіи осмотической энергіи, вызывающей не только передвиженіе питательныхъ веществъ, но и приводящей къ энергичнымъ явленіямъ напряженія и давленія въ тѣлѣ растенія. Осмотическая сила какого либо вещества не стоитъ ни въ какой связи съ его химической функциональностью и, поэтому, не можетъ быть никоимъ образомъ выведена изъ величины теплоты его сгоранія. Для поясненія приведемъ данный Пфефферомъ примѣръ. Предположимъ, что осмотическое давленіе вызывается глюкозой, растворенной въ клѣточномъ сокѣ; мы имѣли бы тогда тѣло, обладающее не только высокою осмотическою энергіею, но и значительнымъ запасомъ химической энергіи. Предположимъ далѣе, что глюкоза цѣликомъ окислена при дыханіи въ щавелевую кислоту; окисленіе это связано съ потерей клѣточнымъ сокомъ значительнаго количества химической энергіи, между тѣмъ какъ осмотическая энергія возрастаетъ въ то же время въ три раза. Такимъ образомъ, сильно окисленные вещества, обладающія сравнительно слабымъ запасомъ химической энергіи, могутъ дать крупную осмотическую силу.

2. Независимы отъ химической энергіи также и всѣ процессы, связанные съ проявленіемъ „поверхностной“ энергіи. Сюда относятся, между прочимъ, процессы разбуханія и поверхностнаго натяженія, объ участіи которыхъ въ явленіяхъ движенія въ растительномъ царствѣ намъ еще придется немало говорить.

<sup>33)</sup> Сравни Euler, 1911. Zeitschr. f. allg. Physiol. 12, 364.



3. Слѣдовало бы здѣсь упомянуть и объ „энергіи формы“, съ которой мы встрѣчаемся, напримѣръ, въ явленіяхъ сцѣпленія твердыхъ тѣлъ, и наконецъ, объ

4. Энергіи кристаллизаціи или осажденія, играющей, виѣ сомнѣнія, крупную роль въ явленіяхъ роста клѣточной оболочки.

Механическія проявленія этихъ формъ энергіи можно нерѣдко непосредственно измѣрить; и поэтому-то мы и сказали выше, что всѣ онѣ болѣе доступны нашему пониманію, чѣмъ химическая энергія, переходъ которой въ механическую остается намъ совершенно неяснымъ. Не нужно забывать, однако, что химическая энергія играетъ, тѣмъ не менѣе, одну изъ самыхъ существенныхъ ролей въ растеніи и было бы въ большинствѣ случаевъ глубокой ошибкой сводить наблюдаемыя нами движенія къ проявленію лучше изученныхъ нами силъ, игнорируя всѣ остальные.

Обзоръ формъ энергіи въ растеніи показываетъ намъ, прежде всего, какъ далеко еще намъ до истиннаго пониманія всего обмѣна энергіи въ растеніи. Впрочемъ, трудно было бы ожидать чего либо иного, такъ какъ и въ неорганическомъ мірѣ еще далеко не достигнуто такого полнаго, безъ всякихъ пробѣловъ, пониманія. Но нѣтъ никакихъ основаній, отмѣтимъ это еще разъ, отрицать возможность приложенія закона сохранения энергіи въ области организованныхъ существъ.



## II Часть.

### Превращенія формы.

#### ГЛАВА XX.

#### Введеніе. Ростъ клѣтки.

Во второй части нашей книги мы остановимся на превращеніяхъ формы. Мы попытаемся здѣсь познакомиться съ причинами явленій роста и формообразованія, изъ которыхъ слагается такъ называемый циклъ развитія растительнаго организма. Прежде смотрѣли на процессы формообразованія какъ на нѣчто неизмѣнное и изучали ихъ исключительно лишь съ описательной или „сравнительной“ точекъ зрѣнія, подходя къ нимъ подъ угломъ зрѣнія о наслѣдственности; только нѣкоторыя явленія измѣненія формы у растений уже издавна подвергались физиологическому анализу (напр. этиолированіе). Въ новѣйшее время, однако, начинаютъ все чаще и чаще раздаваться голоса и морфологовъ, и физиологовъ, утверждающихъ съ полнымъ правомъ, что и превращенія формы представляютъ собой благодарную почву для точнаго обслѣдованія причинныхъ въ этой обширнѣйшей области явленій зависимостей. Назовемъ имена Сакса, Фехтинга, Гёбеля, Клебса и Бертольда <sup>1)</sup>, какъ первыхъ основателей этой новой отрасли—„физиологии развитія“.

Связное изложеніе ея является пока одинокой попыткой: конечно, въ ней окажется немало пробѣловъ и недостатковъ. Но, думается намъ, мы не дѣлаемъ ошибки, отчленяя эту область изслѣдованія отъ такъ называемаго „обмѣна энергіи“ или „физической физиологии“. Нами руководитъ, вмѣстѣ съ тѣмъ, надежда, что указаніе въ изложеніи нашемъ на длинный рядъ пробѣловъ, которыми пестритъ этотъ отдѣлъ, побудитъ

<sup>1)</sup> Sachs, 1880. Arb. bot. Inst. Würzburg 3, 452; 1882. Vorl. über Pflanzenphysiologie. Vöchtling, 1878. Organbildung im Pflanzenreich. Bonn.; 1887. Bibl. botanica, 4; 1892. Transplantation. Tübingen; 1908. Untersuchungen zur exp. Anatomie u. Pathologie. Tübingen; Goebel. Experimentelle Morphologie. Klebs, 1896. Forpflanzungsphysiologie niederer Organismen; 1903. Willkürliche Entwicklungsänderungen. Jena. Berthold. Untersuch. z. Physiolog. der pflanzlichen Organisation.



изслѣдователей къ ихъ скорѣйшему восполненію. Мы увидимъ, дѣйствительно, что цѣлый рядъ вопросовъ остается или нерѣшенными или даже вовсе незатронутыми; цѣлыя интереснѣйшія области обработаны лишь съ описательной точки зрѣнія. И намъ придется, знакомясь съ матеріаломъ, начать съ чисто описательной работы (главы 20—23); затѣмъ мы попытаемся обосновать зависимость роста отъ внѣшнихъ организму (главы 24 и 25) и внутреннихъ причинъ (глава 26) и коснемся затѣмъ процесса развитія растительнаго организма (главы 27 и 28), явленій размноженія (глава 29), и, наконецъ, явленій измѣнчивости и наследственности (глава 30).

Но, прежде чѣмъ перейти къ фактическому матеріалу, подлежащему нашему разсмотрѣнію, посмотримъ, въ правѣ ли мы посвятить цѣлый отдѣлъ нашей „физиологіи“ ученію о „формѣ“ растенія, рѣзко, такимъ образомъ, противопоставляя „форму“ тому „веществу“, съ которымъ мы, до сихъ поръ, имѣли дѣло. Правильность такого подраздѣленія можетъ показаться сомнительной, если исходить, наприимѣръ, изъ мыслей Сакса, блестяще изложенныхъ имъ въ его знаменитомъ изслѣдованіи „Вещество и Форма“<sup>2)</sup>. Саксъ говоритъ: „одной изъ глубокихъ ошибокъ растительной морфологіи является разсмотрѣніе формы растеній внѣ всякой зависимости отъ ихъ вещественнаго состава“. „А лишь отдавая себѣ полный отчетъ объ этой матеріальной основѣ, можно перейти къ изысканію и причинной зависимости въ появленіи тѣхъ или другихъ формъ“. „Точно такъ же, какъ форма капли воды или какого либо кристалла необходимо отражаетъ на себѣ силы, подъ которыми находится вещество въ условіяхъ даннаго пространства, такъ и та форма, въ которую отливаема организованныя жизнь, представляетъ собой лишь внѣшнее отображеніе движущихъ силъ, которыя связаны съ входящими въ составъ растительнаго организма веществами“.

Но, какъ ни цѣнны были попытки Сакса помочь рожденію новаго отдѣла нашей доктрины—его „каузальной морфологіи“, мы не можемъ вполне согласиться съ высказанными въ приведенныхъ выдержкахъ воззрѣніями. Ни Саксу, ни кому либо другому не удалось до сихъ поръ свести форму органа въ ясную зависимость къ его составу; да и все, что мы знаемъ о неживой природѣ, дѣлаетъ весьма маловѣроятнымъ, чтобы это когда нибудь вообще удалось. Для большаго числа химическихъ соединеній характерными являются ихъ внѣшнія формы, тѣ формы, въ которыхъ кристаллизуется данное тѣло; нерѣдко можно пользоваться этими кристаллическими признаками, чтобы отличать другъ отъ друга различныя тѣла. Но наряду съ этимъ нерѣдко бываетъ, что одна и таже кристаллическая форма оказывается присущею весьма различнымъ химическимъ тѣламъ. Поэтому было бы крайне рискованно выводить, напр. форму листьевъ растенія отъ какого нибудь спеціальнаго, ближе неизвѣстнаго соединенія, а еще рискованнѣе, пожалуй, сво-

<sup>2)</sup> Sachs, 1880. Arb. bot. Inst. Würzburg 3, 452.



дить различіе очертаній разныхъ листьевъ къ разнообразію специфическихъ для соотвѣстныхъ растений соединеній. Но если бы даже это когда либо и осуществилось, необходимо все-таки, какъ и въ минералогіи, остановиться съ особеннымъ вниманіемъ на изученіи формы; вѣдь, если бы даже и оказалось доказаннымъ, что форма растенія связана съ соотвѣствующимъ распредѣленіемъ химическихъ веществъ, то причина этой связи осталась бы для насъ неясной, совершенно такъ же, какъ неясно для насъ, почему щавелевая соль кальція кристаллизуется съ 3 частицами воды въ квадратной, а съ одной частицей—въ одноклиномѣрной системахъ. Поэтому то, пока рациональное выведеніе формы изъ химизма субстрата остается еще невозможнымъ, намъ и кажется особенно необходимой частью физиологіи, посвященная специально „превращеніямъ формы“.

Было бы очень заманчиво совмѣстить съ знакомствомъ съ превращеніями формъ въ растительномъ мірѣ и экскурсіи въ соотвѣстныя области зоологіи (такъ называемую „механику развитія“). Однако, попытка эта уже на первыхъ шагахъ оказалась бы неосуществимой, такъ какъ, сходясь въ основныхъ вопросахъ, обѣ доктрины такъ сильно различаются въ подробностяхъ, что точки соприкосновенія становятся черезчуръ рѣдкими и весь ходъ развитія типическаго животнаго рѣзко отличается отъ цикла типическаго растенія. Тѣмъ не менѣе, укажемъ, для интересующихся, на своды Дриша и Нуссбаума<sup>3)</sup>, съ исчерпывающей полнотою излагающіе зоологическій матеріалъ.

Простѣйшія по своей организаціи растенія представляютъ собой одиночныя кѣтки; болѣе сложныя разлагаются подъ микроскопомъ опять таки на ряды кѣтокъ и производныхъ ихъ, слагающихся въ болѣе или менѣе дифференцированное тѣло организма. Такимъ образомъ, кѣткѣ, какъ элементу постройки, принадлежитъ общее, основное значеніе въ растительномъ (точно также и въ животномъ) мірѣ, благодаря чему ее нерѣдко называютъ элементарнымъ организмомъ. Подходя къ изученію процессовъ роста и формообразованія у растений мы естественно, поэтому, начнемъ наше знакомство съ отдѣльной растительной кѣткой. Мы предположимъ, при этомъ, что имѣются налицо всѣ необходимыя для развитія растительнаго организма условія и что всѣ опредѣляющіе ходъ явленій роста внѣшніе факторы остаются вполне постоянными.

Что же назовемъ мы собственно ростомъ, а что формообразованіемъ? Всякая растущая кѣтка увеличивается въ размѣрахъ; это первый, бросающійся въ глаза, признакъ роста. Но далеко не всякое увеличеніе въ размѣрахъ основано на ростѣ. Если, напримѣръ,

<sup>3)</sup> Driesch, 1906 и 1909. Ergebnisse der Physiologie; сравни также Driesch, 1911. Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft. Leipzig. 2 Aufl. Nussbaum, Karsten und Weber. Lehrbuch der Biologie. Leipzig, 1911.



положить какое нибудь сѣмя въ воду, оно скоро начнетъ увеличиваться въ размѣрахъ, благодаря тому, что каждая изъ входящихъ въ его составъ клѣтокъ становится больше. Но процессъ этотъ зависитъ исключительно лишь отъ размѣщенія воды среди молекулъ органическаго вещества, т. е. отъ процесса, носящаго названіе разбуханія. Если такое разбухшее сѣмя снова положить на воздухъ, оно испаритъ поглощенную воду и сократится въ объемѣ до прежней величины.

Если положить въ чистую воду плазмолизированную растворомъ сахара клѣтку водоросли (глава II), мы опять таки будемъ наблюдать процессъ увеличенія въ размѣрахъ, благодаря воспріятію извнѣ воды. Причины и ходъ этого воспріятія здѣсь уже совсѣмъ иныя. Вся вода почти цѣликомъ поступаетъ въ клѣточный сокъ, а не размѣщается, какъ при разбуханіи, между частицами клѣточной оболочки и протоплазмы. Общимъ для этихъ процессовъ увеличенія въ размѣрахъ путемъ разбуханія и наростанія тургора является то, что они представляютъ собой обратимыя измѣненія, между тѣмъ какъ съ процессомъ настоящаго роста связано всегда длительно остающееся увеличеніе. При такомъ „разрастаніи“ обыкновенно наблюдается и увеличеніе объема, хотя бывають и случаи, когда съ увеличеніемъ одного изъ діаметровъ клѣтки связано уменьшеніе другаго. Въ такихъ случаяхъ вытягиваніе въ длину можетъ и не приводить къ увеличенію объемныхъ размѣровъ; но и здѣсь мы, вѣтаети, говоримъ о ростѣ, если только измѣненія эти называются фиксированными въ дальнѣйшей жизни клѣтки.

О формообразованіи можно было бы говорить уже потому, что каждый организмъ образованъ изъ форменныхъ единицъ—клѣтокъ; но при такомъ примѣненіи понятія формообразованія наука не смогла бы извлечь изъ него какой либо выгоды. Причины образованія клѣточныхъ недѣлимыхъ ускользають отъ нашего пониманія, такъ какъ мы знакомы исключительно лишь съ клѣточнымъ строеніемъ организмовъ, а не клѣточныхъ<sup>4)</sup> организмовъ не знаемъ вовсе; лишь на основаніи теоретическихъ соображеній мы допускаемъ, что они существовали ранѣе (а, можетъ быть, существуютъ и теперь), въ качествѣ простѣйшихъ предшественниковъ настоящихъ клѣтокъ.—Если же мы подъ формообразованіемъ будемъ имѣть въ виду измѣненія наружной формы, въ рукахъ нашихъ будетъ понятіе, съ которымъ мы легко уже сможемъ манипулировать. Измѣненіе формы можетъ наступить одинаково при разбуханіи, при увеличеніи осмотическимъ напряженіемъ и, наконецъ, при ростѣ. Всѣ эти процессы могутъ протекать, вмѣстѣ съ тѣмъ, и безъ всякаго измѣненія формы; если, на примѣръ, растительное тѣло лишь увеличивается въ размѣрахъ, не мѣняя отношенія своихъ діаметровъ, уже нельзя будетъ говорить о какомъ либо измѣненіи формы.

<sup>4)</sup> Неклѣточными организмами мы могли бы назвать такія существа, у которыхъ нѣтъ существенныхъ частей клѣтки, т. е. протоплазмы и ядра; въ совершенно иномъ значеніи употребляетъ этотъ терминъ Саксъ въ своихъ „Vorlesungen“.



Мы уже познакомились выше съ важнѣйшими составными частями кѣтки и ихъ расположеніемъ (глава I). Наше вниманіе будетъ привлечено теперь двумя изъ нихъ, именно протоплазмой и кѣточной оболочкой, съ процессами роста и формообразованія которыхъ мы познакоимся въ отдѣльности. Начнемъ съ протоплазмы, какъ съ носительницы жизни, играющей, поѣтому, наиболѣе важную роль въ интересующихъ насъ явленіяхъ. Но, къ сожалѣнію, свѣдѣнія наши о ростѣ протоплазмы крайне недостаточны и сводятся, въ сущности, къ простому констатированію факта ея роста. Во многихъ кѣткахъ можно наблюдать непосредственно подъ микроскопомъ, какъ увеличивается количество протоплазмы, нерѣдко удваиваясь въ теченіе 20 или 30 минутъ. Но, приѣтомъ, остается совершенно неизвѣстнымъ, какимъ образомъ строится эта протоплазма изъ питательныхъ матеріаловъ. Намъ приходится обходиться лишь общими фразами о лежащемъ въ основѣ этого роста ассимиляціонномъ процессѣ<sup>5)</sup>. Терминъ этотъ далеко не совпадаетъ по значенію съ употреблявшимися нами выше обозначеніями: тамъ подъ ассимиляціей мы разумѣли сравнительно простые синтезы органическихъ веществъ, напримѣръ, углеводовъ въ хлорофильномъ зернѣ; но эти углеводы по строенію и составу своему стоятъ къ произведшему ихъ органу кѣтки не ближе, чѣмъ сама углекислота: имъ недостаетъ, прежде всего, основнаго свойства всякаго хлоропласта—жизни. Объ ассимиляціи въ собственномъ смыслѣ слова можно говорить лишь тогда, когда вещество, взятое изъ окружающей среды, переходитъ въ живое состояніе, какъ это и наблюдается при ростѣ протоплазмы: образуются все новыя и новыя количества живой протоплазмы. Поѣтому, наиболѣе характернымъ процессомъ для организмовъ вообще является ростъ протоплазмы. При ростѣ кристалла отлагающееся на немъ вещество оказывается раствореннымъ уже какъ таковое въ маточномъ растворѣ; протоплазма созидаетъ новыя массы живого вещества изъ другихъ химически отличныхъ веществъ, хотя и всегда въ непосредственной связи съ прежде существовавшей протоплазмой. Впрочемъ, мы не въ состояніи сколько нибудь близко подойти къ изученію этого процесса, такъ какъ въ сущности не знаемъ, что такое представляетъ сама протоплазма.

Новообразованная протоплазма должна быть такъ или иначе сочтена съ бывшей до нея. Короче говоря, частицы ея могутъ быть или причленены къ живому субстрату, или распределены между его частицами. Но и на этотъ вопросъ, въ какихъ своихъ частяхъ разрастается протоплазма, мы не можемъ отвѣтить ничего опредѣленнаго, такъ какъ, затрагивая его, мы тотчасъ же должны соприкоснуться съ другой, также еще не разрѣшенной проблемой, именно съ вопросомъ о тончайшемъ строеніи протоплазмы. Въ зависимости отъ предпочтенія, отдаваемого изслѣдователемъ той или иной „теоріи“, и выльются различныя представленія о ходѣ роста живой протоплазмы.

<sup>5)</sup> Driesch 1901. Die organischen Regulationen. Leipzig.



Мы не станем разбираться въ различныхъ предположеніяхъ, сдѣланныхъ различными авторами для рѣшенія вопроса: ни одно изъ нихъ не можетъ считаться общепринятымъ, да и не даетъ намъ возможности заглянуть глубже въ самую сущность процесса. Невѣдніе наше относительно протоплазмы приходится распространить и на всѣ ея органы: мы видимъ, что ядро, хроматофоры растутъ, но какъ и гдѣ совершается этотъ ростъ, остается для насъ совершенно неизвѣстнымъ.

Мы не будемъ также останавливаться и на процессахъ формообразованія плазмы, такъ какъ, по большей части, плазма не обладаетъ собственными опредѣленными очертаніями. Она представляетъ собой тягучую полужидкую массу, внѣшнія очертанія которой въ тѣхъ случаяхъ, которые насъ интересуютъ здѣсь, опредѣляются формою клѣточныхъ стѣнокъ.

Гораздо подробнѣе, хотя еще далеко не полны свѣдѣнія наши о процессѣ роста клѣточной стѣнки. Основное, принципиальное различіе между протоплазмой и оболочкой, можетъ быть, особенно ярко выражается въ томъ, что новообразование протоплазмы совершается лишь въ непосредственной связи съ уже существовавшей ранѣе протоплазмой, между тѣмъ какъ новая оболочка можетъ образоваться даже и тамъ, гдѣ ея раньше вовсе не было; новообразование оболочекъ цѣликомъ зависитъ отъ присутствія протоплазмы, а не отъ наличности другихъ оболочекъ; протоплазма даетъ начало такой же протоплазмѣ, оболочка же беретъ начало изъ жизнѣдѣтельности протоплазмы. Эта зависимость оболочки отъ протоплазмы бросается въ глаза уже на первыхъ же шагахъ ея образованія; отсюда, съ этихъ первыхъ намековъ отложенія клѣточной стѣнки мы и начнемъ наше знакомство съ процессами роста оболочки <sup>6)</sup>.

У многихъ грибовъ и водорослей наблюдается стадія образованія подвижныхъ отдѣльностей (зооспоръ). Въ простѣйшемъ случаѣ (рис. 53) все содержимое клѣтки цѣликомъ отстаетъ отъ оболочки, выходитъ сквозь трещину въ стѣнкѣ материнской клѣтки въ окружающую воду и передвигается въ ней въ видѣ лишенной оболочки, голой „зооспоры“. Спустя нѣсколько времени движенія ея замедляются, зооспора осѣдаетъ, прикрѣпляется и получаетъ новую оболочку. Оболочка эта высачивается внѣшнею частью поверхностнаго слоя плазмы. Образованіе оболочки путемъ высачиванія, какъ кажется, чрезвычайно часто встрѣчается у растительныхъ клѣтокъ и лишь изрѣдка удается констатировать, что оболочка получается путемъ превращенія цѣлаго слоя протоплазмы въ клѣточную оболочку.

При этомъ процессѣ, если образующіяся путемъ него оболочки обладаютъ, дѣйствительно, той же консистенціей, какъ и высачиваемая протоплазмой, необходимо предполагать отщепленіе изъ бѣлковой молекулы протоплазмы углеводнаго ядра и образованія азотистаго остатка.

<sup>6)</sup> Strasburger 1898. Jahrb. wiss. Bot. 31, 511.



Возможенъ также случай, что эти новые слои оболочки, образующіеся какъ бы застываніемъ жидкой протоплазмы, обладаютъ и болѣе сложнымъ, чѣмъ обычно, химическимъ составомъ. На подобные факты обращалъ вниманіе, напр., Корренсъ 7).

Новообразование оболочекъ можно вызвать и чисто искусственнымъ путемъ. Такъ, напримѣръ, на поверхности протопластовъ плазмолизированныхъ кѣтокъ образуется, при благоприятныхъ условіяхъ, новая оболочка; точно также окружаются оболочкой и механически изолированные участки растительной протоплазмы (напримѣръ, у сифонниковыхъ водорослей, Siphonaceae).

Вслѣдъ за заложеніемъ слѣдуетъ ростъ кѣточной оболочки; она увеличивается въ размѣрахъ, какъ съ поверхности, такъ и въ толщину; наблюдается, какъ говорятъ, ростъ поверхностный и ростъ въ толщину. Вначалѣ преобладаетъ, обыкновенно, поверхностный ростъ, а затѣмъ вступаетъ въ свои права и утолщеніе оболочки, продолжаясь, нерѣдко, еще и долго послѣ того, какъ закончилось поверхностное разрастаніе ея. Въ знакомствѣ нашемъ мы, по возможности, строго расчленимъ оба эти процесса роста, хотя, въ сущности, они нерѣдко идутъ, во всякомъ случаѣ, отчасти, и одновременно. Начнемъ съ роста въ поверхности, особенно интереснаго намъ съ точки зрѣнія „формообразования“, такъ какъ внѣшнія очертанія взрослой кѣтки цѣлкомъ опредѣляются ходомъ поверхностнаго роста ея оболочки. Напомнимъ, кстати, что измѣненія въ формѣ кѣтокъ могутъ наступать и въ зависимости отъ измѣненія тургора, являясь, такимъ образомъ, вполне обратимыми (сравни: работа устьичнаго аппарата, стр. 68).

Попробуемъ отдать себѣ отчетъ въ различныхъ способахъ поверхностнаго роста оболочки. Извѣстно лишь сравнительно немного случаевъ, когда кѣтки разрастаются совершенно равномерно по всѣмъ направленіямъ, такъ что увеличеніе въ размѣрахъ не влечетъ за собой измѣненія въ формѣ кѣточного индивида; таковы, напримѣръ, пыльцевыя зерна и споры, обладающія формой почти правильнаго тетраэдра (сравни рис. 59, стр. 434), и цилиндрическія кѣтки водоросли *Hydrodictyon* (водяная сѣтка). Обычно же разрастаются въ поверхности лишь отдѣльные участки кѣточной оболочки, распредѣляясь при этомъ самымъ разнообразнымъ образомъ среди участковъ, неспособныхъ къ разрастанію. Такой мѣстный поверхностный ростъ присущъ, прежде всего,

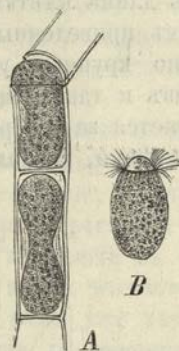


Рис. 53. Эдогоний (*Oedogonium*). А двѣ кѣтки, содержимое которыхъ превратилось въ зооспору. В свободно передвигающаяся зооспора. Увел. 350.

По Прингсхейму.

7) Correns 1898. Bot. Ztg. 56, II, 221.



полушарообразнымъ кѣткамъ, образующимся дѣленіемъ на-двое правильно шарообразныхъ отдѣльностей и округляющимся затѣмъ до прежней шарообразной формы. Это возможно, конечно, лишь тогда, когда сначала плоская кѣточная стѣнка становится, благодаря поверхностному росту, полушаровидной (*Pleurococcus*). Поверхностный ростъ оказывается мѣстнымъ и у многихъ цилиндрическихъ кѣтокъ, какъ, напримѣръ, у водорослей конъюгаты (*Conjugatae*); у нихъ растягиваются однѣ лишь цилиндрическія стѣнки, а округлыя поперечныя перегородки сохраняютъ свои прежніе размѣры; при ростѣ увеличивается, такимъ образомъ, одна лишь длина кѣтки, поперечные же размѣры ея остаются прежними. Въ обоихъ приведенныхъ примѣрахъ разрастаются въ поверхности сравнительно крупныя участки оболочекъ; извѣстно, однако, достаточно примѣровъ и такого мѣстнаго роста, когда способность къ растягиванію сохраняется за совершенно исчезающимъ по величинѣ участкомъ кѣточной стѣнки, расположеннымъ гдѣ нибудь на концѣ кѣтки или въ дру-

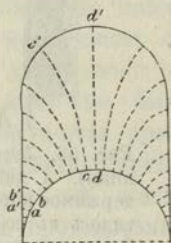


Рис. 54. Схема верхушечнаго роста гифы грибка по Рейнгарду.

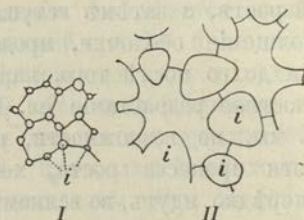


Рис. 55. Звѣздчатыя кѣтки паренхимы *Thalia dealbata*. I въ молодомъ состояніи. II въплѣть возростія. По Циммерману.

гомъ мѣстѣ. Въ первомъ случаѣ говорятъ о верхушечномъ ростѣ; при немъ приростъ идетъ совершенно односторонне по отношенію къ выросшимъ уже частямъ оболочки; во второмъ мы говоримъ объ интеркалярномъ (промежуточномъ) ростѣ, когда растущая зона оказывается вчлененной среди двухъ переставшихъ уже разрастаться участковъ. Примѣры верхушечнаго роста нетрудно найти среди корневыхъ волосковъ, пыльцевыхъ трубокъ, гифъ грибовъ и т. п.<sup>8)</sup> По Рейнгардту ростъ ограничивается, приэтомъ, на закругленной оконечности кѣтки и небольшомъ прилежающемъ къ ней цилиндрическомъ участкѣ; интенсивность роста постепенно ослабѣваетъ, начиная съ конца кѣтки. На рис. 54 изображены двѣ стадии такого роста, причемъ соответствующія другъ другу точки обозначены одинаковыми буквами; ясно видно, насколько сильно долженъ былъ разрастись участокъ *cd* при переходѣ къ *c'd'* и какъ сравнительно малы различія между *ab* и *a'b'*. Однимъ изъ лучшихъ примѣровъ интеркалярнаго роста можетъ

<sup>8)</sup> Haberlandt, 1889. Oestr. Bot. Ztg. (№ 3). Reinhardt, 1892. Jahrb. wiss. Bot. 23, 479. Raciborski, 1907. Bull. acad. Cracovie, math-nat. Cl. 898.



служить клѣтка водоросли эдогонія (*Oedogonium*), у которой растягивающійся при ростѣ участокъ самымъ явственнымъ образомъ отчленяется отъ остальной стѣнки клѣтки. Мы вернемся еще разъ къ этому случаю роста оболочки, а пока укажемъ лишь на рис. 56.

Другой примѣръ интеркалярнаго роста представленъ на рис. 55; это двѣ стадіи развитія звѣздчатой паренхимы. Вначалѣ плотно прилежавшія другъ къ другу стѣнки сосѣднихъ клѣтокъ расклеиваются во многихъ мѣстахъ, образуя межклѣтныя пространства *ii*; нетрудно замѣтить, что при дальнѣйшемъ нарастаніи оболочка растягивается почти исключительно тамъ, гдѣ она соприкасается съ межклѣтникомъ, между тѣмъ какъ участки, общіе двумъ сосѣднимъ клѣткамъ, и у взрослыхъ клѣтокъ (рис. 55 II) почти не отличаются размѣрами своими отъ соотвѣтственныхъ участковъ у молодыхъ недѣлимыхъ (рис. 55 I).

Нерѣдко проводилась параллель между ростомъ клѣтки и тѣми измѣненіями формы, которыя наблюдаются на такъ называемыхъ „искусственныхъ“ клѣткахъ. Такую искусственную клѣтку<sup>9)</sup> нетрудно получить: стоитъ лишь взять на конецъ стеклянной палочки каплю раствора желатины съ примѣсью сахара, нѣсколько обсушить и погрузить въ слабый растворъ танина. На поверхности желатинной капли тотчасъ же образуется осадочная перепоночка, свойства которой намъ уже хорошо известны (глава II). Она вполне проницаема для воды, но совершенно не пропускаетъ съвозъ себя танина и желатины. Ковнутри отъ перепонки развивается осмотическое давленіе, растягивающее ее. Наступающее при растяженіи расхожденіе другъ отъ друга мельчайшихъ частицъ перепонки позволяетъ новымъ частицамъ желатины вѣдраться въ нее, или же, быть можетъ, подъ напоромъ извнутри образуются тонкіе, незамѣтные разрывы, тотчасъ же заполняемые желатиннымъ растворомъ; приходя въ соприкосновеніе съ растворомъ танина, онъ тотчасъ же даетъ новый осадокъ дубильно-кислой желатины. Такія новообразованія перепонки распредѣляются, повидимому, совершенно равномерно среди прежде образовавшихся участковъ, благодаря чему искусственная клѣтка и нарастаетъ въ видѣ правильнаго шара, нерѣдко достигая весьма значительныхъ размѣровъ.

Можно ли найти какое нибудь сходство между ростомъ клѣточной оболочки и ростомъ искусственной клѣтки? Вопросъ этотъ далеко не простъ. Мы знаемъ, что поверхностный ростъ оболочки идетъ лишь у живыхъ клѣтокъ, въ присутствіи протоплазмы и ядра; вообще говоря, разрастаются лишь такія оболочки, къ которымъ плотно прилегаетъ извнутри протоплазма клѣтки. Тѣсное ихъ соприкосновеніе обезпечивается осмотическимъ давленіемъ, растягивающимъ, въ тоже время, и клѣточную оболочку. Какъ легко представить себѣ уже изъ этого краткаго описанія, образованіе оболочки живой клѣтки, безъ сомнѣнія, идетъ совершенно иначе, чѣмъ въ клѣткѣ искусственной: здѣсь, конечно, нѣтъ процесса осажденія нерастворимыхъ продуктовъ реакціи, получающихся

<sup>9)</sup> Traube, 1867. Archiv für Anat. und Phys., стр. 87.



на границѣ между двумя жидкостями. Другое дѣло съ осмотическимъ давленіемъ: оно могло бы, казалось, играть механическую роль при процессѣ роста оболочки. Участіе осмотического давленія въ ростѣ оболочки и считалось несомнѣннымъ многими изслѣдователями, стремившимися подойти къ выясненію хода поверхностнаго роста оболочки съ двухъ различныхъ точекъ зрѣнія. По одному представленію осмотическое давленіе просто напросто растягиваетъ клѣточную оболочку настолько, что предѣлъ упругости ея оказывается значительно превзойденнымъ. По мѣрѣ растяженія оболочка должна дѣлаться все тоьше и тоьше, и если въ природѣ мы и не замѣчаемъ такого утонченія, то это зависитъ отъ того, что наряду съ растягиваніемъ идетъ процессъ наложенія новыхъ слоевъ, утолщенія оболочки извнутри. Въ сущности говоря, представленіе это отрицаетъ существованіе настоящаго поверхностнаго роста, сводя весь процессъ къ пассивному растяженію восполняемой новыми и новыми слоями оболочки. Рѣзкую противоположность этому воззрѣнію представ-

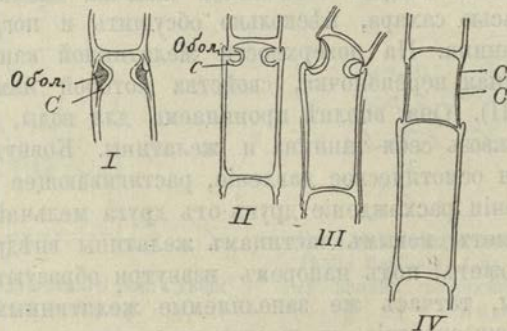


Рис. 56. Дѣленіе клѣтокъ у эдогонія (*Oedogonium*). I *Oed. crispum* по Красковицу. II—IV *Oed. Borisianum* по Гирну. *Обол.* слой ослизневшей оболочки, *С* целлюлезный участокъ кольцевого валика.

ляетъ другое, по которому поверхностный ростъ обусловливается внѣдреніемъ новыхъ частицъ оболочки между прежними; осмотическое давленіе заставляетъ раздвинуться мельчайшія частицы оболочки и благоприятствуетъ, такимъ образомъ, чисто механически, отложенію новаго вещества клѣточной стѣнки.

Двѣ эти теоріи—аппозиціи и интусусценціи долго боролись другъ съ другомъ и лишь сравнительно недавно создалось, наконецъ, убѣжденіе, что оба эти процесса одинаково принимаютъ участіе въ ростѣ клѣточной оболочки. Пояснимъ это нѣсколькими примѣрами.

Клѣтки, входящія въ составъ нити водоросли эдогонія (*Oedogonium*), обладаютъ правильной цилиндрической формой. Дѣленіе ихъ начинается съ образованія вдающагося внутрь полости клѣтки кольцевого утолщенія, расположеннаго вблизи одного изъ концовъ клѣтки. Процессъ возникновенія и дальнѣйшаго развитія этого кольца описываются разными из-



слѣдователями чрезвычайно различно даже и теперь. По Красковичу<sup>10)</sup> утолщенное кольцо состоитъ изъ срединной части слизистой консистенціи, на которой лежатъ внѣшніе целлюлезные слои (рис. 56 II). Ослизненный слой образуется благодаря разбуханію внутреннихъ слоевъ старой кѣточной оболочки, становящейся, такимъ образомъ, болѣе тонкой и легко разрывающейся затѣмъ. Целлюлезный слой отлагается внутри кѣтки на всей поверхности оболочки въ видѣ тонкой пластиночки, значительно утолщенной лишь въ мѣстѣ кольцевого наплыва (рис. 56 I). Набуханіе ослизненной массы оболочки вызываетъ кольцевой разрывъ въ старой оболочкѣ кѣтки, вслѣдъ за чѣмъ и наступаетъ явственное удлиненіе всей кѣтки. При этомъ вещество кольца растягивается въ цилиндрическое, связующее между старыми участками оболочки, звено, такъ что его ослизняющіеся слои становятся внѣшнею, а целлюлезные—внутреннею стороною новой, вставленной между старыми участками, оболочки. Такъ какъ при удлиненіи этого цилиндрическаго звена (рис. 56 III и IV) наступаетъ явственное утонченіе его стѣнокъ, весь процессъ производитъ впечатлѣніе явленія, идущаго совершенно пассивно, подъ напоромъ развивающагося внутри кѣтокъ осмотическаго давленія. Поэтому то и приводили обыкновенно эдогоній въ качествѣ примѣра такого пассивнаго или „пластическаго“ роста. Присмотрѣвшись ближе, станеть, однако, ясно, что дѣло здѣсь далеко не такъ просто. Дѣло въ томъ, что новые участки оболочки испытываютъ растяженіе лишь въ одномъ, продольномъ направленіи; поперечные же размѣры кѣтки остаются совершенно неизмѣненными или даже нѣсколько уменьшаются. Понятно, что такое различіе въ отношеніи къ напрягающей силѣ плохо вяжется съ представленіемъ о чисто пассивномъ, пластическомъ ростѣ.

Такой же промежуточный ростъ наблюдается и у нѣкоторыхъ другихъ водорослей, напр. у конфервъ (*Confervae*). Строеніе кѣтокъ этихъ организмовъ передано въ схематическомъ видѣ на рис. 57. Каждая ихъ кѣтка состоитъ изъ двухъ частей, представляющихъ на продольномъ разрѣзѣ форму H, утончающихся къ серединѣ кѣтки и сочленяющихся другъ съ другомъ этими утонченными мѣстами. Дѣятельностью протоплазмы оказывается отложеннымъ новый слой оболочки, особенно толстый къ центру кѣтки и постепенно выклинивающийся къ ея концамъ. Благодаря наложенію другъ на друга этихъ двухъ слоевъ, наружная оболочка кѣтки оказывается всюду одинаковой толщины. При наступленіи разростанія кѣтки находившіе другъ за друга концы внѣшнихъ слоевъ оболочки расходятся, и внутренній слой оказывается уже все болѣе и болѣе на поверхности кѣточной нити. Послѣ образованія поперечной перегородки эта, прежде внутренняя, оболочка становится H—образнымъ тѣломъ, и въ каждой новой кѣткѣ путемъ новообразованія формируется внутренняя пластинка. Многіе изслѣдователи отмѣчали подобныя же

<sup>10)</sup> Kraskovits. 1905 Sitzungsber. Wien 104, I, 237. Сравни также Wisselingh. 1908. Beih. bot. Cbl. 23, (I) 137.



явленія и у другихъ водорослей <sup>11)</sup>). Главное отличие отъ эдгоніи заключается въ томъ, что налагающійся на старую оболочку слой растягивается не такъ быстро, какъ у него, не оставляя, поэтому, такого характернаго и рѣзкаго впечатлѣнія пассивнаго механическаго растяженія.

Подобныя же по существу явленія установлены не только для промежуточнаго, но и для верхушечнаго роста. Такъ, напримѣръ, въ верхушечной клѣткѣ флоридеи *Bornetia secundiflora* <sup>12)</sup> удается наблюдать оригинальное расположеніе слоевъ, изображенное на рис. 58. Растущая оконечность клѣтки оказывается здѣсь высланной сравнительно тоненькими пластиночками, разрастающимися въ поверхности и разрывающимися въ своемъ ростѣ старыя пластинки оболочки, выклинивающіяся на нѣкоторомъ разстояніи отъ конца клѣтки. Ноллю <sup>13)</sup> удалось у нѣкоторыхъ морскихъ водорослей (*Derbesia*, *Caulerpa* и др.) окрашивать путемъ



Рис. 57. *Microspora amoena*. Строеніе оболочки по Кнуту Болину. Увел. 300.



Рис. 58. *Bornetia secundiflora*. Слой оболочки, облекающіе въ видѣ колпачковъ конецъ клѣтки. Увел. 75. По Страсбургеру.

образованія осадка берлинской лазури слоеи оболочки, дѣлая ихъ, такимъ образомъ, рѣзко отличными отъ слоевъ позднѣйшаго прироста. На основаніи этихъ опытовъ удалось установить съ полной несомнѣнностью, что въ точкѣ роста клѣтки отлагаются сначала новыя пластинки вещества оболочки, а затѣмъ уже наступаетъ разрастаніе ихъ въ поверхности, наряду съ разрывомъ прежде отложенныхъ слоевъ. Въ согласіи съ данными Нолля показали и Захаріасъ <sup>14)</sup> на ризоидахъ хары (*Chara*), а Рейнгардъ на корневыхъ волоскахъ высшихъ растений, что при искусственной остановкѣ роста можно получить отложеніе вполне явственнаго утолщенія на растущей верхушкѣ этихъ образований; при возобновленіи разрастанія старыя, уже неспособныя растягиваться, слоеи разрываются подъ напоромъ болѣе молодыхъ и способныхъ къ дальнѣйшему росту.

<sup>11)</sup> Berthold. 1886. Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig. K. Bohlin 1897. Bihang svenska Vet. Akad. Handl. 23. West and Hood 1911. New Phytologist 10, 241 (Trentepohlia).

<sup>12)</sup> Schmitz. 1880. Verhandl. naturw. Vereins d. Rheinlande 36. Strasburger 1882. Ueber den Bau und das Wachstum der Zellhäute, crp. 189. Jena.

<sup>13)</sup> Noll. 1887. Abhandl. d. Senckenbergischen Gesellschaft 15, 101.

<sup>14)</sup> Zacharias. 1891. Flora. 74, 466. Reinhardt, 1899. Festschr. f. Schwendener. Berlin.



Нужно, однако, отмѣтить, что, пока всѣ эти объекты разрастаются безъ всякаго вмѣшательства извнѣ, не удастся наблюдать ни образованія новыхъ слоевъ, ни разрыва старыхъ; возможно, поэтому, что въ опытахъ Нолля наблюдаемый имъ ходъ роста оболочки былъ вызванъ отложеніемъ берлинской лазури въ толщѣ кѣточной стѣнки.

Если мы предположимъ, что верхушечный ростъ совершается, вообще говоря, путемъ отложенія отдѣльныхъ пластинокъ, ихъ дальнѣйшаго разрастанія и разрыва старыхъ слоевъ оболочки, мы примемъ, тѣмъ самымъ, за несомнѣнно доказанное, что отдѣльныя пластиночки, входящія въ составъ оболочки, къ тому времени, когда онѣ подвергаются разрыву, уже не способны къ поверхностному росту или, во всякомъ случаѣ, растутъ уже не съ той интенсивностью, какъ молодые, только что отложившіеся слои. Несомнѣнно, поэтому, что старыя пластинки оболочки растягиваются давленіемъ изнутри совершенно пассивно; что же касается болѣе молодыхъ слоевъ, то пассивное ихъ отношеніе къ внутреннему напряженію не можетъ быть непосредственно выведено изъ данныхъ опыта. Если же въ этихъ, и подобныхъ этому случаямъ роста молодая оболочка дѣйствительно поддается чисто пассивно механическому растяженію, естественно приписывать значеніе растягивающаго фактора осмотическому напряженію кѣтки. Чрезвычайно любопытно, вмѣстѣ съ тѣмъ, установить, что напряженіе это, приводящее нерѣдко къ весьма значительному растяженію кѣточной оболочки (глава XXXII), оказывается недостаточнымъ, чтобы вызвать пластическій ростъ кѣточной стѣнки: удалось доказать, что даже и значительно болѣе высокія давленія не въ состояніи растянуть оболочку за предѣлы ея упругости<sup>15)</sup>. Вмѣстѣ съ тѣмъ въ живыхъ кѣткахъ мы никогда не встрѣчаемся съ оболочками, напряженными настолько сильно, чтобы предѣлъ ихъ упругости оказался бы превзойденнымъ. Впрочемъ, по Ноллю<sup>16)</sup>, пластическое растяженіе возможно и безъ перехода для оболочки предѣла упругости. Напомнимъ, между прочимъ, что напряженный сгибаніемъ въ дугу кусокъ дерева мало по малу теряетъ свое напряженное состояніе, что возможно лишь при наступленіи опредѣленныхъ внутреннихъ перемѣщеній частицъ; но и потерявъ свое напряженіе онъ можетъ быть вновь эластически напряженъ при помощи новаго сгибанія. Въ напряженной тургоромъ кѣточной оболочкѣ могутъ разыгрываться такія же явленія потери напряженія, приводящія, такимъ образомъ, къ пластическому растяженію ея, хотя оболочка и не теряла ни на минуту своей эластической консистенціи. Обычно считается, что эластическія свойства оболочки находятся подъ воздѣйствіемъ живой протоплазмы; къ сожалѣнію, однако, нѣтъ никакихъ ближайшихъ указаній на то, какимъ образомъ это осуществляется.

Всѣ эти наблюденія не говорятъ, однако, ничего противъ возможности активнаго роста молодыхъ слоевъ оболочки, т.-е. роста ихъ

<sup>15)</sup> Pfeffer, 1892. Abt. math-phys. Kl. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. 18, стр. 241.

Сравни, однако, Lepeschkin, 1907. Bot. Cbl. Beih. 21, 1, 60.

<sup>16)</sup> Noll, 1895. Flora 81, 65.



путем интуссусцепции. Наличие его, наоборот, становится очевидной благодаря ряду цѣнныхъ опытныхъ доказательствъ, данныхъ Аскенази и Страсбургеромъ. Мы не станемъ перечислять ихъ всѣ, ограничившись лишь однимъ особенно яркимъ примѣромъ, указаннымъ Фиттингомъ<sup>17)</sup>. Молодая спора селлагинелли (*Selaginella*) покрыта двумя, рѣзко отличающимися по химической природѣ оболочками, экзоспориемъ и мезоспориемъ (рис. 59, ex и mes); онѣ отдѣлены другъ отъ друга жидкостью, весьма бѣдной растворенными въ ней твердыми частями. При разрастаніи споры (рис. 59, I—III) обѣ эти оболочки оказываются сохраняющимися, испытывая при этомъ, наряду съ весьма замѣтнымъ поверхностнымъ ростомъ, и значительный ростъ въ толщину. У обыкновенной клѣточной оболочки внутренне ея слои

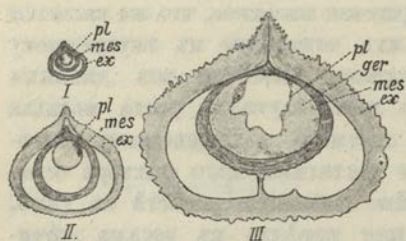


Рис. 59. Развитие макроспоры *Selaginella helvetica* по Фиттингу. I—III слѣдующія другъ за другомъ стадіи развитія, зарисованныя при одномъ и томъ же увеличеніи (180). ex—экзоспорій, mes—мезоспорій, pl—протоплазма, ger—сгустокъ между протоплазмой и мезоспориемъ.

могли бы испытать поверхностный ростъ путемъ пластического растяженія и одновременнаго наложенія новыхъ слоевъ дѣятельностью протоплазмы; но всѣ болѣе вышніе слои необходимо должны становиться подъ влияніемъ пластического растяженія все тоньше и тоньше. У селлагинелли же исключена возможность роста черезъ наложеніе новыхъ слоевъ даже и для внутренняго слоя оболочки споры, такъ какъ протоплазма оказывается собранной въ шаръ конутри отъ мезоспорія (рис. 59, II) и прилегаетъ къ оболочкѣ лишь въ одномъ какомъ либо пунктѣ. Между протоплазмой и мезоспориемъ располагается жидкость, изъ которой подъ дѣйствіемъ спирта выпадаетъ осадокъ въ видѣ сгустка (рис. 59 III, ger). Такимъ образомъ, нарастающая оболочка съ обѣихъ сторонъ граничитъ съ жидкой средой, доставляющей, очевидно, всѣ необходимыя питательныя вещества, и разрастается въ поверхности, не будучи напряженной или растянутой осмотическимъ давленіемъ.

При прорастаніи пыльцевыхъ зеренъ наблюдаются также явленія, совершенно совпадающія съ процессами роста оболочки у споръ селлагинелли<sup>18)</sup>; нужно думать, поэтому, что мы имѣемъ здѣсь дѣло съ явленіями, часто встрѣчающимися при возникновеніи клѣтокъ, служащихъ цѣлямъ размноженія. Но у вегетативныхъ клѣтокъ ходъ процесса совершенно иной. У нихъ оболочка разрастается въ поверхности лишь пока она непосредственно соприкасается съ протоплазмой; если заставить про-

<sup>17)</sup> Askenasy, 1890. Ber. Bot. Ges. 8, 61. Strasburger, 1889. Histol. Beitr. Heft. 2. Jena. Fitting, 1900. Bot. Ztg. 58, 107.

<sup>18)</sup> Beer, 1906. Bot. Cbl. Beih. 19, 1, 288. Сравни также Strasburger, 1907. Flora 97, 123.



топлазму отстать отъ оболочки при помощи хотя бы плазмолизированія, на поверхности ея высачивается новая оболочка. Почему при спорообразованіи у селлагинелли и изозета намѣчаются такія рѣзкія уклоненія отъ этого общаго правила, еще далеко не выяснено; во всякомъ случаѣ въ точности данныхъ Фиттинга нѣтъ никакихъ сомнѣній. По отношенію къ осмотическому давленію разрастаніе оболочекъ споръ не стоитъ уже такъ одиноко, такъ какъ и въ другихъ случаяхъ удавалось наблюдать энергичный ростъ въ поверхности безъ какого либо увеличенія тургорнаго напряженія или продолженіе роста при паденіи тургора. Такъ, Пфефферъ<sup>19)</sup> показалъ, что разрастаніе оболочекъ кѣтокъ корня продолжается даже и тогда, когда, при созданіи соотвѣтственнаго противодѣйствія, осмотическое давленіе оказывается все болѣе и болѣе уравновѣшеннымъ и кѣточные оболочки, въ концѣ концовъ, совершенно или почти совершенно теряютъ свое напряженіе. Въ опытахъ Пфеффера, противовѣсъ тургорному давленію представляла гипсовая заливка; Кольквигъ показалъ, что подобные же случаи возможны и въ естественныхъ условіяхъ произрастанія растений: такъ, напримѣръ, кѣтки сердцевинны въ стеблѣ подсолнечника (*Helianthus*) перестаютъ расти въ поверхности лишь послѣ того, какъ напряженіе ихъ будетъ болѣе или менѣе уравновѣшено возросшей тканью проводящихъ пучковъ<sup>20)</sup>.

Данныя эти заставляютъ предполагать, что и въ другихъ случаяхъ тургоръ играетъ не только механическую роль. Конечно, для пластическаго растяженія необходимо опредѣленное напряженіе, доставляемое, безъ сомнѣнія, тургоромъ; но для процесса интусусцепціоннаго роста такое растяженіе оказывается уже совершенно ненужнымъ. Вмѣстѣ съ тѣмъ, сила его и безконечно мала по сравненію съ молекулярными силами, развертывающимися, напримѣръ, при кристаллизаціи какого либо вещества. Поэтому то кристаллы щавелево-кислаго кальція и могутъ образовываться и нарастать внутри оболочекъ нѣкоторыхъ кѣтокъ<sup>21)</sup>, съ легкостью преодолевая сопротивленіе частицъ оболочки. Съ этими процессами внутриоболочечнаго нарастанія кристалловъ въ ближайшую параллель можно было бы поставить ростъ оболочки черезъ вѣдреніе. Можно было бы думать, что сравнительно нетрудно выяснитъ экспериментальнымъ путемъ роль тургора въ процессѣ роста. Помѣщая тургесцирующую кѣтку въ осмотически сильный растворъ, мы вызываемъ

<sup>19)</sup> Pfeffer, 1893. Druck und Arbeitsleistung. Abh. math-phys. Kl. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. 20.

<sup>20)</sup> Kolkwitz, 1896. Fünfstück's Beitr. z. wiss. Bot. 1, 246. Heinich, 1908. Jahrb. wiss. Bot. 45, 207. Наиболее яркій примѣръ поверхностнаго роста безъ признака тургорнаго напряженія наблюдался Рациборскимъ (Raciborski, сноска S) у грибка *Basidiobolus spangum*; верхушечный ростъ гифъ его продолжается съ одинаковой скоростью даже и тогда, когда наблюдается такъ называемой „прерывистый“ ростъ. Само собой разумѣется, что сокращающаяся плазма не въ состояніи оказать на оболочку какого либо давленія.

<sup>21)</sup> Pfeffer, 1892 (сравни сноску 15), 250. Müller, 1890. Entstehung von Kalkoxalatkryst. in Zellmembranen. Diss. Leipzig.



паденіе напряженнаго состоянія ея оболочки; наступающая при этомъ остановка въ ростъ не является, однако, простымъ механическимъ слѣдствіемъ уменьшенія тургорнаго напряженія, а представляетъ собой сложное явленіе раздраженія. Можно также увеличить напряженіе клѣточной оболочки, понизивъ осмотическое значеніе внѣшней среды (напримѣръ, у морскихъ водорослей); но и здѣсь измѣненіе это играетъ роль раздраженія и ростъ клѣтки оказывается задержаннымъ. Въ обоихъ случаяхъ прерванный на время ростъ снова возобновляется, но вмѣстѣ съ тѣмъ оказывается осуществившейся и регулировка осмотическаго да-

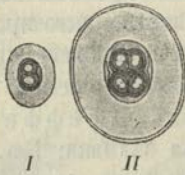


Рис. 60. *Gloeocarpa alpina* по Корренсу. I—2-клеточная стадія. II—8-клеточная стадія. Внѣшній слой оболочки (болѣе свѣтлый), общій для всѣхъ клѣтокъ, значительно нарастаетъ въ толщину отъ первой ко второй стадіи.

вленія въ клѣткѣ (глава XXXII); короче говоря, экспериментальнымъ путемъ крайне трудно выяснитъ какія либо опредѣленные зависимости между ростомъ и тургоромъ: можно лишь сказать совершенно общо, что тургоръ, не являясь непосредственнымъ источникомъ энергіи для процессовъ роста, является для нихъ необходимымъ условіемъ. Онъ можетъ, напримѣръ, „обусловливать ростъ совершенно точно такъ же, какъ и тепло, отъ котораго способность клѣтки къ росту зависитъ въ высокой степени“<sup>22)</sup>. Поэтому скорость роста и не можетъ находиться въ какихъ либо правильно пропорціональных соотношеніяхъ съ тургоромъ; нерѣдко, какъ ка-

жется, ростъ опредѣляетъ величину тургора, а не наоборотъ<sup>23)</sup>.

Одновременно съ ростомъ въ поверхности или послѣ его окончанія идетъ и утолщеніе оболочки. Этотъ ростъ въ толщину нерѣдко основывается на легко отмѣчаемомъ отложеніи новыхъ слоевъ, т.-е. на процессѣ аппозиціи. Отложеніе это, продолжающееся долгое время послѣ окончанія роста въ поверхности, можетъ привести къ значительному уменьшенію полости клѣтки, даже къ ея частичному выполненію веществомъ оболочки. Въ этихъ случаяхъ ростъ оболочки идетъ, преодолевая сопротивленіе клѣточного содержимаго. Извѣстны, однако, волюнѣ точно наблюденные факты, показывающіе, что въ пластинкахъ, образовавшихся путемъ аппозиціи, даже и въ такихъ, которыя отдѣлены отъ живой протоплазмы рядомъ другихъ слоевъ, можетъ наступать послѣдующее и весьма значительное увеличеніе въ объемѣ; иначе говоря, ростъ въ толщину можетъ идти и путемъ интуссусцепціи. Приведемъ одинъ примѣръ: ростъ клѣточной оболочки у водоросли *Gloeocarpa alpina*<sup>24)</sup>. Когда дѣлятся клѣтки этого организма, вокругъ каждой дочерней клѣтки образуется новая оболочка; прежняя же оболочка материнской

<sup>22)</sup> Pfeffer, 1892 (сноска 15), 219.

<sup>23)</sup> Copeland, 1896. Einfluss der Temperatur und des Lichtes auf den Turgor. Diss. Halle.

<sup>24)</sup> Nägeli, 1858. Pflanzenphys. Unters. 2. Die Stärkekörner, стр. 281. Correns, 1889. Flora, 72, 298.



кѣтки, отдѣленная теперь отъ протоплазмы новообразовавшейся пластинкой, продолжаетъ расти и въ поверхности и въ толщину, какъ видно на рис. 60. Изъ вычисленій и измѣреній Корренса слѣдуетъ, что ростъ этотъ можетъ быть объясненъ лишь при допущеніи, что въ толщѣ растущей стѣнки отлагается органическое вещество. Нужно думать, что не рѣдкою вообще являются позднѣйшія химическія измѣненія въ толщѣ оболочекъ<sup>25)</sup>.

Сильно утолщенные оболочки лишь рѣдко остаются совершенно гомогенными, безструктурными: обыкновенно въ нихъ становятся замѣтными концентрическіе слои, происхожденіе которыхъ зависитъ отъ различныхъ причинъ<sup>26)</sup>. Налегаящія другъ на друга пластинки могутъ различаться, напримѣръ, своимъ химизмомъ, или только содержаниемъ воды. Въ послѣднемъ случаѣ слоистость оболочки зависитъ отъ той же причины, какъ и слоистость крахмальныхъ зеренъ и такъ же, какъ и она, еще далеко не можетъ считаться выясненной. У насъ нѣтъ ни времени, ни мѣста останавливаться на подробномъ знакомствѣ со строеніемъ и ростомъ крахмальныхъ зеренъ; прежде съ нихъ начинали всѣ соображенія о процессахъ роста, съ ними связанъ и историческій интересъ, такъ какъ Негели обосновалъ на нихъ свою теорію интусусцепции. Теперь, благодаря изслѣдованіямъ Мейера и Шимпера<sup>27)</sup>, мы знаемъ, что ростъ крахмального зерна совершается путемъ наложенія новыхъ слоевъ вещества на прежніе, такъ что увеличеніе крахмального зернышка идетъ совершенно также, какъ возрастаніе обыкновеннаго кристалла или сферокристалла. Такимъ образомъ, крахмальное зерно стало уже, до извѣстной степени, скорѣе кристаллографическимъ, чѣмъ физиологическимъ объектомъ. Мы говоримъ съ оговоркой „до извѣстной степени“, такъ какъ если ростъ крахмального зерна путемъ наложенія и является несомнѣнно доказаннымъ, то, съ другой стороны, возможность позднѣйшихъ явленій внѣдренія также далеко не исключена.

Въ этомъ отношеніи, такимъ образомъ, еще и сейчасъ можно провести аналогію между крахмальнымъ зерномъ и оболочкой. Во многихъ случаяхъ, когда предполагали наличность интусусцепціоннаго процесса при ростѣ оболочки, установлена теперь несомнѣнная аппозиція, но, вмѣстѣ съ тѣмъ, совершенно также несомнѣнны и случаи утолщенія путемъ послѣдующаго внѣдренія; вообще говоря, было бы крупной ошибкой думать, что въ слоистыхъ оболочкахъ каждый отдѣльный слой соответствуетъ самостоятельной по наложенію пластинкѣ. Нѣтъ сомнѣнія, что слоистость можетъ появляться и позднѣе въ толщѣ оболочекъ, вначалѣ совершенно гомогенныхъ<sup>28)</sup>. Видно, поэтому, какъ ошибались прежніе

<sup>25)</sup> Wisselingh, 1912. Zeitschr. f. Bot. 4.

<sup>26)</sup> Correns, 1891. Jahrb. wiss. Bot. 23, 254.

<sup>27)</sup> A. Meyer, 1881. Bot. Ztg. 39, 841; 1895. Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena. Schimper, 1881. Bot. Ztg. 39, 185.

<sup>28)</sup> Reinhardt, 1905. Bot. Ztg. 63, (1) 29. Wisselingh, 1912. Zeitschr. f. Bot. 4.



ислѣдователи, стремившіеся сводить всѣ случаи къ одному знаменателю, и являвшіеся сторонниками или оппозиціонной теоріи или же, наоборотъ, теоріи интусусцепціи. Во время реакціи на ученіе объ интусусцепціи, разработанное Негели и Гофмейстеромъ, привыкли смотрѣть на оболочку, какъ на неживое образованіе; ее сравнивали съ раковинкой улитки. Гофмейстеръ<sup>29)</sup> же считалъ оболочку за живой органъ и приписывалъ ей всѣ свойства, которыя считаются нами характерными для живой протоплазмы. Теперь, когда непогрѣшимость оппозиціонной теоріи подверглась коренному сомнѣнію и снова были установлены факты, приближающіе оболочку къ живымъ существамъ, ей уже не стали приписывать жизненныхъ свойствъ, а остановились на принятіи протоплазматическихъ включеній въ оболочку, объясняя ими кажущіяся „жизненные“ свойства оболочки<sup>30)</sup>. Однако, до сихъ поръ еще ни разу не удалось доказать существованія этой чисто гипотетической протоплазмы<sup>31)</sup>. Такимъ образомъ, причины позднѣйшаго вѣдренія частицъ вещества въ толщу оболочки остаются для насъ загадкой. Быть можетъ, выясненіе этого вопроса связано съ развитіемъ коллоидной химіи<sup>32)</sup>.

Изъ длиннаго ряда вопросовъ, связанныхъ съ ростомъ оболочки, затронемъ теперь мимоходомъ одинъ, именно прекращеніе роста. Если мы ограничимся на этотъ разъ явленіями поверхностнаго роста, придется разграничить клѣтки, способныя, если только не будетъ препятствій извнѣ, разрастаться теоретически безконечно долго, отъ клѣтокъ, достигающихъ, по истеченіи опредѣленнаго промежутка времени, своего окончательнаго размѣра (сравни стр. 445). Съ чѣмъ связана эта остановка роста, различно рѣшается ислѣдователями. Такъ, напримѣръ, указываютъ на значительное утолщеніе оболочки, на химическое измѣненіе ея; пытаются иногда обусловить неспособность оболочки къ дальнѣйшему разрастанію чисто механическими причинами. Но на самомъ дѣлѣ можно заставить уже остановившуюся въ своемъ ростѣ оболочку вновь разрастаться далѣе, напримѣръ, при заложеніи боковыхъ развѣтвленій или при пораненіяхъ; нерѣдко, при этомъ, показываютъ явленія роста сравнительно очень толстостѣнные клѣточные индивиды<sup>33)</sup>, между тѣмъ какъ тонкостѣнные остаются неспособными къ разрастанію. Нужно думать, поэтому, что импульсы къ разрастанію или остановкѣ въ ростѣ исходятъ отъ протоплазмы клѣтки: мы имѣемъ дѣло съ регулировкой процессовъ роста самимъ живымъ организмомъ. Такіе процессы регулировки встрѣчаются намъ повсюду, если только мы станемъ ближе вематриваться въ явленія роста и формообразованія растительныхъ организмовъ. Играютъ ли при этомъ какую либо особую роль отдѣльные органы клѣтки, на-

<sup>29)</sup> Hofmeister, 1867. Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig.

<sup>30)</sup> Wiesner, 1886. Sitzungsber. Wien 93. Strasburger, 1889. Histol. Beitr. Heft. 2. Jena.

<sup>31)</sup> Correns, 1894. Jahrb. wiss. Bot. 26, 587.

<sup>32)</sup> Wislicenus, 1910. Zeitschr. für Chemie und Industrie der Kolloide 6, Heft. 1, 2.

<sup>33)</sup> Krabbe, 1887. Jahrb. wiss. Bot. 18, 346.



примѣръ, ядро, нельзя сказать сколько либо опредѣленно. Правда, въ цѣломъ рядѣ случаевъ оказывалось, что изолированные участки протоплазмы лишь тогда облекаются съ поверхности оболочкой, когда въ нихъ имѣется клѣточное ядро; если, напримѣръ, при плазмолизѣ клѣтки протоплазма ея перетягивается на два участка, оболочка можетъ образоваться лишь у того комка протоплазмы, въ которомъ заключено ядро. Съ другой стороны, была въ цѣломъ рядѣ случаевъ установлена и возможность образованія оболочки безъ всякаго воздѣйствія со стороны клѣточного ядра<sup>34</sup>). Габерландтъ вывелъ заключеніе объ особенной функціи клѣточного ядра въ процессѣ образованія оболочки изъ того обстоятельства, что ядро обыкновенно прилегаетъ къ нарастающему участку оболочки. Но наряду со случаями, гдѣ такое расположеніе и бываетъ на самомъ дѣлѣ, нерѣдки и такіе, когда ядро находится далеко отъ разрастающейся части оболочки<sup>35</sup>).

Бросая взглядъ назадъ, мы должны сказать, что ростъ клѣточной оболочки можетъ совершаться разнообразнымъ путемъ. Поэтому и приходится отвергнуть всѣ теоріи, допускающія какой либо одинъ видъ этого роста. Даже въ тѣхъ случаяхъ, когда ростъ, казалось бы, можно объяснить чисто механическими силами, нельзя обойтись, какъ оказывается, безъ сложнаго и неизбѣжнаго содѣйствія протоплазмы. Живое содержимое клѣтки даетъ толчокъ какъ къ заложенію, какъ и къ дальнѣйшему разрастанію клѣточной оболочки и обусловливаетъ, въ концѣ концовъ, и прекращеніе ея роста. Протоплазма же регулируетъ величину осмотического давленія, которое должно было бы падать при каждомъ увеличеніи клѣтки, если бы не осуществлялось новообразованія осмотически сильныхъ веществъ; протоплазма же, наконецъ, воздѣйствуетъ на измѣненіе эластическихъ свойствъ клѣточной оболочки.

Часто, хотя и не всегда, съ ростомъ клѣтокъ связано и дѣленіе ихъ. Есть много растений (*Siphoneae*, *Mucogineae*), достигающихъ значительной величины и сложной внѣшней дифференцировки, но сохраняющихъ строеніе одиночной клѣтки. Большинство же клѣтокъ, однако, достигнувъ опредѣленной величины, подпадаетъ процессу дѣленія. При этомъ первыя измѣненія намѣчаются въ клѣточномъ ядрѣ. Оно продѣлываетъ процессъ такъ называемаго «непрямого» дѣленія, распавшись весьма сложнымъ порядкомъ на два дочернихъ ядра. Процессъ дѣленія ядра описывается въ каждомъ учебникѣ ботаники и можетъ, поэтому, считаться общеизвѣстнымъ. Остановимся лишь на томъ, что наряду съ такъ называемыми хромосомами при дѣленіи ядра образуются и «нити веретена», связывающія къ концу дѣленія ядра новообразовавшіяся дочернія ядра и участвующія въ образованіи новой клѣточной стѣнки. Въ экваторіальной плоскости фигуры дѣленія на этихъ нитяхъ

<sup>34</sup>) Литература у Küster, 1908. Progr. rei bot. 2, 504. Acqua 1910. Annali bot. 8, 43.

<sup>35</sup>) Haberlandt, 1887. Funktion und Lage des Zellkerns. Jena. Küster, 1907. Flora 97, 1.



образуются небольшія утолщенія въ видѣ узелковъ, разрастающіяся въ бокъ, сливающимся съ сосѣдними и образующія протоплазматическую пленку, такъ называемую клѣточную пластинку, перерѣзывающую веретено какъ разъ посерединѣ его нитей. Затѣмъ клѣточная пластинка распадается на два слоя и между ними высачивается клѣточная оболочка <sup>36)</sup>.

Если, какъ часто и бываетъ, ядерное веретено настолько раздалось въ стороны, что оказывается выполняющимъ все поперечное сѣченіе клѣтки, тогда и образующаяся клѣточная оболочка, причленяясь подъ прямымъ угломъ къ старымъ стѣнкамъ, разрѣзываетъ дѣлящуюся клѣтку сразу на двѣ половины. Такое одновременное на всемъ протяженіи образованіе оболочки наблюдается, прежде всего, въ узкихъ клѣткахъ, но не является ихъ исключительнымъ отличіемъ. Въ болѣе широкихъ клѣткахъ ядерное веретено сначала расширяется, занимая всю полость клѣтки.

Наряду съ „одновременнымъ“ образованіемъ оболочки нерѣдко наблюдается также и послѣдовательное ея отложеніе; таково, на-

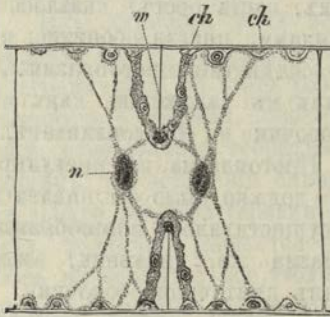


Рис. 61. Клѣтка спирогиры (*Spirogyra*) въ стадіи дѣленія. *n*—дочернее ядро, *m*—новообразующаяся перегородка, *ch*—хлоропластъ. Увел. 230. Изъ «Учебника для В. У. Заведеній».

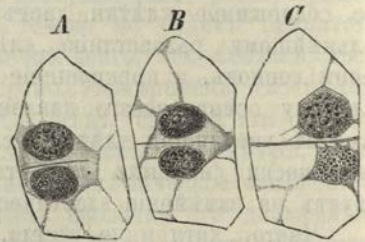


Рис. 62. Клѣтка *Eriactis palustris* на трехъ послѣдовательныхъ стадіяхъ дѣленія. Увел. 365. По Трейбу. Изъ «Учебника для В. У. Заведеній».

примѣръ, образованіе поперечной перегородки у спирогиры (*Spirogyra*), начинающей расти отъ боковыхъ стѣнокъ материнской клѣтки въ видѣ кольца, постепенно расширяющагося по направленію къ центру и замыкающаго, въ концѣ концовъ, центральное отверстіе (рис. 61); иногда также образованіе оболочки начинается гдѣ-нибудь у одной изъ стѣнокъ материнской клѣтки и медленно идетъ по направленію къ противоположной стѣнкѣ, перерѣзвая полость клѣтки (рис. 62). Въ послѣднемъ случаѣ нити ядернаго веретена перемѣщаются по мѣрѣ формированія оболочки, послѣдовательно заполняя всю полость клѣтки. Какъ только новая перегородка окончательно сформируется въ обѣихъ дочернихъ клѣткахъ, и послѣдніе остатки веретена исчезаютъ. Въ сравнительно рѣдкихъ случаяхъ, напр., у эдогонія (*Oedogonium*), по полости клѣтки

<sup>36)</sup> Strasburger, 1898. Jahrb. wiss. Bot. 31, 511.



перемѣщается уже вполне сформировавшаяся перегородка, прирастая уже позже своимъ краемъ къ старой оболочкѣ материнской кѣтки; общимъ же правиломъ является формированіе оболочки на томъ самомъ мѣстѣ, гдѣ она затѣмъ и остается.

Дѣленіе материнской кѣтки на дочерніе участки совершается со вполне опредѣленными закономѣрностями, отчасти установленными еще Гофмейстеромъ и Саксомъ. Соотношенія эти были затѣмъ изучены и переданы въ болѣе правильной формѣ Эррера и Бертольдомъ<sup>37)</sup>. Оба эти автора пришли къ заключенію, что въ громадномъ большинствѣ случаевъ новая перегородка причленяется къ старой совершенно такъ же, какъ располагаются пленки въ мыльной пѣнѣ.

Закономѣрность распредѣленія пластинокъ, состоящихъ изъ жидкости, изучена сравнительно хорошо; въ основѣ ихъ образованія всегда лежитъ законъ такъ называемыхъ наименьшихъ поверхностей. Если, напримѣръ, въ кубической проволоочной кѣткѣ расположить по діагонали мыльную пленку (рис. 63, 1), она тотчасъ же начнетъ передви-

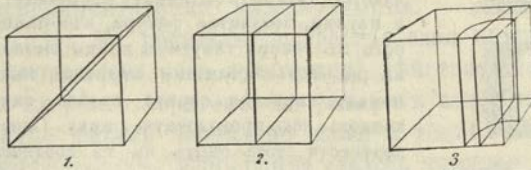


Рис. 63. Отчасти по Бертольду (Protoplasmamechanik).

гаться, стремясь занять площадь *minimae areae* (наименьшаго размѣра), пока слѣдовательно, не расположится въ срединѣ куба, дѣля его на два равныхъ параллелепипеда (2). Если такую пленку расположить въ кѣткѣ вблизи отъ одной изъ сторонъ куба и параллельно ей, пленка, перемѣщаясь, начинаетъ загибаться, вырѣзывая, въ концѣ концовъ, одно изъ реберъ куба (рис. 63,3). Совершенно также и въ растительныхъ кѣткахъ образуются то плоскія, то изогнутыя перегородки, на подробномъ разсмотрѣніи которыхъ мы здѣсь не станемъ останавливаться; въ большинствѣ случаевъ, какъ уже было сказано, онѣ представляютъ наименьшія въ условіяхъ дѣленія поверхности; извѣстны, однако, и исключенія, когда, напримѣръ, кѣтки дѣлятся продольно, между тѣмъ какъ законъ наименьшихъ поверхностей заставлялъ бы ждать поперечной перегородки. Такъ, напримѣръ, идетъ дѣленіе въ кѣткахъ камбіа и у многихъ флагеллатъ (*Flagellatae*). Въ этихъ случаяхъ образующіяся перегородки представляютъ собой, по крайней мѣрѣ, „относительныя“ наименьшія поверхности, т. е. онѣ меньше, чѣмъ всѣ сосѣднія и представляютъ, такимъ образомъ, случаи нестойкаго равновѣсія жидкихъ

<sup>37)</sup> Hofmeister 1867. Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig. Sachs 1878—79 Arb. bot. Inst. Würzburg, 2, 46 и 185. Errera 1886. Bot. Cbl. 34, 395. Berthold 1886. Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig.



пленокъ. Наконецъ, бываютъ случаи, когда и эта законность не является выдержанной, какъ, напр., у многихъ флагеллатъ (*Flagellatae*) и простковъ колеохеты (*Coleochete*): здѣсь перегородки залагаются косо по отношенію къ прежнимъ стѣнкамъ.

Расположеніе перегородокъ въ видѣ поверхностей „*minimae aegae*“ было бы вполне понятно, если бы молодая оболочка представляла собой жидкій агрегатный комплексъ. Это и принималъ, чисто теоретически, Эррера, хотя непосредственное наблюдение и указываетъ на совершенно ниня соотношенія. Вильдеманъ<sup>38)</sup> указалъ затѣмъ, что достаточно было бы нѣсколько мгновений такого жидкаго состоянія оболочки, затѣмъ прочно и стойко отвердѣвающей. Такая гипотеза вполне приложима къ процессу одновременнаго образованія перегородки, но не годится для объясненія послѣдовательнаго хода ихъ отложенія. Въ послѣднемъ случаѣ часть оболочки уже несомнѣнно оказывается въ твердомъ состояніи, между тѣмъ какъ другая еще и не залагалась. Что же опредѣляетъ въ такомъ случаѣ направленіе разрастающейся перегородки? Вильде-

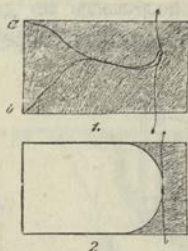


Рис. 64. Опять де - Вильдемана.

манъ показалъ, что и жидкія пленки могутъ расти послѣдовательнымъ порядкомъ. Если въ прямоугольникъ изъ желѣзной проволоки натянуть мыльную пленку, внутри которой раздѣщаются (рис. 64,1), выходя отъ а и b, двѣ шелковинки съ концами, продѣтыми сквозь подвѣшенную въ пленкѣ соломинку, и пробить пленку между а, b и нитями, получится фигура, изображенная на рис. 64,2 если же теперь тянуть за концы шелковинокъ (тамъ, гдѣ на рисункѣ оставлены стрѣлки), мыльная пленка мало-помалу, нарастая справа налѣво, заполнитъ, въ концѣ концовъ, всю проволочную рамку. Однако, далеко нелегко перенести этотъ опытъ на тѣ соотношенія, которыя характерны для дѣлящихся клѣтокъ. Дѣйствительно, что должно въ клѣткѣ отвѣчать шелковинкамъ и что проволочной рамкѣ? Вопросъ остается невыясненнымъ; а

безъ шелковинокъ и рамки послѣдовательное разрастаніе пленки было бы неосуществимо.

Надавно въ защиту теоріи Эррера выступилъ Гизенгагенъ<sup>39)</sup>. Онъ указываетъ, что молодая перегородка сама по себѣ никогда не бываетъ жидкой. Зато при дѣленіи протопластовъ образуется новая поверхность; въ старой оболочкѣ дѣлящейся клѣтки оказываются двѣ жидкости „одинаковыя по плотности, по явленіямъ смачиванія и внутреннему составу, но не смѣшивающіяся другъ съ другомъ“. Модель этого можно построить при помощи каучуковыхъ шаровъ, смыкающихся другъ съ другомъ при раздуваніи какъ разъ по плоскостямъ наименьшей поверхности. Четыре такихъ каучуковыхъ шара въ точности повторяютъ, по Гизенгагену, картину одновременнаго дѣленія клѣтки на четыре части. Несомнѣнно, что такая модель чрезвычайно демонстративна, но, къ сожалѣнію, совершенно не доказательна. Весьма сомнительна возможность существованія такихъ двухъ жидкостей, какъ представляетъ себѣ Гизенгагенъ; по нашему мнѣнію обѣ должны были бы непременно слиться другъ съ другомъ, если бы между ними не было какого-либо третьяго тѣла. На другихъ гипотезахъ Гизенгагена, приписывающаго ядру опредѣленную полярность, играющую роль въ дѣленіи клѣтки, мы уже не станемъ останавливаться, такъ какъ онѣ остаются совершенно неподтвержденными чѣмъ-либо фактически.

Итакъ, какъ бы ни было заманчиво, на первый взглядъ, сведеніе законностей дѣленія клѣтокъ на равновѣсія жидкихъ пленокъ, оно оказывается для насъ непріемле-

<sup>38)</sup> De Wildeman 1893. *Mém. couron. par l'acad. de Belg.* in 4<sup>o</sup>, 33.

<sup>39)</sup> Giesenhagen 1905. *Stud. über Zellteilung im Pflanzenreich.* Stuttgart; 1909. *Flora* 99. 355. Habermehl 1909. *Diss. Techn. Hochsch. München.* Küster 1908. *Progressus rei bot.* 2, 455.



мымъ; мы должны удовлетвориться тѣмъ, что отмѣтимъ значительное сходство между этими категоріями явленій, признавъ, что внутренняя причинность этого сходства остается для насъ совершенно темной.

Изъ данныхъ, которыя мы привели относительно процесса дѣленія на двое растительной кѣтки, можно было бы вывести заключеніе, что ядро кѣтки и, въ частности, его митотическое дѣленіе должны играть существенную роль въ дѣленіи кѣтки. Чтобы чрезчуръ не переоцѣнивать его роль, необходимо имѣть въ виду, что вполне нормальное дѣленіе кѣтки можетъ осуществиться и безъ всякаго митоза, даже безъ участія ядра. Такъ идетъ, напримѣръ, дѣло въ многоядерныхъ кѣткахъ кладофоры (*Cladophora*); у нихъ дѣленіе кѣтокъ идетъ совершенно такъ же, какъ у *Spirogyra*, но перегородка образуется внѣ какого-либо соотвѣтствія съ ядернымъ веретеномъ. Кѣтки синезеленыхъ водорослей и бактерій дѣлятся также вполне нормальнымъ образомъ на двое, хотя въ нихъ, по всей вѣроятности, и нѣтъ вовсе ядеръ. Точно также и въ кѣткахъ, у которыхъ при нормальномъ дѣленіи перегородка образуется на серединѣ ядернаго веретена, можно получить характерныя отклоненія при помощи экспериментальнаго вмѣшательства.

Висселингъ <sup>40)</sup> показалъ, подвергая свои объекты центробѣжной силѣ, что новая оболочка залагается, дѣйствительно, въ связи съ расположеніемъ ядернаго веретена, но уже разъ заложившаяся оболочка разрастается далѣе вполне нормально даже и тогда, когда ядро выброшено центрофугированіемъ. Еще ранѣе удалось тому же Висселингу и Герасимову <sup>41)</sup> искусственнымъ путемъ настолько сильно измѣнять ходъ процесса дѣленія у спирогиры, что у одной изъ дочернихъ кѣтокъ оказывалось два ядра, у другой же—ни одного; очевидно, что при этомъ дѣленіи оболочка не могла быть заложена на нитяхъ ядернаго веретена и, тѣмъ не менѣе, она была совершенно нормальна.

Въ нѣкоторыхъ опытахъ Герасимову <sup>42)</sup> удалось совершенно устранить дѣленіе ядра, между тѣмъ какъ дѣленіе кѣтки шло своимъ чередомъ; такимъ образомъ, въ одной изъ дочернихъ кѣтокъ оказалось одно ядро, а другая оставалась безъядерной. Любопытно, что заключающая ядро кѣтка и получившаяся отъ нея путемъ дѣленія долго выдавались среди остальныхъ своими значительными размѣрами; онѣ разрастались и значительно больше въ длину, чѣмъ другія, прежде чѣмъ начинали дѣлиться.

Такимъ образомъ, ядро до извѣстной степени опредѣляетъ специфическіе для момента дѣленія размѣры, зависящіе вообще отъ рода внутреннихъ и внѣшнихъ факторовъ. Не останавливаясь на этомъ вопросѣ, укажемъ только, что моментъ дѣленія въ значительной степени опредѣляется функциональностью кѣтки. Это видно

<sup>40)</sup> Wisselingh 1908. Beih. Bot. Cbl. 24, (1), 133.

<sup>41)</sup> Gerassimoff 1899. Bulletin soc. des Natural. de Moscou, стр. 220. Wisselingh 1904. Botanisch Jaarboek 13.

<sup>42)</sup> Gerassimoff 1901. Bull. soc. des Natural. de Moscou, стр. 185.



уже по различнымъ размѣрамъ входящихъ въ составъ сложно дифференцированнаго растенія клѣтокъ; то же явленіе можно отмѣтить, впрочемъ, и на клѣткахъ простѣйшихъ организмовъ. Примѣромъ могутъ служить, напримѣръ, характерныя различія въ величинѣ обыкновенныхъ вегетативныхъ и половыхъ (мужскихъ) клѣтокъ эдогонія (*Oedogonium*).

Посмотри на такую измѣнчивость, предѣльная величина клѣтокъ является, вообще говоря, характернымъ видовымъ признакомъ: среди явнобранныхъ, напримѣръ, не встрѣчается такихъ крошечныхъ клѣтокъ какъ у бактерій, и лишь изрѣдка попадаются такіе громадные клѣточные индивиды, какъ у каулерцы (*Caulerpa*), да и то, какъ приспособленіе къ совершенно исключительному отравленію (млечники).

Достигнувъ предѣльной величины и испытывая дѣленіе надвое, клѣтка возвращается къ своимъ нормальнымъ, исходнымъ размѣрамъ; обычнымъ путемъ къ этому возвращенію является именно дѣленіе на двѣ отдѣльности. Иногда наступаетъ дѣленіе и на большее число дочернихъ клѣтокъ: изъ одной материнской образуется сразу четыре или больше дочернихъ. Мы не станемъ приводить примѣра такого дѣленія и не будемъ указывать правильностей въ распредѣленіи перегородокъ; всѣ эти подробности завели бы насъ черезчуръ далеко.

Интересующіеся найдутъ подробный разборъ этого дѣленія въ каждой морфологіи растительной клѣтки.

Дѣленію, какъ мы видимъ, обычно предшествуетъ разрастаніе клѣтки; впрочемъ, не слѣдуетъ думать, чтобы такое увеличеніе въ размѣрахъ являлось необходимымъ условіемъ для процесса дѣленія.

Нѣкоторыя эмбриональныя клѣтки распадаются, почти не разрастаясь, на массу мелкихъ клѣточныхъ отдѣльностей; такъ дѣлятся, напримѣръ, яйцеклѣтки фукуса (*Fucus*), споры многихъ печеночниковъ (*Hepaticeae*) и грибовъ, а также сегментныя клѣтки водоросли *Styroscaulon*, къ которымъ намъ придется еще вернуться въ ближайшей главѣ.

## Г Л А В А XXI.

### Точка роста <sup>1)</sup>.

Образующіяся при дѣленіи дочернія клѣтки или тотчасъ же разъединяются другъ отъ друга, или же остаются связанными между собой. Если онѣ разъединяются, мы имѣемъ дѣло съ настоящимъ одноклѣточнымъ растеніемъ; въ противномъ случаѣ образуются клѣточные агрегаты, представляющіе собой клѣточные нити, пластинки или цѣлыя клѣточные тѣла, смотря потому, по сколькимъ—одному, двумъ или тремъ

<sup>1)</sup> Сравни учебники. Далѣе: Goebel 1898—1901. Organographie, Jena. Goebel 1884. Vergl. Entwicklungsgesch. d. Pflanzenorgane (Schenk's Handbuch d. Bot., 3). Breslau. Sachs 1882. Vorl. ueber Pflanzenphysiologie. Leipzig. стр. 939.



направленіямъ въ пространствѣ идетъ разрастаніе клѣтокъ организма. Такъ какъ всѣ клѣтки такого агрегата одинаковы и каждая изъ нихъ физиологически совершенно самостоятельна, различіе между такими многоклѣтными организмами (колоніями) и строго одноклѣтными сравнительно невелико и между ними намѣчается рядъ постепенныхъ переходовъ; иногда даже одинъ и тотъ же организмъ, въ зависимости отъ вѣшнихъ условій, можетъ являться въ видѣ одноклѣточного или организма—колоніи.

Однако не всегда обѣ дочернія, получающіяся при дѣленіи клѣтки морфологически и физиологически равноцѣнны; чѣмъ выше поднимаемся мы по лѣстницѣ организованныхъ существъ, тѣмъ чаще и рѣзче становятся различія между отдѣльными клѣтками, въ полномъ соотвѣтствіи съ разнообразіемъ въ ихъ физиологическихъ функціяхъ. У выше организованныхъ растений функціи клѣтокъ уже различны: наступаетъ такъ называемое „раздѣленіе труда“, приводящее къ тому, что отдѣльныя клѣтки теряютъ свою физиологическую самостоятельность, становятся зависимыми другъ отъ друга и, въ концѣ концовъ, оказываются уже совершенно неспособными къ жизни въ уединенномъ отъ другихъ клѣтокъ видѣ и могутъ функционировать лишь въ качествѣ частей одного общаго „дифференцированного“ связнаго цѣлага.

Дифференцировка клѣтокъ прежде всего намѣчается въ раздѣленіи клѣтокъ на способныя къ дальнѣйшему росту образовательныя клѣтки и уже достигшія предѣльнаго роста постоянныя клѣтки; а такъ какъ образовательныя клѣтки располагаются не въ беспорядкѣ между постоянными клѣтками, а занимаютъ, въ простѣйшемъ случаѣ, одинъ изъ концовъ растительнаго тѣла, то съ этой первичной дифференцировкой оказывается обыкновенно связаннымъ и образованіе двухъ полюсовъ у растенія, основанія и верхушки; впрочемъ, есть не мало и одноклѣтныхъ организмовъ съ ясно выраженной полярностью. Выберемъ въ качествѣ простѣйшаго примѣра клѣточную нить; ее можно представить построенной (рис. 65) изъ ряда цилиндрическихъ клѣтокъ *a*, *b*, *c*, уже достигшихъ полного развитія; на концѣ нити располагается единственная способная къ дальнѣйшему разрастанію клѣтка (верхушечная клѣтка *s*), характерно отличающаяся отъ остальныхъ уже своею своеобразною формой. Достигнувъ опредѣленной длины, клѣтка эта дѣлится на двое, отчленивая дочернюю клѣтку *d*, прилегающую къ взрослой клѣткѣ *c* и становящуюся затѣмъ постоянной, между тѣмъ какъ другая дочерняя клѣтка *s'* остается верхушечной клѣткой, продолжая все вновь и вновь процессъ дѣленія. Верхушечныя клѣтки носятъ также названіе эмбриональныхъ, тѣ же клѣтки, которымъ онѣ даютъ начало—соматическихъ; поэтому высшія растенія, характерныя такою дифференцировкой, называются иногда соматофитами, низшія же, не обладающія вполне выросшею частью тѣла—асоматофи-

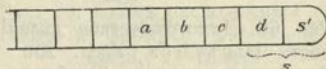


Рис. 65. Схема клѣточной нити съ верхушечной клѣткой *s* на концѣ.



тами<sup>2)</sup>). Переходъ отъ „эмбриональных“ кѣлокъ къ возросшимъ или „соматическимъ“ совершается въ естественныхъ условіяхъ совершенно постепенно, почему и различіе между ними не особенно значительное. Удобнѣе, можетъ быть, говорить не о кѣткахъ, а о живомъ веществѣ вообще, съ одной стороны „эмбриональномъ“, а, съ другой,—„соматическомъ“; дѣло въ томъ, что такое эмбриональное вещество далеко не всегда оказывается сведеннымъ, какъ въ нашемъ примѣрѣ, на полость одной только кѣтки, но можетъ быть распределено и на много кѣточныхъ отдѣльностей, или же занимать какой либо опредѣленный участокъ въ плазмѣ одной кѣтки.—Тѣ мѣста, гдѣ распределяется эмбриональное вещество, носятъ старое названіе „точекъ роста“. Не нужно думать, что эти точки роста лежатъ всегда на свободной верхушкѣ растительнаго тѣла; онѣ могутъ располагаться и

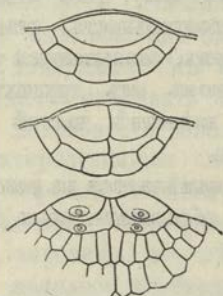


Рис. 66. Дихотомическое дѣленіе точки роста *Dictyota*. Увел. 250. По Де-Вильдеману изъ „Учебника для В. У. Заведеній“.



Рис. 67. *Arthrocladia villosa*. Укороченный побѣгъ съ основною точкою роста *v*. 1, 2, 3, 4, 5 . . . боковыя вѣтви, образующіяся въ базипетальномъ направленіи. По Фалькенбергу.

на основаніи его, или быть вдвинутыми между двумя вполне выросшими соматическими участками; въ связи съ этимъ отличаютъ точки роста верхушечныя, основныя и интеркалярныя (промежуточныя).

Въ простѣйшемъ случаѣ вся дѣятельность точки роста сводится къ удлинению растительнаго тѣла. Если же растеніе оказывается развѣтвленнымъ, на долю точки роста выпадаетъ еще и задача давать начало этимъ развѣтвленіямъ.

Образованіе отвѣтвленій въ точкѣ роста можетъ совершаться двоякимъ путемъ. У ряда растеній одновременно образуются двѣ равноцѣнныя вѣтви; ростъ въ прежнемъ направленіи прекращается совершенно и вмѣсто прежняго удлиненія по прямому направленію наступаетъ раздвоеніе, дихотомическое вѣтвленіе. Приведемъ въ качествѣ примѣра водоросль диктиоту (*Dictyota*), у которой дихотомическое вѣтвленіе вызывается продольнымъ дѣленіемъ верхушечной кѣтки (рис. 66). Такъ же идетъ дихотомія и у многихъ печеночниковъ

<sup>2)</sup> Pfeffer. Physiologie II, § 2.



(Hepaticae); у болѣе высокнх растений она, наоборотъ, рѣдка (стебли и корни плауна и селлагинелли (*Lycopodium*, *Selaginella*)). У высшихъ растений безусловно преобладаетъ нерѣдко встрѣчающійся и у низшихъ другой типъ такъ называемаго боковаго вѣтвленія, обусловливаемый тѣмъ, что помимо непосредственнаго удлинненія растительнаго тѣла точка роста образуетъ еще и развѣтвленія въ видѣ боковыхъ выпуклинъ; вмѣстѣ съ тѣмъ намѣчается и основное различіе между осью и боковыми органами. Обычно заложеніе такихъ боковыхъ органовъ не ограничивается исключительно однократнымъ появленіемъ на точкѣ роста, а повторяется много разъ, иногда въ правильныхъ періодическихъ интервалахъ; они развиваются тогда во вполне опредѣленной прогрессивной послѣдовательности: наиболѣе молодые органы оказываются ближе всего къ точкѣ роста, а чѣмъ дальше удаляемся мы отъ нея, тѣмъ старше становятся и боковыя вѣтви. Смотри по тому, гдѣ лежитъ

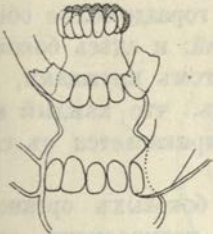


Рис. 68. *Dasycladus clavaeformis*. Точка роста съ тремя мутовками вѣтвей. Увел. 40. По Крамеру.



Рис. 69. Точка роста *Mn puris vulgaris*. По Саксу.



Рис. 70. Схема расположенія органовъ по формулѣ  $\frac{2}{3}$ . 1—въ проекціи, 2—сбоку.

точка роста—на приросшемъ къ почвѣ основаніи или на свободной верхушкѣ оси, развитіе боковыхъ членовъ получаетъ названіе акропетальнаго или базипетальнаго; примѣръ послѣдняго представленъ на рис. 67, а обыкновеннаго акропетальнаго на рис. 68 и 69.

При расположеніи боковыхъ органовъ на точкѣ роста наблюдаются опредѣленныя соотношенія симметріи, т. е. чисто геометрическія правильности, на которыхъ намъ придется нѣсколько остановиться.

Различаютъ точки роста съ лучистымъ, билатеральнымъ и дорзивентральнымъ строеніемъ; при лучистой симметріи точку роста можно разбить на двѣ зеркально-одинаковыхъ половинки тремя или болѣе продольными разрѣзами, при билатеральной такихъ разрѣзовъ будетъ только два, а при дорзивентральной—плоскость симметріи оказывается уже одиночной.

Съ лучисто построенной точкой роста мы можемъ познакомиться напр. у сифонниковой водоросли *Dasycladus* (рис. 68). Эта морская водоросль состоитъ изъ длинно вытянутой, утончающейся къ верхушкѣ кѣтки, приросшей къ субстрату своимъ основаніемъ. Боковыя органы



сидятъ правильными кружками на боченкообразныхъ вздутіяхъ центральной оси. Непосредственно подъ точкою роста образуется такая 14—членная мутовка; на нѣкоторомъ разстояніи отъ нея сидятъ и остальные, болѣе старыя, равночисленные по составу мутовки, у двухъ изъ которыхъ на рисункѣ изображены лишь мѣста прикрѣпленія боковыхъ органовъ. Члены двухъ слѣдующихъ другъ за другомъ мутовокъ располагаются попеременно, т. е. у выше лежащей помѣщаются противъ промежутковъ между выростами нижней мутовки. Такое попеременное расположеніе органовъ является общимъ явленіемъ при мутовчатомъ ихъ распредѣленіи, будутъ ли это простые выросты основной кѣтки, какъ у *Dasycladus*, или же гораздо болѣе сложныя образованія, вродѣ листьевъ высшихъ растений; нерѣдко наблюдаются, однако, и нарушенія въ правильности чередованія боковыхъ органовъ (также и у *Dasycladus*), наступающія тогда, когда измѣняется число членовъ мутовки, связанное, напримѣръ, съ разрастаніемъ растительнаго организма.—Мутовки у *Dasycladus* любопытны еще въ томъ отношеніи, что онѣ залагаются на сравнительно далекомъ другъ отъ друга разстояніи; гораздо болѣе обыкновеннымъ является изображенный на рис. 69 случай: и здѣсь боковые органы располагаются чередующимися другъ съ другомъ кружками, но все они настолько тѣсно сближены другъ съ другомъ, что каждый изъ заложенныхъ боковыхъ органовъ непосредственно соприкасается съ своими сосѣдями.

Съ совершенно инымъ типомъ расположенія боковыхъ органовъ встрѣтимся мы, перейдя отъ „мутовчатого“ къ такъ называемому „спиральному“. Характерной чертой его является появленіе на опредѣленномъ горизонтѣ центральной оси лишь одного бокового развѣтвленія, а не двухъ или многихъ, какъ въ предыдущемъ случаѣ. Познакомимся ближе съ однимъ изъ простѣйшихъ примѣровъ, изобразивъ его, при этомъ, въ видѣ схемы. На рис. 70,1 изображены взаимныя расположенія оснований листьевъ по отношенію другъ къ другу и къ лежащей въ центрѣ всей проекціи оси; нижній листъ обозначенъ цифрою 1, расположенный выше всѣхъ остальныхъ—цифрою 6. Не трудно замѣтить, что листья располагаются на оси пятью продольными рядами („ортостихами“) и что, для того чтобы перейти отъ одного изъ листьевъ къ слѣдующему вверху или книзу, нужно всегда обойти  $\frac{2}{5}$  всей окружности оси. Какъ отчетливо видно на рис. 70, 2, все слѣдующіе другъ за другомъ листья можно соединить спиральною линіей (такъ называемой „главною спиралью“); при этомъ окажется, что шестой листъ сидитъ непосредственно надъ первымъ, седьмой надъ вторымъ и т. д. Такое, очень нерѣдко встрѣчающееся, расположеніе боковыхъ органовъ обозначается обыкновенно формулой  $\frac{2}{5}$ ; не трудно представить себѣ расположенія, выраженные формулами  $\frac{1}{3}$ ,  $\frac{3}{8}$ ,  $\frac{5}{13}$  и т. п. При простѣйшихъ случаяхъ расположенія, вродѣ  $\frac{1}{3}$  или  $\frac{2}{5}$ , послѣдовательность нумераціи органовъ совпадаетъ и съ послѣдовательностью ихъ появленія. Но даже и въ такихъ необычайно сложныхъ расположеніяхъ органовъ, какъ напримѣръ расположеніяхъ цвѣтовъ въ соцвѣтіяхъ подсолнечника,



удается, слѣдую опредѣленнымъ геометрическимъ правиламъ, перенумеровать боковые органы и вывести изъ этой нумераціи расположеніе главной спирали. Но эта спираль здѣсь уже не имѣетъ никакого объ-ективнаго значенія; не нужно думать, что развитіе боковыхъ органовъ совершалось въ той же именно послѣдовательности, которая устанавливается нумераціей. Нерѣдко случается, что развитіе боковыхъ органовъ совершается оживленіемъ на одной изъ сторонъ точки роста, чѣмъ на другой, и мѣсто, гдѣ появляется новый органъ, опредѣляется далеко не расположеніемъ предшествующаго ему по порядку нумераціи, а распре-дѣленіемъ совершенно иныхъ, далеко отъ него расположенныхъ, орга-новъ. Положеніе органовъ зависитъ, такимъ образомъ, отъ распре-дѣленія непосредственно граничащихъ съ ними сосѣдей, и вся эта группи-ровка выливается въ такъ называемые косые ряды или „парастихи“; у подсолнечника ихъ насчитываютъ въ одномъ направленіи до 55, а въ другомъ до 89. Правильность распре-дѣленія парастихъ можетъ быть

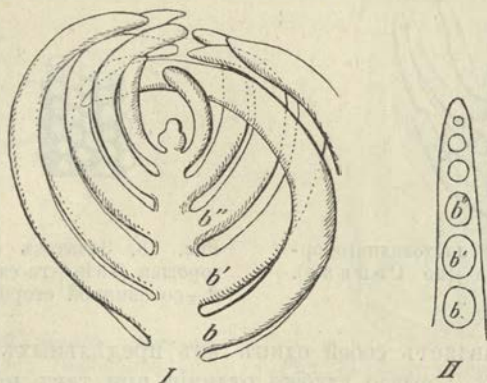


Рис. 71. I—точка роста *Caulerpa Holmesiana* (по Рейнке). II—схематическое изобра-женіе того же растенія при поворотѣ на 90°.

значительно нарушена при измѣненіи пространственныхъ соотношеній въ точкѣ роста, напримѣръ, когда измѣняется отношеніе диаметровъ бо-ковыхъ органовъ и оси и т. п. <sup>3)</sup>

Мы не станемъ долѣе останавливаться на расположеніи боковыхъ органовъ, отсылая къ специально посвященной этому вопросу литерату-рѣ <sup>4)</sup>; отмѣтимъ лишь, что во всѣхъ приведенныхъ до сихъ поръ примѣрахъ боковые органы располагаются вполне равнобѣрно со всѣхъ сторонъ центральной оси, такъ что всѣ они представляютъ собой точки роста съ лучистою симметрией. Примѣромъ билатеральной точки

<sup>3)</sup> Hofmeister 1868. Allgem. Morphologie der Gewächse. Leipzig. Schwendener 1878. Mech. Theorie d. Blattstellungen. Leipzig.

<sup>4)</sup> Braun A. 1. 1831. Nova acta acad. Leop. 15, 1, 199. Bravais 1837. Ann. sc. nat. (2) 7, 42; 1839. Ibid. 12, 5. Hofmeister 1868, см. сноски 3. Schwendener 1878, см. сноски 3. Goebel 1898. Organographie 1, 61. Jena.



роста может служить рис. 71, изображающей одноклѣтную водоросль, *Caulerpa Holmesiana*. Заложение боковыхъ органовъ совершается здѣсь на двухъ удаленныхъ другъ отъ друга на  $180^\circ$  сторонахъ побѣга, между тѣмъ обѣ направленные вверхъ и внизъ на рисунокѣ стороны лишены выростовъ. Если повернуть объектъ на  $90^\circ$ , получится, если намѣчать лишь мѣста прикрѣпленія боковыхъ органовъ, картина, изображенная на рис. 71, П. Если же мы станемъ поворачивать вокругъ продольной оси на  $90^\circ$  и, какъ угодно, иначе органъ съ лучистой симметріей, картина остается неизмѣнной. На рис. 71 боковые выросты располагаются попарно на одинаковой высотѣ; такое распределение органовъ носить название „перистаго“; оно соответствуетъ мутовчатому расположению при лучистой симметріи. Если же боковые органы сидятъ двумя рядами, чередуясь другъ съ другомъ (рис. 72), получается спиральное расположение, которое можетъ быть обозначено формулой  $1/2$ . Возможность этого указываетъ на то, что двусторонняя (билатеральная)

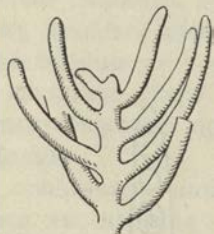


Рис. 72. Точка роста листовиднаго органа *Caulerpa obscura* (по Рейнке).

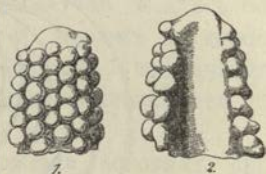


Рис. 73. Зачатокъ соцветія мышинаго горошка (*Vicia cracca*). 1—съ брюшной, 2—со спинной стороны. По Гебелю.

симметрія представляетъ собой одинъ изъ предѣльныхъ случаевъ симметріи лучистой <sup>5)</sup>. Гораздо глубже отличія при такъ называемой дорзивентральной симметріи.

Примѣромъ ея выберемъ соцветіе мышинаго горошка (*Vicia cracca*), въ которомъ всѣ безъ исключенія цвѣты залагаются на одной изъ сторонъ оси (рис. 73, 1), между тѣмъ какъ другая остается совершенно свободной отъ какихъ либо развѣтвленій (рис. 73, 2). Мы должны здѣсь отличать, такимъ образомъ, не только двѣ боковыхъ стороны, но и стороны брюшную и спинную. Чрезвычайно интересно расположение отдѣльныхъ органовъ; они располагаются въ видѣ парастихъ, какъ и при лучистой симметріи, и можно было бы попытаться произвести и здѣсь такую же нумерацію, если бы не крупный пробѣлъ въ видѣ односторонняго на оси развитія. Очевидно, что такая односторонность не мѣшаетъ спиральному расположению органовъ. Этимъ, между прочимъ, еще разъ подтверждается уже ранѣе сдѣланный выводъ, что „главная спираль“ не имѣетъ никакого объективнаго значенія въ расположении органовъ растенія.

<sup>5)</sup> Goebel 1880. Arb. bot. Inst. Würzburg 2, 353.



Намъ остается еще сказать нѣсколько словъ о формѣ точки роста. Во всѣхъ приведенныхъ выше примѣрахъ она представляла собой вытянутый параболаидъ, или, какъ говорятъ обычно, но менѣе точно, „конусъ“. Перѣдки, однако, и плоско-конусообразныя и даже пластинчатая точки роста. Такія формы особенно часто встрѣчаются въ цвѣточныхъ органахъ высшихъ растений, представляя переходъ къ вогнутымъ точкамъ роста, у которыхъ болѣе взрослыя части обрастаютъ выдающимся чашевиднымъ краемъ собственно „верхушку“ побѣга, и на внутренней сторонѣ этой чаши залагаются новые органы, развивающіеся центростремительно (рис. 74). Замѣтимъ при этомъ, что подобная форма точки роста получается не только тогда, когда развивающееся у зачатка образование ста-

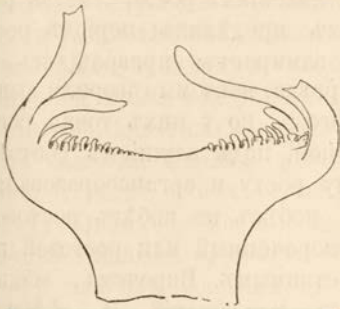


Рис. 74. Продольный разрѣзъ зачатка соцветія подсолнечника (*Helianthus annuus*). Нѣсколько вогнутая точка роста въ срединѣ своей еще свободна отъ зачатковъ цвѣтвъ. Слабо увеличено.

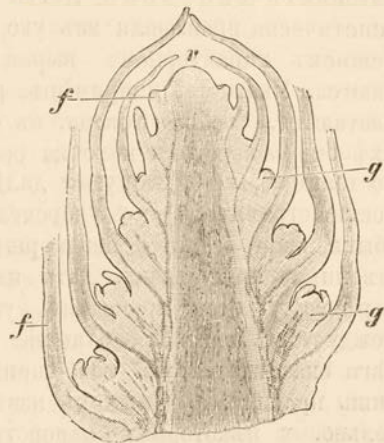


Рис. 75. Конусъ наростаія стебля цвѣтковаго растенія. *v* — точка роста, *f* — зачатки листьевъ, *g* — пазушныя почки. Увел. 10. Изъ „Учебника для В. У. Заведеній“.

новится въ концѣ концовъ явственно чашевиднымъ (каковы, напр., многіе цвѣты), но и въ тѣхъ случаяхъ, когда первоначальное углубленіе снова выравнивается подъ воздѣйствіемъ вторичныхъ явленій роста. Углубленное положеніе точки роста играетъ, по всей вѣроятности, защитную роль, предохраняя наиболѣе нѣжную часть побѣга отъ механическихъ поврежденій извнѣ. Такая защита достигается и иными способами: однимъ изъ наиболѣе распространенныхъ является образованіе почекъ; при немъ боковыя развѣтвленія оси разрастаются скорѣе, чѣмъ верхушка побѣга, загибаясь, при этомъ, такъ, что точка роста оказывается закрытой ими. Рисунокъ 75 можетъ дать представленіе о строеніи такой почки на продольномъ разрѣзѣ.

Мы знаемъ теперь, что задачей точки роста является совмѣстное съ удлиненіемъ оси образованіе боковыхъ органовъ. Боковые органы, въ свою очередь, повторяютъ ходъ развитія центральной оси. У нихъ имѣется своя точка роста, образовавшаяся выпячиваніемъ на главной



точкѣ роста и служащая для удлиненія оси второго порядка и образования на ней новыхъ боковыхъ органовъ.—Развѣтвленія перваго порядка оказываются, однако, далеко не всѣ равноцѣнными: уже у многихъ водорослей можно отмѣтить среди нихъ два основныхъ типа: одни изъ нихъ разрастаются, во всемъ основномъ, какъ главная ось—это удлиненные или ростовые побѣги, а другіе вскорѣ останавливаются въ ростѣ, такъ какъ ихъ точка роста замираетъ—это укороченные побѣги. Въ различіи между ними, впрочемъ, нѣтъ ничего основного, принципиальнаго, и нерѣдки переходныя между ними формы.

Особенно любопытны соотношенія у высшихъ растений, главнымъ образомъ у цвѣтковыхъ. Побѣгъ ихъ несетъ на своей осевой части, или стеблѣ прежде всего рядъ своеобразныхъ боковыхъ органовъ, такъ называемыхъ листьевъ. Легко представить себѣ, что эти органы филогенетически произошли изъ укороченныхъ побѣговъ, но въ своемъ теперешнемъ характерномъ выраженіи они обычно рѣзко отъ нихъ отличаются. Укажемъ, напримѣръ, различіе въ явленіяхъ роста. Листья разрастаются, вообще говоря, въ очень узкихъ предѣлахъ; періодъ роста ихъ очень коротокъ и точка роста быстро замираетъ, превращаясь въ постоянную, не дѣлящуюся далѣе ткань. Правда, какъ мы говорили выше, ростъ ограниченъ и у укороченныхъ побѣговъ, но у нихъ точка роста обыкновенно остается незамершей и способной, подъ вліяніемъ соответственныхъ импульсовъ, дать начало новому росту и органообразованію; нерѣдко удается превратить укороченный побѣгъ въ побѣгъ ростовой, между тѣмъ какъ превращеніе листа въ укороченный или ростовой побѣги оказывается уже совершенно неосуществимымъ. Впрочемъ, все это лишь правила, а они, какъ извѣстно, не безъ исключеній. И, дѣйствительно, у нѣкоторыхъ папоротниковъ и другихъ растений мы знаемъ листья, нарастающіе долгое время, иногда годами, при помощи верхушечной точки роста. Съ другой стороны нерѣдки и такіе укороченные побѣги, у которыхъ ростъ совершенно останавливается, благодаря полному замиранію точки роста. Характернымъ примѣромъ могутъ служить многіе заканчивающіеся острой колючкой побѣги, а также и цвѣты, у которыхъ точка роста обыкновенно уходитъ цѣликомъ на образование завязи. Такимъ образомъ, нельзя охарактеризовать различіе между листовымъ и укороченнымъ побѣгомъ по одному приведенному признаку; необходимо привлечь и другія свойства, изъ которыхъ мы остановимся только на одномъ, именно, на расположеніи на оси.

Есть немало растений, образующихъ лишь одну ось, несущую на себѣ боковые органы; таковы, напримѣръ, изоэты (*Isaetes*), многіе папоротники и пальмы; назовемъ затѣмъ и хвойныя, у которыхъ многія образуютъ лишь сравнительно немного боковыхъ побѣговъ. Однако; большинство высшихъ растений образуетъ на ряду съ боковыми побѣгами и листовые органы; при этомъ между ними наблюдаются вполне опредѣленные, обычно, пространственныя соотношенія. Боковые побѣги залагаются обыкновенно въ верхнемъ углу между листовымъ и стеблемъ, въ такъ называемой пазухѣ листа (рис. 75 g) и носятъ, поэтому, названіе



пазушныхъ. Развитие побѣга идетъ то за счетъ основанія листа, то за счетъ прилежащей къ нему части стебля; оно или непосредственно слѣдуетъ за заложениемъ листа, или же значительно запаздываетъ.

Указанныхъ соотношеній между листомъ и пазушнымъ побѣгомъ достаточно, чтобы отличать другъ отъ друга эти органы; но всѣ они имѣютъ силу лишь для побѣговъ съ лучистой (и билатеральной) симметрией. Если же побѣгъ построенъ дорзивентрально, листья появляются обыкновенно на его спинной сторонѣ, боковые побѣги—на боковыхъ его сторонахъ, а корни—на брюшной сторонѣ (на нѣкоторомъ, во всякомъ случаѣ, отдаленіи отъ точки роста).

Боковые органы, въ свою очередь, могутъ быть развѣтвленными. При этомъ вновь и вновь повторяются тѣ соотношенія, о которыхъ мы уже упоминали для боковыхъ органовъ перваго порядка. Другое дѣло—листья. Листовая пластинка, та часть, на которой мы теперь сосредоточили свое вниманіе, очень часто является плоскимъ, съ явственными брюшной и спинной сторонами органомъ, иначе говоря, дорзивентрального строенія. Пластинка листа бываетъ и цѣльной, но можетъ быть и развѣтвленной. Такое вѣтвленіе осуществляется нерѣдко (у пальмъ, нѣкоторыхъ ароидныхъ) благодаря тому, что сначала совершенно цѣльная пластинка позднѣйшими разрывами расщепляется на отдѣльныя части; обыкновенно же боковыя части листа залагаются уже раньше, какъ таковыя. Изрѣдка попадаетъ и дихотомическое вѣтвленіе (папортники, а также и нѣкоторыя двудольныя, вродѣ *Utricularia*, *Ceratophyllum*, многія *Drosera*), обычно же вѣтвленіе листа является боковымъ и въ простѣйшихъ случаяхъ, которые мы здѣсь только и имѣемъ въ виду, идетъ или отъ основанія листа къ его верхушкѣ (зонтичныя и бобовыя), или въ обратномъ направленіи—отъ верхушки къ основанію (*Rosa*, *Potentilla*), или же, наконецъ, заложеніе боковыхъ органовъ начинается съ середины листа, распространяясь затѣмъ сразу въ обѣ стороны (*Achillea Millefolium*). Каждое образовавшееся такимъ образомъ развѣтвленіе листа можетъ дальше вѣтвиться и само совершенно такимъ же порядкомъ. Новыя развѣтвленія образуются на боковыхъ поверхностяхъ материнскаго органа и всѣ „листочка“ оказываются, поэтому, лежащими болѣе или менѣе въ одной плоскости. Отклоненія отъ правильно пластинчатой формы у листьевъ вызываются тѣмъ обстоятельствомъ, что они развиваются вначалѣ внутри почки, т. е. въ узкомъ, замкнутомъ болѣе возросшими листьями пространствѣ. Свою окончательную плоскую форму листь принимаетъ обыкновенно уже послѣ распусканія, въ почкѣ же наблюдается иногда чрезвычайно сложное расположеніе его частей („листочленіе“).

Вслѣдъ за описаніемъ расчлененія стеблевой системы и листовыхъ органовъ естественно было бы перейти къ знакомству съ развѣтвленіемъ корневой системы. Однако, есть рядъ причинъ, заставляющихъ насъ отложить это знакомство до того времени, когда мы изучимъ клѣтчатое строеніе точки роста. Различныя формы органообразованія, съ которыми мы до сихъ поръ имѣли дѣло, присущи, укажемъ на это еще разъ



(сравни стр. 445), не только высшимъ многокѣтнымъ растеніямъ, но и однокѣтнымъ организмамъ. Въ этомъ отношеніи, наряду съ указанной выше (стр. 447) водорослью *Dasycladus*, особенно характеренъ многообразный родъ сифонниковой водоросли каулерпы (*Caulerpa*), близко напоминающіе своимъ внѣшнимъ обликомъ ползучее высшее растеніе (рис. 76). Дорзивентрально построенная точка роста каулерпы даетъ начало горизонтально разрастающемуся стебельку, образующему на верхней сторонѣ листья, а на нижней—корни, на боковыхъ же поверхностяхъ иногда еще и боковые побѣги—и все это сложно расчлененное, въ нѣ-

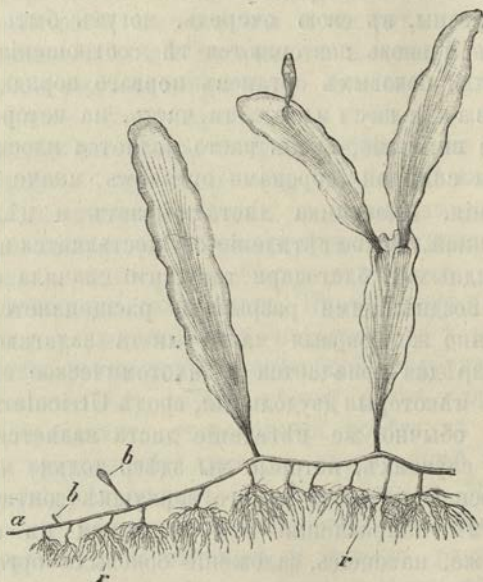


Рис. 76. *Caulerpa prolifera* a—точка роста, b—листья, r—корни. Изъ „Учебника для В. У. Заведеній“.

сколько сантиметровъ или даже дециметровъ длиною растеніе состоитъ изъ одной единственной кѣтки.

Полное совпаденіе между точками роста этого однокѣтнаго и какого либо „многокѣтнаго“ растеній служитъ очевиднѣйшимъ доказательствомъ того, что процессъ дѣленія кѣтокъ самъ по себѣ еще не можетъ обусловить формы растенія; наоборотъ, дѣленіе кѣтокъ стоитъ въ непосредственной зависимости отъ формы <sup>6)</sup>. Тѣмъ не менѣе, ходъ дѣленія кѣтокъ въ точкѣ роста представляетъ, конечно, глубокой интересъ и мы посвятимъ ему, поэтому, нѣсколько словъ. Мы не станемъ касаться при этомъ простѣйшихъ точекъ роста, дающихъ начало неразвѣвленнымъ слоевищамъ (кѣтчатымъ нитямъ, пластинкамъ или тѣламъ), останавливаясь исключительно на развѣвляющихся органахъ, и среди нихъ, на боковомъ ихъ вѣтвленіи.

<sup>6)</sup> Sachs 1879. Arb. bot. Inst. Würzburg 2, 183.



Въ простѣйшихъ случаяхъ точка роста состоитъ изъ одной конечной клѣтки, такъ называемой верхушечной клѣтки. Эта клѣтка (*s* на рис. 77), обуславливаетъ, напр, у *Styposcaulon* прирость главной оси и на ней же появляются, попеременно слѣва и справа, боковые выступы, какъ начатки развѣтвленій оси. Тотчасъ же послѣ возникновенія, они отчленяются перегородкой въ формѣ часового стекла (*1* на рис. 77), между тѣмъ какъ оконечность верхушечной клѣтки продолжаетъ выпячиваться. Достигнувъ сравнительно значительной длины, верхушечная клѣтка дѣлится поперечной перегородкой надвое; верхняя отдѣльность сохраняетъ за собой всѣ свойства верхушечной клѣтки и черезъ нѣкоторое время отчленитъ отъ себя въ другую сторону зачатокъ новой вѣтви, нижняя же клѣтка рядомъ послѣдовательныхъ дѣлений распадается на цѣлую систему клѣтокъ, превращаясь въ „клеточное тѣло“.

Это одинъ изъ крайнихъ случаевъ. Обыкновенно, развѣтвленія исходятъ не отъ самой верхушечной клѣтки, а отъ одного изъ от-



Рис. 77. *Styposcaulon scorarium*. *s*—верхушечная клѣтка, 1, 2, 3, 4—послѣдовательныя въ возрастѣ своемъ боковыя развѣтвленія.

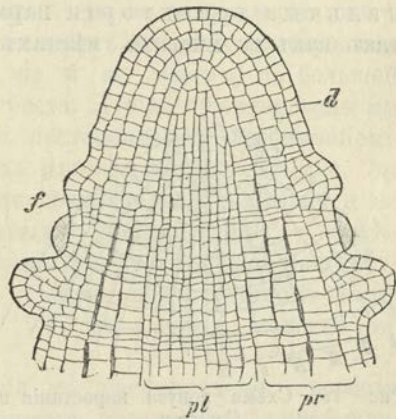


Рис. 78. Продольный разрѣзъ конуса нарастанія стебля водной сосенки (*Hirrigis vulgaris*), *f*—зачатки листьевъ. Изъ „Учебника для В. У. Заведеній“.

члененныхъ отъ нея „сегментовъ“. Точка роста оказывается, въ такомъ случаѣ, состоящей не только изъ верхушечной клѣтки, но, кромѣ нея, включаетъ и рядъ дочернихъ ея клѣтокъ, переходя книзу безъ какой либо рѣзкой границы во вполне уже возросшую зону. При этомъ и формой своей верхушечныя клѣтки могутъ быть вполне одинаковыми или, по крайней мѣрѣ, очень похожими на верхушечную клѣтку *Styposcaulon*. Конецъ стебелька мховъ и папоротниковъ завершается, наоборотъ, уже иною по формѣ верхушечной клѣткой, именно дву- или трехгранной. Въ послѣднемъ случаѣ она представляетъ собой тетраэдръ или трехстороннюю пирамиду, выпуклое основаніе которой обращено кнаружи. Дочернія клѣтки отчленяются перегородками, параллельными тремъ погруженнымъ въ ткань боковымъ сторонамъ верхушечной клѣтки, слѣдуя другъ за другомъ въ опредѣленномъ порядкѣ; такимъ образомъ отдѣльные сегменты, представляющіе собой подобіе усѣченныхъ трехгранныхъ пирамидъ, располагаются ниже верхушечной клѣтки тремя



продольными рядами. Вскорѣ въ нихъ самихъ начинаются дѣленія, и они распадаются на сложные комплексы клѣтокъ.

Значительно сложнѣе строеніе точки роста стебля у цвѣтковыхъ растений. Здѣсь не доминируетъ одна единственная верхушечная клѣтка, къ продуктамъ дѣленія которой и сводятся всѣ остальные; ее замѣняетъ цѣлая верхушечная группа клѣтокъ. На рис. 78 изображена конусообразная точка роста водяного растенія на продольномъ разрѣзѣ. Въ центрѣ выдѣляется тяжъ клѣтокъ, обозначенный буквами *pl*; снаружи онъ одѣтъ четырьмя кроющими его слоями *pr*, границы между которыми обозначены пятью софокусными парабололами. Параболы эти пересекаются множествомъ перпендикулярно къ нему направленныхъ параболъ же, обладающихъ тѣмъ же фокусомъ и той же осью, какъ и первыя, но направленныхъ въ противоположную сторону. Эти ортогональныя траекторіи параболъ могутъ быть и несовсѣмъ ясными, такъ какъ во многихъ мѣстахъ онѣ прерываются; на схемѣ заимство-

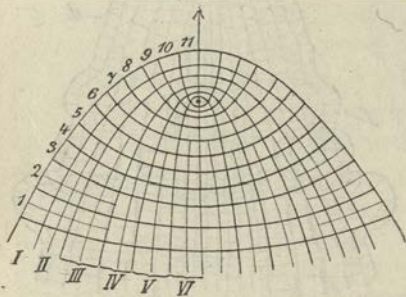


Рис. 79. Схема конуса нарастанія по Саксу.

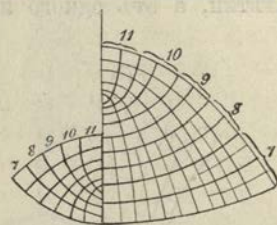


Рис. 80. Схема разрастанія конуса. Налѣво—начальная, направо—дальнѣйшая стадія развитія.

ванной у Сакса (рис. 79) онѣ нанесены въ видѣ непрерывныхъ линий. Съ этимъ схематическимъ изображеніемъ хода перегородокъ мы и будемъ связывать наши дальнѣйшія соображенія, причемъ отмѣтимъ заранѣе, что тѣ небольшія несходства, которыя отличаютъ схему отъ разрѣза органа, несущественны для нашихъ выводовъ. На схемѣ продольнаго разрѣза бросаются въ глаза ряды клѣтокъ, имѣющіе видъ изогнутыхъ клѣточныхъ нитей; одни изъ нихъ, текущіе болѣе или менѣе параллельно поверхности органа и обозначенные на рисункѣ римскими цифрами I—VI мы будемъ называть, вмѣстѣ съ Саксомъ <sup>6a)</sup> периклинными, а пересекающіеся съ ними 1—11—антиклинными рядами. И у периклинъ, и у антиклинъ повторяется общее явленіе, что болѣе низкіе по счету ряды расположены отлого, между тѣмъ какъ болѣе высокіе изогнуты все сильнѣе и сильнѣе, являясь, наконецъ, какъ бы перегнутыми на верхушкѣ. Чтобы дать понятіе о вѣроятномъ ходѣ роста такой верхушки, на рис. 80 изображена верхняя часть схемы съ антиклинами 7—11, при чемъ налѣво отъ срединной линіи точка роста

<sup>6a)</sup> Sachs 1878. Arb. bot. Inst. Würzburg 2, 46.



представлена въ исходномъ, а направо—въ позднѣйшемъ, уже возросшемъ состояніи. Изъ схемы видно, что каждый антиклинный рядъ клѣтокъ сталъ вдвое шире, чѣмъ прежде, и распался при помощи новой антиклинной перегородки на два ряда клѣтокъ. Периклинные ряды значительно удлинились, но лишь у своего основанія сколько нибудь значительно расширились; здѣсь же намѣтились и новыя клѣточные дѣленія. Приведенное построеніе имѣетъ силу лишь при вполне опредѣленномъ условіи, что всѣ антиклинныя подъ номерами 7—11 разрастаются одинаково быстро; предположеніе это дѣйствительно и можетъ оправдываться для разрастанія опредѣленной части точки роста въ естественныхъ условіяхъ. Безусловной необходимости въ такомъ совпаденіи роста нѣтъ: одинаково можно предположить наличность на самомъ концѣ побѣга максимальнаго по скорости или, наоборотъ, минимальнаго роста, съ постепеннымъ убываніемъ и возрастаніемъ его по направленію книзу. А такъ какъ антиклинныя ряды въ естественныхъ объектахъ выступаютъ далеко не такъ ярко, какъ на схемѣ, мы и не знаемъ, по большей части, ничего о распредѣленіи въ нихъ роста. Лучше ориентированы мы по отношенію къ росту периклинь: ихъ постепенное съ возрастаніемъ органа утолщеніе явственно можетъ быть прослѣжено уже на рис. 78. На приведенномъ примѣрѣ дѣленія зашли сравнительно недалеко и не намѣчено еще дальнѣйшихъ периклильных перегородокъ; у болѣе плоскихъ точекъ роста переклинные дѣленія намѣчаются уже непосредственно подъ ихъ верхушкой. Лишь въ самомъ поверхностномъ слое, будущемъ эпидермальномъ ( $d$  на рис. 78) ихъ почти никогда не бываетъ.

Удобнѣе прослѣживать соотношенія въ распредѣленіи скорости роста на точкахъ роста мховъ и папортниковъ, отличающихся необыкновенной правильностью разрастанія, обусловленной присутствіемъ верхушечной клѣтки <sup>7)</sup>.

Направленіе прохожденія новыхъ перегородокъ опредѣляется и въ точкахъ роста тѣми же правильностями, съ которыми мы познакомились уже ранѣе. Новообразующіяся перегородки представляютъ собой всегда „наименьшія поверхности“, и въ очень многихъ случаяхъ приращеніе новыхъ стѣнокъ къ старымъ совершается подъ прямымъ угломъ. Мы и не станемъ, поэтому, останавливаться на частностяхъ.

Заложеніе листьевъ въ совершается всегда нѣсколько ниже верхушки точки роста. Особенно наглядно идетъ оно у листовыхъ мховъ, формирующихъ по листу изъ каждаго сегмента верхушечной клѣтки. Благодаря этому, при заложеніи своемъ листья располагаются по формулѣ  $1/3$ , но уже вскорѣ сегментныя клѣтки, несущія листья, испытываютъ своеобразныя измѣненія формы <sup>8)</sup>, вызывающія скручиваніе и приводящія къ гораздо болѣе сложнымъ дисторасположеніямъ. При заложеніи листа на-

<sup>7)</sup> Westermaier 1881, Jahrb. wiss. Bot. 12, 439.

<sup>8)</sup> Correns 1899. Festschrift für Schwendener. Berlin. Seckt 1901. Bot. Cbl. Beih. 10.



ружная стѣнка сегмента слегка выпячивается наружу, и изъ этого выпячивания и образуется двухсторонняя верхушечная клѣтка, превращающаяся въ дальнѣйшемъ въ листъ. У папоротниковъ уже нельзя отмѣтить никакихъ соотношеній между сегментами верхушечной клѣтки и образованіемъ листьевъ, возникающихъ въ общемъ совершенно такъ же, какъ у цвѣтковыхъ, съ тѣмъ лишь только различіемъ, что у папоротниковъ еще имѣется верхушечная клѣтка листа, которой уже нѣтъ у явнотрачныхъ. Образование листьевъ у цвѣтковыхъ изображено уже и на рисункѣ 78; еще яснѣе станетъ этотъ процессъ, если мы всмотримся въ схему, данную Саксомъ (рис. 81). На этомъ рисункѣ отмѣчены въ точкѣ роста А три слѣдующихъ другъ за другомъ по возрасту листа В, С и D. Оказывается, что листъ беретъ начало изъ одного или нѣсколькихъ сосѣднихъ антиклинныхъ рядовъ клѣтокъ, образующихъ, благодаря энергичному росту, выпуклины на поверхности точки роста. Изъ периклинныхъ рядовъ въ листовомъ выпячиваніи не принимаетъ уже почти участія рядъ, обозначенной цифрою IV; наоборотъ, особенно сильно разрастается и образуетъ новыя клѣтки периклинный рядъ III, цѣликомъ въ сущности, и образующій листовую бугорокъ; лишь съ поверхности его одѣваютъ периклинные слои II и I; изъ послѣднихъ слой II, какъ мы видимъ, удвоенъ, а внѣшній (I) остался повсюду строго однослойнымъ. Молодой зачатокъ листа вполне напоминаетъ теперь точку роста

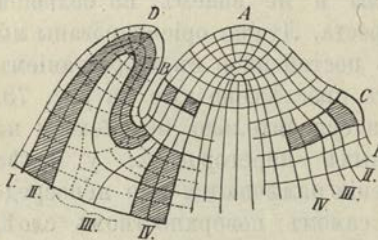


Рис. 81. Схема конуса роста А съ тремя различнаго возраста листовыми зачатками В, С и D. По Саксу.

стебля, на которомъ онъ заложился; позднѣе, однако, разрастаніе его начинаетъ преобладать уже въ перпендикулярномъ къ плоскости рисунка направленіи, формируя плоскія, дорзивентральныя образования, хорошо намъ знакомыя, какъ типическіе листья. Дальнѣйшія развѣтвленія или выступы на краю листа залагаются совершенно такъ же, какъ и первичныя точки роста листа. Отмѣтимъ еще, какъ прикрѣпляется молодой листъ къ стеблевой оси. Вначалѣ листовой зачатокъ приближается по формѣ къ полушару и мѣсто соприкосновенія его со стеблемъ представляетъ собой, такимъ образомъ, поверхность, близкую къ кругу (эллипсъ, квадратъ); нерѣдко, однако, наблюдается позднѣйшее разрастаніе въ обѣ стороны зачатка, охватывающаго точку роста какъ бы кольцомъ, съ возвышеніемъ на мѣстѣ первичнаго зачатка. Такимъ образомъ залагаются листья, охватывающіе стебель своимъ влагалищнымъ основаніемъ.

Происхожденіе боковыхъ вѣтвей въ главномъ совершенно подобно заложенію листьевъ; мы и не станемъ, поэтому, посвящать ему особаго вниманія. Зато намъ придется остановиться на точкѣ роста корня, отличающейся рядомъ своеобразныхъ особенностей. Верхушка корня оказывается покрытой и защищенной особою тканью, носящей названіе корневого чехлика. И корень, и корневой чехликъ разрастаются изъ точекъ



роста. У многих корней оказывается одна общая, интеркалярная точка роста, въ одномъ направленіи дающая начало тканямъ корня, а въ другомъ—корневою чехлику. Иначе построенъ, напр., корень ячменя (*Hordeum*, рис. 82). Здѣсь уже вполне обособлена точка роста корня, построенная совершенно точно также, какъ и точка роста стебля; къ этой точкѣ роста примыкаетъ и другая обособленная точка роста чехлика (К).—Дѣятельность точки роста корня приводитъ къ непрерывному его удлинению; что же касается чехлика, то постоянное новообразование клѣтокъ въ его точкѣ роста не приводитъ къ увеличенію его массы, такъ какъ, по мѣрѣ того, какъ появляются новыя клѣточные индивиды, старые сбрасываются съ поверхности органа. Главной задачей чехлика

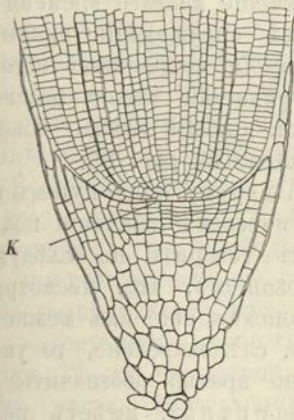


Рис. 82. Срединный продольный разрѣзъ черезъ кончикъ корня ячменя (*Hordeum vulgare*). К—иниціальная клѣтка чехлика. По Страсбургеру.

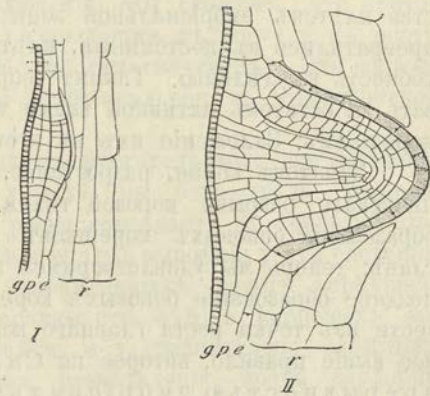


Рис. 83. Часть продольнаго разрѣза главнаго корня резеды (*Reseda*). Образование въ перициклѣ боковаго корешка. По Ванъ-Тигему. *g*—сосуды, *p*—перициклъ, *e*—эндодерма, *r*—кора,

корня и является защита нѣжной точки роста корня; онъ и не представляетъ собой постояннаго органа растенія.

Характернымъ отличіемъ стебля и корня является затѣмъ ихъ вѣтвленіе. На корнѣ уже не образуется листьевъ или боковыхъ побѣговъ, а формируются исключительно боковые корешки, близко напоминающіе собой осевой корень. Поэтому то все вѣтвленіе корневой системы и является сравнительно крайне однообразнымъ. Мѣсто заложенія боковыхъ органовъ на корнѣ также весьма своеобразно. Здѣсь уже нѣтъ почекъ, соответствующихъ стеблевымъ почкамъ. Конецъ корня на далекомъ разстояніи свободенъ отъ боковыхъ корней, появляющихся лишь на значительномъ разстояніи отъ точки роста; залагаются они эндогенно, внутри органа, и прорываютъ въ своемъ разрастаніи уже вполне возросшія ткани, образуя акропетальные ряды; въ этомъ эндогенномъ образованіи радикальное отличіе отъ стеблевыхъ развѣтвленій и листьевъ, формирующихся всегда экзогенно. Могло бы показаться,



на первый взгляд, что боковые корешки и не связаны въ происхожденіи своемъ съ точкою роста корня и что они представляютъ, такимъ образомъ, исключеніе изъ общаго правила, установленнаго нами на стеблѣ, по которому каждая новая точка роста является частью другой, предшествовавшей ей, точки роста. Но на этотъ вопросъ можно посмотрѣть и съ иной точки зрѣнія. На поперечномъ разрѣзѣ стебля наряду съ вновь возросшими тканями оказывается ко-внутри отъ парехиматической коры, заканчивающейся такъ называемою „энтодермой“, круговой слой клѣтокъ, охватывающій въ видѣ такъ называемаго перикамбія или „перикла“, какъ влагалищемъ, центральную сосудистую часть корня. Перикла этотъ можно прослѣдить на продольныхъ разрѣзахъ вплоть до точки роста корня; клѣтки его обладаютъ способностью сохранять въ теченіе долгаго времени свойства клѣтокъ эмбриональной зоны; когда всѣ окружающія ткани уже превратились въ постоянныя, клѣтки перикамбія сохраняютъ еще способность къ дѣленію. Такимъ образомъ, перикамбій можно разсматривать за остатокъ активной ткани точки роста, дающій начало боковымъ корешкамъ. Заложеніе ихъ въ этомъ слоѣ видно на рис. 83.

Зачатокъ корня, разрастаясь, выходитъ наружу лишь путемъ механическаго разрыва коровой ткани. О біологическомъ значеніи поздняго образованія боковыхъ корешковъ мы будемъ говорить въ слѣдующей главѣ; теперь мы удовлетворимся констатированіемъ, что, несмотря на позднее образованіе боковыхъ корешковъ происхожденіе ихъ можно вывести изъ точки роста главнаго корня и что, слѣдовательно, то указанное выше правило, которое по Саксу можно кратко обозначить „непрерывностью эмбриональнаго вещества“, имѣетъ полную силу и для корня. Всякая точка роста является, такимъ образомъ, частью одной изъ предшествовавшихъ ей; всѣ они могутъ быть выведены изъ точки роста зародыша, а эти, въ свою очередь, являются остатками яйцеклѣтки, эмбриональной уже цѣликомъ. Яйцеклѣтка же ведетъ начало отъ точки роста предшествовавшаго растенія и т. д.

Не слѣдуетъ забывать, что на ряду съ этимъ „нормальнымъ“ происхожденіемъ точки роста бываютъ и другія. Напомнимъ хотя бы объ одномъ, хорошо извѣстномъ случаѣ. Нерѣдко встрѣчающіяся въ культурѣ бегоніи (*Begonia*) размножаютъ обыкновенно, помѣщая срѣзанные листья на влажный песокъ. Изъ отдѣльныхъ эпидермальныхъ клѣтокъ такихъ листьевъ образуются цѣлыя побѣги, быстро укореняющіеся и становящіяся самостоятельными растеніями. А мы уже видѣли, что листъ сравнительно рано заканчиваетъ свой ростъ и эпидермальныя клѣтки взрослага листа могутъ служить, поэтому, примѣромъ вполне возросшихъ, постоянныхъ клѣтокъ. Пока условія существованія растенія остаются совершенно нормальными, у этихъ клѣтокъ не бываетъ замѣтно никакихъ проявленій ихъ способности къ дальнѣйшему росту. Если, тѣмъ не менѣе, такая клѣтка въ извѣстныхъ условіяхъ превращается въ точку роста, это говоритъ за то, что способность къ дальнѣйшему развитію оставалась въ ней въ скрытомъ состояніи и проявилась лишь благодаря тому или



другому импульсу. Подобные случаи образования придаточных точек роста чрезвычайно распространены. Они говорят намъ, что различіе между вполне возросшей и эмбриональной кѣткой лишь количественнаго, а не качественного характера; съ новымъ подтвержденіемъ этого мы встрѣтимся въ слѣдующей главѣ (камбій).

Дальнѣйшимъ выводомъ изъ этого будетъ то, что правило о непрерывности эмбриональнаго вещества допускаетъ исключенія. Для того чтобы установить общую для всѣхъ случаевъ приложимость этого правила, пришлось бы признать за всякой плазмой характеръ эмбриональнаго вещества. Безусловная же непрерывность плазмы, берущей начало исключительно лишь отъ такой же протоплазмы, совершенно несомнѣнна. Поэтому, правильнѣе будетъ извлечь изъ приведенныхъ выше фактическихъ данныхъ нѣсколько иное заключеніе. Мы скажемъ, что протоплазма бываетъ въ двухъ состояніяхъ: способномъ къ росту и къ росту неспособномъ, или же „эмбриональномъ“ и „соматическомъ“. Эти состоянія могутъ переходить одно въ другое—эмбриональное въ соматическое и соматическое въ эмбриональное<sup>9)</sup>.

Вернемся еще разъ къ простѣйшимъ растительнымъ организмамъ или просто построеннымъ органамъ; у нихъ мы безъ труда сможемъ констатировать, что наибольшая зона роста совпадаетъ съ точкою роста, ниже которой тотчасъ же располагаются вполне выросшія части растенія. Таково распредѣленіе роста, напр., у характерныхъ своимъ верхушечнымъ нарастаніемъ грибныхъ гифъ (сравни стр. 428) и корневыхъ волосковъ. Тѣ же соотношенія можно найти и у сравнительно сложныхъ точекъ роста, образующихъ боковыя развѣтвленія, вроде каулерпы (*Caulerpa*), у которой способность къ росту быстро угасаетъ по мѣрѣ удаленія отъ верхушки побѣга<sup>10)</sup>. Такое же явленіе свойственно и многокѣтнымъ водорослямъ: такъ, напримѣръ, у водоросли *Styrocaulon* весь ростъ разгрызается, по всей вѣроятности, въ верхушечной кѣткѣ и процессы кѣточного дѣленія наступаютъ въ окончательно уже взрослыхъ сегментахъ верхушечной кѣтки. Весьма вѣроятно, что ту же самую картину можно было бы найти и у другихъ растеній. Да въ этомъ и нѣтъ ничего удивительнаго, такъ какъ есть не мало растительныхъ организмовъ, у которыхъ способность къ росту сосредоточена цѣликомъ въ эмбриональныхъ кѣткахъ по той простой причинѣ, что всѣ они состоятъ исключительно изъ подобныхъ отдѣльностей.

Яркую противоположность этому представляетъ другой типъ, свойственный, прежде всего, высшимъ растеніямъ. У нихъ въ точкѣ роста почти не замѣтно роста и растеніе достигаетъ своихъ окончательныхъ размѣровъ благодаря вытягиванію въ длину кѣтокъ, уже сравнительно далеко отстоящихъ отъ верхушечной точки роста. У этихъ растеній необходимо, по предложенію Сакса, отличать первый періодъ роста, въ теченіе котораго происходитъ заложеніе органовъ, второй, въ те-

<sup>9)</sup> Noll 1903. Biol. Cbl. 23, 281.

<sup>10)</sup> Reinke. 1899. Ueber Caulerpa. (Wiss. Meeresunters. Kiel. N. F. 5, 1, стр. 61).



ченіе котораго совершается ихъ вытягиваніе въ длину, и, обычно, и третій, когда заканчивается созиданіе внутренней архитектуры органа. Само собой разумѣется, что всѣ эти періоды, которыхъ, впрочемъ, можно намѣтить и болѣе трехъ <sup>11)</sup>, связаны другъ съ другомъ непрерывными переходами; тѣмъ не менѣе, различія между ними настолько глубоки, что о второмъ и третьемъ періодахъ мы будемъ говорить въ ближайшихъ главахъ, посвятивъ знакомству съ первымъ настоящую главу.

## ГЛАВА XXII.

### Вытягиваніе органовъ въ длину.

Дѣятельность точки роста является специфической особенностью высшихъ растений и, вмѣстѣ съ тѣмъ, характернымъ отличіемъ отъ большинства животныхъ; у послѣднихъ всѣ органы залагаются уже на зародышѣ и весь позднѣйшій, продолжающійся нерѣдко много лѣтъ подрядѣ ростъ сводится главнымъ образомъ къ увеличенію размѣровъ эмбриональныхъ зачатковъ; постоянное новообразованіе органовъ изъ остаточнаго эмбриональнаго вещества, иначе говоря изъ точки роста, свойственно только растеніямъ. Можно сказать, поэтому, что нормальное растеніе никогда не бываетъ цѣликомъ взрослымъ: у него, на ряду съ вполнѣ выросшими, взрослыми частями, оказываются всегда и молодыя, способныя къ дальнѣйшему росту, части. Однако, это различіе между растеніемъ и животнымъ не такъ глубоко, какъ можно было бы думать на первый взглядъ.

Мы видѣли, что явленія роста могутъ быть ограничены исключительно лишь одною точкою роста, такъ что уже немного отступя отъ этой оживленно разрастающейся верхушки ось оказывается уже достигнутой окончатальной длины и толщины и зачатки боковыхъ органовъ располагаются по отношенію другъ къ другу на тѣхъ самыхъ разстояніяхъ, которыя они занимаютъ и потомъ, въ теченіе всей жизни растенія. Въ другихъ случаяхъ разрастаніе самой точки роста идетъ очень замедленнымъ темпомъ и образующіеся изъ нея органы достигаютъ своихъ окончатальныхъ, нерѣдко чрезвычайно увеличенныхъ, по отношенію къ исходнымъ, размѣровъ лишь на значительномъ разстояніи отъ верхушки. Съ этимъ явленіемъ вытягиванія органовъ въ длину мы и будемъ знакомиться въ настоящей главѣ.

Для начала возьмемъ примѣръ изъ группы печеночныхъ мховъ <sup>1)</sup>.

<sup>11)</sup> Berthold 1904. Untersuchungen z. Phys. d. pflanzlich. Organisation. 2, 1, 143. Leipzig.

<sup>1)</sup> Askenasy 1874. Bot. Ztg. 32, 237.



У мха *Pellia epiphylla* изъ оплодотворенной яйцеклѣтки вырастаетъ въ теченіе нѣсколькихъ мѣсяцевъ спорогонъ, сложное образованіе, у котораго въ настоящую минуту интересуетъ насъ средняя цилиндрическая часть, представляющая собою зачатокъ ножки. Онъ состоитъ изъ значительнаго числа эмбріональныхъ клѣтокъ и въ теченіе ряда мѣсяцевъ достигаетъ лишь 2 мм. длины; когда же наступаетъ періодъ созрѣванія споръ, ножка внезапно начинаетъ разрастаться и въ теченіе 3—4 дней достигаетъ 40—кратной длины, вынося на себѣ заключающую споры часть спорогона. До этого клѣтки ножки были плотно набиты протоплазмой и заключали много запаснаго крахмала, послѣ же растягиванія въ длину ножки крахмалъ оказывается уже потребленнымъ (онъ идетъ на формированіе новыхъ клѣточныхъ оболочекъ), а протоплазма оказывается распределенной въ клѣткахъ лишь въ видѣ тонкаго постѣннаго слоя, такъ что главнымъ содержимымъ клѣтокъ оказываются крупныя вмѣстилища клѣточного сока. Особенно любопытно, что все вытягиваніе органа осуществляется за счетъ удлиненія прежде бывшихъ клѣточныхъ индивидовъ, безъ какихъ либо процессовъ умноженія ихъ числа путемъ дѣленія. Вытягиваніе въ длину идетъ не одновременно на всей длинѣ ножки: обозначаются явственныя зоны наиболѣе энергичнаго роста, способныя перемѣщаться вдоль по органу.

Такое же вытягиваніе въ длину установлено и у другихъ сравнительно низко организованныхъ растений, какъ, напр., у нѣкоторыхъ грибовъ и у многихъ водорослей.—Какъ съ общимъ правиломъ, мы встрѣчаемся съ нимъ у высшихъ растений, у которыхъ мы съ нимъ ближе и познакомимся. И здѣсь характерны для этого разрастанія въ длину слѣдующія черты: 1. Лишь въ самомъ началѣ разрастанія наблюдаются и дѣленія клѣтокъ; позднѣе дѣленій нѣтъ вовсе и, слѣдовательно, разрастаніе органа происходитъ за счетъ энергичнаго удлиненія клѣточныхъ отдѣльностей. 2. Разрастанію клѣтокъ (сравни рис. 84) не соответствуетъ нарастаніе ихъ живого содержимаго— протоплазмы; значительно увеличивается въ размѣрахъ вмѣстилище клѣточного сока, благодаря воспріятію въ вакуоли воды: разрастаніе можетъ идти, благодаря этому, крайне быстро и безъ затратъ на него какого либо цѣннаго

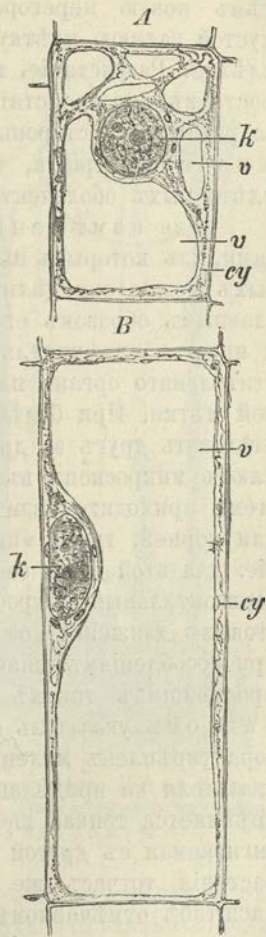


Рис. 84. Растягиваніе въ длину клѣтки подъ вліяніемъ увеличенія размѣровъ вакуоли. Увел. 500. Изъ „Учебника для В. У. Заведеній“.



строительнаго матеріала. 3. Разростаніе оказывается далеко не равномернымъ; ходъ его отличается характерными колебаніями, на которыхъ намъ еще придется остановиться. Совершенно своеобразный ходъ разростанія свойствененъ грибку *Basidiobolus ranarum* <sup>2)</sup>. У него, послѣ того какъ конечная клѣтка нити достигнетъ опредѣленной величины, протоплазма отстаетъ отъ задней стѣнки клѣтки, формируя затѣмъ новую перегородку, разгораживающую остающуюся совершенно пустой заднюю клѣтку отъ богатой живымъ содержимымъ верхушечной клѣтки. Разростаніе, выражающееся въ поступательномъ движеніи точки роста въ пространствѣ, идетъ здѣсь съ сравнительно очень небольшими затратами со стороны организма: на него не приходится расходовать живого матеріала, такъ какъ все обходится образованіемъ пустыхъ клѣточныхъ оболочекъ.

Для измѣренія скорости роста пользуются различными методами, изъ которыхъ мы познакомимся прежде всего съ тѣми, помощью которыхъ можно опредѣлить общій приростъ того или другого органа, главнымъ образомъ его удлинненіе. Для грубыхъ отсчетовъ годится и простая измѣрительная линейка, которой можно измѣрить длину растительнаго органа или отстояніе какой либо его части отъ неподвижной мѣтки. При болѣе точныхъ измѣреніяхъ, особенно если они должны слѣдовать другъ за другомъ въ короткіе промежутки времени, примѣняютъ микроскопъ въ связи съ окулярнымъ микрометромъ. Если при этомъ приходится измѣрять вертикально растущіе органы, вродѣ стеблей или корней, труба микроскопа должна занимать горизонтальное положеніе: для этой цѣли особенно пригоденъ такъ называемый Пфефферовскій горизонтальный микроскопъ. Наряду съ оптическимъ увеличеніемъ ростовыхъ движеній можно прибѣгнуть и къ механическимъ рычажнымъ приспособленіямъ, значительно облегчающимъ наблюденіе. Однимъ изъ простѣйшихъ такихъ «ауксанометровъ» является построенный Саксомъ указатель (рис. 85). На легко вращающейся оси этого прибора укрѣпленъ маленькій роликъ *r* съ длинной иглой *z*, играющей роль указателя на придѣланной сбоку шкалѣ. Къ верхушкѣ растенія прикрѣпляется тонкая шелковинка, перебрасываемая черезъ роликъ и натягиваемая съ другой стороны небольшимъ грузомъ; всякое удлинненіе растенія тотчасъ же отзовется вращеніемъ ролика, въ увеличенномъ масштабѣ отмѣчаемомъ иглою на шкалѣ. Приборъ этотъ особенно удобенъ для демонстрацій на лекціяхъ. Болѣе точные ауксанометры, примѣняемые для научныхъ изслѣдованій, основаны, въ сущности, на томъ же принципѣ, но отличаются отъ Саксовскаго тѣмъ, что они являются и самопишущими. На рис. 86 мы найдемъ опять таки маленькій роликъ, играющій ту же роль, какъ у Саксовскаго указателя; къ этому ролику придѣлано сравнительно крупное колесо, передающее движенія ролика въ уже увеличенномъ масштабѣ. Лежащая на немъ шелковинка несетъ на своемъ концѣ перо, записывающее приростъ расте-

<sup>2)</sup> Raciborski 1907. Bull. acad. Cracovie. 898.



тельного организма на покрытомъ сажой вращающемся цилиндрѣ. Таіе саморегистрирующіе ауксанометры сконструированы были въ различное время Визнеромъ, Баранецкимъ и Пфефферомъ <sup>3)</sup>.

Если нужно изучить не общій ходъ прироста цѣлаго растенія, а распредѣленіе роста на его органахъ и скорость его для различныхъ зонъ, приходится уже прибѣгать къ макро- или микроскопическому измѣренію участковъ, ограниченныхъ какими либо естествен-

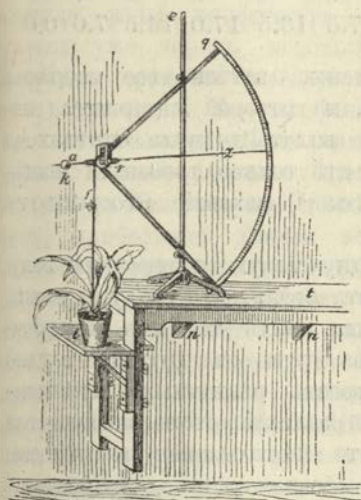


Рис. 85. Указатель роста Сакса. По Детмеру.

ными отмѣтинами, или же, на- неся заранѣе искусственныя мѣтки (тушь), наблюдать за даль- нѣйшимъ ихъ расхожденіемъ другъ отъ друга.

Познакомимся теперь съ наи- болѣе характерными чертами роста корня и стебля; отмѣтимъ, между прочимъ, что при всѣхъ опытахъ съ измѣреніемъ быстроты прироста необходимо тщательно слѣдить за пол- ной равномерностью во внѣшнихъ условіяхъ, особенно за постоянствомъ температуры.

Начнемъ съ корня. Опыты съ нимъ можно облегчить себѣ тѣмъ, что корневую систему заставляютъ развиваться въ водной средѣ. Если же желаютъ прослѣдить ростъ корня въ естественныхъ для него усло- віяхъ, примѣняютъ цинковые ящики, наполненные землею и замкнутые

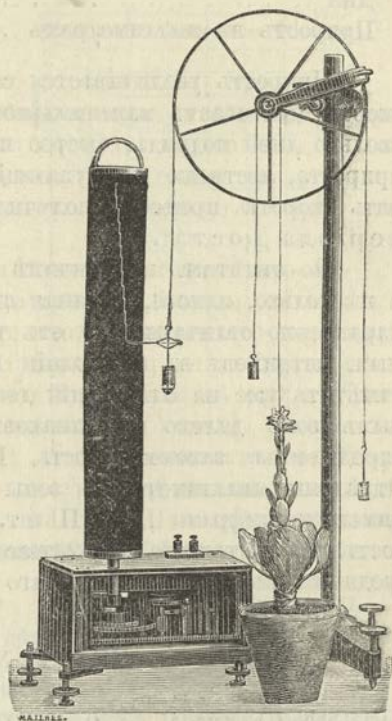


Рис. 86. Ауксанометръ Пфеффера, въ конструкціи Тюбингенскаго механика Э. Альбрехта.

<sup>3)</sup> Wiesner 1876. Flora 59, 467. Baranetzki 1879. Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg. (7) 27. № 2. Pfeffer 1887. Bot. Ztg. 45, 29.



съ одного бока слегка наклонно поставленную стеклянную пластинкой; корни растенія разрастаются вдоль этого окошка и легко могутъ быть, такимъ образомъ, прослѣжены.

Саксъ <sup>4)</sup> поставилъ гущью на осевомъ корнѣ проростка конскихъ бобовъ (*Vicia Faba*), тотчасъ же за его верхушкой двѣ тонкихъ мѣтки на разстояннн одного миллиметра другъ отъ друга и прослѣдилъ увеличеніе этой зоны въ длину въ теченіе ряда дней:

Дни . . . . .	1	2	3	4	5	6	7	8
Прирость въ миллиметрахъ .	1.8	3.7	17.5	16.5	17.0	14.5	7.0	0.0

Прирость увеличивается сначала медленно, затѣмъ все скорѣе и скорѣе, достигаетъ максимальной величины, на которой и держится нѣсколько дней подрядъ, быстро падая затѣмъ вплоть до нуля. Этотъ ходъ прироста, явственно выступающій повсюду, гдѣ только пробовали измѣрять скорость процесса, получилъ отъ Сакса <sup>5)</sup> названіе „большого періода роста“.

Но отмѣтимъ на кончикѣ корня не одну такую поперечную зону, а нѣсколько, нанося, начиная съ точки роста корня, нерѣдко уже извнѣ характерно отличающейся отъ ткани чехлика, рядъ тонкихъ поперечныхъ штриховъ въ разстоянн 1 миллиметра другъ отъ друга. Нетрудно отмѣтить уже на слѣдующій день, что прирость различныхъ отмѣченныхъ зонъ далеко неодинаковъ, и что въ различнн этомъ намѣчается опредѣленная закономерность. Пояснимъ это нѣсколькими примѣрами. Отдѣльныя миллиметровыя зоны мы будемъ обозначать въ дальнѣйшемъ римскими цифрами I, II, III и т. д., начиная съ верхушки корня, а прирость ихъ въ теченіе 22—24 часовъ—въ миллиметрахъ (данныя являются средними числами изъ большого числа измѣреній).

	XII	XI	X	IX	VIII	VII	VI	V	IV	III	II	I	Общій прирость.
<i>Vicia Faba</i> (Саксъ <sup>4)</sup> ) . . . . .	0	0	0.2	0.6	0.7	0.8	2.0	3.5	6.5	8.0	2.5	1.0	25.8
<i>Vicia Faba</i> (Поповичи <sup>6)</sup> ) . . . . .	0.25	0.35	0.5	1.0	1.25	1.5	2.5	4.0	6.0	12.0	7.0	1.0	37.25
<i>Phaseolus</i> (Поповичи <sup>6)</sup> ) . . . . .	0	0.25	0.25	0.35	0.6	1.0	1.5	3.0	5.0	7.0	16.0	1.0	35.95
Горохъ (Саксъ <sup>4)</sup> ) . . . . .	0	0	0	0	0	0.3	0.5	1.5	3.0	5.5	4.5	0.5	15.8

Всѣ эти примѣры ярко показываютъ, что ростъ сосредоточенъ въ корнѣ лишь въ нѣсколькихъ зонахъ длиною въ миллиметръ; всѣхъ ихъ можно считать составляющими большой періодъ роста, съ зоной I вначаль и XII—въ концѣ. Чтобы составить себѣ болѣе полное представленіе о періодическомъ измѣненн въ приростѣ каждой изъ зонъ въ корнѣ, изобразимъ данныя прироста корешка конскихъ бобовъ (*Vicia Faba*) графически. Въ видѣ абсциссъ нанесемъ время въ часахъ, за ординаты

<sup>4)</sup> Sachs. 1873. Arb. d. Bot. Inst. Würzburg. 1, 385.

<sup>5)</sup> Sachs 1872. Arb. d. Bot. Inst. Würzburg 1, 99.

<sup>6)</sup> Popovici 1900. Bot. Cbl. 81, 35.



примемъ длину отмѣченныхъ участковъ въ началѣ опыта и въ концѣ его (22 часа спустя) и, принимая, что приростъ совершается вполне равномерно, а длина растущей зоны равняется 10 миллиметрамъ, попробуемъ вычертить наши кривыя (рис. 87). Конечно, построение это нѣсколько произвольно, но удобство его въ томъ, что оно чрезвычайно наглядно показываетъ различное теченіе роста отдѣльныхъ поперечныхъ зонъ кончика корня: между тѣмъ какъ верхнія, наиболѣе далекія отъ кончика зоны перестаютъ разрастаться уже черезъ короткий промежутокъ времени, нижнія начинаютъ расти лишь по истеченіи нѣсколькихъ часовъ. Ясно видно, что одна изъ зонъ, именно третья съ конца, достигаетъ, въ концѣ концовъ, наибольшей длины; нетрудно также отмѣтить, что положеніе зонъ съ наибольшимъ приростомъ со временемъ перемѣщается по направленію къ кончику корня. Чтобы сдѣлать это еще болѣе нагляднымъ, выразимъ нашъ графическій рисунокъ въ цифровыхъ данныхъ, избразивъ его въ нижеслѣдующей таблицѣ:

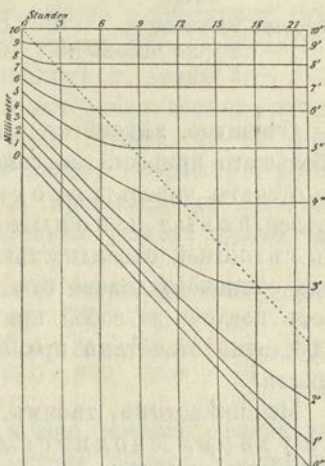


Рис. 87. См. текстъ.

Каждая изъ миллиметровыхъ зонъ достигаетъ длины (въ мм):

Часы	0	3	6	9	12	15	18	21
X	1.0	1.2	прироста нѣтъ					
IX	1.0	1.5	прироста нѣтъ					
VIII	1.0	1.8	прироста нѣтъ					
VII	1.0	1.8	2.0	прироста нѣтъ				
VI	1.0	1.6	2.8	прироста нѣтъ				
V	1.0	1.2	2.8	4.2	4.6	прироста нѣтъ		
IV	1.0	1.1	1.4	3.2	5.0	6.4	прироста нѣтъ	
III	1.0	1.0	1.2	1.4	2.2	4.4	6.8	8.6
II	1.0	1.0	1.0	1.0	1.2	1.2	1.7	3.0
I	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.2	1.6

Такимъ образомъ, максимумъ прироста совпадаетъ, черезъ 3 часа послѣ начала опыта, съ VIII и VII зонами, черезъ 6 часовъ — съ зонами VI и V; затѣмъ онъ перемѣщается все дальше и дальше къ концу корня, оказываясь на 18 и 21 часъ въ зонѣ III. Если же между двумя измѣреніями протечетъ еще больше времени, максимумъ прироста окажется уже въ зонѣ I. Непосредственныя измѣренія, сдѣланныя Саксомъ <sup>6а)</sup> подтверждаютъ правильность примѣненія нами графическаго

<sup>6а)</sup> Sachs 1873 см. сноску 4.



метода къ опредѣленію смѣны положенія зоны максимальнаго прироста; приведемъ его цифры.

Faba.	Приросты въ миллиметрахъ.									
	X	IX	VIII	VII	VI	V	IV	III	II	I
Въ первые 6 часовъ . . .	0.1	0.1	0.5	1.0	1.0	0.5	0.4	0.3	0.0	0.0
Въ слѣдующіе 17 часовъ .	0.1	0.2	0.3	0.5	1.5	2.5	4.1	3.7	2.0	1.0
Faba.										
Въ теченіе 24 часовъ . . .	0	0	0	0.4	0.5	1.5	3.0	5.6	4.5	1.8
” ” 2 × 24 часовъ .	0	0	0	0.4	0.5	1.5	3.0	6.6	15.0	5.0
” ” 3 × 24 ” .	0	0	0	0.4	0.5	1.5	3.0	6.6	17.0	23.0

Очевидно, вмѣстѣ съ тѣмъ, что это передвиженіе положенія зоны наибольшаго прироста на самомъ дѣлѣ лишь кажущееся; если дѣлать отсчеты черезъ короткіе промежутки времени, нанося каждый разъ все новыя и новыя отмѣтки, данныя измѣреній покажутъ намъ съ полной очевидностью, что зона наибольшаго прироста отстоитъ всегда одинаково далеко отъ кончика корня. Отсюда ясно, какія ошибки можетъ повлечь за собой примѣненіе чрезчуръ длинныхъ промежутковъ между двумя отсчетами при опредѣленіи положенія зоны „наибольшаго прироста“.

Мы приходимъ, такимъ, образомъ, къ общему выводу: растущая зона у корня сводится лишь на нѣсколько миллиметровъ непосредственно у точки роста. Въ этой зонѣ роста каждый отдѣльный участокъ проходитъ большой періодъ роста; ближайшія къ точкѣ роста зоны находятся въ началѣ этого періода, наиболѣе удаленныя отъ него—заканчиваютъ его.

Сравнительная незначительность въ длину растущей зоны корня имѣетъ существенное биологическое значеніе. Проникая въ почвенные слои, корню приходится преодолевать значительное сопротивленіе; его можно, до извѣстной степени, сравнить съ гвоздемъ, вбиваемымъ въ доску. (Саксъ<sup>7)</sup>. И совершенно также, какъ съ увеличеніемъ длины гвоздя возрастаетъ опасность, заколачивая, погнуть его, и корень тѣмъ вѣрнѣе можетъ врыться въ почву, чѣмъ короче его нѣжная растущая зона. Если вспомнить о томъ, какъ вѣдряются въ землю корни растенія, станутъ понятны въ своей цѣлесообразности заостренныя формы покрытыхъ чехликами точекъ роста; вмѣстѣ съ тѣмъ выясняется и фактъ появленія боковыхъ корней лишь вдали отъ верхушки корня, иначе говоря, на уже вполне выросшихъ и уже неподвижно лежащихъ въ землѣ корняхъ. Если бы боковые органы залагались непосредственно на самой точкѣ роста, они препятствовали бы прониканію корня въ почву, или же должны были бы быть собраны въ нѣчто вродѣ „почки“; и, дѣйствительно, особенно у проростковъ, бываютъ стеблевыя почки, легко пробурывающія поверхностные слои почвы.

<sup>7)</sup> Sachs 1873. Arb. d. Bot. Inst. Würzburg 1, 424.



У корней, живущихъ внѣ почвы, какъ, напримѣръ, у длинныхъ корней многихъ лианъ и эпифитовъ зона роста оказывается, какъ показало уже Саксъ, а затѣмъ неоднократно было подтверждено другими изслѣдователями <sup>8)</sup>, несравненно болѣе длинной. Такъ, напримѣръ, Блаувъ нашелъ у *Cissus* зону роста, равную 70—100 сантиметрамъ. Воздушные корни вполне аналогичны, въ этомъ отношеніи, стеблевымъ частямъ, съ ростомъ которыхъ мы вскорѣ познакомимся.

Посмотримъ теперь, какъ слагаются въ общій ростъ корня, суммируясь вмѣстѣ, приросты отдѣльныхъ его растущихъ зонъ, выливаясь въ движеніе впередъ кончика корня. Мы предположили выше, что разрастаніе корня идетъ совершенно равномерно и начертили, поэтому, нижнюю линію на нашемъ рисункѣ (рис. 87) въ видѣ прямой. И на самомъ дѣлѣ, какъ показалъ Аскенази <sup>9)</sup>, корни маиса, напримѣръ, растутъ сравнительно равномерно: при полчасовыхъ промежуткахъ онъ получилъ слѣдующія цифры прироста (перечисленные уже на цѣлый часъ):

Приросты въ доляхъ шкалы микрометра ( $1 = \frac{1}{25} \text{ mm.}$ )

Часы.	1	2	3	4	5	6	7	8	9
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	—	—

Приведенные въ таблицѣ приросты можно назвать сравнительно однообразными, такъ какъ у другихъ объектовъ обычно наблюдаются гораздо рѣзче выраженные скачки, причины которыхъ остаются совершенно неизвѣстными; ихъ называютъ „толчкообразными измѣненіями скорости роста“.

Точка роста стеблевого побѣга <sup>10)</sup> окружена, какъ мы видѣли, молодыми листьями, обогнавшими ее своимъ разрастаніемъ и образовавшими вмѣстѣ съ ней такъ называемую „почку“. У многихъ однолѣтниковъ и многолѣтниковъ, а также и у нѣкоторыхъ древесныхъ растений точка роста образуетъ въ теченіе всего лѣта все новые и новые листья и несущія ихъ стеблевые части; зачатки эти начинаютъ, тотчасъ же послѣ заложенія, вытягиваться, быстро достигая окончательной величины. Иначе дѣло идетъ у большинства деревьевъ. У нихъ въ почкѣ, подъ низовыми листьями, функционирующими въ качествѣ почечныхъ чешуй, залагаются въ теченіе лѣта и осени въ видѣ эмбриональных зачатковъ всѣ тѣ части побѣга, которыя должны „распуститься“ на слѣдующую весну; здѣсь, такимъ образомъ, рѣзко расчлененнымъ является ростъ эмбриональный отъ роста въ длину, собственно вытягиванія органовъ.—Такъ, напримѣръ, осенью у многихъ хвойныхъ, снявъ съ почки покрывающія ее чешуи, можно видѣть зеленый, въ нѣсколько милли-

<sup>8)</sup> Went 1885. *Annales Buitenzorg.* 12, 1. Linsbauer 1907, *Flora* 97, 272. Blaauw 1912, *Annales Buitenzorg.* (2) 11, 266.

<sup>9)</sup> Askenasy 1890. *Ber. Bot. Ges.* 3, 61.

<sup>10)</sup> Berthold. 1904. *Untersuchungen z. Physiologie d. pflanzl. Organisation* 2, I. Leipzig.



метровъ длиною конусъ роста, покрытый небольшими, расположенными по спирали выпуклинами; это зачатокъ цѣлаго побѣга, слѣдующей весной быстро разрастающагося въ длину въ теченіе лишь нѣсколькихъ недѣль. У другихъ деревьевъ мы встрѣтимся съ тѣми же соотношеніями, лишь съ тою разницей, что изслѣдованіе почекъ не такъ удобно; напримѣръ, у ели. Вытягиваніе же побѣга совершается иногда въ теченіе нѣсколькихъ часовъ (букъ).

Простѣйшими являются случаи, когда ростъ состоитъ главнымъ образомъ, въ вытягиваніи въ длину заложенныхъ въ предыдущемъ году частей; съ него мы и начнемъ. Однако и здѣсь придется разграничить другъ отъ друга два типа роста <sup>11)</sup>. Весь побѣгъ

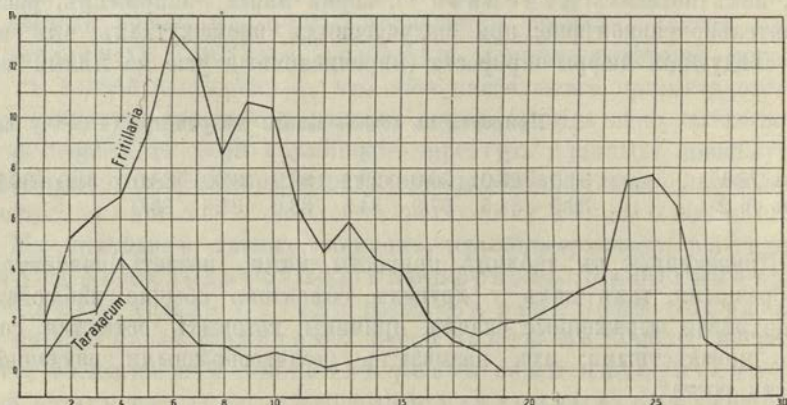


Рис. 88. Графическое изображеніе хода роста. Цвѣтоножка одуванчика (*Taraxacum*) по Миіаке и стебель царскихъ кудрей (*Fritillaria*) по Саксу. На оси абсциссъ отложены дни, на ординатахъ же суточный приростъ въ миллиметрахъ.

можетъ наростать цѣликомъ вполне однообразно и равномерно, или же онъ расчленяется на слабо растущіе узлы и энергично разрастающіяся междоузлія. Примѣромъ нерасчлененныхъ побѣговъ могутъ служить хвойныя. Осевая часть почки ели весной начинаетъ удлиняться совершенно равномерно по всей своей длинѣ, достигая примѣрно въ пять разъ большихъ размѣровъ, чѣмъ зимою; этимъ достигается лишь десятая доля окончательной величины побѣга. При дальнѣйшемъ разрастаніи явственно намѣчается уже и зона максимальнаго прироста; она лежитъ сначала у основанія побѣга, передвигаясь затѣмъ понемногу по направленію къ его верхушкѣ. Точными измѣреніями можно было бы показать, что каждая отдѣльная зона побѣга ели проходитъ при разрастаніи большой періодъ роста; онъ оказывается ясно выраженнымъ и въ процессѣ роста всего побѣга въ его цѣломъ. На рис. 88 въ графическомъ выраженіи представленъ большой періодъ роста побѣга *Fritillaria*; другая графика

<sup>11)</sup> Rothert 1894. Cohn's Beitr. Z. Biologie 7, 1.



на томъ же рисункѣ показывается намъ, что ростъ далеко не всегда слѣдуетъ однимъ и тѣмъ же правиламъ. Такъ, напримѣръ, цвѣтоножки одуванчика (*Taraxacum*)<sup>12)</sup>, состоящія изъ одного междуузлія, даютъ два большихъ періода роста, раздѣленныхъ періодомъ замедленнаго роста; замедленіе въ разрастаніи наступаетъ со времени цвѣтенія; съ началомъ созрѣванія плодовъ связано наступленіе втораго періода энергичнаго разрастанія. Яркую аналогію цвѣтоножкамъ одуванчика представляютъ одноклѣтныя спорангіеносцы грибка *Phycomyces*<sup>13)</sup>, останавливающіеся въ ростѣ въ моментъ образованія спорангіевъ и затѣмъ вновь начинающіе расти, проходя второй большой періодъ роста, характерный гораздо болѣе энергичнымъ удлинненіемъ, чѣмъ первый.

У листовныхъ деревьевъ, напримѣръ, у конскаго каштана въ разрастающейся почкѣ оказывается столько же по числу зонъ роста, сколько имѣется междуузлій; онѣ отдѣлены другъ отъ друга слабо или совсѣмъ не разрастающимися узлами. Каждое изъ междуузлій проходитъ свой большой періодъ роста; распредѣленіе роста въ предѣлахъ междуузлія еще сравнительно мало изучено.

Процессъ разрастанія оказывается значительно усложненнымъ, когда на побѣгѣ оказываются не только ранѣ заложенные и затѣмъ лишь вытягивающіяся въ длину части, а къ нимъ постоянно прибавляются все новые и новые эмбриональные участки, формируемые точкою роста и отъ эмбриональнаго роста переходящія къ стадіи энергичнаго разрастанія. Если побѣгъ нерасчлененъ, какъ у спаржи (*Asparagus*), льна (*Linum*) и т. п., ростъ идетъ примѣрно также, какъ у корня: имѣется лишь одна единственная зона роста, съ однимъ въ ней максимумомъ. Характернымъ различіемъ отъ типическаго корня будетъ лишь то, что зона роста у стебля несравненно длиннѣе. Нерѣдки побѣги съ растущими зонами въ 10, даже 40—50 сантиметровъ длиною; въ такихъ длинныхъ зонахъ роста максимумъ разрастанія располагается также значительно дальше отъ точки роста, чѣмъ въ корнѣ.

Примѣромъ явственно расчлененнаго побѣга съ постоянно растущей верхушкой можетъ служить стебель хары (*Chara*) или нителлы (*Nitella*)<sup>14)</sup>. Разрастаніе этихъ высоко организованныхъ водорослей совершается при помощи конечной верхушечной клѣтки. Отчленяющійся отъ нея сегментъ распадается на двѣ клѣтки; верхняя отличается двояковогнутой формой и послѣ многократнаго дѣленія превращается въ узелъ, нижняя же—двояковыпуклая—остаётся нераздѣленной и образуетъ длинное одноклѣтное междуузліе. Узелъ почти не разрастается сравнительно съ исходной своею величиною, достигая, напр., у нителлы лишь 0.02 миллиметра въ длину, междуузліе же нерѣдко растягивается разъ въ 2000, сравнительно съ своими первоначальными размѣрами. Измѣреніе длины

<sup>12)</sup> Miyake 1904. Bot. Cbl. Beih. 16, 403.

<sup>13)</sup> Eggera 1884. Bot. Ztg. 42, 497.

<sup>14)</sup> Askenasy 1878. Verhandlg. naturw. Vereins Heidelberg. 2, 1.



слѣдующихъ другъ за другомъ на энергично разрастающемся побѣгѣ междуузлій даетъ слѣдующія цифры:

Междуузлія.	1	2	3	4	5	6	7	8
Длина въ миллиметрахъ .	0.02	0.07	0.16	0.45	3.33	14.0	33.5	35.0

Если предположить, что вполне и вѣроятно, что каждое изъ междуузлій по истеченіи равныхъ промежутковъ времени показываетъ приросты, подобные отмѣченнымъ въ приведенной для ряда междуузлій таблицѣ, можно построить слѣдующій большой періодъ роста, обозначивъ приросты въ миллиметрахъ:

0.05	0.09	0.29	2.88	10.77	19.5	1.5
------	------	------	------	-------	------	-----

И на самомъ дѣлѣ, удалось наблюдать на другихъ примѣрахъ расчлененныхъ побѣговъ, что каждое изъ междуузлій проходитъ свой особый большой періодъ роста. Въ каждомъ междуузліи находится также въ определенномъ мѣстѣ и зона максимума роста, передвигающаяся, повидимому, совершенно также, какъ было отмѣчено нами для нерасчлененнаго побѣга ели — отъ основанія его къ верхушкѣ, или, наоборотъ, отъ верхушки къ основанію. Нерѣдко случается, что въ томъ участкѣ стебля, гдѣ зона максимальнаго роста оказывается къ концу разрастанія, идетъ не только растягиваніе въ длину клѣтокъ, но и ихъ новообразование; такое совмѣстное дѣленіе и разрастаніе клѣтокъ можетъ продолжаться иногда сравнительно долго. Такимъ образомъ, въ каждомъ изъ междуузлій сохраняется участокъ первичной точки роста, функционирующей уже въ качествѣ промежуточной точки роста. Между мѣстнымъ разрастаніемъ побѣга и промежуточнымъ ростомъ, конечно, нельзя провести строгихъ границъ.

Посмотримъ теперь, какъ выражается приростъ стебля въ цѣломъ, какъ результатъ дѣятельности нѣсколькихъ самостоятельныхъ другъ отъ друга зонъ роста. Нерѣдко случается, что одновременно разрастается 3—4, иногда даже до 50 междуузлій. Результатъ ихъ совмѣстнаго разрастанія можетъ выразиться правильной, равномерно идущей кривой роста, но бываютъ и совершенно иные случаи <sup>15)</sup>. Такъ, на примѣръ, если одновременно разрастается лишь сравнительно немного междуузлій, можетъ случиться, что одно изъ молодыхъ начинаетъ разрастаться лишь тогда, когда болѣе старыя почти совершенно или уже и совсѣмъ остановились въ ростѣ; въ такомъ случаѣ получаютъ періодическія поднятія и паденія кривой роста, какъ бы толчки, на которые намъ пришлось уже указывать выше. Такія измѣненія въ скорости роста отмѣчаются, обычно, почти на всѣхъ объектахъ, но далеко не всегда, безъ сомнѣнія, зависятъ отъ только что указанной причины. Чрезвычайно ярко выступаютъ эти толчкообразныя измѣненія въ скорости роста у

<sup>15)</sup> Rothert 1894. Cohn's Beitr. Z. Biologie 7, 1.



бамбука (*Bambusa*)<sup>16)</sup>, какъ хорошо видно на приложенной кривой (рис. 89).

На листѣ можно различить уже въ періодъ эмбриональнаго роста двѣ основныхъ части, его основаніе и верхнюю часть. Изъ послѣдней образуется пластинка листа, основаніе же даетъ начало или влагалищу, или же формируется въ особаго образованія, прикрѣпляющія листъ къ стеблю, вродѣ „листовыхъ подушечекъ“ и т. п. Въ мѣстѣ прикрѣпленія къ стеблю основаніе листа должно слѣдовать за его разрастаніемъ; на вытянутыхъ въ длину побѣгахъ хвойныхъ, особенно хорошо у ели, ясно замѣтно густое распредѣленіе листовыхъ подушекъ. Да и всюду, гдѣ листья сидятъ также густо распредѣленными, ихъ основанія должны своимъ разрастаніемъ слѣдовать за вытягиваніемъ въ длину осевого по-

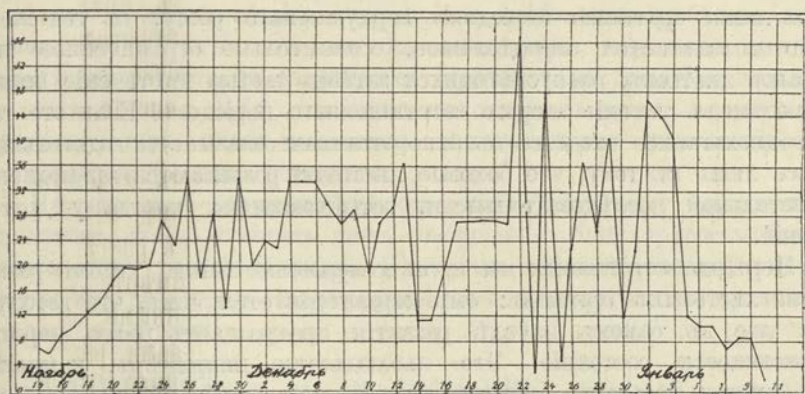


Рис. 89. Суточный приростъ (въ сантиметрахъ) соломны бамбука (*Bambusa*) въ Бейтендоргскомъ саду отъ 13 Ноября 1893 по 10 Января 1894. По Краусу.<sup>16)</sup>

бѣга, какъ это характерно для хвойныхъ. Впрочемъ, нерѣдко разрастаніе это почти незамѣтно снаружи, а листовыя подушечки оказываются и не выраженными сколько-нибудь отчетливо. Однако, при болѣе внимательномъ изслѣдованіи, нетрудно убѣдиться въ ихъ присутствіи повсюду, гдѣ только и въ точкѣ роста не оказывается намѣченной свободной поверхности стебля, залагающей между зачатками листьевъ.

Между основаніемъ листа и его пластинкой у выросшихъ листьевъ располагается нерѣдко чрезвычайно рѣзко выраженная часть, такъ называемый листовой черешокъ, берущій обыкновенно начало отъ промежуточнаго роста сравнительно очень незначительнаго въ своихъ размѣрахъ участка ткани, лежащаго между верхней частью зачатка и его основаніемъ; развитіе черешка обыкновенно значительно опережается пластинкой листа. Намъ уже приходилось указывать, что формированіе верхней части листа въ основѣ своей представляетъ верхушечный ростъ. Лишь въ сравнительно немногихъ случаяхъ этотъ верхушечный ростъ

<sup>16)</sup> Gr. Kraus 1895. Annales Buitenzorg 12, 196.



продолжается въ теченіе долгаго времени; обычно же онъ быстро уга-саеть, задолго еще до заложенія всѣхъ частей листа или, во всякомъ случаѣ, до начала растягиванія въ длину всего органа. Среди папоротниковъ (*Filicineae*) извѣстно нѣсколько примѣровъ (*Gleichenia*, *Lygodium*) листьевъ съ остающимися активными въ теченіе ряда лѣтъ верхушечными точками роста, да и у нашихъ обыкновенныхъ папоротниковъ нерѣдко случается, что на верхушкѣ ихъ листьевъ формируются все новые и новые листочки, между тѣмъ какъ при основаніи листа они уже вполне развернулись. Наличие подобныхъ же явленій и у цвѣтковыхъ растений вытекаетъ изъ данныхъ Рациборскаго <sup>17)</sup>, указывающаго, что у нѣкоторыхъ растений изъ семейства *Meliaceae* (*Guarea*, *Chisocheton*) имѣются листья, на верхушкѣ которыхъ долгое время нарастаютъ все новые и новые листочки. По Зонгау <sup>18)</sup>, однако, листъ *Guarea* обладаетъ лишь краткимъ періодомъ верхушечнаго роста, въ теченіе котораго и залагается опредѣленное, сравнительно ограниченное число боковыхъ листовъ, распускающихся затѣмъ частью въ теченіе перваго, частью же въ теченіе втораго вегетационнаго періодовъ. Если это такъ, то предполагаемое сходство съ папоротниками оказывается гадательнымъ, сводясь лишь къ тому, что боковые листочки развиваются въ медленной акропетальной послѣдовательности, встрѣчающейся иногда у другихъ растений.

Нерѣдко встрѣчаемся мы и съ совершенно инымъ ходомъ развертыванія листовыхъ органовъ: онъ характеризуется тѣмъ, что верхушка листа уже въ самомъ началѣ развитія прекращаетъ ростъ, переходя въ покоящееся состояніе. Это наблюдается, напримѣръ, у многихъ лианъ, листья которыхъ нерѣдко оказываются снабженными своеобразно построенными и необычно функционирующими верхушками, развивающимися задолго до остальныхъ частей листовой пластинки (Рациборскій <sup>17)</sup>). У линейныхъ листьевъ однодольныхъ разрастаніе идетъ опять-таки базипетально, благодаря образованію явственной промежуточной точки роста у основанія листа. Такое распредѣленіе роста вытекаетъ, напримѣръ, изъ слѣдующаго ряда измѣреній; цифры представляютъ двухнедѣльные приросты ряда зонъ въ 2.5 миллиметра длиной, нанесенныхъ на растущій листъ лука <sup>19)</sup>.

	Влагалище листа.		Основаніе листа.			Верхушка листа.			
Зоны . . .	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Приросты .	7.9	26.4	25.1	48.1	30.1	19.0	16.7	10.4	1.4

Вообще говоря, у листьевъ очень нерѣдки такія промежуточные точки роста; мы не станемъ останавливаться на томъ, какъ отзываются онѣ на формировкѣ листа, отсылая къ морфологической литературѣ, въ особенности къ Органографіи Гёбеля.

<sup>17)</sup> Raciborski 1900. Flora 87, 17.

<sup>18)</sup> Sonntag 1887. Jahrb. wiss. Bot. 18, 236.



Мы указывали уже раньше, что въ теченіе эмбриональнаго роста листья принимаютъ своеобразныя формы, объяснимыя, то съ точки зрѣнія механической необходимости, то съ точки зрѣнія биологической цѣлесообразности. Въ простѣйшемъ случаѣ, напримѣръ, листъ, разрастаясь сильнѣе на нижней своей сторонѣ, загибается надъ точкою роста стебля, образуя ея защитный покровъ; при дальнѣйшемъ ростѣ этотъ изгибъ выравнивается путемъ усиленнаго разрастанія верхней стороны листа. Такое одностороннее преобладаніе роста наблюдается, однако, не только тогда, когда предстоитъ выпрямленіе имѣющихся уже изгибовъ, выправленіе складокъ и т. п., но оказывается присущимъ нерѣдко и совершенно несогнутымъ зачаткамъ органовъ, приводя къ образованію изъ прямыхъ зачатковъ разнообразно изогнутыхъ взрослыхъ формъ. Болѣе или менѣе отклоняющаяся отъ прямолинейной, иногда явственно загнутая форма разрастающихся корней или стеблевыхъ побѣговъ хорошо знакома фізіологамъ: эти изгибы, вызываемые неравномѣрностью въ распредѣленіи роста на различныхъ сторонахъ растущаго органа получили названіе нугаціи; появленіе ихъ нерѣдко весьма непріятно для экспериментатора, внося въ опытъ нежелательныя осложненія. Намъ еще придется къ нимъ вернуться.

На вопросъ о величинѣ прироста, наблюдаемаго у растительныхъ организмовъ, можно отвѣтить лишь совершенно общо: приросты бываютъ необыкновенно разнообразными. Приведемъ здѣсь нѣсколько примѣровъ особенно быстрого прироста, выраженные въ миллиметрахъ за промежутокъ въ одну минуту:

Dictyophora (грибъ изъ Phalloideae) <sup>20)</sup> . . . . .	5	m.m.
Тычинки злаковъ (Gramineae) <sup>21)</sup> . . . . .	1.8	"
Бамбукъ (Bambusa) <sup>22)</sup> . . . . .	0.4	"
Coprinus (грибъ) <sup>23)</sup> . . . . .	0.225	"
Botrytis (грибъ) <sup>24)</sup> . . . . .	0.034	"

Приросты эти достигаютъ такого масштаба, что оказывается возможнымъ, во всякомъ случаѣ для первыхъ четырехъ, слѣдить за передвиженіемъ конца разрастающагося органа въ пространствѣ уже при помощи невооруженнаго глаза. Данныя эти не могутъ претендовать на сколько-нибудь глубокую научную цѣнность, такъ какъ ими не выражается собственно скорости роста, т. е. прироста единицы длины органа въ единицу времени. У бамбука, напримѣръ, длина растущей зоны сравнительно велика (нѣсколько сантиметровъ), у

<sup>19)</sup> Stebler 1878. Jahrb. wiss. Bot. 11, 47.

<sup>20)</sup> Möller A. 1895. Schimper's bot. Mitt. aus den Tropen 7, 119. Jena.

<sup>21)</sup> Askenasy 1879. Verhandlung. naturw. Verein. Heidelberg 2.

<sup>22)</sup> Gr. Kraus 1895. Annales Buitenzorg. 12, 196. Smith 1906. Annals of the bot. Gardens Peradeniya 3 (2), 303.

<sup>23)</sup> Brefeld 1877. Untersuchungen aus d. Gesamtgebiete d. Mykologie 3, 61.

<sup>24)</sup> Reinhardt 1892. Jahrb. wiss. Bot. 23, 479.



*Botrytis* же равна лишь 0.02 миллиметра; если, поэтому, у первого растения минутный приростъ и превышаетъ въ 10 разъ приростъ второго, то скорость роста у него будетъ все же значительно меньше. Очевидно, для того чтобы охарактеризовать скорость роста, необходимо обратиться уже къ процентнымъ соотношеніямъ прироста. Приведемъ небольшой сводъ минутныхъ приростовъ, выраженныхъ въ процентахъ по отношенію къ растущей зонѣ <sup>25</sup>).

Пыльцевыя трубки <i>Impatiens Hawkeri</i> . . . . .	220	%
» » » <i>Balsamina</i> . . . . .	100	%
<i>Mucor stolonifer</i> , гифы . . . . .	118	%
<i>Botrytis</i> , гифы . . . . .	83	%
Тычинки злаковъ . . . . .	60	%
Побѣгъ бамбука . . . . .	1.27	%
» бріоніи ( <i>Bryonia</i> ) . . . . .	0.58	%

Можно также брать за отправную точку время, необходимое для достиженія органомъ того или другого прироста, напримѣръ, въ 100% (иначе говоря, удлиненія вдвое).

1. <i>Botrytis</i> . . . . .	1	минута
2. Бактеріи . . . . .	20—30	минутъ
3. Тычинки злаковъ . . . . .	2—3	минуты
4. Корень бобовъ ( <i>Faba</i> ) . . . . .	около 180	минутъ

Изъ данныхъ скорости роста и величины растущей зоны можно вычислить и окончательное удлиненіе растительнаго органа, зная общую продолжительность роста. Этими факторами опредѣляются и размѣры растенія, хотя и явственно колеблющіеся въ зависимости отъ ряда вѣшнихъ агентовъ, но въ основѣ специфически различные для разныхъ организмовъ. Такъ, растеніице крупки (*Draba verna*) въ теченіе вегетационнаго періода достигаетъ лишь нѣсколькихъ сантиметровъ длины, клещевина же (*Ricinus*) или подсолнечникъ (*Helianthus annuus*) вытягиваются на нѣсколько метровъ; обыкновенный верескъ (*Calluna vulgaris*) остается десятилѣтіями въ видѣ небольшого кустика, а эвкалипты (*Eucalyptus*) или веллингтоніи (*Sequoia*) вырастаютъ на 100 и болѣе метровъ въ высоту (сравни стр. 104). Размѣры организма должны считаться такимъ же специфическимъ признакомъ, какъ, напримѣръ, форма листьевъ и т. п.; вся внутренняя организація растенія оказывается приспособленной къ опредѣленной, специфической въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ величинѣ. Необходимость этого особенно изящно выставилъ Саксъ <sup>26</sup>), показавъ, въ какое нецѣлесообразное и уродливое

<sup>25</sup>) Büchner 1901. Zuwachsgrösse u. Wachstumsgeschwindigkeiten bei Pflanzen. Leipzig.

<sup>26</sup>) Sachs 1893. Flora 77, 49.



образование превратилась бы обыкновенная маршанция (*Marchantia*), если бы представить ее себѣ увеличенной или уменьшенной разъ въ 50.

Мы ограничивались до сихъ поръ разсмотрѣніемъ разрастанія заложенныхъ въ точкѣ роста органовъ исключительно лишь въ длину<sup>26а)</sup>. Однако, всякое, сколько-нибудь точное наблюдение тотчасъ же покажетъ, что наряду съ ростомъ въ длину идетъ и утолщеніе. Поперечникъ взрослога корня, взрослога стебля и т. п. больше, иногда даже значительно больше, чѣмъ поперечникъ зачатка этого органа у точки роста. Это ясно видно уже изъ рисунка 78, по характерно увеличивающемуся книзу поперечнику периклиныхъ рядовъ. Ростъ въ толщину изученъ гораздо слабѣе, чѣмъ ростъ въ длину; однако и при немъ повторяются всѣ тѣ главнѣйшія черты, съ которыми мы познакомились на явленіяхъ роста органовъ въ длину. Констатированъ, напримѣръ, столь же характерный большой періодъ роста. Исходя изъ анатомическихъ соотношеній, отличаютъ первичный ростъ въ толщину отъ роста вторичнаго. Первичное утолщеніе чрезвычайно широко распространено въ растительномъ мірѣ и основывается на увеличеніи размѣровъ всѣхъ вообще живыхъ клѣтокъ органа, въ особенности же клѣтокъ паренхимы, сначала дѣлящихся, а затѣмъ разрастающихся уже и для процессовъ дѣленія. Первичный ростъ въ толщину продолжается нерѣдко еще и тогда, когда ростъ въ длину органа окончательно уже замеръ; у древеснѣющихъ побѣговъ остановка его дѣятельности совпадаетъ съ образованіемъ замкнутаго кольца древесины<sup>27)</sup>. Многіе растительные органы, особенно развитые какъ разъ гѣ поперечномъ направленіи, какъ напр., разнообразные плоды, клубни и т. п., свою утолщенную форму получаютъ благодаря первичному росту въ толщину. Наряду съ нимъ нѣкоторымъ группамъ растений, прежде всего двудольнымъ и голосѣмяннымъ, свойствененъ и другой типъ утолщенія, носящій названіе утолщенія вторичнаго; благодаря ему оказывается возможнымъ непрерывное въ теченіе ряда лѣтъ, даже столѣтій, утолщеніе стеблевыхъ и корневыхъ органовъ. Однако, основное различіе между первичнымъ и вторичнымъ утолщеніями, конечно, не въ продолжительности процесса: у пальмъ (а также и у нѣкоторыхъ древовидныхъ папоротниковъ) нерѣдко первичное утолщеніе, продолжающееся въ теченіе ряда лѣтъ; характерной чертой вторичнаго утолщенія является присутствіе промежуточной растущей ткани, такъ называемаго камбія, представляющаго самостоятельную зону роста. Камбій, во всякомъ случаѣ тотъ, который распола-

<sup>26а)</sup> Бертольдъ (*Berthold 1904. Unters. z. Phys. der pflanzl. Organisation 2, 1*) отличаетъ наряду съ разрастаніемъ еще и растягиваніе, какъ особый, характерный періодъ въ ростѣ растенія. Онъ разумѣетъ подъ этимъ то „взбуханіе“, которое испытываютъ многія паренхиматическія клѣтки листа, корня или коры стебля вслѣдъ за достиженіемъ органомъ окончательныхъ размѣровъ въ длину. Является ли это Бертольдовское „растягиваніе“ идентичнымъ съ затронутымъ ниже первичнымъ утолщеніемъ, или нѣтъ, трудно сказать.

<sup>27)</sup> Schellenberg 1907. *Ber. Bot. Ges. 25, 8. Ursprung 1907. Ber. Bot. Ges. 25, 297.*



гается въ пучкахъ, образуется изъ полоски ткани, остающейся при образованіи пучка между сосудистой и ситовидной частями въ видѣ дѣлящейся, длительно сохраняющей свой эмбриональный характеръ ткани. Въ этомъ отношеніи камбій является остаткомъ ткани точки роста. Самъ по себѣ онъ обуславливаетъ ростъ въ толщину однихъ пучковъ; но, по большей части, къ дѣятельности пучкового камбіа присоединяется и такъ называемый межпучковый камбій; нѣкоторыя изъ клѣтокъ сердцевинныхъ лучей, носившихъ характеръ типичной постоянной ткани, возвращаются къ своему прежнему эмбриональному состоянію, образуя камбіальныя дуги, связывающія въ одинъ общій кружокъ участки уже заложившагося ранѣе камбіа. Такимъ образомъ образуется замкнутая интеркалярная зона роста, ясно выступающая на поперечномъ сръзѣ цилиндрическаго органа въ видѣ правильного круга и оживленно образующая новые элементы въ теченіе длинныхъ періодовъ времени. И пучковый, и межпучковый камбіи, какъ оказывается, обладаютъ одинаковой способностью къ разрастанію; очевидно, поэтому, что происхождение его непосредственно отъ верхушечной точки роста, или съ перерывомъ — отъ вылившихся уже въ постоянную форму тканей не имѣетъ, въ сущности, большаго значенія. Обыкновенныя паренхиматическія клѣтки являются промежуточными ступенями между клѣтками эмбриональными и клѣтками вполне возросшихъ тканей; можно, пожалуй, сказать, что онѣ долѣе другихъ, иногда въ теченіе всей своей жизни, сохраняютъ за собой способность къ новообразованіямъ, хотя далеко не всегда и используютъ ее. Въ утолщеніи обыкновенно рѣзко отчленяютъ первичный отъ вторичнаго процесса; для роста въ длину такого различія обычно не дѣлаютъ. Нетрудно, однако, показать, что промежуточные точки роста, напримѣръ, у основанія листовъ однодольныхъ или различныхъ междоузлій, могутъ считаться вторичными образованіями съ такимъ же правомъ, какъ и камбіальный слой. Поэтому мы могли бы, въ сущности, говорить и о вторичномъ ростѣ въ длину.

Въ концѣ знакомства нашего съ разрастаніемъ органовъ, отмѣтимъ своеобразныя соотношенія между ростомъ въ длину и утолщеніемъ органовъ. При быстромъ удлиненіи органа можетъ наступить его утонченіе, при повышенномъ разрастаніи въ ширину — его укорачиваніе. Аскенази <sup>28)</sup> указываетъ, напримѣръ, на нѣкоторое, правда, не особенно значительное, уменьшеніе діаметра тычиночныхъ нитей у злаковъ, вытягивающихся вчетверо въ теченіе четверти часа за счетъ воспринимаемой извнѣ воды. Гораздо болѣе частъ обратный процессъ. Бертольдъ <sup>29)</sup> отмѣтилъ ихъ для водоросли *Antithamnion*; весьма нерѣдко наблюдается онъ у корневыхъ органовъ. Здѣсь <sup>30)</sup> часто послѣ энергичнаго разрастанія въ длину слѣдуетъ непосредственно ихъ сокра-

<sup>28)</sup> Askenasy 1879. Verhandlg. naturw. Verein. Heidelberg. 2.

<sup>29)</sup> Berthold 1882. Jahrb. wiss. Bot. 13, 607.

<sup>30)</sup> De Vries 1880. Landw. Jahrb. 9, 37. Rimbach 1897. Fünfstücks Beitr. z. wiss. Bot. 2, 1. Сравни также Nordhausen 1912. Flora 105, 101.



щеніе, связанное съ утолщеніемъ и доходящее до 10—70%. Это укорачиваніе зависитъ отъ измѣненія формы опредѣленныхъ, но далеко не всѣхъ клѣтокъ корня. Активные въ этомъ, еще мало выясненномъ, процессѣ клѣтки заставляютъ складываться въ складки всѣ остальные, неспособныя къ сокращенію, ткани, вродѣ сосудистыхъ частей и коры.

Биологическое значеніе этого укорачиванія очень велико. Благодаря ему, напримѣръ, листья многихъ образующихъ прикорневья розетки растений оказываются распростертыми по землѣ, несмотря на постоянный ростъ стеблевыхъ частей въ длину; имъ обусловливается и регулируется опусканіе различныхъ клубней и луковицъ на опредѣленную глубину подъ поверхность почвы; на немъ основывается, наконецъ, укрѣпленіе связи растенія съ почвой, такъ какъ напряженное состояніе корней даетъ гораздо большую прочность всей постройкѣ растительнаго тѣла.

## ГЛАВА XXIII.

### Внутренняя дифференцировка. Принципъ цѣлесообразности. Причины роста.

Мы разграничили вмѣстѣ съ Саксомъ три періода роста; въ первомъ изъ нихъ намѣчаются тѣ или другіе органы въ ихъ эмбриональномъ видѣ; въ теченіе второго они достигаютъ своихъ абсолютныхъ и относительныхъ размѣровъ; третій же періодъ, къ знакомству съ которымъ мы теперь и перейдемъ, характеризуется достиженіемъ растущимъ органомъ новой внутренней дифференцировки. Всѣ эти три періода, какъ намъ уже и приходилось отмѣчать, не расчленены другъ отъ друга строго во времени; такъ, дифференцировка въ строеніи органовъ начинается всегда до достиженія ими окончательныхъ размѣровъ, заканчиваясь, однако, всегда уже послѣ полного вытягиванія и разрастанія органа.

Въ многокѣлтной точкѣ роста клѣтки обыкновенно густо набиты протоплазмой, заключаютъ крупныя ядра и совершенно лишены вакууллей. Такія же бросающіяся въ глаза скопленія протоплазмы характерны и для точекъ роста, представляющихъ лишь часть одной громадной клѣтки (сифонниковыя водоросли, мукоровыя грибы). Поэтому нерѣдко считали такое богатство плазмой за существенный признакъ эмбриональныхъ клѣтокъ, обусловливающей ихъ специфическія особенности. Однако рядъ физическихъ данныхъ показываетъ, что возрѣніе это не имѣетъ подъ собою почвы. Такъ, напримѣръ, Нолль <sup>1)</sup> нашелъ, что дѣятельность

<sup>1)</sup> N o 11 1903. Biol. Cbl. 23, 281.



точки роста сифонниковыхъ водорослей совершенно независима отъ присутствія большого скопленія протоплазмы; онъ установилъ также, что плазма, скопляющаяся въ растущемъ концѣ клѣтки, ничѣмъ не отличается отъ протоплазмы въ остальной ея части, такъ какъ внутри клѣтки постоянно совершаются передвиженія плазмы, приводящія къ полному ея перемѣшиванію. У многихъ низшихъ растений всякая клѣтка является, въ сущности, „эмбриональной“, хотя при этомъ и не наблюдается сколько нибудь замѣтнаго скопленія протоплазмы. Очевидно, поэтому, что обычное богатство протоплазмой клѣтокъ точки роста основано на чемъ либо иномъ. По Пфефферу <sup>2)</sup> богатство протоплазмой можетъ имѣть значеніе при разрастаніи органовъ вытягиваніемъ ихъ въ длину: избытокъ плазмы позволяетъ совершаться этому процессу съ значительной скоростью, за счетъ одной поглощаемой извнѣ воды, безъ какихъ либо синтетическихъ реакцій новообразованія плазмы.

Клѣтки точки роста у высшихъ растений превращаются затѣмъ въ разнообразнаго вида и различной функциональности взрослые клѣточные индивиды. Формировка ихъ совпадаетъ съ различными періодами въ развитіи органовъ. Такъ, напримѣръ, между тѣмъ какъ въ вытягивающемся въ длину междоузліи стебля окончательная структура оказывается уже намѣченной въ основныхъ ея чертахъ, хотя, конечно, еще и не законченной, въ корнѣ полная дифференцировка наступаетъ гораздо позднѣе, нерѣдко послѣ окончанія роста корня въ длину.

Нѣкоторые изъ элементовъ, именно тѣ, которые отличаются особенно прочной и неспособной къ дальнѣйшему росту оболочкой, могутъ формироваться, очевидно, лишь послѣ достиженія органомъ окончательныхъ его размѣровъ; наоборотъ, формирование сосудовъ обыкновенно намѣчается раньше всѣхъ остальныхъ элементовъ. А такъ какъ стѣнки сосудовъ являются уже неспособными къ дальнѣйшему росту, элементы эти оказываются обладающими чрезвычайно характерными приспособленіями, благоприятствующими пассивному ихъ растягиванію, вплоть до полного ихъ разрыванія. Ранняя дифференцировка сосудовъ обусловливается по видимому тѣмъ, что потребность точки роста въ водѣ можетъ быть покрыта лишь переносомъ ея по непрерывной системѣ водоносныхъ трубокъ.

Если бы мы вздумали описывать процессъ формированія разнообразныхъ элементовъ взрослыхъ, постоянныхъ тканей изъ эмбриональныхъ клѣтокъ, намъ бы пришлось включить въ наше изложеніе основы анатоміи растений; мы ограничимся, отсылая интересующихся къ специальной литературѣ, въ особенности же къ книгѣ Габерландта <sup>3)</sup>, лишь нѣсколькими основными штрихами.

При превращеніи эмбриональной клѣтки точки роста въ клѣтку постоянной ткани наблюдаются характерныя измѣненія въ содержимомъ клѣтки и ея оболочкѣ. Разрастаясь въ поверхности, оболочка

<sup>2)</sup> Pfeffer. Pflanzenphysiologie II. 2 Aufl. стр. 7.

<sup>3)</sup> Haberlandt. 1909. Physiol. Pflanzenanatomie. 4 aufl. Leipzig.



выливается въ окончательную форму кѣтки; разрастаясь въ толщину, она пріобрѣтаетъ свое интимное строеніе и свои характерныя химическія свойства.

Остановимся сначала на формѣ, внѣшнихъ очертаніяхъ кѣтки. Почти вполнѣ изодіаметричныя въ точкѣ роста, кѣтки должны были бы дѣлаться вытянутыми благодаря разрастанію въ длину, если бы не наступали все вновь и вновь повторяющіеся процессы повоообразования поперечныхъ перегородокъ въ связи съ дѣленіемъ кѣтокъ, процессы, приводящіе къ сохраненію за кѣтками ихъ первоначальной длины. Но въ тоже самое время можетъ значительно возрасти относительная длина кѣтокъ, т. е. отношеніе между длиною ихъ и поперечникомъ, если кѣтка однажды или много разъ дѣлится вдоль. Нерѣдко также намѣчается стремленіе къ округленію кѣтки; при этомъ перегородки, пересѣкавшіяся подъ прямымъ угломъ, перемѣщаются такъ, что три сходящіяся въ одной точкѣ перегородки оказываются пересѣкающимися подъ угломъ въ 120°. Кромѣ того, обычнымъ является расщепленіе средней пластинки оболочки на углахъ кѣтки, на выдающихся ея ребрахъ, иногда даже на значительномъ протяженіи; это ведетъ къ образованію наполненныхъ воздухомъ межкѣтничковъ, соединенныхъ другъ съ другомъ въ связную сѣть, играющую первостепенную роль въ процессѣ газообмѣна въ растеніи. Всѣ эти процессы округленія кѣтокъ должны быть, по всей вѣроятности, поставлены въ непосредственную зависимость отъ осмотического давленія содержимаго, подъ напоромъ котораго совершенно пассивно растягивается кѣточная стѣнка <sup>4)</sup>. Серьезнымъ факторомъ въ формообразованіи кѣтки является, однако, и активно идущій, такъ или иначе локализованный ростъ оболочки. На кѣткахъ эпидермиса, а также нерѣдко и на разнообразныхъ внутреннихъ, граничащихъ съ межкѣтничками кѣткахъ могутъ вырастать, благодаря этому, различнаго рода выросты — волоски. Путемъ разрастанія окружающихъ сосуды кѣтокъ въ такъ называемыя „тиллы“, плотно смыкающіяся другъ съ другомъ, могутъ быть сплошнъ выполнены полости сосудовъ; образующіеся въ процессѣ развитія разрывы (вродѣ, напримѣръ, разорваннаго давленіемъ изнутри склеренхимнаго кольца) снова выполняются разрастающимися кѣтками. Но даже и въ совершенно плотной ткани отдѣльныя входящія въ составъ ея кѣтки могутъ обнаруживать мѣстное разрастаніе, своими заостренными верхушками расщепляя оболочки соседнихъ кѣтокъ, и какъ бы скользя вдоль по ихъ стѣнкамъ. Такой ростъ, получившій отъ Краббе <sup>5)</sup> названіе скользющаго, особенно ясно замѣтенъ на удлинненныхъ элементахъ древесины деревьевъ, нерѣдко вѣтвящихся въ своемъ верхушечномъ наростаніи. Пока такой ростъ ограниченъ исключительно концами элементовъ, ходъ его ясенъ самъ собою; при вызываемыхъ имъ чисто мѣстныхъ расщепленіяхъ оболочки общая связность ткани остается нетронутой. Однако, нужно думать,

<sup>4)</sup> Zimmermann 1893. Beitr. z. Morphologie der Pflanzenzelle 1, 209.

<sup>5)</sup> Grabbe. 1886. Das gleitende Wachstum. Berlin.



что скользящий ростъ встрѣчается гораздо чаще <sup>6)</sup>, чѣмъ думали раньше и въ нѣкоторыхъ случаяхъ, какъ, напримѣръ, при образованіи вѣтвей, приводитъ къ скользянію одной клѣтки вдоль по сосѣднимъ на сравнительно большемъ протяженіи; нерѣдко новыя клѣтки цѣликомъ оказываются вѣдренными между двумя вначалѣ тѣсно сомкнутыми другъ съ другомъ элементами. А такъ какъ вмѣстѣ съ тѣмъ сохраняется тѣсная связь между входящими въ составъ ткани клѣтками, остается неяснымъ, какимъ собственно образомъ идетъ этотъ скользящий ростъ. Это, однако, не должно затруднять насъ въ признаніи его существованія; наоборотъ,

даже тѣ изслѣдователи, которые прежде отрицали его наличность, высказываются теперь въ его пользу <sup>7)</sup>.

По даннымъ Натансона и Галльбауера <sup>6)</sup> процессы скользящаго роста могутъ наступать не только между отдѣльными клѣточными индивидами, но и между цѣлыми участками тканей. Такъ, напримѣръ, въ залитомъ въ гипсъ корнѣ послѣ его освобожденія начинаютъ быстро разрастаться центральная и периферическая паренхимы, между тѣмъ какъ система сѣтчатыхъ сосудовъ остается безъ перемѣны. При этомъ должно наступить скользяніе паренхимы вдоль по сосудистому пучку. Подобныя явленія, однако, повидимому не особенно распространены. Различная способность къ разрастанію граничащихъ другъ съ другомъ тканей приводитъ далеко не всегда къ скользящему

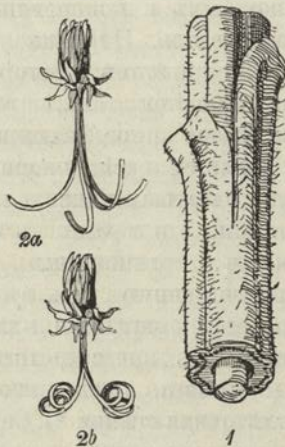


Рис. 90. 1. Кусокъ стебля подсолнечника (*Helianthus annuus*) съ отрѣзанными листьями; сердцевинный цилиндръ отдѣленъ отъ периферическихъ тканей при помощи пробочнаго сверла. 2. Цвѣтоножка одуванчика (*Tagahasim*), расщепленная двумя надрѣзами накрестъ, *a*—тогда же послѣ расщепленія, *b*—положенная въ воду.

росту ихъ, а вызываетъ явленіе напряженія, извѣстное подъ названіемъ напряженія тканей; оно обычно въ энергично разрастающихся молодыхъ тканяхъ у высшихъ, а также и нѣкоторыхъ низшихъ растений (шляпныхъ грибовъ).

Долевое напряженіе, типичное для растущихъ междоузлій, наимѣющихся внутри полости, легко демонстрировать, отдѣляя при помощи пробочнаго сверла отъ периферическихъ тканей сердцевину въ стебляхъ бузины, георгины или подсолнечника. Если вынуть сверло, цилиндръ сердцевины окажется длиннѣе, чѣмъ перифериче-

<sup>6)</sup> Nathansohn. 1898. Jahrb. wiss. Bot. 32, 671. Jost. 1901. Bot. Ztg. 59, 1. Strasburger. 1901. Jahrb. wiss. Bot. 36, 493. W. Hallbauer. 1909. Einfluss mechanischer Hemmung. Diss. Borna—Leipzig. Nordhausen. 1912. Flora 105.

<sup>7)</sup> Haberlandt. 1904. Physiol. Pflanzenanatomie. 3 Aufl., стр. 70.



ская трубка (рис. 90,1). Неопосредственное измѣненіе показываетъ, что трубка периферическихъ тканей нѣсколько сократилась, между тѣмъ какъ сердцевинный цилиндръ сталъ длиннѣе. Если изъ середины такого междоузлія вырѣзать пластинку въ нѣсколько миллиметровъ толщиной, ее можно легко разрѣзать въ продольномъ направленіи на полоски, заключающія одну какую либо опредѣленную ткань. Такимъ образомъ удастся уединить другъ отъ друга эпидермисъ, ткань коры, сердцевину и древесину и установить затѣмъ, путемъ непосредственнаго измѣненія, насколько каждая изъ этихъ тканей сокращается или удлиняется. Если обозначить первоначальную длину за 100, получаются, напримеръ, слѣдующія измѣненія въ длинѣ на матеріалѣ, вырѣзанномъ изъ стебля обыкновеннаго табака (*Nicotiana Tabacum* <sup>8)</sup>).

№ междоузлій, считая самое молодое = I	Измѣненія въ длинѣ полосокъ:			
	Эпидермиса.	Коры.	Древесины.	Сердцевины.
III—IV	— 2.9		— 1.4	+ 3.5
V—VI	— 2.9	— 1.3	— 0.8	+ 2.7
VII—IX	— 2.7	— 2.1	— 0.0	+ 3.4
X—XII	— 1.4	— 0.5	— 0.0	+ 3.4
XIII—XV	— 1.05	— 0.0	?	+ 4.0

Такимъ образомъ, одна лишь сердцевинная полоска оказывается вытянувшейся, всѣ же остальные ткани сокращаются. Иначе говоря, въ неповрежденномъ междоузліи сердцевина оказывается сдавленной (положительно напряженной), всѣ же другія ткани растянутыми (отрицательно напряженными). Особенно сильно напряженіе тягой въ эпидермальномъ слоеѣ, слабѣе оно въ корѣ и еще слабѣе въ древесинѣ; слѣдовательно, по отношенію къ эпидермису, кора оказывается напряженной положительно, точно такъ же, какъ по отношенію къ корѣ—древесина. По отношенію къ каждому расположенному ближе кънаружи слою его наружный сосѣдь напряженъ отрицательно, и, наоборотъ, къ расположенному ближе къ периферіи—положительно. Приведенная таблица даетъ одинъ изъ примѣровъ этого распредѣленія напряжений; прибавимъ еще, что максимальное, наблюденное Саксомъ, сокращеніе коры равнялось 5.9%, а максимальное удлиненіе сердцевины достигало 8.7%. Нетрудно вывести изъ нижеслѣдующихъ опытовъ, что это напряженіе тканей является слѣдствіемъ различнаго тургорнаго напряженія въ тканяхъ—антагонистахъ.

Если крестообразно расщепить конецъ стебля растенія двумя продольными надрѣзами, всѣ четыре участка изгибаются такъ, что сердцевина, удлиняясь подъ вліяніемъ своего положительнаго напряженія, оказывается занимающей выпуклую сторону ихъ. Если такой же опытъ

<sup>8)</sup> Sachs. Lehrb. d. Bot., 4. Aufl. 1874, стр. 768.



произвести съ какимъ либо полымъ стеблемъ, на примѣръ съ цвѣтоножкой одуванчика (рис. 90, 2), получатся такіе же изгибы, такъ какъ и здѣсь периферическія ткани напряжены отрицательно по отношенію къ лежащимъ конутри. Если такой, надрѣзанный на концѣ стебель положить въ воду, крутизна изгибовъ значительно увеличивается, такъ какъ клѣтки цвѣтоножки насыщаются водою и оказываются напряженными въ полной мѣрѣ. При этомъ изгибы надрѣзовъ у полыхъ внутри стеблей оказываются иногда настолько рѣзкими, что они загибаются на себя въ видѣ спирали (рис. 90, 2 b). Если же, наоборотъ, положить стебель тотчасъ же послѣ его раскальванія въ какой нибудь плазмолизирующій растворъ, величина изгибовъ начинает уменьшаться и нерѣдко можетъ перейти въ слабый, но явственно выраженный изгибъ въ противоположную сторону. Если же надрѣзанной стеблевой части дать полежать въ водѣ и лишь потомъ подвергнуть его плазмолизу, изгибы оказываются уже неустранимыми, такъ какъ они фиксируются въ процессѣ роста.

Познакомимся теперь съ распространеніемъ напряженія тканей. Его можно открыть указаннымъ образомъ и въ быстро растущихъ междоузліяхъ, и въ черешкахъ листьевъ. При переходѣ отъ органовъ растенія, активно вытягивающихся въ длину къ точкамъ роста мы встрѣтимся съ паденіемъ и полнымъ исчезаніемъ напряженія; наличность его дѣлается замѣтной лишь съ наступленіемъ дифференцировки въ тканяхъ. Во вполне возросшихъ органахъ его обычно также нѣтъ. Типичнымъ исключеніемъ являются такъ называемыя сочлененія у ряда листовыхъ органовъ, на примѣръ, у растеній семейства бобовыхъ и кислицевыхъ (*Leguminosae* и *Oxalideae*; сравни главу XXXII). Сочлененія эти представляютъ собой подушкообразныя вздутія, ясно замѣтныя, на примѣръ, у основанія каждаго изъ листиковъ обыкновенной фасоли. На поперечномъ разрѣзѣ такой подушечки рѣзко выступаетъ центральный сосудистый тяжъ (g на рис. 91), охваченный со всѣхъ сторонъ паренхиматической тканью. Если изъ такой подушечки вырѣзать продольную пластиночку, стремленіе коровой ея части къ растягиванію будетъ замѣтно уже по выпячиванію верхнихъ и нижнихъ поверхностей срѣзовъ, вначалѣ совершенно плоскихъ (рис. 91, 1). Если же отдѣлить слой коры отъ срединнаго сосудистаго тяжа, онъ изогнется, дѣлаясь вогнутымъ со внутренней стороны (рис. 91, 2, справа), а разрѣзанный вдоль на двѣ части этотъ коровой слой даетъ двѣ полоски, изогнутыя другъ къ другу своими выпуклыми сторонами (рис. 91, 2, слѣва). Слѣдовательно, особенно сильно напряженной является средняя часть коровой паренхимы.

Также и въ корнѣ можно наблюдать, на нѣкоторомъ разстояніи отъ точки роста иногда весьма значительныя напряженія тканей. Продольная пластинка, вырѣзанная изъ уже вполне выросшаго корня показываетъ стремленіе расшириться въ центральной своей части, а затѣмъ и въ периферическихъ зонахъ. Зона камбія оказывается напряженной отрицательно. Соответственно этому и получаютъ изгибы, если разрѣзать



такую пластинку вдоль на четыре отдѣльности (рис. 92). О слѣдствіяхъ стремленія камбіальной зоны къ сокращенію мы говорили уже на стр. 478. Вблизи точки роста корня въ распредѣленіи напряженія тканей не удается, впрочемъ, отмѣтить какой либо закономерности<sup>10</sup>).

Наряду съ напряженіемъ въ продольномъ направленіи необходимо отмѣтить и поперечное напряженіе тканей, особенно рѣзко проявляющееся въ тѣхъ частяхъ растительнаго тѣла, которыя нарастаютъ въ толщину. Если съ поперечнаго обрубка стебля снять по камбію коровое кольцо и попытаться затѣмъ приложить его на старое мѣсто, окажется, что оно стало уже черезчуръ узкимъ: кора, снятая съ древесины, сдается, сокращается въ поперечномъ направленіи.

Величина напряженности въ тканяхъ не представляетъ собой какой либо опредѣленной, постоянной величины; весьма часто удается отмѣтить любо-

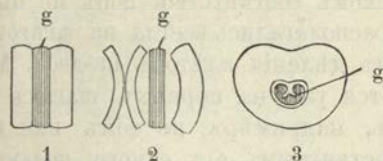


Рис. 91. Листовыя сочлененія фасоли (*Phaseolus*). По Саксу. 1—продольная пластинка, вырѣзанная изъ сочлененія, 2—она же, разрѣзанная на части, 3—поперечное сѣченіе сочлененія, *g*—сосудистый пучекъ.

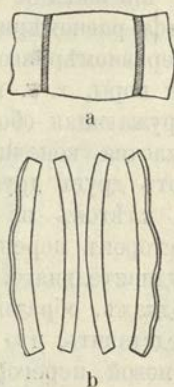


Рис. 92. Корень ворсянки (*Dipsacus*). По Де-Фризю. *a*—срединная продольная пластинка, *b*—она же, нѣсколько болѣе длинная и тонкая, разрѣзанная по мѣсту расположенія камбія и посерединѣ сердцевинки.

пытныя ея измѣненія періодическаго характера, какъ это подробно было изучено еще Краусомъ<sup>11</sup>). Максимумъ напряженія совпадаетъ съ ранними утренними часами, минимумъ со второй половиною дня. Такъ какъ эту періодичность, по всѣмъ вѣроятіямъ, необходимо свести къ воздѣйствію внѣшнихъ агентовъ, мы и не станемъ на ней останавливаться въ настоящей главѣ.

Подчеркнемъ, въ концѣ концовъ, что напряженное состояніе тканей принимаетъ значительное участіе въ приданіи прочности растительнымъ органамъ. Причины этого покоятся на томъ же, почему осмотическое напряженіе оболочки одиночной кѣтки придаетъ ей значительную долю прочности. Нужно думать, что къ этимъ биологическимъ соотношеніямъ и сводится все значеніе взаимнаго напряженія тканей въ расте-

<sup>9</sup>) Pollock, 1900. Bot. Gaz. 29, 25.

<sup>10</sup>) Kraus, 1881. Abh. Naturforsch. Ges. Halle 15, 1; 1895. Annales Jard. Bot. Paris 12, 210.



ни. Было время, когда посвящали много труда изслѣдованіямъ надъ напряженіемъ растительныхъ тканей, въ надеждѣ извлечь изъ нихъ рядъ выводовъ, цѣнныхъ для цѣлаго ряда физиологическихъ процессовъ. Однако, ожиданія эти далеко не осуществились; мы не станемъ, поэтому, останавливаться долѣе на этомъ и вернемся снова къ процессу дифференцировки клѣтокъ въ точкѣ роста.

Наряду съ формой клѣтокъ основное значеніе представляетъ и природа ихъ оболочекъ. Мы не можемъ здѣсь останавливаться на тѣхъ многообразныхъ отличіяхъ, которыя связаны съ химическими и физиологическими приспособленіями, и займемся исключительно лишь скульптурными признаками оболочекъ. Клѣточная стѣнка лишь крайне рѣдко утолщается равномерно на всей своей поверхности. Не перечисляя здѣсь формъ неравнобѣрнаго утолщенія, обратимъ вниманіе наше на такъ называемыя поры, т.-е. мѣста оболочекъ, остающіяся менѣе утолщенными, чѣмъ окружающая оболочка. Наиболѣе характерной чертой въ строеніи поръ является, конечно, то обстоятельство, что онѣ всегда точно соотвѣтствуютъ другъ другу въ своемъ расположеніи, такъ что у двухъ сосѣднихъ клѣтокъ на общей ихъ стѣнкѣ поры затянута общей для обѣихъ сторонъ перепоночкой. Въ такомъ соотвѣтствіи поръ не было бы ничего удивительнаго, если бы онѣ располагались всегда на клѣточныхъ перегородкахъ, образовавшихся путемъ дѣленія клѣтокъ на-двое. Можно себѣ представить, что поры намѣчаются уже на первыхъ шагахъ образованія новой перегородки, находясь, напримѣръ, въ томъ или иномъ соотношеніи къ нитямъ веретена, растянутымъ отъ одного полюса фигуры дѣленія къ другому. Оказывается, однако, что соотвѣтствіе поръ удерживается и на такихъ клѣточныхъ стѣнкахъ, которыя сочетаются другъ съ другомъ лишь вторичнымъ порядкомъ; какъ, напримѣръ, между млечниками и окружающими ихъ клѣтками, — а млечники разрастаются среди окружающей ихъ ткани путемъ скользящаго роста, — а затѣмъ и у такъ называемыхъ тиллъ<sup>11)</sup>. Какимъ же образомъ можетъ знать одна изъ клѣтокъ тилль, что сосѣдь ея образуетъ въ томъ или иномъ мѣстѣ поровое отверстіе? Нужно думать, что ходъ образованія поръ здѣсь нѣсколько иной: вначалѣ молодая перегородочка пробивается насквозь цѣлыми группами чрезвычайно тонкихъ отверстій, чрезъ которыя сообщаются другъ съ другомъ протопласты сосѣднихъ клѣточныхъ индивидовъ. Такія плазматическія черемычки или плазмодесмы, широко присущія тканямъ высихшихъ и нисшихъ растений и встрѣчающіяся также и въ животныхъ тканяхъ<sup>12)</sup>, играютъ, внѣ всякаго сомнѣнія, весьма значительную роль въ жизни растенія. Онѣ обуславливаютъ для клѣтокъ возможность широкаго обмѣна веществъ (сравни стр. 276) и служатъ путями передачи процессовъ раздраженія. Благодаря имъ все тѣло растенія, расчлененное перегородками на тысячи отдѣльныхъ ка-

<sup>11)</sup> Strasburger, 1901. Jahrb. wiss. Bot. 36, 493.

<sup>12)</sup> Kuhla, 1900. Bot. Ztg. 58, 29. Strasburger, 1901. Jahrb. wiss. Bot. 36. 493. A. Meyer, 1902. Bot. Ztg. 60, 139.



мерь, является, тѣмъ не менѣе, вполне связнымъ цѣлымъ. Во всякомъ случаѣ, существованіемъ плазмодесмъ гораздо лучше объясняется вполне единообразное реагированіе на внѣшнія раздраженія цѣлаго растенія, обуславливающее нерѣдко различную реакцію отдѣльныхъ его кѣлокъ.

Плазмодесмы нерѣдко пронизываютъ и сплошную, лишенную поровыхъ каналовъ перегородку; чаще же располагаются онѣ цѣлыми группами на перепонкахъ, затягивающихъ поры; мы глубоко убѣждены, что онѣ и являются руководящей причиной въ фактъ соответствія другъ другу поровыхъ каналовъ. Позаимствуемъ у Страсбургера рисунокъ кѣлки съ плазмодесмами (рис. 93 и 94).

Наряду съ тончайшими перемычками, представляемыми плазмодесмами, встрѣчаются также и болѣе грубыя плазматическія соединенія

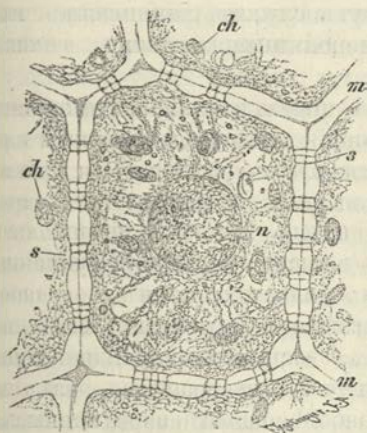


Рис. 93. Кѣлка коры омелы (*Viscum album*). Увел. 100. *n*—ядро, *ch*—хлоропласты, *s*—перепонка, затягивающая поры, пронизанная плазмодесмами, *m*—нѣскольکو взбухшая оболочка кѣлки. Изъ „Учебника для В. У. Заведеній“.

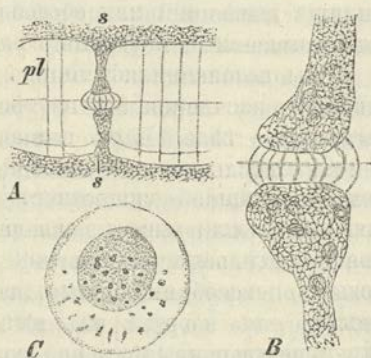


Рис. 94. Эндоспермъ пальмы „растительная слоновая кость“. (*Phytelephas*). А—поры *s* съ плазмодесмами въ затягивающей ихъ перепончкѣ, *pl*—изолированныя плазмодесмы. Увел. 375. В—пора при увеличеніи въ 1500 разъ. С—пора съ поверхности, увел. 1500. Изъ „Учебника для В. У. Заведеній“.

образующіяся послѣ растворенія крупныхъ участковъ въ перегородкахъ нѣкоторыхъ кѣлокъ, напримѣръ, ситовидныхъ трубокъ. Различіе отъ плазмодесмъ здѣсь, конечно, лишь количественнаго характера. Обычно, однако, противопоставляютъ ситовидныя трубки, въ качествѣ продуктовъ сліянія кѣлокъ другъ съ другомъ, отдѣльнымъ нормальнымъ кѣлкамъ, принимая, такимъ образомъ, что индивидуальность кѣлокъ является уже нарушенной благодаря особенной величинѣ получающихся при сліянїи перемычекъ. Сліянїе кѣлокъ наступаетъ также и при образованїи сосудовъ, причѣмъ сообщеніе между отдѣльными члениками ряда сосудобразующихъ кѣлокъ достигаетъ еще болѣе широкихъ размѣровъ.

Занявшись плазмодесмами и продуктами сліянія кѣлокъ, мы незамѣтно перешли отъ кѣлочныхъ оболочекъ къ кѣлочному содержанию, различное развитіе котораго обуславливаетъ значительное разнооб-



разі кліточныхъ формъ съ весьма различнымъ типомъ функціонированія. Укажемъ лишь, что въ элементахъ водопроводящей системы, такъ называемыхъ трахеяхъ или сосудахъ (стр. 110) живое содержимое образующихъ ихъ клітокъ исчезаетъ нацѣло, замѣщаясь водою и воздухомъ, между тѣмъ какъ у типическихъ въ своей индивидуальности кліткахъ на первый планъ выступаетъ то протоплазма со своими фізіологическими аппаратами, вродѣ хлоропластовъ, то вмѣстилище кліточного сока—вакуоля. Ближе входитъ въ разсмотрѣніе этихъ соотношеній намъ, конечно, нѣтъ нужды.

Отдѣльныя клітки сочетаются въ тѣлѣ растенія въ ткани, представляющія, обычно, одинаковое строеніе на большемъ или меньшемъ протяженіи. Рѣзко отличаются отъ нихъ такъ называемые идиобласты, вкрапленные поодиночкѣ въ окружающую ихъ гомогенной по структурѣ ткани. Примѣромъ идиобластовъ могутъ служить, на примѣръ, вмѣстилища выдѣленій или обособленныя склеренхимныя клітки, а также такъ называемые внутренніе волоски.

Мы познакомились теперь въ общихъ чертахъ съ происхожденіемъ внѣшняго расчлененія и внутренняго строенія сложно построеннаго растительнаго тѣла. Если ознакомиться затѣмъ съ функціонированіемъ отдѣльныхъ его частей, бросится въ глаза, что между ихъ строеніемъ и функціей существуетъ глубокая связь. Уже изъ первой части книги мы могли вывести заключеніе, что у высшаго растенія функціонированіе отдѣльныхъ его частей далеко не является такимъ же однообразнымъ и всеобъемлющимъ, какъ у одноклітнаго организма. Такъ, на примѣръ, въ корнѣ мы имѣемъ органъ, воспринимающій изъ почвы воду и растворенныя въ ней соли; воспріятіе это совершается, какъ мы видѣли, главнымъ образомъ благодаря работѣ исполнѣ определенныхъ, специализировавшихся клітокъ, корневыхъ волосковъ. Нѣтъ сомнѣнія, что клітки корневыхъ волосковъ оказываются особенно хорошо приспособленными къ своей функціи, благодаря громадному развитію поглощающей поверхности, способности срастаться съ частичками почвы и, наконецъ, благодаря выдѣленію ими определенныхъ растворяющихъ агентовъ. Поглощенные корнями вещества получаютъ непосредственное призмѣненіе обычно лишь въ наземныхъ органахъ растенія; въ связи съ этимъ развиваются въ центральной части корня особыя проводящія пучки, непосредственно сочетающіеся съ проводящими пучками стебля. Здѣсь мы имѣемъ дѣло съ сосудами, т.-е. съ кліточными индивидами, утратившими свое основное содержимое, протоплазму и представляющими, такимъ образомъ, лишь пустыя трубки, по полостямъ которыхъ струится токъ воды, какъ по трубамъ нашихъ водопроводовъ.

Совершенно иныя функціи несетъ зеленый листъ. Въ своихъ кліткахъ онъ заключаетъ хлорофиллъ, при помощи котораго синтезируются за счетъ углерода углекислоты углеводы. Для этого, какъ мы видѣли, необходима утилизація солнечнаго свѣта. Зеленый пигментъ листьевъ и оказывается подставленнымъ солнечнымъ лучамъ въ видѣ тонкаго слоя; мы имѣемъ полное право предполагать, что пластинчатая



форма листа является обусловленной его функцией<sup>13)</sup>. Ясно, что листъ долженъ представлять совершенно инныя вышнія очертанія, чѣмъ корень. Но съ увеличеніемъ поверхностныхъ его размѣровъ, при образованіи широкой, подставленной солнечнымъ лучамъ пластинки необходимо сочетаются измѣненія и другихъ функций—растеть, напимѣрь, испареніе воды. Въ связи съ этимъ въ листѣ оказывается чрезвычайно сильно развитой система водопроводящихъ трубокъ; вмѣстѣ съ тѣмъ, однако, чтобы процессъ испаренія не могъ достигъ такихъ размѣровъ, при которыхъ дальнѣйшее существованіе органа оказалось бы невозможнымъ, выработываются самыя разнообразныя приспособленія для защиты отъ испаренія, съ которыми мы уже имѣли случай познакомиться.

Третій органъ растенія, стебель, является какъ бы посредникомъ между листомъ и корнемъ: по нему переносятся воспринятые корнемъ изъ земли вещества вплоть до листовыхъ лабораторій и, наоборотъ, выносятся изъ листа и разносятся по тѣлу организма готовые ассимиляты. Вмѣстѣ съ тѣмъ на стеблѣ лежитъ задача выносить на себѣ всю тяжесть наземныхъ органовъ, какъ свою собственную, такъ и всѣхъ боковыхъ развѣтвленій. Затребованія въ прочности могутъ быть здѣсь чрезвычайно различны: стоитъ лишь сравнить крошечное однолѣтнее растеніе цыбульки (*Draaba vegna*) съ могучимъ многолѣтнимъ дубомъ. Мы знаемъ, что каждая живая клѣтка обладаетъ опредѣленной степенью прочности, благодаря напряженію ея оболочки осмотически дѣятельнымъ клѣточнымъ сокомъ; но прочность эта колеблется въ зависимости отъ большаго или меньшаго притока воды и въ жаркіе лѣтніе дни, напимѣрь, прочность органа, основанная на тургесценціи, быстро сводится къ нулю путемъ энергичнаго испаренія. Поэтому-то у всѣхъ сколько нибудь крупныхъ наземныхъ растений оказывается развитой особая механическая система тканей, сложенная изъ клѣтокъ съ толстыми стѣнками. Швенденеръ<sup>14)</sup> доказалъ, что эти склеренхимные механическіе элементы располагаются въ органахъ растенія именно такъ, какъ размѣстилъ бы ихъ искусный въ своемъ дѣлѣ инженеръ-строитель, чтобы съ наименьшей затратой матеріала получить наибольшій полезный эффектъ. Механическая система присуща, конечно, и листьямъ, и корнямъ, но элементы ея расположены тамъ уже иначе, чѣмъ въ стеблѣ, въ полномъ соотвѣтствіи съ иными для этихъ органовъ механическими затребованіями.

Въ нашемъ мимолетномъ обзорѣ мы ограничились примѣрами изъ числа вегетативныхъ органовъ, останавливаясь, при этомъ, на наиболѣе характерныхъ чертахъ ихъ строенія и функционированія. Полученный нами результатъ, однако, имѣетъ уже общее значеніе: вездѣ, куда бы мы не обратили нашего вниманія, строеніе растительныхъ органовъ является вполне „приспособленнымъ“ къ ихъ функции. Нѣтъ сомнѣнія, что

<sup>13)</sup> Саксъ (*Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie*, стр. 618) въ изящной формѣ вывелъ всѣ основныя черты организаціи высшихъ растений изъ главной ихъ функций—дѣятельности хлорофилла.

<sup>14)</sup> *Schwendener 1874. Das. mech. Prinzip im anat. Bau d. Monocotylen. Leipzig.*



и клѣтка обыкновенной водоросли также приспособлена къ ряду жизненныхъ функцій, но такъ какъ у нея всѣ функціи безъ исключенія выполняются однимъ и тѣмъ же клѣточнымъ индивидуумомъ, въ которомъ мы не умѣемъ различать болѣе тонкихъ его органовъ, намъ и не удается прослѣдить, насколько дѣйствительно полно здѣсь это приспособленіе.—Одинаково поразительны съ одной стороны тѣ удивительныя „дифференцировки“ въ строеніи высшаго растенія, которыя приводятъ къ необыкновенно цѣлесообразнымъ, „раздѣленіямъ труда“ и, съ другой, способность одиночно живущей клѣтки самостоятельно выполнять всѣ тѣ многообразныя функціи, для которыхъ высшимъ растеніемъ строятся сложные аппараты, состоящіе изъ миллионовъ клѣточныхъ недѣлимыхъ.

Съ раздѣленіемъ труда связано еще одно весьма важное для экономіи дифференцированнаго растенія слѣдствіе, на которое мы здѣсь и укажемъ. Останутся ли въ прочной взаимной связи двѣ, образовавшіяся путемъ дѣленія клѣтки водоросли, или разойдутся тотчасъ же послѣ дѣленія, для жизни ихъ почти безразлично; не то для цвѣтковаго растенія: здѣсь уже отдѣльныя его части, будутъ ли это макроскопическіе органы его, или лишь микроскопически мелкія клѣточные отдѣльности,—безразлично неспособны къ самостоятельному существованію. Отдѣленный отъ растенія листъ, напримѣръ, оторванной вихремъ, обреченъ на скорую гибель: онъ продолжаетъ синтезировать сложное органическое вещество, но гибнетъ, высыхая отъ недостатка воды. Корень оказывается способнымъ насасывать изъ почвы воду и минеральныя соли даже и послѣ удаленія наземной стеблевой части, но и онъ вскорѣ оказывается вынужденнымъ остановиться въ ростѣ вслѣдствіе недостатка въ органическомъ пластическомъ матеріалѣ. Изолированное склеренхимное волокно представляетъ собою, точно также какъ выдѣленный изъ организма сосудъ, неспособныя къ жизни и къ какимъ либо отправленіямъ образованія. Только сочетанныя въ одно общее цѣлое, способны правильно функционировать отдѣльныя части организма и лишь въ условіяхъ этой гармонической связи возможно преуспѣваніе этого цѣлага.

Съ этимъ сочетаніемъ связаны и характерныя соотношенія отдѣльныхъ частей другъ съ другомъ, такъ называемыя корреляціи, какъ необходимыя слѣдствія раздѣленія труда. Взаимныя корреляціи частей глубоко отзываются на внѣшней формѣ и обликѣ растительнаго организма (сравни главу XXVI).

На ряду съ приспособленіемъ къ опредѣленной функціи характерно выступаютъ и приспособленія къ окружающей средѣ. Растительное сообщество, заселяющее какое либо своеобразное мѣстообитаніе, отличается обыкновенно общими для всѣхъ его членовъ характерными отличіями, даже если они принадлежатъ къ различнымъ семействамъ, не связаннымъ другъ съ другомъ сколько нибудь близкимъ филогенетическимъ родствомъ. При ближайшемъ знакомствѣ оказывается обыкновенно, что общія всей мѣстной растительности черты въ строеніи являются цѣлесообразными, въ смыслѣ приспособленія организмовъ къ мѣстнымъ условіямъ обитанія. Такъ, напримѣръ, растенія пустынь, которымъ



приходится бороться съ недостаткомъ воды, снабжены безчисленными по разнообразію приспособленіями для защиты отъ испаренія: у нихъ относительно слабо развивается испаряющая поверхность, благодаря недоразвитію листьевъ и переносу ассимиляціонной функціи въ поверхностныя ткани стебля (кактусы, молочай); затѣмъ у нихъ значительно утолщается кутикула, оказываются погруженными въ ткань органовъ, ниже эпидермиса, устьичныя отверстія, а внѣшняя поверхность органовъ покрывается восковыми отложеніями или шубой волосковъ. Съ другой стороны, имъ свойственны различныя приспособленія, допускающія избыточное воспріятіе извнѣ воды, когда къ этому представится возможность.

Рѣзкую противоположность этимъ „ксерофитамъ“ представляютъ „гидрофиты“ (водяныя растенія), въ особенности тѣ изъ нихъ, которыя всю свою жизнь проводятъ во вполне погруженномъ въ воду состояніи; на нихъ мы остановимся прежде всего. Они способны воспринимать воду всею своею поверхностью и не подвержены опасности испаренія. Соотвѣтственно этому у нихъ отходитъ на задній планъ корень, какъ воспринимающій воду органъ; если и сохраняется намекъ на корневую систему, то она служитъ исключительно лишь для прикрѣпленія растенія ко дну водоема; вся водопроводящая система оказывается въ высшей степени редуцированной; кутикула чрезвычайно тонка и легко проницаема; нерѣдко также цѣликомъ исчезаетъ и механическая система. Зато сильно затрудненнымъ оказывается для погруженныхъ въ воду растительныхъ организмовъ ихъ газообмѣнъ. Единственнымъ источникомъ необходимыхъ для нихъ газовъ является омывающая ихъ вода и въ связи съ этимъ стоитъ, внѣ сомнѣнія, нерѣдко громадное увеличеніе поверхности ихъ листьевъ, раздѣченныхъ на безчисленное количество мелкихъ долекъ. Разрастающіеся въ илистомъ грунтѣ водоемовъ корни и корневища нуждаются въ притокѣ кислорода извнѣ, отъ выше, ближе къ атмосферѣ расположенныхъ слоевъ; съ этимъ связано полезное значеніе громаднаго развитія системы межкѣльных родовъ, характерныхъ для всѣхъ гидрофитовъ; устьичныхъ же отверстій, сквозь которыя у наземныхъ растений совершается весь газообмѣнъ, у водяныхъ нѣтъ вовсе.

Общеизвѣстно, что нѣкоторыя растенія могутъ произрастать какъ въ водной средѣ, такъ и на сушѣ, значительно отличаясь притомъ въ своемъ развитіи; наряду съ сухопутной формой можно отличать и формы водяныя. Такъ, напримѣръ, у земноводной гречихи (*Polygonum amphibium*) корневище даетъ въ водѣ длинныя, косо вверхъ поднимающіеся стебли, несущіе на верхней своей сторонѣ сидящія на длинныхъ черешкахъ листья съ сердцевидными при основаніи, широко ланцетовидными кожистыми пластинками, плавающими на поверхности водоемовъ; все растеніе, при этомъ, лишено волосковъ и совершенно гладко. На сушѣ стебли этой гречихи растутъ прямо вверхъ, узколанцетовидныя листья оказываются уже непосредственно сидячими, лишенными совершенно черешковъ, морщинистыми и снабженными отчасти волосатымъ покровомъ. Можно получить обѣ формы—и водяную и сухопутную



одновременно изъ двухъ побѣговъ одного и того же корневища.

Водяная форма лютика (*Ranunculus aquatilis*) отличается необыкновенно тонко разсѣченными листьями и длинными междуузліями; его сухопутная форма характерна короткими междуузліями и болѣе широкими листовыми дольками; въ особенности же рѣзки отличія въ анатомическомъ строеніи листьевъ водной и сухопутной формъ: воздушные листья упруги, несутъ на своей поверхности устьичныя отверстія и обладаютъ дорзивентрально расположенной ассимиляціонной тканью; водяные листья, наоборотъ,—съ лишенными собственной упругости дольками, безъ устьицъ и съ радіально расположенной ассимиляціонной тканью. И у этого растенія можно получить изъ стебля сухопутной формы непосредственно водную форму, культивируя, напримѣръ, его конецъ въ водѣ.—А такъ какъ—на этомъ мы, впрочемъ, не станемъ теперь останавливаться—и водяныя и сухопутныя формы имѣютъ очевидно цѣлесообразную для соотвѣтствующей имъ среды организацію, мы и имѣемъ здѣсь дѣло съ явленіями приспособленія, вѣрнѣе говоря самоприспособленія растенія къ условіямъ существованія. Здѣсь приспособленіе совершается подъ вліяніемъ одного или нѣсколькихъ внѣшнихъ факторовъ, въ другихъ случаяхъ, о которыхъ мы теперь не будемъ говорить, приспособленіе можетъ быть осуществлено по отношенію къ опредѣленной функціи, иногда совершенно новой, рѣзко отличной отъ тѣхъ, которыя являются обычными для того или иного растительнаго органа.

Наиболѣе интереснымъ изъ всего приведеннаго является фактъ, что растительный организм не представляетъ неподвижнаго, разъ навсегда зафиксированнаго облика, а оказывается въ значительной степени измѣнчивымъ. Одной изъ задачъ фізіологіи и является изысканіе причинъ этой измѣнчивости. Дѣйствительно, во многихъ случаяхъ и удалось связать измѣненія организма съ тѣми или другими внѣшними импульсами, какъ руководящими причинами; въ другихъ случаяхъ приходится также прибѣгать къ объясненію за счетъ существованія уже внутреннихъ, ближе намъ неизвѣстныхъ причинъ.—Было бы, однако, глубокой ошибкой думать, что на каждое измѣненіе во внѣшней средѣ растеніе тотчасъ же реагируетъ вполне цѣлесообразно. Весьма часто само рѣшеніе вопроса, является ли появляющееся измѣненіе формы растенія цѣлесообразнымъ или нѣтъ, оказывается въ высшей степени субъективнымъ. Для фізіолога, впрочемъ, вопросъ о цѣлесообразности отходить на задній планъ; для него цѣнно изыскать причину того или другого формообразованія, между тѣмъ какъ цѣль его представляетъ особый интересъ для біолога.

Но такъ какъ нерѣдко цѣлесообразность реакціи со стороны растительнаго организма бросается въ глаза, ее стали считать чѣмъ то особенно характернымъ для живого субстрата и въ связи съ этимъ и въ недавнее время вновь съ исключительнымъ интересомъ занялись вопросомъ, одинаковыя ли силы работаютъ въ мірѣ органическомъ (особенно въ процессахъ измѣненія формы) и въ мірѣ неорганическомъ, одина-



ковы ли приложимы къ нимъ законы, или же мы должны предполагать для организмовъ совершенно особыя соотношенія. Чтобы распутаться въ этой альтернативѣ, намъ придется забѣжать немного впередъ и воспользоваться выводами слѣдующей главы. Мы увидимъ, что каждое измѣненіе организма представляетъ собой процессъ, обусловливаемый не какой либо одиночной причиной, а всегда ихъ сложной совокупностью. Благодаря этому, всѣ эти явленія оказываются необыкновенно усложненными и возможность свести ихъ къ математически-механическому выраженію необыкновенно малой; это станетъ особенно ясно, если для сравненія взять нѣсколько примѣровъ изъ другихъ наукъ. Мы знаемъ, на примѣръ, что астрономы съ величайшей точностью вычисляютъ путь небеснаго тѣла, двигающагося на основаніи закона тяготѣнія около другого тѣла; но если на движеніе его воздѣйствуетъ еще и третье какое либо тѣло, то удастся установить его орбиту лишь чисто эмпирически, строго же математическое опредѣленіе ея становится уже недостижимымъ. Никто не сомнѣвается, конечно, что метеорологическія явленія совершаются согласно простымъ физическимъ законамъ; въ основѣ своей они и являются совершенно понятными, но полное объясненіе происхожденія каждаго метеора или же предсказаніе его заранѣе едва ли будетъ когда нибудь доступнымъ. Если поэтому, мы будемъ считать научно объясненнымъ лишь то, что поддается механическому учету, было бы, пожалуй, черезчуръ смѣлымъ надѣяться придти къ объясненію жизни съ физической точки зрѣнія.

Можно однако, какъ и въ метеорологіи, достигъ общаго, принципиальнаго пониманія. Впрочемъ, и въ неживой природѣ есть немало явленій, неподдающихся сведенію къ чисто механическому объясненію, какъ на примѣръ свойства тѣлъ. Индивидуальныя свойства элементовъ непостижимы и необъяснимы; еще менѣе объяснимо появленіе у соединений элементовъ новыхъ свойствъ, которыя нельзя вывести изъ сочетанія свойствъ входящихъ въ соединеніе тѣлъ. Едва ли, поэтому, мы имѣемъ право утверждать, что свойства живой матеріи принципиально отличны отъ свойствъ матеріи неживой; можно лишь сказать, что сущность ихъ остается для насъ одинаково непостижимой. Такимъ образомъ, нечего и думать о возможности объяснить явленія жизни съ чисто механической точки зрѣнія; самое большее, на что мы можемъ надѣяться, это подходить къ нимъ съ физикохимической стороны <sup>16)</sup>.

Нѣкоторыя явленія, съ которыми мы вскорѣ ближе познакомимся, приводятъ насъ къ попыткѣ провести сравненіе міра организмовъ не только съ запутанными комплексами процессовъ неорганическаго міра, но и въ совершенно иномъ направленіи. Въ смѣнѣ явленій въ организмѣ растенія намъ приходится постоянно различать импульсы внѣшняго и внутренняго происхожденія; лишь при совмѣстномъ ихъ воздѣйствіи оказывается возможнымъ развитіе организма или какая либо другая его

<sup>16)</sup> Albrecht 1901. Biol. Cbl 21, 79.



функция<sup>17)</sup>. Возьмемъ, напримѣръ, начинающій проростать бобъ. Проростаніе станется возможнымъ лишь тогда, когда налицо оказываются опредѣленные внѣшніе факторы: окружающая проростающее сѣмена среда должна имѣть опредѣленный химическій составъ, представляя сѣмени достаточный запасъ воды и кислорода; необходима, затѣмъ, достаточная температура и, наконецъ, во всякомъ случаѣ, на позднѣйшихъ степеняхъ развитія, и достаточное освѣщеніе. Значеніе внутреннихъ факторовъ ясно выступаетъ въ томъ, что при точно такихъ же внѣшнихъ условіяхъ нельзя вызвать проростанія у повидимому совершенно неизмѣненныхъ, но на самомъ дѣлѣ потерявшихъ отъ долгаго храненія всхожесть сѣмянъ, а затѣмъ и въ томъ, что изъ сѣмени боба разовьется всегда растеніе боба, изъ сѣмени же гороха совершенно иное, съ другими внѣшними признаками растеніе. Какую изъ этого длиннаго ряда причинъ считать за основную въ процессѣ развитія организма, остается задачей, подлежащей скорѣе субъективному разрѣшенію.

Работа нашихъ машинъ слагается также изъ взаимодействія внѣшнихъ и внутреннихъ причинъ. Специфичность дѣйствія аппарата зависитъ отъ расположенія составляющихъ его частей и лишь тогда, когда всѣ онѣ вполне планомѣрно сочетаются другъ съ другомъ, возможно ихъ правильное совмѣстное функціонированіе. Но для того, чтобы машина могла выполнить ту или иную работу, необходимо содѣйствіе и внѣшнихъ агентовъ, такъ, напримѣръ, въ паровой машинѣ паръ долженъ поступать подъ извѣстнымъ давленіемъ въ цилиндры. Поэтому нерѣдко и сравниваютъ организмы съ механизмами; сравненіе это можно провести еще дальше, если разобраться въ значенія каждаго изъ факторовъ для функціонированія тѣхъ и другихъ. И въ растеніи, и въ машинѣ можно отмѣтить рядъ факторовъ, дающихъ непосредственно живую силу для производимой работы и наряду съ ними и такіе, которые могутъ быть названы освобождающими причинами. Такимъ толчкомъ является, напримѣръ, открываніе крана, по которому паръ поступаетъ въ паровую машину; имъ же служитъ нажатіе собачки при выстрѣлѣ изъ ружья. Въ обоихъ случаяхъ необходимо мускульное усиліе, которое не стоитъ ни въ какихъ соотношеніяхъ съ вызываемой имъ работой механизма; это усиліе даетъ возможность проявиться существовавшему уже раньше запасу энергіи, вылившись въ тотъ или иной видъ работы. Эта работа выполняется въ первомъ случаѣ силой расширенія пара, въ другомъ — пружиной, заставляющей падать курокъ, а затѣмъ давленіемъ газовъ, получающихся при сгараніи пороха. Въ растительной экономіи извѣстно сравнительно мало случаевъ, когда внѣшніе факторы непосредственно являются источниками необходимой для внутреннихъ процессовъ энергіи; такимъ, напримѣръ, служитъ солнечный свѣтъ въ процессѣ ассимиляціи углекислоты, сахаръ при питаніи гетеротрофныхъ растеній; въ громадномъ большинствѣ случаевъ импульсы внѣшняго міра играютъ роль лишь освобождающихъ причинъ, „раздраженій“, какъ

<sup>17)</sup> Cf. Bernard. Leçons sur les phénomènes de la vie. Paris, 1878.



обычно говорят<sup>18)</sup>, а работа обуславливается наличием энергии, накопленной в тѣлѣ организма. Особенно часто бываетъ, что вызванное какимъ либо раздражителемъ явленіе даетъ толчокъ къ другому процессу и т. д., такъ что между начальнымъ импульсомъ и конечнымъ результатомъ располагается длинная цѣль промежуточныхъ реакцій, совершенно такъ же, какъ и при стрѣльбѣ—между нажатіемъ собачки и попаданіемъ пули въ мишень. Растеніе оказывается, такимъ образомъ, до извѣстной степени „заряженнымъ“; организмъ его готовъ отвѣтить на толчокъ извнѣ переводомъ въ активное состояніе потенциально накопленной энергии.

Дальнѣйшее, весьма важное сходство организмовъ съ механизмами заключается въ способности ихъ къ саморегулировкѣ. Точно такъ же, какъ и въ паровой машинѣ регуляторъ умѣряетъ черезчуръ быстрый ея ходъ, такъ и у организмовъ мы на каждомъ шагѣ находимъ явленія регулировки; напомнимъ хотя бы объ явленіяхъ регулировки при выдѣленіи діастаза (глава XV).

Не мало, однако, и коренныхъ различій между организмами и механизмами. Укажемъ сначала на значительно большую сложность организмовъ; конечно, это отличіе не можетъ создать какихъ либо принципиальныхъ трудностей для сравненія.

Возвращаясь къ нашему сравненію организма съ заряженнымъ ружьемъ, мы должны теперь отмѣтить, что примѣръ этотъ очень далекъ отъ того, чтобы привести сколько нибудь подходящую къ сущности организмовъ параллель. Въ ружьѣ мы имѣемъ лишь одну единственную освобождающую причину и одну реакцію на этотъ толчокъ; организмъ же оказывается способнымъ реагировать на безчисленное количество импульсовъ, приводящихъ къ самымъ разнообразнымъ реакціямъ. Существенное отличіе состоитъ въ томъ, что основной функціей растительной машины является построение ея собственнаго тѣла, ея развитіе и дальнѣйшее размноженіе, между тѣмъ какъ машинъ, способныхъ къ росту и размноженію еще неизвѣстно. Наконецъ, мы знаемъ, что машина производитъ опредѣленную цѣлесообразную работу потому, что постройка ея была дѣломъ человѣка; о происхожденіи же цѣлесообразной постройки организмовъ могутъ быть лишь болѣе или менѣе остроумныя догадки.

Подводя итогъ сказанному, мы придемъ къ слѣдующему: причины жизни въ существѣ своемъ остаются еще совершенно невыясненными; мы не знаемъ ни веществъ, ни силъ, свойства которыхъ являлись бы специфическими для явленій жизни. Точно такъ же не удастся доказать, что въ организмахъ являются активно дѣйствующими другія вещества и инныя силы, чѣмъ въ неживомъ мірѣ. На этомъ констатированіи своего незнанія и долженъ, по нашему мнѣнію, остановиться точный естествоиспытатель, такъ какъ нагроможденіе гипотезъ,

<sup>17)</sup> Pfeffer, 1893. Die Reizbarkeit der Pflanzen (Verhandl. d. Gesellschaft deutscher Naturf. u. Aerzte).



въ особенности въ такихъ основныхъ вопросахъ, легко приносить существенный вредъ наукѣ. Тотъ, кѣмъ руководить убѣжденіе, что міръ организмовъ является лишь суммою весьма сложныхъ химическихъ и физическихъ процессовъ, невольно станеть закрывать глаза на явленія, не укладывающіяся въ рамки его теоріи; если же принять за доказанное, что сущность организованныхъ существъ начинается лишь тамъ, гдѣ кончается физика и химія, легко прійти къ тому, чтобы, отбросивъ кропотливую работу точнаго изслѣдованія, заняться у письменнаго стола спекуляціями, сравнительно легко приводящими къ богатой, казалось, жатвѣ<sup>18)</sup>. Не можетъ быть, однако, сомнѣнія, что весь ходъ впередъ физиологіи растений обусловленъ исключительно лишь физико-химическими экспериментальными изслѣдованіями, но никакъ не философскими спекуляціями.

#### ГЛАВА XXIV.

### Внѣшніе факторы роста и формообразованія: свѣтъ и тепло.

Внѣшній обликъ растенія обусловливается длиннымъ рядомъ факторовъ, которые можно разбить на двѣ основныя группы: съ одной стороны, факторы внутренніе, коренящіеся въ самомъ организмѣ, а съ другой—внѣшніе, воздѣйствующіе на растенія изъ окружающей среды. Въ природѣ обѣ эти группы оказываются всегда тѣсно комбинированными другъ съ другомъ и всякое проявленіе жизнедѣятельности растенія совершается непремѣнно подъ общимъ ихъ воздѣйствіемъ; однако, чтобы удобнѣе въ нихъ разобраться и ярче подчеркнуть ихъ значеніе, придется въ послѣдующемъ изложеніи расчленивъ ихъ другъ отъ друга. Въ группѣ внѣшнихъ факторовъ, которыми мы теперь займемся, можно отдѣлитель чисто физико-химическія воздѣйствія окружающей неорганической среды отъ сложныхъ „соціальныхъ“ воздѣйствій, исходящихъ отъ сосѣднихъ организмовъ.

Намъ уже приходилось изучать зависимость тѣхъ или другихъ жизненныхъ процессовъ (дыханія, ассимиляціи и т. п.), отъ ряда внѣшнихъ агентовъ; теперь передъ нами встаетъ задача познакомиться съ

<sup>18)</sup> Изъ литературы вопроса о возможности объясненія жизни укажемъ: Albrecht, 1901. *Biol. Cbl.* 21, 97. Bütshli 1901. *Mechanismus und Vitalismus*. Leipzig. Claussen, 1901. *Jahrbuch d. hamburg. wiss. Anstalten* 18. Driesch, 1901. *Die organischen Regulationen*. Leipzig; 1905, *Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre*. Leipzig. Hertwig, 1897. *Mechanik und Biologie*. Jena.—1906. *Allg. Biologie*. Jena. Nägeli, 1860. *Beiträge wiss. Bot.* 2, 46. Reinke, 1901. *Einleitung in die theoretische Biologie*. Berlin. G. Wolff, 1902. *Mechanismus und Vitalismus*. Leipzig.



воздѣйствіемъ ихъ на процессы роста; мы не станемъ, однако, ограничиваться однимъ только ростомъ, а постараемся изучить вліяніе внѣшняго міра съ его импульсами на явленія жизни вообще.

Вмѣстѣ съ тѣмъ мы не станемъ заботиться о сколько нибудь полномъ перечисленіи отмѣченныхъ до сихъ поръ результатовъ воздѣйствія каждаго изъ факторовъ; мы ограничимся лишь нѣсколькими характерными примѣрами, не пытаясь охватить въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ сразу весь циклъ явленія роста организма; въ одномъ случаѣ насъ больше будетъ интересовать ростъ эмбриональный, въ другомъ—вытягиваніе органовъ въ длину или внутренняя дифференцировка и т. д.

Всѣ вообще внѣшніе факторы могутъ быть раздѣлены на дѣйствующіе непосредственно и посредственно<sup>1)</sup>. Прямое воздѣйствіе, при которомъ внѣшний факторъ непосредственно доставляетъ энергію для воспроизведенія того или другого процесса въ организмѣ, принадлежитъ къ числу сравнительно рѣдкихъ явленій; почти всегда встрѣчаемся мы лишь съ непрямими воздѣйствіями: внѣшний агентъ играетъ роль раздражителя, вызывая рядъ процессовъ, осуществляющихся за счетъ тѣхъ запасовъ энергіи, которые оказываются накопленными въ самомъ растеніи. Прямымъ слѣдствіемъ давленія является, на примѣръ, измѣненіе цилиндрической формы врастающаго въ узкую щель корня на эллиптическую въ поперечномъ разрѣзѣ; наоборотъ, подъ вліяніемъ раздраженія механическими силами происходитъ разрастаніе прищѣпокъ дикаго винограда (*Ampelopsis*), образующихъ при соприкосновеніи съ твердымъ тѣломъ особыя присоски, плотно прикладывающіяся ко всѣмъ неровностямъ субстрата и прочно пристающія къ нему благодаря выдѣленію особаго клейкаго вещества. Разрастанія эти являются результатомъ сложной дѣятельности камбія, корового и эпидермального слоевъ<sup>2)</sup>.

Въ ряду раздражителей мы выдѣлимъ группу безусловныхъ или формально необходимыхъ; воздѣйствіе ихъ абсолютно неизбѣжно для того, чтобы могло вообще осуществиться развитіе растительнаго организма; они, слѣдовательно, принадлежатъ къ числу жизненныхъ условій. Но наряду съ ними есть немало и такихъ раздражителей, которые уже не являются безусловно необходимыми, но могутъ, тѣмъ не менѣе, играть весьма крупную роль въ жизни растенія. Раздраженія вызываютъ или ускореніе, или замедленіе скорости роста, являясь, такимъ образомъ, сравнительно эфемерными по своему эффекту агентами; или же они вводятъ явленія роста и формообразованія во вполне опредѣленныя рамки (раздраженія формативныя), отзываясь на величинѣ, числѣ, расположеніи, симметріи и полярности органовъ. Въ простѣйшихъ случаяхъ явленія раздраженія несутъ съ собой измѣненія количественнаго характера, въ болѣе же сложныхъ—и качественного.

<sup>1)</sup> Сравни Pfeffer. Physiologie II, стр. 85.

<sup>2)</sup> Lengerken, 1885. Bot. Ztg. 43, 337.



Начнем съ вліянія температурныхъ условій. Отмѣтимъ прежде всего, что ростъ организма, да вообще и всѣ его жизненные явленія протекаютъ лишь въ предѣлахъ опредѣленныхъ температурныхъ рамокъ. Уже изъ данныхъ повседневной жизни ясно, что рамки эти далеко не одинаковы для различныхъ растений; точные научные опыты подтверждаютъ это. Какъ и для различныхъ жизненныхъ отправленій организма, и для роста можно установить три основныхъ кардинальныхъ температурныхъ точки, минимумъ, максимумъ и лежащій между ними оптимумъ<sup>3)</sup>. Водоросли арктическихъ морей и нѣкоторыя лишайники растутъ, повидимому, и при температурахъ ниже нуля; для большинства прѣсноводныхъ водорослей температурный минимумъ лежитъ около нуля или немного выше. Изъ міра высихихъ укажемъ на сѣмена пшеницы (*Triticum vulgare*) и горчицы (*Sinapis*), начинающія прорасти уже около нуля, между тѣмъ какъ фасоль (*Phaseolus*) требуетъ для начала роста—9°, огурецъ (*Cucumis sativus*)—уже почти 16°, бациллъ бугорчатки (туберкулеза) даже 30°, а бактеріи-теплолюбы (термофилы) начинаютъ расти лишь при болѣе высокихъ температурахъ (40° по даннымъ Каттерина, 45° по даннымъ Георгевича)<sup>4)</sup>. По всей вѣроятности, температурный максимумъ для большинства морскихъ водорослей лежитъ сравнительно низко; къ сожалѣнію, въ этомъ направленіи недостаетъ изслѣдованій надъ обитателями холодныхъ морей. Для прѣсноводной водоросли *Hydrurus* приводится очень низкая цифра въ 16°, между тѣмъ какъ для большинства сухопутныхъ растений точка эта лежитъ между 30 и 45°; лишь у суккулентовъ, выносящихъ 50—52° (сравни стр. 78), ростъ можетъ идти и при этихъ феноменально высокихъ температурахъ. Однако, въ субстратахъ, самонагрѣвающихся благодаря процессамъ самоброженія, могутъ развиваться термофилы съ температурнымъ максимумомъ въ 70° и выше<sup>5)</sup>; встрѣчающіяся въ естественныхъ горячихъ источникахъ водоросли не способны, повидимому, выносить столь высокихъ температуръ<sup>6)</sup>; впрочемъ, Георгевичъ<sup>4)</sup> приводитъ для одного изъ бациллоу, живущихъ въ горячихъ ключахъ, высшую точку въ 78°, опредѣленную имъ въ условіяхъ искусственной культуры, между тѣмъ какъ въ природѣ бациллъ этотъ способенъ размножаться даже при 83°. Вообще говоря, обѣ крайнія кардинальныя точки лежатъ сравнительно низко у организмовъ съ холодными мѣстообитаніями, и, наоборотъ, высоко у тѣхъ, которые приспособились къ существованію въ теплыхъ, сравнительно, условіяхъ (къ этому типу организмовъ относятся и паразиты теплокровныхъ животных); разстояніе между крайними точками мѣняется въ широкихъ предѣлахъ, равняясь у водоросли *Hydrurus*

<sup>3)</sup> Примѣры взяты по большей части изъ Физиологии Пфеффера.

<sup>4)</sup> Catterina 1904. Centr. Bakt. (II), 12, 353. Georgewitch 1910. Centr. Bact. (II) 27, 150.

<sup>5)</sup> Catterina 1904, смотри сноску 4. Mische 1907. Die Selbsterhitzung des Heus. Jena.

<sup>6)</sup> Löwenstein 1903. Ber. Bot. Ges. 21, 317.



лишь 16°, у большинства растений достигая 30 — 40, а у некоторых кактусовъ даже свыше 50 градусоѡ. Само собой понятно, что потребность въ теплѣ, получающая свое выраженіе въ положеніи температурнаго минимума и максимума, представляетъ собой факторъ основного значенія для распредѣленія растений на земной поверхности. Положеніе этихъ точекъ не нужно, однако, считать безусловно неизмѣннымъ, такъ какъ и у высшихъ растений, а въ особенности у бактерий удалось ихъ, до извѣстной степени, перемѣщать. Такъ, напримѣръ, Дьедонне <sup>7)</sup> перемѣстил путемъ постепеннаго приученія температурный минимумъ для сибиреязвеннаго бацилла (*Bacillus anthracis*) съ 12 — 14° до 10°, а для *Bacillus fluorescens* поднялъ температурный максимумъ съ 35 на 41,5° С. Установлено также, что положеніе кардинальных точекъ существенно зависитъ отъ различныхъ иныхъ факторовъ, вродѣ условий питанія, свѣта, доступа кислорода и т. п. <sup>8)</sup>. Возможенъ, напримѣръ, случай, когда удаленіе изъ питательной среды какого-либо продукта жизнедѣятельности обуславливаетъ возможность дальнѣйшаго роста грибка при температурѣ, являвшейся въ прежнихъ условіяхъ максимальной <sup>9)</sup>. Наряду со специфическими для разныхъ организмовъ отличіями существуютъ характерныя различія въ отношеніи къ температурѣ отдѣльныхъ органовъ одного и того же растенія, равно какъ и отдѣльныхъ стадій его развитія. У многихъ нашихъ весеннихъ цвѣтовъ развитіе цвѣточныхъ органовъ совершается при гораздо болѣе низкихъ температурахъ, чѣмъ остальныхъ вегетативныхъ органовъ, такъ что послѣдніе развиваются лишь тогда, когда цвѣты уже успѣли отцвѣсть (мать—и—мачеха (*Tussilago*), крокусы, вишня и т. п.). У *Penicillium* споры проростають въ предѣлахъ отъ 1,5 до 43° С, дальнѣйшее разрастаніе мицелія оказывается возможнымъ между 2,5 и 40° С, а спорообразование уже между 3 и 40° С <sup>10)</sup>. Для образованія черенками корней необходима, обыкновенно, сравнительно высокая температура; сами же корни обычно обладаютъ болѣе низко расположенными температурными точками, чѣмъ стебли. По Гейн и ху <sup>11)</sup> изолированная ткань сердцевины продолжала расти еще и при 0°, между тѣмъ какъ неповрежденный стебель останавливается въ ростѣ уже значительно раньше.

Въ предѣлахъ крайнихъ температурныхъ границъ далеко не всѣ температуры одинаково благоприятны для растенія. По даннымъ скорости роста нетрудно установить, что сначала, по мѣрѣ повышенія температуры, намѣчается ускореніе роста, смѣняющееся затѣмъ его угнетеніемъ. Если графически изобразить зависимость пророста отъ температурныхъ условій, получится кривая, сначала поднимающаяся, а затѣмъ вновь падающая; высшая точка этой кривой замѣняетъ собой тем-

<sup>7)</sup> По Пфефферу (*Pfeffer, Physiologie II, 91*).

<sup>8)</sup> Сравни *Pfeffer Physiologie II, стр. 91*.

<sup>9)</sup> *Balls 1908. Annals, 22, 557*.

<sup>10)</sup> *Wiesner 1873. Sitzungsber. Wien. 67, I, 9*.

<sup>11)</sup> *Heinich 1908. Jahrb. wiss. Bot. 45, 207*.



пературный оптимумъ роста; точка эта лежитъ то посерединѣ между крайними кардинальными, то ближе къ одному или другому изъ этихъ пунктовъ. Нерѣдко кривая роста оказывается почему-то крайне неправильной, какъ видно, на примѣръ, изъ слѣдующаго ряда цифръ <sup>12)</sup>.

Длина корешковъ проростка маиса ( <i>Zea</i> ) въ теченіе 48 час.						
Температура въ градусахъ Цельсія . . .	17.2	26.2	33.1	34.0	41.5	42.5
Миллиметры . . . . .	2.5	24.5	39.0	55.0	25.2	5.9

Согласно неопубликованнымъ еще изслѣдованіямъ Эрнста Фогта зависимость между ростомъ корня и температурой выражается въ слѣдующемъ видѣ:

Приростъ корешка лупина (*Lupinus luteus*) въ миллиметрахъ въ теченіе 24 часовъ (на вторыя сутки отъ начала проростанія).

Темпер. въ град. С. . . . .	0.5	5.0	7.5	10.0	15.0	20.0	22.5	25.0	27.5	30.0	32.5	35.0	37.5	40.0	42.5
Миллиметры прироста . . . . .	0.6	1.5	2.4	3.7	9.1	15.6	18.2	25.8	29.4	30.8	29.9	19.4	10.9	7.1	4.4

При переходѣ температуры за максимальную точку ростъ мало-помалу останавливается, но жизнь растенія еще не подвергается прямой опасности; организмъ впадаетъ въ состояніе, обозначаемое названіемъ „теплого оцѣпененія“; способность же къ росту въ предѣлахъ, ограниченныхъ крайними температурами, получаетъ названіе „термотонуса“. Превышеніе максимума на 1—2 градуса оказывается уже вреднымъ и при достаточной продолжительности воздѣйствія приводитъ къ отмиранію растенія; между тѣмъ какъ *Penicillium*, на примѣръ, можетъ выносить въ теченіе длиннаго ряда дней температуру, превышающую на градусъ максимальную, многія цвѣтковые растенія выносятъ такой ультра-максимумъ лишь въ теченіе 1—1½ часовъ <sup>13)</sup>. Чѣмъ рѣзче выражена ультра-максимальная температура, тѣмъ скорѣе и наступаетъ смерть организма. Само собой понятно, что и въ положеніи температурной точки, вызывающей отмираніе растенія наблюдаются также весьма крупныя колебанія <sup>13а)</sup>, тѣмъ болѣе, что она находится въ непосредственной связи съ точкою температурнаго максимума для явленій роста. Такъ, на примѣръ, специфическія отличія выражаются въ томъ, что бобы (*Vicia Faba*) отмираютъ уже при 35° С, рожь (*Secale*) лишь при 44° С, а нѣкоторыя другія растенія только при 50° С <sup>14)</sup>. Различное отношеніе органовъ одного и того же растенія можетъ быть иллюстрировано данными Лейтгеба <sup>15)</sup>, по которымъ въ листьяхъ

<sup>12)</sup> Sachs, *Experimentalphysiologie*.

<sup>13)</sup> Hilbrig 1900. *Einfluss supramaximaler Temperaturen auf das Wachstum*. Diss. Leipzig.

<sup>13а)</sup> Иногда температурною точкою, вызывающей отмираніе, считаются тѣ высокія или низкія температуры, при которыхъ немедленно наступаетъ смерть организма; при болѣе долгомъ воздѣйствіи смерть наступаетъ обычно и при температурахъ, еще далеко не столь крайнихъ.

<sup>14)</sup> Sachs 1864. *Flora*. 47, 8.

<sup>15)</sup> Leighteb 1886. *Mitt. aus dem Bot. Inst. Graz*. 1, 123.



*Galtonia* можно убить нагреваніемъ до  $50^{\circ}$  С въ теченіе 10 минутъ всѣ клѣтки мякоти за исключеніемъ клѣтокъ замыкающихъ устьица, остающихся живыми. Кромѣ того, различныя стадіи покоя растительныхъ организмовъ, прежде всего споры бактерій, а затѣмъ и сѣмена (у люцерны, напр. <sup>16)</sup>), оказываются въ высшей степени нечувствительными къ температурнымъ условіямъ: ихъ можно подвергать, безъ вреда для нихъ, температурѣ кипящей воды, конечно, не чрезчуръ долго.

Всѣ вообще части растеній, способныя выносить высыханіе, оказываются въ сухомъ состояніи сравнительно стойкими по отношенію къ высокимъ температурамъ. Въ сухомъ воздухѣ легко выносятся нагреваніе до  $100 - 145^{\circ}$  С такіе объекты, какъ сѣмена, споры, слоевища мховъ и лишайниковъ. О причинахъ смерти отъ высокой температуры мы знаемъ также мало, какъ и о причинахъ термотонуса <sup>17)</sup>; не нужно, во всякомъ случаѣ, думать, что дѣло здѣсь сводится исключительно лишь къ свертыванію живого бѣлка <sup>17a)</sup>, какъ, впрочемъ, обычно и принимается; противъ этого предположенія говорить уже то, что смерть отъ высокихъ температуръ наступаетъ иногда еще тогда, когда о свертываніи бѣлка не можетъ быть и рѣчи.

Наряду съ супрамаксимальной температурой угнетающимъ образомъ на ростъ дѣйствуютъ и инфраминимальныя, приводя прежде всего къ состоянію оцѣпенѣнія отъ холода. Одни растенія при долго продолжающемся оцѣпенѣніи отъ холода погибаютъ отъ такъ называемаго „вымерзанія“, другія же могутъ пребывать въ этомъ состояніи цѣлыя мѣсяцы и даже годы. Такъ, у термофильныхъ бактерій и грибовъ наступаетъ отмираніе клѣтокъ уже въ условіяхъ обыкновенной комнатной температуры <sup>18)</sup>, у нѣкоторыхъ тропическихъ растеній <sup>19)</sup> нѣсколько выше нуля, обычно же значительно ниже точки замерзанія воды. Въ случаѣ охлажденія тургесцирующихъ органовъ, въ нихъ должно, при достаточномъ пониженіи температуры, наступить образованіе льда; оказалось приэтомъ <sup>20)</sup>, что многія растенія бывають убитыми низкими температурами лишь въ томъ случаѣ, когда въ тканяхъ ихъ образуется ледъ; такъ, напримѣръ, если воспрепятствовать образованію льда, растеніе выноситъ безъ вреда —  $2^{\circ}$  С, погибая уже при —  $1^{\circ}$  С., если только въ тканяхъ его образуется ледъ. Ту же картину даютъ намъ и плѣсневые грибки <sup>21)</sup>. Въ этихъ случаяхъ, очевидно, смерть организма стоитъ въ непосредственной связи съ образованіемъ льда. Тѣмъ любо-

<sup>16)</sup> Schneider-Orelli 1910. Flora 100, 305.

<sup>17)</sup> A. Meyer 1906. Ber. Bot. Ges. 24, 340.

<sup>17a)</sup> Утвержденія Лепешкина (Lepeschkin 1912. Ber. Bot. Gesell. 30, 703), что смерть отъ высокой температуры связана всегда съ коагуляціей протоплазмы, далеко не вполне убѣдительно.

<sup>18)</sup> Noak 1912. Jahrb. wiss. Bot. 51, 593.

<sup>19)</sup> Molisch 1897. Untersuchungen ueber das Erfrieren der Pflanzen. Jena.

<sup>20)</sup> Müller-Thurgau 1886. Landw. Jahrb. 15, 453. Molisch 1897, смотри сноску 19. Voigtlaender 1909. Cohn's Beitr. Z. Biolog. 9, 359.

<sup>21)</sup> Bartetzko 1909. Jahrb. wiss. Bot. 47, 55.



пытнѣе является фактъ, что цѣлый рядъ растительныхъ организмовъ, вродѣ нашихъ деревьевъ и многихъ, продолжающихъ вегетировать даже и зимой, сорныхъ травъ (*Stellaria media*, *Senecio vulgaris*) легко переносятъ полное замерзаніе и наступающее затѣмъ оттаиваніе, повторяемое другъ за другомъ даже нѣсколько разъ. Охлаждая все сильнѣе и сильнѣе, можно, въ концѣ концовъ, убить и замороженные объекты, такъ что, вообще говоря, для каждой тургеспирующей клѣтки есть предѣлъ охлажденія, за которымъ ее ждетъ гибель. Весьма вѣроятно, что въ большинствѣ случаевъ основную роль играетъ потеря органами воды, необходимо связанная съ процессомъ образованія ледяныхъ кристалловъ; а такое высыханіе лишь до извѣстной степени можетъ быть безвреднымъ для большинства растений. Во всякомъ случаѣ несомнѣнно, что бѣдные водою органы, вродѣ сѣмянъ и споръ, не погибаютъ подъ воздействиемъ даже наиболѣе низкихъ изъ извѣстныхъ температуръ; ихъ можно безъ вреда выдерживать въ теченіе пяти дней при  $-200^{\circ}$  C <sup>22)</sup> и даже въ теченіе короткаго времени при  $-250^{\circ}$  C <sup>23)</sup>. Согласно изслѣдованіямъ Меца <sup>24)</sup> вымерзаніе всѣхъ выносящихъ замерзаніе (т. е. образованіе льда въ тканяхъ) растений зависитъ не отъ потери воды тканями, такъ какъ у нихъ смерть наступаетъ обычно при температурѣ, значительно болѣе низкой, чѣмъ та, при которой вся вода оказывается выдѣлившейся въ видѣ льда. Въ противоположность Мюллеръ—Тургау, констатировавшему постоянное увеличеніе количества льда вмѣстѣ съ пониженіемъ температуры, Мецъ старается доказать, что при  $-6^{\circ}$  C. вся вода уже переходитъ въ твердое состояніе; дальнѣйшія изслѣдованія должны показать, такъ ли это на самомъ дѣлѣ <sup>24а)</sup>. По Мецу образованіе льда въ тканяхъ растенія является для него выгоднымъ процессомъ, такъ какъ ледъ обладаетъ меньшей теплопроводностью и при образованіи своемъ выдѣляетъ значительное количество тепла. Жирныя масла, столь нерѣдкія въ теченіе зимняго періода въ тканяхъ многихъ деревьевъ, предупреждаютъ, по Мецу, переохлажденіе клѣточного сока, вызывая своевременное образованіе льда и отдавая, такимъ образомъ, моментъ охлажденія растенія до точки, съ которой связано вымерзаніе, т. е. смерть отъ холода. Весьма вѣроятно, что въ такой сложной системѣ, какъ протоплазма, охлажденіе можетъ приводить къ весьма разнообразнымъ результатамъ. Возможно, что ближайшей причиной смерти является далеко не всегда одно и то же явленіе, вродѣ, на-

<sup>22)</sup> Brown and Escombe 1895. Proc. R. Soc. 62, 160.

<sup>23)</sup> Vesquere 1910. Compt. rend. 150. 1437. Dyer 1899. Proc. R. Soc. 65, 362.

<sup>24)</sup> Mez 1905. Flora 94, 89.

(1907 \*<sup>24а)</sup>) Критическое разсмотрѣніе работы Меца Максимовымъ (Извѣстія Лѣсного Института, XXV) показало, что теорія его основана на рядѣ экспериментальныхъ и теоретическихъ ошибокъ и, слѣдовательно, должна быть признана совершенно несостоятельной. Вмѣстѣ съ тѣмъ несостоятельнымъ является и утвержденіе Меца, что образованіе льда при замерзаніи растеній является до извѣстной степени защитой отъ грозящаго ему вымерзанія. Напротивъ, нужно считать доказаннымъ, что въ переохлажденномъ состояніи растеніе не отмираетъ даже и при весьма низкихъ температурахъ, и что вымерзаніе тѣсно связано съ образованіемъ льда. \*



примѣръ, образованія льда. Чрезвычайно любопытно, что нѣкоторыя вещества, вродѣ углеводовъ, бѣлковъ, коллоидовъ и т. п. могутъ служить предохраняющими отъ «вымерзанія», повышая, вмѣстѣ съ тѣмъ, такъ называемую «холодостойкость» растенія <sup>25</sup>). Наряду съ вреднымъ воздействиемъ низкихъ температуръ наблюдается иногда и обратное, ускоряющее теченіе жизненныхъ процессовъ, влияние; такъ, напримѣръ, Кинцелю <sup>26</sup>) удалось показать, что сѣмена камнеломки (*Saxifraga*), горечавки (*Gentiana*) и первоцвѣта (*Primula*), непророставшія въ теченіе ряда лѣтъ, послѣ основательнаго промораживанія отлично взошли въ нѣсколько дней или недѣль.

Воздѣйствія смѣны температурныхъ условій на растеніе въ термотонусѣ являются раздраженіями, приводящими къ ускоренію или замедленію скорости роста, особенно замѣтнымъ въ періодъ растягиванія органовъ въ длину. Но и при измѣненной скорости роста въ концѣ концовъ можетъ быть достигнута таже абсолютная величина и тотъ же обликъ, какъ и при нормальномъ темпѣ роста, если только продолжительность роста будетъ соотвѣтственно измѣнена. Это, какъ кажется, можетъ считаться общимъ правиломъ: растенія, выросшія при оптимальной температурѣ, не отличаются отъ тѣхъ, которыя были выкультивированы при супра—или инфраоптимальныхъ температурныхъ условіяхъ. Однако, при приближеніи къ критическимъ температурамъ наступаютъ уже нѣкоторыя измѣненія: вблизи минимума длина растущей зоны оказывается увеличенной, а вблизи максимума, наоборотъ,—уменьшенной <sup>27</sup>), при продолжительной культурѣ въ условіяхъ низкой температуры междоузлія остаются короткими и удлиненіе ихъ не наступаетъ даже и при значительной продолжительности культуры. Такимъ образомъ, можно достигъ и формативныхъ воздѣйствій температурныхъ условій на растеніе; они наблюдаются иногда и въ другихъ случаяхъ, хотя вообще играютъ сравнительно незначительную роль.

Въ свѣтѣ, наоборотъ, мы имѣемъ факторъ, глубоко отзывающійся на внѣшнемъ обликѣ растенія. Значеніе свѣта для процессовъ роста кардинально отличается отъ значенія тепла. Такъ, многіе низшіе организмы способны проходить весь свой циклъ развитія въ полной темнотѣ, у другихъ же опредѣленные органы, напримѣръ корни, приспособлены также къ постоянному существованію въ полной тьмѣ; такимъ образомъ, свѣтъ вовсе не является непосредственнымъ условіемъ для процессовъ роста. Правда, что для тѣхъ органовъ, которые развитіемъ своимъ и функціями связаны со свѣтомъ, вродѣ листьевъ, свѣтъ на первый взглядъ и является необходимымъ. Въ рядѣ работъ, растянувшихся на цѣлыя двадцать лѣтъ, Визнеръ <sup>28</sup>) показалъ, что раз-

<sup>25</sup>) Maximow 1912. Ber. Bot. Ges. 30, 52, 293 и 504. Schaffnit 1911. Zeitschr. f. allg. Physiologie 12, 323.

<sup>26</sup>) Kinzel 1911. Zeitschr. f. Bot. 3, 772.

<sup>27</sup>) Popovici 1900. Bot. Cbl. 81, 33.

<sup>28</sup>) Wiesner 1893—1903. Photometrische Unters. auf pflanzenphysiol. Gebiete. Sitzungsber. Wien. 102 (1893), 104 (1895), 109 (1900), 113 (1904); 1902. Biologie der



вѣтѣ растительнаго побѣга въ естественныхъ условіяхъ связано всегда съ вполне опредѣленной интенсивностью свѣта, различной для разныхъ растений. Чрезвычайно цѣнной стороной работъ Визнера является точное измѣреніе этой интенсивности. Онъ воспользовался для этого методомъ Бунзена-Роско, касающагося, правда, лишь болѣе преломляемыхъ, вызывающихъ разложеніе солей серебра лучей; но такъ какъ именно эти лучи, какъ мы увидимъ нѣсколько ниже (стр. 521), и играютъ преобладающую передъ остальными роль въ формообразованіи растенія, методъ этотъ и остается вполне пригоднымъ. Визнеръ измѣрялъ какъ абсолютныя, такъ и относительныя величины свѣтовой интенсивности, при которой растеніе произрастаетъ въ различныхъ мѣстообитаніяхъ. Подъ абсолютнымъ „потребленіемъ свѣта“ растеніемъ Визнеръ подразумѣваетъ интенсивность падающаго свѣта, измѣренную по Бунзену-Роско; величина же относительнаго „потребленія свѣта“ (L) показываетъ, какая часть всего свѣта находится въ распоряженіи растенія. Если растеніе, напримѣръ, оказывается способнымъ вегетировать съ одной стороны на полномъ солнечномъ свѣтѣ, а съ другой выносить ослабленіе его полной интенсивности вплоть до  $\frac{1}{10}$ , Визнеръ говоритъ, что его относительная потребность въ свѣтѣ лежитъ между 1 и  $\frac{1}{10}$ .

Для Вѣны Визнеръ даетъ слѣдующія цифры:

	Относительная потребность въ свѣтѣ.	Минимумъ абсолютнаго потребленія свѣта въ единицахъ Бунзена-Роско.
Самшитъ ( <i>Vixus sempervirens</i> ) . . . . .	1 до $\frac{1}{100}$	0.012
Буекъ ( <i>Fagus</i> ) (въ тѣсномъ насажденіи).	1 до $\frac{1}{60}$	0.015
„ (одиночные экз.) . . . . .	1 „ $\frac{1}{60}$	0.021
Дубъ ( <i>Quercus pedunculata</i> ). . . . .	1 „ $\frac{1}{26}$	0.050
Береза ( <i>Betula verrucosa</i> ) . . . . .	1 „ $\frac{1}{9}$	0.144
Лиственница ( <i>Larix decidua</i> ) . . . . .	1 „ $\frac{1}{5}$	0.20

Такимъ образомъ, тѣневныя растенія, вродѣ бука, довольствуются десятою частью силы свѣта, необходимою для свѣтолюбивыхъ организмовъ. Поэтому-то буки могутъ вполне нормально развиваться и въ разсѣянномъ свѣтѣ, не получая прямого солнечнаго свѣта.

Одинъ и тотъ же растительный видъ нуждается, однако, въ тѣмъ большемъ количествѣ свѣта, чѣмъ дальше на сѣверъ заходитъ онъ, или чѣмъ выше поднимается онъ на гору; иначе говоря, и абсолютная, и относительная потребность въ свѣтѣ нарастаютъ вмѣстѣ съ паденіемъ температуры. Такъ, напримѣръ, для обыкновеннаго клена (*Acer platanoides*) минимумъ относительной потребности равняется въ Вѣнѣ  $\frac{1}{55}$ , въ Дронтеимѣ  $\frac{1}{28}$ , въ Тромзѣ  $\frac{1}{5}$ ; минимумъ абсолютной потребности



въ свѣтѣ для карликовой березы (*Betula nana*) достигаетъ въ Христианіи 0.338, въ Тромсѣ 0.386, а на Шпицбергенѣ уже 0.750 \*).

Относительная потребность въ свѣтѣ остается у лиственныхъ деревьевъ сравнительно постоянной въ теченіе всего періода развитія. вмѣстѣ съ уменьшеніемъ солнечной инсоляціи во второй половинѣ лѣта идетъ и прорѣживаніе листьевъ: съ дерева спадаютъ слабѣе всего освѣщенные листья. У конскаго каштана (*Aesculus*) этотъ лѣтній листопадъ уноситъ цѣлую треть всей листвы.

Изъ наблюденій своихъ Визнеръ выводитъ слѣдующее заключеніе: „Растеніе нуждается для развитія своего не только въ опредѣленной суммѣ тепла, но требуетъ и извѣстнаго количества свѣта“. Въ этихъ условіяхъ невозможно не только успѣшное развитіе растенія, но и вообще какіе либо процессы роста. Въ условіяхъ опыта, однако, отдѣльныя вѣтви упомянутыхъ выше растеній могутъ удовлетворяться и значительно меньшими интенсивностями свѣта, чѣмъ въ природѣ. Визнеръ показалъ, напримѣръ, для клена, что въ естественныхъ условіяхъ почки его не распускаются при свѣтовой интенсивности, меньшей  $\frac{1}{55}$ . Въ условіяхъ же опыта тѣ же почки распускаются при относительномъ свѣтовомъ напряженіи, равномъ  $\frac{1}{100}$ , давая вполне нормально развитые побѣги; распусканіе ихъ совершается даже и въ полной темнотѣ, причемъ побѣгъ принимаетъ, конечно, совершенно уже иной, ненормальный обликъ, о которомъ у насъ вскорѣ будетъ рѣчь; такое измѣненіе формы наблюдается уже при  $L = \frac{1}{1000}$ . Это поразительное различіе между развитіемъ въ искусственныхъ условіяхъ опыта и природныхъ зависитъ съ одной стороны отъ взаимоотношеній между отдѣльными почками, а съ другой отъ явленій раздраженія, вносимыхъ свѣтомъ. Хорошо освѣщенные почки быстро распускаются, задерживая тѣмъ самымъ развитіе хуже освѣщенныхъ. Если соотношенія эти измѣнить, затѣнивъ сразу всѣ почки вѣтви, окажется, что свѣтъ не является необходимымъ условіемъ для роста стеблевыхъ побѣговъ.

Другое толкованіе должны также получить и тѣ, уже сравнительно давнія наблюденія, на основаніи которыхъ заключали о необходимости солнечнаго луча для развитія листовыхъ органовъ. Извѣстно <sup>29)</sup>, что листья многихъ бобовыхъ, перенесенные въ темноту, теряютъ способность къ своеобразнымъ движеніямъ, воспроизводимымъ ими въ отвѣтъ на раздраженія (глава XXXVIII): они впадаютъ въ состояніе оцѣпенѣнія отъ темноты и затѣмъ погибаютъ; точно также быстро погибаютъ въ темнотѣ листья и другихъ растеній, развившіеся на полномъ свѣту. Нѣтъ сомнѣній, однако, что мы имѣемъ здѣсь лишь рядъ вторичныхъ разстройствъ, вызванныхъ устраненіемъ свѣта, такъ какъ, если заставить

\*) Растеніе достигаетъ своей сѣверной границы, когда совпадаютъ свѣтовые минимумы и максимумы, т. е. когда оно нуждается во всемъ томъ количествѣ свѣта, которое на него падаетъ.

<sup>29)</sup> Sachs 1863. Flora 46, 499.



листья развиваться въ темнотѣ уже съ молодого ихъ возраста, давая имъ все время достаточное количество питательныхъ матеріаловъ, они достигаютъ совершенно нормальныхъ величины и формы и долгое время остаются жизнедѣтельными <sup>30</sup>). Ясно, что автотрофное растеніе не способно сколько нибудь долго существовать безъ свѣта, но смерть его будетъ обусловлена уже недостаткомъ углеводовъ, для образованія которыхъ необходимо содѣйствіе свѣта.

Уже давно извѣстно, что сѣмена нѣкоторыхъ растений <sup>31</sup>) не прорастаютъ или прорастаютъ сравнительно плохо, находясь въ полной темнотѣ: таковы, на примѣръ, омела (*Viscum album*), вероника (*Veronica peregrina*) и табакъ (*Nicotiana*). Свѣтъ здѣсь уже не играетъ роль носителя ассимиляторной энергіи, необходимой для синтеза пластическихъ веществъ, а является специфическимъ раздражителемъ; это видно, между прочимъ, потому, что, на примѣръ, у табака достаточно въ теченіе часа освѣтить разбухшія въ водѣ сѣмена, чтобы затѣмъ прорастаніе ихъ уже шло совершенно правильно и въ полной темнотѣ. Оказывается также, что такое свѣтовое раздраженіе необходимо лишь въ опредѣленныхъ условіяхъ: сѣмена *Chloris ciliata* <sup>32</sup>) нуждаются въ немъ, на примѣръ, лишь при недостаткѣ кислорода, въ условіяхъ низкой температуры или въ не вполне дозрѣломъ состояніи. Не удивительно, поэтому, что свѣтъ можетъ быть замѣненъ и другими раздраженіями, вродѣ химическихъ или термическихъ <sup>33</sup>).

Сюда же примыкаютъ и споры мховъ и папоротниковъ, прорастающія, по даннымъ Бородина и Лейтгеба <sup>34</sup>) исключительно лишь на свѣту. Оказывается, что и здѣсь воздѣйствіе свѣта можно замѣнить нагрѣваніемъ или химическими раздраженіями <sup>35</sup>). По Лааге большинство этихъ покоящихся клѣтокъ способны прорасти и въ темнотѣ, оказываясь при этомъ лишь нѣсколько болѣе требовательными къ химическому составу субстрата; наличность свѣта помогаетъ имъ, съ своей стороны, преодолевать неблагоприятныя условія химизма окружающей среды.

Изъ всего сказаннаго слѣдуетъ, что въ сущности нѣтъ такого свѣтового минимума, который какъ температурный минимумъ, былъ бы безусловно необходимъ для развитія растительнаго организма; вмѣстѣ съ тѣмъ, однако, несомнѣнно, что для „нормальнаго“ сформировыванія

<sup>30</sup>) Jost 1895. Jahrb. wiss. Bot. 27, 403.

<sup>31</sup>) Wiesner, 1894. Sitzungsber. Wien 103, 401. Heinricher 1899. Ber. Bot. Ges. 17, 308. Rasiborski 1900. Bull. Inst. de Buitenzorg № 6. Цѣлый рядъ подобныхъ же примѣровъ разсыянъ въ новѣйшей литературѣ. Сводку его смотри у Кинцеля (Kinzel, 1909. Ber. Bot. Ges. 27, 538).

<sup>32</sup>) Gassner 1912. Jahrb. Hamb. wiss. Anst. 29.

<sup>33</sup>) Gassner, смотри сноски 32. Lehmann 1912. Zeitschr. f. Bot. 4, 465.

<sup>34</sup>) Borodin 1868. Bull. Acad. Pétersbourg 13, 432. Leitgeb 1876. Sitzungsber. Wien. 74.

<sup>35</sup>) Goebel 1897. Flora 83, 74. Laage 1907. Bot. Cbl. Beih. 21, 76. Heald 1898. Bot. Gaz. 26, 25. Treboux 1903. Ber. Bot. Ges. 23, 397.



многихъ растительныхъ органовъ необходима нѣкоторая минимальная интенсивность свѣта въ окружающей средѣ. Съ другой стороны, несомнѣнна наличность опредѣленнаго свѣтового максимума, превышеніе котораго тотчасъ же вызываетъ прекращеніе роста, а затѣмъ и гибель организма. Положеніе этого максимума связано опять таки со специфическими для разныхъ растений отличіями. Онъ сравнительно невысокъ у тѣнелюбовъ, широко представленныхъ въ подлѣскѣ нашихъ лѣсовъ, а въ особенности во флорѣ морей; прямой солнечный свѣтъ убиваетъ эти растенія въ короткій промежутокъ времени. Такая же повышенная свѣточувствительность свойственна и многимъ бактеріямъ, погибающимъ подѣ дѣйствіемъ кратковременной инсоляціи или даже подѣ воздѣйствіемъ разсѣяннаго свѣта. Еще глубже, чѣмъ у тѣнелюбовъ, лежитъ свѣтовой максимумъ у большинства подземныхъ органовъ. Извѣстно, напримѣръ, что глазки (почки) на клубнѣ картофеля быстро и легко прорастаютъ въ побѣги въ условіяхъ полной темноты; развитіе ихъ оказывается сильно задержаннымъ уже разсѣяннымъ дневнымъ свѣтомъ. Развитіе многихъ, хотя и не всѣхъ корней совершается также, какъ мы увидимъ нѣсколько позднѣе, значительно лучше въ условіяхъ полной темноты. Высокія интенсивности свѣта способны выносить лишь тѣ растенія, которыя и въ природѣ приспособились къ условіямъ прямого солнечнаго освѣщенія; свѣтовой максимумъ для этихъ организмовъ достигается уже путемъ концентрированія свѣта собирающими линзами. Свѣточувствительность органовъ растенія далеко не одинакова: такъ, напримѣръ, хлоропласты страдаютъ отъ избытка свѣта несравненно легче и скорѣе, чѣмъ остальная протоплазма <sup>36)</sup>. Въ связи съ этимъ и стоятъ многочисленныя приспособленія, предохраняющія растеніе и содержащійся въ клѣткахъ его хлорофилъ отъ избыточной инсоляціи <sup>37)</sup>. Сравни также главы XXXV и XLII.

Въ теченіе развитія растительнаго органа положеніе его свѣтового максимума можетъ неоднократно и значительно мѣняться. Такъ, напримѣръ, молодые побѣги картофеля лишь въ самомъ началѣ своего развитія оказываются рѣзко угнетаемыми яркимъ свѣтомъ. Весьма любопытны въ этомъ отношеніи кактусы; у нихъ продолжительное освѣщеніе совершенно останавливаетъ развитіе побѣговъ, возобновляющееся лишь при переносѣ въ темноту; начавшійся при затемнѣннн ростъ продолжается затѣмъ въ теченіе нѣкотораго времени и на свѣту. Затемнѣніе вызываетъ, такимъ образомъ, въ ихъ точкѣ роста процессы, приводящіе къ новообразованію побѣговъ. Вполнѣ аналогичныя явленія можно наблюдать и у нѣкоторыхъ водяныхъ растеній, вродѣ водяной чумы (*Elodea*), роголистника (*Ceratophyllum*) и водяной сосенки (*Myriophyllum*); Мёбіусу <sup>38)</sup> удавалось наблюдать дальнѣйшее при переносѣ въ темноту

<sup>36)</sup> Pringsheim 1879. Jahrb. wiss. Bot. 12, 288.

<sup>37)</sup> Wiesner 1876. Einrichtungen zum Schutz des Chlorophyll. Wien.; 1894. Sitzungsb. Wien. 103, 401.

<sup>38)</sup> Moebius 1893. Biol. Cbl. 15, 1.



разрастаніе уже вполне выросших на свѣту междуузлій этихъ растеній. Иначе говоря, свѣтъ оказываетъ задерживающее вліяніе на эмбріональный ростъ въ точкѣ роста кактусовъ, а у водяныхъ растеній задерживаетъ и слѣдующую стадію — вытягиваніе въ длину междуузлій.

Интенсивности свѣта, расположенныя между нулемъ и свѣтовымъ максимумомъ могутъ отзываться на скорости роста, равно какъ и на окончательной формировкѣ растенія самымъ разнообразнымъ порядкомъ.

Въ природѣ всѣ органы, воспринимающіе свѣтъ, находятся подъ вѣдѣніемъ періодической смѣны дня и ночи и связанной съ этимъ, а также и съ рядами другихъ условий, смѣной въ интенсивности освѣщенія; въ связи съ этимъ удается установить уже чисто экспериментальнымъ путемъ, что смѣна въ интенсивности падающаго свѣта глубоко отзывается на скорости роста не только такихъ органовъ, которые нуждаются въ притока свѣта для нормального своего развитія, но даже нерѣдко, хотя и не всегда, и такихъ, которые нормально развиваются въ условіяхъ полной темноты. Стамеровъ<sup>39)</sup> опредѣлялъ приростъ (выраженный въ доляхъ окулярнаго микрометра) различныхъ объектовъ, подвергаемыхъ при полномъ постоянствѣ температуры прерывистому освѣщенію электрическимъ свѣтомъ: 10—15 минутъ свѣта, раздѣленныя періодами затемнѣнія. Приведемъ его результаты.

Объекты.	Вре- мя осв.	Т.		Св.		Т.		Св.		Т.	
		Т.	Св.	Т.	Св.	Т.	Св.	Т.	Св.	Т.	
Miscog, вегетатив. клѣтки.	10'	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
„ спорангиеносцы.	15'	10	9	9,5	8,75	9,25	8,5	9,25	8,25	—	—
Marchantia, ризоиды.	10'	6	4,5	6,25	4,5	6,25	4,5	6,25	4	—	—
Robinia, пыльцевыя трубки.	15'	—	6	6	6	6	6,5	6	6	6	6

Разрастаніе пыльцевой трубки и обычныхъ вегетативныхъ клѣтокъ мукора оказались, такимъ образомъ, совершенно независимыми отъ смѣны освѣщенія въ условіяхъ опыта; зато спорангиеносцы того же мукора и ризоиды печеночника иногда въ сильнѣйшей мѣрѣ задерживались въ развитіи своемъ дѣйствіемъ свѣта. Подобныя же задержки развитія были установлены и для стеблей, листьевъ, и корней высшихъ растеній<sup>40)</sup>. Кни сравнивалъ разрастаніе корней, культивируемыхъ въ условіяхъ смѣны свѣта и темноты съ корнями, росшими въ то же самое время въ полной темнотѣ и нашелъ, что получавшіе свѣтъ оказывались значительно короче, чѣмъ неосвѣщавшіеся. Большинство изслѣдователей обращало, впрочемъ, вниманіе на сравненіе ночного и дневного приростовъ у растеній, предоставленныхъ нормальной смѣнѣ

<sup>39)</sup> Stameroff 1897. Flora. 83, 135.

<sup>40)</sup> Sachs 1872. Arb. Würzburg 1, 99. Prantl 1873. Arb. Würzburg 1, 371. Strehl 1874. Längenwachstum d. Wurzel u. d. hypokotylen Gliedes. Diss. Leipzig. Кны 1902. Jahrb. wiss. Bot. 38, 421. Iltis 1903. Ber. Bot. Ges. 21, 308. Büsgen 1903. Ber. Bot. Ges. 21, 433.



дня и ночи, конечно, въ условіяхъ постоянной температуры. Рейнке <sup>41)</sup> изучилъ вліяніе короткихъ и быстро слѣдующихъ другъ за другомъ періодовъ свѣта и темноты на ростъ нѣкоторыхъ цвѣтковыхъ растений; подсолнечныя колѣна подсолнечника (*Helianthus*) дали слѣдующіе приросты, считая въ микронахъ на каждыя слѣдующія другъ за другомъ четверти часа.

Темнота.	Свѣтъ.	Темнота.	Свѣтъ.	Темнота.	Свѣтъ.
125	60	120	54	116	71.

Такое угнетеніе роста свѣтомъ <sup>41-а)</sup> можетъ, какъ мы уже указывали выше, приводить въ нѣкоторыхъ случаяхъ и къ полной задержкѣ роста; результата этого можно достигнуть безусловно для всякаго растительнаго организма, стоитъ лишь повысить интенсивность свѣта до достаточно высокаго предѣла. Вообще же говоря, обычный дневной свѣтъ, даже и въ случаѣ непрерывнаго воздѣйствія, вызываетъ лишь нѣкоторое замедленіе, но отнюдь не полную остановку роста. Это съ несомнѣнностью показываютъ какъ наблюденія надъ растеніями крайняго сѣвера, такъ и опытные данныя Боннье <sup>42)</sup>, полученные имъ въ нашихъ широтахъ при помощи постоянного освѣщенія искусственнымъ источникомъ свѣта.

Въ природѣ растение подвержено освѣщенію и затемненію въ теченіе правильно смѣняющихся, примѣрно 12-часовыхъ періодовъ. Къ этой періодической смѣнѣ дня и ночи присоединяются и періодическія температурныя колебанія, а затѣмъ и постоянныя измѣненія въ третьемъ факторѣ, вліяющемъ на ростъ, именно во влажности воздуха. Вліяніе этихъ факторовъ, однако, далеко не однообразно и частью даже противоположно другъ другу, такъ что нельзя заранѣе предсказать конечный результатъ ихъ совмѣстнаго воздѣйствія на растение. Если даже и не обращать вниманія на измѣненія во влажности воздуха, возрастаніе которой обычно отзывается вполнѣ благопріятно на скорости роста, и ограничиться исключительно двумя факторами — свѣтомъ и тепломъ, то и тутъ различное ихъ сочетаніе и смѣна можетъ приводить къ самымъ разнообразнымъ результатамъ; короче говоря, растение можетъ расти скорѣе то днемъ, то ночью. Въ серединѣ лѣта, напримѣръ, высокая дневная температура, приближающаяся къ максимальной, отзывается на ростѣ такимъ же, какъ и свѣтъ, задерживающимъ образомъ, къ вечеру же можетъ наступать значительное ускореніе роста не только благодаря затемненію, но и въ связи съ спаданіемъ температуры, приближающейся уже къ оптимальной. Весною, наоборотъ,

<sup>41)</sup> Reinke 1876. Bot. Ztg. 34, 143.

<sup>41-а)</sup> По Якоби (H. Jacobi, 1911. Sitzungsber. Wien. 120 (I), 1001) тѣ же интенсивности свѣта, которыя при достаточной продолжительности инсоляціи дѣйствуютъ задерживающимъ на ростъ образомъ, оказываются стимулирующими разрастаніе, если только значительно сократить время освѣщенія.

<sup>42)</sup> Vonnier 1895. Rev. gén. bot. 7, 241.



сильныя ночныя охлажденія могут настолько задерживать ростъ, что максимумъ приростовъ окажется передвинутымъ на дневные періоды; результатъ этотъ опредѣляется уже благопріятными температурными условіями дня, превѣшивающими задерживающее вліяніе свѣта.

При опытномъ изслѣдованіи вопроса необходимо, конечно, прежде чѣмъ подходить къ знакомству съ вліяніемъ двухъ переменныхъ факторовъ, изучить каждый изъ нихъ въ отдѣльности. Нѣсколько опытовъ въ этомъ направленіи сдѣланы Саксомъ<sup>43)</sup>, изучавшимъ значеніе смѣны освѣщенія при почти постоянныхъ условіяхъ влажности воздуха и температуры. Оказалось, что скорость роста стебля достигаетъ своего ежедневнаго максимума въ ранніе утренніе часы тотчасъ же послѣ восхода солнца; часовые приросты затѣмъ начинаютъ въ теченіе дня, вплоть до наступленія вечера, все падать и падать, пока наступающая темнота, иногда даже предзакатныя сумерки не вызовутъ ускоренія роста; ускореніе это нарастаетъ вплоть до восхода солнца, достигая своего исходнаго максимума. Подобный ходъ роста оказывается совершенно понятнымъ, если принять во вниманіе, что въ теченіе дня шагъ за шагомъ нарастаетъ задерживающее вліяніе свѣта, въ теченіе же ночи выступаетъ на первый планъ уже его отсутствіе. Однако такое заключеніе не имѣетъ еще подъ собой экспериментальнаго подтвержденія и поэтому и не можетъ претендовать на сколько нибудь общее значеніе. Годлевскій<sup>44)</sup>, работавшій со стеблевыми частями фасоли (*Phaseolus*), нашелъ у нихъ совершенно инныя соотношенія: дневные приросты оказались у нихъ гораздо болѣе значительными, чѣмъ ночные, а максимумъ роста падалъ на вечерніе, между 6 и 8, часы, минимумъ же оказался совпадающимъ съ раннимъ утромъ. Годлевскому удалось затѣмъ установить, что смѣна темноты освѣщеніемъ играетъ роль раздраженія, благодаря которому наступаетъ внезапное, но вмѣстѣ съ тѣмъ и скоро проходящее угнетеніе роста. Отъ этого вліянія смѣны освѣщенія необходимо, такимъ образомъ, отличать вліяніе постояннаго освѣщенія или затемненія. Смѣна температурныхъ условій не приводитъ, повидимому, къ подобнымъ результатамъ<sup>45)</sup>; ниже, впрочемъ, (глава XXXVIII) мы познакомимся съ нѣсколькими случаями, подходящими подъ ту же категорію.

Приходится сознаться, такимъ образомъ, что мы еще далеко не вполне умѣемъ разобраться даже и въ тѣхъ измѣненіяхъ роста, которыя зависятъ отъ простой смѣны инсоляціи; еще труднѣе дать объясненіе тѣмъ послѣдствіямъ суточной періодичности, которыя были установлены Саксомъ и Баранецкимъ<sup>46)</sup> въ условіяхъ постоянной температуры и полной темноты. Изслѣдователи эти нашли, что въ извѣстныхъ случаяхъ тѣ колебанія въ скорости роста, которыя устана-

<sup>43)</sup> Sachs 1872. Arb. Würzburg 1, 99.

<sup>44)</sup> Godlewski 1889—1890. Anzeiger d. Akad. in Krakau.

<sup>45)</sup> True 1895. Annals Bot. 9, 390.

<sup>46)</sup> Baranetzky 1879. Mém. de l'Acad. d. St.-Petersbourg (7), 27.



вливаются при нормальной смѣнѣ дня и ночи, продолжаются днями съ тою же періодичностью и въ темнотѣ, съ несомнѣнной въ тоже самое время причинною связью съ предыдущимъ нормальнымъ періодомъ роста. Пфефферъ <sup>47)</sup> попытался найти объясненіе этому послѣдствію, сравнивая его съ нѣкоторыми явленіями періодическихъ движеній листовыхъ органовъ (глава XXXVIII). Въ настоящую минуту мы опять-таки не можемъ похвалиться какой-либо отчетливостью въ представленіяхъ нашихъ, касающихся этой области; тѣмъ труднѣе, конечно, привести какое-либо опредѣленное разрѣшеніе этого сложнаго вопроса. Во всякомъ случаѣ, нужно считать точно установленнымъ, что періодическія явленія въ ростѣ, нерѣдко даже съ суточными ритмическими колебаніями, бываютъ и у растений, развивающихся при вполнѣ постоянныхъ внѣшнихъ условіяхъ, слѣдовательно, когда не можетъ быть и рѣчи о какомъ-либо послѣдствіи. Такъ, уже Баранецкій отмѣтилъ появленіе суточной періодичности роста у прорастающихъ въ темнотѣ и въ условіяхъ постоянной температуры корней рѣпы; эта періодичность, безъ сомнѣнія, связана съ какими-то внутренними процессами и, по всей вѣроятности, лишь случайно совпадаетъ съ 12-часовыми промежутками. Годлевскій нашелъ и у развивающихся въ полной темнотѣ проростковъ бобовъ вполнѣ правильную періодичность роста; впрочемъ, она выступала далеко не всегда, а у нѣкоторыхъ сѣмянъ и совершенно отсутствовала.

Описанные процессы ускоренія и замедленія роста подъ вліяніемъ раздраженія не должны были бы отзываться на конечномъ размѣрѣ и общемъ обликѣ растительнаго организма; но на самомъ дѣлѣ вліяніе ихъ нерѣдко глубоко запечатлѣвается на процессѣ формообразованія, такъ что мы незамѣтно можемъ перейти къ знакомству съ формативными воздѣйствіями свѣта. Приэтомъ мы будемъ отдѣльно разсматривать воздѣйствіе интенсивности свѣта, его направленія и качественного состава.

Больше всего бросаются въ глаза, да и лучше всего изучены, формативныя воздѣйствія длительного затемнѣнія. Не говоря уже объ обычныхъ измѣненіяхъ въ окраскѣ, вырастающія въ темнотѣ растения отличаются характерными особенностями во внѣшнемъ обликѣ, отмѣчаемыми названіемъ „этіолированныхъ“ частей.

Этіоллирующее воздѣйствіе темноты въ его чистомъ видѣ получается, конечно, лишь тогда, когда съ прекращеніемъ доступа свѣта не мѣняются одновременно и другія внѣшнія условія среды. Однимъ изъ косвенныхъ слѣдствій затемнѣнія является, напримѣръ, прекращеніе ассимиляціи углекислоты зелеными растеніями и связанный съ этимъ недостатокъ питательнаго матеріала. Мы будемъ предполагать, поэтому, переходя къ обзору различныхъ типовъ этіоллированія, что возможность такого недостатка является исключенной, т. е., что всѣ опыты съ разрастаніемъ въ темнотѣ воспроизводятся съ растеніями, обильно снабженными запасами питательныхъ веществъ (сѣменами, клубнями, дре-

<sup>47)</sup> Pfeffer 1881. Pflanzenphysiologie 1. Aufl. 2.



весными растениями). При сравнении этиолированного проростка капуцина (*Tropaeolum majus*, рис. 95, II) с одинаковым по возрасту, но выросшим на свету (рис. 95, I) нетрудно отметить несоответственное удлинение у первого его междоузлий и черешковъ, между темъ какъ пластинки листьевъ остаются, наоборотъ, маленькими и недоразвитыми.

Микроскопическое изучение ихъ показываетъ, что листья этиолированного проростка остались на одной изъ первоначальныхъ, эмбриональных стадій развития: ткани ихъ еще сравнительно слабо дифференцированы. Въ стеблѣ также оказывается не законченной послѣдняя фаза роста, такъ какъ въ немъ отсутствуютъ механическіе элементы, вследствие чего этиолированные растения и не отличаются вообще прочностью. Наряду съ этимъ, всѣ вообще клеточные элементы стебля оказываются значительно болѣе разросшимися въ длину, чѣмъ у нормального растения, и общее ихъ число также значительно больше. Большинство дву-

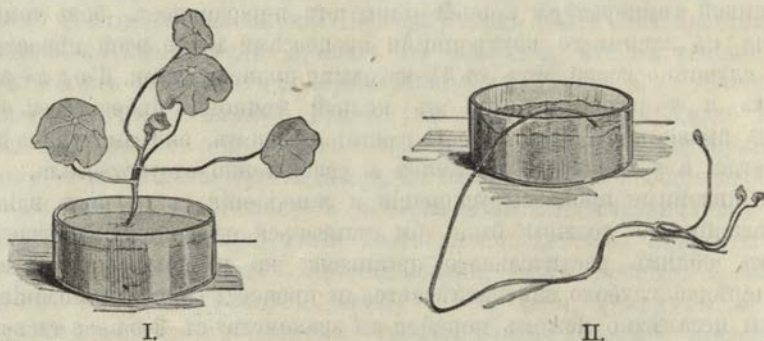


Рис. 95. Проростки *Tropaeolum*, одинаковаго возраста. I—выросшій на свѣту, II—въ темнотѣ.  $\frac{1}{4}$  ест. величины.

дольныхъ съ нормально хорошо развитыми междоузліями отзывается на затемненіе совершенно также, какъ и капуцины; обыкновенно даже наблюдается не только усиленное вытягиваніе междоузлій, но и умноженіе ихъ числа, сравнительно со свѣтовыми растениями; такъ, напримѣръ, у многихъ деревьевъ при затемненіи начинаютъ прорастать, развиваясь въ побѣги, заготовленные на слѣдующій годъ почки. Но и у растений, образующихъ прикорневые розетки<sup>48)</sup>, вродѣ молодила (*Sempervivum*), процессъ этиолированія выражается также уменьшеніемъ размѣровъ листьевъ и вытягиваніемъ обычно крайне недоразвитыхъ междоузлій, иначе говоря, развертываніемъ розетки (рис. 96, III). Однако, это не можетъ считаться общимъ правиломъ.

Органы, вегетирующіе нормально въ темнотѣ, реагируютъ на затемненіе, конечно, совершенно иначе, чѣмъ органы, приспособленные къ жизни на свѣту. Иначе невозможно было бы, напримѣръ, образованіе въ почвѣ луковицъ со скученными, укороченными междоузліями. Дѣй-

<sup>48)</sup> Wiesner 1891. Ber. Bot. Ges. 9, 46. Brenner 1900. Flora 87, 23.



ствительно, растенія, образующія луковицы, какъ, на примѣръ, несущія луковички виды кислицы (*Oxalis*) обнаруживаютъ уже инныя явленія этиолованія. Стеблевая ось у нихъ не удлиняется вовсе, вмѣсто нея значительно вытягиваются листовые черешки, вынося на себѣ крошечныя, остающіяся недоразвитыми листовыя пластинки<sup>49)</sup>. У растущаго въ темнотѣ экземпляра *Oxalis Deppei*, на примѣръ, длина еще не вполне вытянувшихся черешковъ достигала отъ 58 до 78 сантиметровъ, между тѣмъ какъ у контрольныхъ экземпляровъ, стоявшихъ въ комнатѣ на разсѣянномъ свѣту, черешки равнялись 18—23 сант.

Такъ же, какъ на кислицахъ, отзывается этиолованіе и на многихъ однодольныхъ, у которыхъ стеблевая часть обыкновенно запаздываетъ въ ростѣ, сравнительно съ листовыми органами. Растенія эти образуютъ и на свѣту, и въ темнотѣ одинаково длинныя побѣги, листовые же органы ихъ необыкновенно сильно разрастаются въ темнотѣ, благодаря непрекращающейся дѣятельности лежащихъ при основаніи ихъ точекъ роста, оставаясь при этомъ обыкновенно нѣсколько болѣе узкими, чѣмъ на свѣту.

Указанные два типа этиолованныхъ растений обычно обозначаютъ, какъ характерные, соответственно для двудольныхъ

и однодольныхъ. Однако, въ обѣихъ этихъ группахъ встрѣчается немало растений, представляющихъ рѣзкія исключенія изъ этого правила, такъ какъ они или совсѣмъ не показываютъ явленій этиолованія, или же этиологируются совершенно иначе, чѣмъ ихъ сородичи. Къ числу растений, у которыхъ въ темнотѣ не наступаетъ удлинненія стеблевой оси, принадлежатъ, между прочимъ, нѣкоторыя вьющіяся, родъ хмѣля (*Humulus*) и *Dioscorea*; да это и понятно, если вспомнить, что вьющіяся растенія и на свѣту образуютъ чрезвычайно длинныя междоузлія съ остающимися долгое время маленькими листовыми органами. Извѣстны также растенія, у которыхъ развивающіяся въ темнотѣ пластинки листьевъ достигаютъ почти такой же величины, какъ и на свѣту; таковы, на примѣръ, свекла (*Beta*), одуванчикъ (*Taraxacum*) и козлородникъ (*Tragopogon*). Отсутствіе удлинненія стебля въ темнотѣ характерно среди двудольныхъ, какъ мы уже указывали, для образующихъ луковички видовъ кислицы (*Oxalis*), между тѣмъ какъ однодольное растеніе *Tradescantia* ведетъ себя почти совершенно, какъ двудольное: листья ея остаются недоразвитыми, а



Рис. 96. *Sempervivum assimile*. I — нормальная форма. II — выросшая въ пространствѣ, насыщенномъ парами воды. III — выросшая въ темнотѣ. По Бреннеру.

<sup>49)</sup> Jost 1895. Jahrb. wiss. Bot. 27, 403.



междоузлія сильно вытягиваются въ длину; представители одной изъ группъ семейства злаковъ, — *Panicaceae*, къ числу которыхъ относится, напримѣръ, кукуруза, образуютъ необыкновенно удлиненныя подсымядольныя колѣна; у гіацинта листья въ темнотѣ остаются болѣе короткими и узкими, чѣмъ у свѣтовыхъ экземпляровъ. У кактусовъ, наконецъ, вырастающіе въ темнотѣ побѣги оказываются значительно короче, чѣмъ свѣтовые <sup>50</sup>).

Этіолірованіе наблюдается не только у одно- и двудольныхъ; явленіе это свойственно и голосѣмяннымъ, папоротникамъ, мхамъ, водорослямъ и грибамъ. Къ нѣкоторымъ изъ этихъ организмовъ намъ придется вернуться, по нѣкоторымъ основаніямъ, нѣсколько позднѣе, здѣсь же укажемъ на нѣсколько примѣровъ этіолірованія въ группѣ грибныхъ организмовъ <sup>51</sup>). Затемнѣніе отзывается, напримѣръ, очень явственно на характерѣ роста нѣкоторыхъ *Coprinus*овъ, вызывая усиленное удлинненіе ножки гриба и недоразвитіе шляпки; дѣло доходитъ иногда до того, что у нѣкоторыхъ видовъ шляпка не развивается вовсе (напримѣръ, у *Coprinus stercorarius*); въ этомъ случаѣ вліяніе темноты настолько сильно и специфично, что едва ли можно даже говорить объ этіолірованіи, какъ таковомъ. Удлинненіе спорангіеносцевъ наблюдается при затѣненіи также и у различныхъ муконовыхъ грибовъ (*Pilobolus*); у аскомицетнаго *Sphaeria velata* въ 5 разъ противъ нормальной длины вытягивается шейка перитеція и т. п. Нужно, впрочемъ, имѣть въ виду, что значительное содержаніе въ воздухѣ водяного пара можетъ вызывать такія же измѣненія формы, какъ и темнота (сравни рис. 96, II); возможно, поэтому, что цѣлый рядъ процессовъ этіолірованія, въ особенности у грибовъ оказывается обусловленнымъ прежде всего повышенной влажностью окружающей атмосферы <sup>52</sup>).

Для рѣшенія вопроса о причинахъ этіолірованія представляютъ особый интересъ только что упомянутые случаи подвергающихся этіолірованію грибовъ. У этихъ организмовъ, конечно, совершенно исключена возможность побочнаго воздѣйствія свѣта на ростъ, связанная съ образованіемъ при помощи хлорофилла питательныхъ веществъ. Впрочемъ, не трудно установить и для высшихъ растений, что затемнѣніе вызываетъ явленія этіолірованія далеко не потому, что прекращается ассимиляція атмосферной углекислоты. Если автотрофныя растения культивировать на свѣту, но безъ доступа углекислоты, ассимиляціонные процессы будутъ исключены, но этіолірованія не наступитъ вовсе. Растеніе пролѣски (*Mercurialis*), совершенно лишенное хлорофилла, выращенное на свѣту, представило также совершенно нормальные размѣры <sup>53</sup>).

Вмѣстѣ съ тѣмъ по различному отношенію отдѣльныхъ органовъ растений къ этіолірованію, наряду со специфическими уклоненіями

<sup>50</sup>) Voechting 1894. Jahrb. wiss. Bot. 26, 438. Goebel 1895. Flora 80, 96.

<sup>51</sup>) Pfeffer. Physiologie II, стр. 102.

<sup>52</sup>) Lakon 1907. Annales mycologici 5, 155.

<sup>53</sup>) Schröder 1910. Ber. Bot. Ges. 28, 49.



различныхъ видовъ организмовъ, необходимо заключить, что въ основѣ явленій этиологірованія лежитъ раздраженіе, вызываемое затемнѣніемъ и воспринимаемое непосредственно листьями и осевыми частями<sup>54</sup>). Свѣтъ обладаетъ способностью вызывать повышенный ростъ пластинки листа, совершенно такъ же, какъ и ускореніе прорастанія различныхъ споръ. И въ томъ, и въ другомъ случаѣ достаточны очень незначительныя интенсивности свѣта: прерывистое освѣщеніе, недостаточное для того, чтобы вызвать полное зеленѣніе, даетъ возможность листу достигнуть вполне нормальныхъ размѣровъ. Если мы имѣемъ здѣсь дѣло, дѣйствительно, съ явленіями раздраженія, становится само собой понятнымъ, что стебли относятся къ импульсу совершенно иначе, чѣмъ листья, избыточно разрастаясь въ темнотѣ; есть, однако, не мало примѣровъ и одновременнаго удлиненія при затѣненіи и листьевъ, и стеблевыхъ междоузлій (Commelinaceae, проростки злаковъ).

Наряду съ прямымъ раздраженіемъ, вызываемымъ затѣненіемъ, въ процессѣ этиологірованія участвуютъ иногда и посредственныя слѣдствія темноты: такъ, напримѣръ, чрезмѣрное удлиненіе побѣговъ можетъ отнимать у листьевъ необходимыя имъ питательныя вещества или же, наоборотъ, благодаря угнетенію процессовъ разрастанія листьевъ, на долю стеблевыхъ частей оказывается избытокъ строительнаго матеріала. И, дѣйствительно, можно довести листья этиологірованныхъ растений до ихъ нормальной величины, предохраняя ихъ отъ конкуренціи съ стеблевыми частями; этого можно достигнуть, давая растенію, помѣщенному въ темноту, усиленное питаніе и выламывая всѣ образующіяся почки<sup>55</sup>); къ тому же приводитъ устраненіе разрастанія стеблевыхъ частей какимъ либо искусственнымъ механическимъ приспособленіемъ<sup>56</sup>), или же культура отдѣленныхъ отъ оси листьевъ<sup>57</sup>). Но на чемъ собственно отражается освѣщеніе или затемнѣніе въ процессѣ роста кѣлѣтокъ, остается пока совершенно неизвѣстнымъ, и многочисленныя попытки дать подходящее объясненіе вертятся вокругъ подчеркиванія какого либо одного изъ возможныхъ факторовъ, вродѣ тургора, измененія эластичности кѣлѣочной стѣнки и т. п.; всѣ они лишь заглушеваютъ трудность проблемы, заставляя считать ее гораздо болѣе простой, чѣмъ на самомъ дѣлѣ. Между прочимъ, нужно всегда имѣть въ виду, что при этиологірованіи мы имѣемъ дѣло не только съ однимъ устраненіемъ свѣта, а наряду съ нимъ и съ цѣлымъ рядомъ вторичныхъ его слѣдствій, вродѣ затрудненія испаренія и т. п. (стр. 538).

Остановимся вкратцѣ и на биологическомъ значеніи этиологірованія<sup>58</sup>). Если считать существенной чертой этиологірованія удлиненіе нѣкоторыхъ органовъ растенія, явленіе это можно считать за приспособленіе,

<sup>54</sup>) Fitting 1907. Jahrb. wiss. Bot. 45, 83.

<sup>55</sup>) Jost 1895. Jahrb. wiss. Bot. 27, 403.

<sup>56</sup>) Palladin 1890. Ber. Bot. Ges. 8, 364.

<sup>57</sup>) Riehm 1905. Zeitschr. f. Naturwiss. 77.

<sup>58</sup>) Godlewski 1889. Biol. Cbl. 9, 481. Darwin 1896. Journ. R. Horticult. Soc. 19 (Bot. Ztg. 1896).



направленное къ тому, чтобы вывести растеніе изъ затѣннаго положенія. Съ этой точки зрѣнія безразлично, конечно, будутъ ли удлиняться одни стебли или же одни черешки. Главнымъ останется то, что органъ, въ особенности нуждающійся въ свѣтѣ, выносятся, путемъ этого удлиненія, на свѣтъ. Можно считать также вполне цѣлесообразнымъ и недоразвитіе листьевъ, неспособныхъ функционировать въ темнотѣ. Какое значеніе слѣдуетъ приписать избыточному удлиненію плодовыхъ тѣлъ грибовъ и мховъ, еще неясно. Вопросъ этотъ, во всякомъ случаѣ, заслуживаетъ вниманія.—Въ нашихъ опытахъ въ темной комнатѣ растеніе, конечно, не можетъ извлечь никакой выгоды изъ тѣхъ измѣненій роста, которыя сопровождаютъ этиологованіе; въ естественныхъ же условіяхъ мѣстообитанія дѣло обстоитъ иначе; скрытые подъ землею побѣги или стелящіеся по землѣ стебли, закрытые сверху опавшей листвою, пылью или земнымъ наносомъ легко пробиваютъ себѣ путь къ свѣту благодаря явленію этиологованія въ связи съ геотропизмомъ (глава XXXIII). Достиженіе растеніемъ подходящей для него интенсивности свѣта основано опять таки на процессѣ этиологованія въ связи съ фототропизмомъ (глава XXXV).

Нужно имѣть въ виду, что этиологованіе достигается не только путемъ полного устраненія свѣта; въ томъ же направленіи дѣйствуетъ и простое ослабленіе свѣта, такъ что растенія, приспособленныя къ высокимъ интенсивностямъ свѣтовыхъ лучей, вродѣ молодила (*Sempervivum*), становятся этиологованными еще въ довольно свѣтлыхъ помѣщеніяхъ<sup>59)</sup>. Вообще говоря, на строеніи растенія отражается всякая безъ исключенія интенсивность свѣта, притекающая къ нему извнѣ. По мѣрѣ увеличенія интенсивности освѣщенія нарастаетъ до извѣстныхъ предѣловъ и величина листьевъ, вновь уменьшаясь при дальнѣйшемъ нарастаніи силы свѣта; стебель показываетъ какъ разъ обратныя соотношенія и на черзурь сильномъ свѣту начинаетъ усиленно удлиняться, какъ показалъ Бертольдъ<sup>60)</sup> на примѣрѣ нѣкоторыхъ водорослей. Однако и за этимъ удлиненіемъ слѣдуетъ при дальнѣйшемъ повышеніи силы свѣта новое паденіе роста, сводящееся, въ концѣ концовъ, къ полной его остановкѣ. Увеличеніе поверхности листа подѣ влияніемъ освѣщенія нетрудно констатировать, сравнивая листья этиологованныхъ растеній съ нормальными. На умѣренномъ свѣту, однако, или въ тѣни листья достигаютъ большихъ размѣровъ, чѣмъ на прямомъ солнцѣ; фактъ этотъ подтверждается, между прочимъ, измѣреніями Шталя<sup>61)</sup>, по которымъ у бука листья,

<sup>59)</sup> Wiesner 1893. Sitzungsber. Wien. 102.

<sup>60)</sup> Berthold 1882. Jahrb. wiss. bot. 13, 369.

<sup>61)</sup> Stahl 1883. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 16. Nordhausen 1903. Ber. Bot. Ges. 21, 30. Въ послѣднее время (1912. Ber. Bot. Ges. 30, 483) Нордгаузенъ, въ согласіи съ Шраммомъ (Schramm. Flora 104, 325), даетъ явленію нѣсколько иное толкованіе. Онъ считаетъ, что тѣневая листва является возвратомъ къ первичнымъ листочкамъ; появленіе ихъ обусловлено, съ одной стороны, отсутствіемъ свѣта, а съ другой и внутренними причинами. Этимъ объясняется, напримѣръ, ихъ регулярное появленіе у основанія побѣговъ.



подставленные непосредственно солнечнымъ лучамъ, достигаютъ лишь половинной, сравнительно съ тѣневыми, поверхности, а у бузины даже лишь одной четвертой части. Въ непосредственномъ соотношеніи съ величиною листа стоитъ и толщина его пластинки; она увеличивается съ уменьшеніемъ поверхности и наоборотъ. Извѣстно, затѣмъ, что въ зависимости отъ освѣщенія значительно измѣняется и внутренняя структура листа; для свѣтовыхъ листьевъ характерны длинновытянутыя палисадныя клѣтки, для тѣневыхъ же—преобладаніе губчатой паренхимы. Нѣкоторые растения являются, судя по устойчивому строенію ихъ листьевъ, типичными свѣто—или тѣнелюбами, другія же оказываются способными къ очень широкому приспособленію (рис. 97).

Изъ громаднаго числа примѣровъ формативнаго воздѣйствія свѣта различной интенсивности, описанныхъ въ научной литературѣ, выберемъ нѣсколько особенно выдающихся.—Нерѣдко удается наблюдать у самыхъ разнообразныхъ растений такъ называемыя „молодыя формы“ (Jugendformen), развивающіяся ранѣ окончательныхъ, вполне дифференцированныхъ формъ того же организма. Весьма часто оказывается, что эти формы приспособлены къ болѣе слабымъ интенсивностямъ свѣта, чѣмъ слѣдующія за ними; примѣромъ можетъ служить, напри- мѣръ, круглолистный колокольчикъ (*Campanula rotundifolia*), образующій лишь въ молодости приспособленные къ слабому освѣщенію округлые листочки, благодаря которымъ онъ и получил свое названіе. Гёбеле<sup>62)</sup> удалось показать, что растение это, образующее обычные линейной формы ассимилирующіе листья, возвращается, такъ сказать, вспять къ образованію округлыхъ листочковъ, если его начать культивировать при сравнительно слабой интенсивности свѣта.— Другими примѣрами тѣхъ же самыхъ соотношеній могутъ служить: водоросль *Batrachospermum* съ молодой ея формой *Chantransia*<sup>63)</sup>, растеніице мха и его протонема<sup>64)</sup>. Здѣсь же слѣдуетъ упомянуть и о нѣкоторыхъ кактусахъ (*Opuntia*, *Phyllocactus*), побѣги которыхъ вырастаютъ сплюснутыми лишь на свѣту, а въ темнотѣ формируются въ „формы возврата“ къ первоначальному лучистому строенію стебля<sup>65)</sup>.

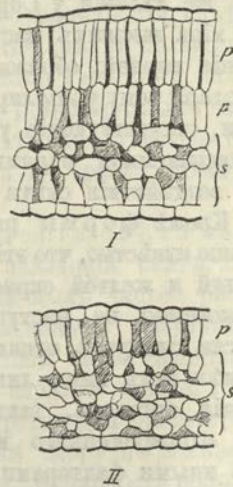


Рис. 97. Поперечные разрѣзы листьевъ бузы, по Нордгаузену. I—солнечный листъ, II—тѣневой листъ.

<sup>62)</sup> Goebel 1896. Flora 82, 1. Рисунокъ въ Organographie, стр. 208.

<sup>63)</sup> Goebel. 1889. Flora 72, 1.

<sup>64)</sup> Klebs 1893. Bot. Cbl. 13, 641.

<sup>65)</sup> Goebel 1893. Flora 80, 96. Voelchting 1894. Jahrb. wiss. Bot. 26, 438.



Такъ какъ различные органы растенія нерѣдко предъявляютъ по отношенію къ свѣтовой интенсивности весьма различныя затребованія, оказывается возможнымъ, регулируя такъ или иначе освѣщеніе, предупредить заложеніе или дальнѣйшее развитіе того или другого органа, или же заставить его развиваться въ совершенно новомъ направленіи, такъ что, въ концѣ концовъ, получится совершенно новое, сравнительно съ нормальнымъ, образованіе. Примѣры можно взять уже изъ міра грибовъ. У грибка *Pilobolus microsporus* въ темнотѣ спорангія не залагается вовсе, между тѣмъ какъ остающаяся стерильной спорангіеносная гифа принимаетъ размѣры, далеко превышающіе нормальные; о подобномъ же явленіи у *Corpinus* мы уже сказали выше нѣсколько словъ<sup>66</sup>). Изъ міра высшихъ растений приведемъ здѣсь примѣръ, касающійся появленія корней; образованіе ихъ нерѣдко тѣсно связано съ затѣненіемъ, благодаря чему у этиолированныхъ растений могутъ развиваться воздушные корни, отсутствующіе у растений, выросших на свѣту, хотя бы даже и въ насыщенной парами атмосферѣ. Къ другимъ примѣрамъ формативнаго воздѣйствія свѣта мы вернемся еще въ XXVII-ой главѣ.

Кромѣ формы растений свѣтъ отзывается и на окраскѣ ихъ. Хорошо извѣстно, что этиолированныя растения отличаются бѣлымъ цвѣтомъ стеблей и желтой окраской листовыхъ органовъ, такъ какъ въ темнотѣ обыкновенно не наступаетъ образованія хлорофилла. Эти измѣненія окраски слѣдуетъ, однако, строго отличать отъ собственно „этиолированія“, разумѣя подъ нимъ лишь явленіе ненормальнаго удлиненія или укорачиванія органовъ, такъ какъ извѣстны случаи такого этиолированія и безъ одновременнаго исчезанія хлорофилла. Мы познакомимся позднѣе и съ иными факторами, помимо темноты, вызывающими явленіе ненормальнаго удлиненія органовъ, при чемъ хлорофиллъ остается совершенно не затронутымъ. Съ другой стороны есть не мало и такихъ растений, образованіе хлорофилла у которыхъ оказывается совершенно независимымъ отъ свѣта, и которые, тѣмъ не менѣе, показываютъ характерныя явленія этиолированнаго роста въ темнотѣ<sup>67</sup>). Таковы, повидимому, всѣ водоросли и мхи; папоротникообразныя относятся къ затѣненію уже различно: хвощи (*Equisetaceae*) не образуютъ въ темнотѣ хлорофилла, подобно цвѣтковымъ, а папоротники (*Filicineae*), наоборотъ, отлично зеленѣютъ и въ полной темнотѣ. Особенно любопытны въ этомъ отношеніи голосѣмянныя (*Gymnospermae*). Между тѣмъ какъ у взрослыхъ растений уже нѣтъ способности образовать хлорофиллъ въ темнотѣ, проростки хвойныхъ (*Coniferae*) и кузьмичевой травы (*Ephedra*) (но не *Gnetum*?) отлично зеленѣютъ и безъ воздѣйствія свѣта<sup>68</sup>).

Въ тѣхъ случаяхъ, когда въ темнотѣ образуются лишь желтые пигменты въ хлоропластахъ, достаточно иногда кратковременнаго освѣ-

<sup>66</sup>) Lakon, смотри сноски 52.

<sup>67</sup>) Schimper 1883. Jahrb. wiss. Bot. 16, 1.

<sup>68</sup>) Sachs 1862. Flora 45, 186; 1864. Flora 47, 503. Burgerstein 1900. Ber. Bot. Ges. 18, 168.



щенія, чтобы вызвать зеленѣніе не черезчуръ старыхъ листьевъ. Лиро <sup>69)</sup> удалось доказать, что въ темнотѣ образуется безцвѣтный предшественникъ хлорофилла, превращающійся на свѣту въ зеленый пигментъ—настоящій хлорофиллъ уже внѣ всякой зависимости отъ жизнедѣятельности клѣтки. Ходъ образованія хлорофилла до извѣстной степени пропорціоналенъ падающей на листь интенсивности свѣта; однако, черезчуръ сильный свѣтъ задерживаетъ образованіе хлорофилла <sup>69а)</sup>.

Далеко не всѣ растительные пигменты сходны въ образованіи своемъ съ хлорофилломъ. Въ опытахъ Сакса <sup>70)</sup> цѣлый рядъ растений образовывалъ въ полной темнотѣ нормально окрашенные цвѣты; назовемъ тюльпанъ, крокусы, тыкву и т. д. Въ другихъ случаяхъ, однако, и пигменты цвѣтовъ требуютъ для образованія своего наличности свѣта <sup>71)</sup>. Совершенно точно также и красный пигментъ—антоціанъ въ большинствѣ случаевъ, хотя и не всегда <sup>72)</sup>, зависитъ отъ свѣта. Такъ какъ на образованіи этого вещества отзываются въ самыхъ разнообразныхъ направленіяхъ весьма многія вещества <sup>73)</sup>, можно думать, что дѣйствіе свѣта, какъ и въ случаѣ хлорофилла, сводится и здѣсь къ сравнительно простымъ химическимъ реакціямъ.

Перейдемъ теперь къ значенію направленія свѣта въ процессѣ формообразованія растений. Односторонне падающій свѣтъ, иначе говоря, неравномѣрное по силѣ освѣщеніе различныхъ частей растенія приводитъ нерѣдко къ поразительнымъ формативнымъ результатамъ. Направленіе свѣта нерѣдко опредѣляетъ у растений съ намѣченной полярностью положеніе основанія и верхушки или корня и стебля. Въ проростающей спорѣ хвоща (*Equisetum*) первая перегородка ориентируется перпендикулярно падающему лучу <sup>74)</sup>, раздѣляя спору на затѣненную корневую клѣтку и освѣщенную клѣтку заростка. Полярность оплодотворенныхъ яицъ у фукусовъ (*Fucaceae*) также опредѣляется направленіемъ свѣта <sup>75)</sup>, хотя и нѣсколько иначе, чѣмъ у хвощей. Перегородки здѣсь появляются сравнительно поздно, долго слуха послѣ того какъ явственнымъ выростомъ уже окажется намѣченнымъ корневой полюсъ споры.

<sup>69)</sup> Liro 1908. *Annal. ac. Fennicae Ser. A. 1, 1*. По Монтеверде и Люби-менко (*Monteverde & Lubimenko 1911. Biol. Cbl. 31, 449*) въ листьяхъ образуется, въ условіяхъ полной темноты, особое вещество (хлорофиллогенъ), превращающееся на свѣту въ хлорофиллъ, а въ темнотѣ при воздѣйствіи спирта въ „протохлорофиллъ“. Последній представляетъ собой зеленое, съ красной флуоресценціей вещество, содержащееся въ алкогольныхъ вытяжкахъ этиолированныхъ растений, но отсутствующее въ живомъ листьѣ.

<sup>69а)</sup> Lubimenko 1909. *Annales sc. nat. Bot. (9) 7, 321*.

<sup>70)</sup> Sachs 1863. *Bot. Ztg. Beilage*.

<sup>71)</sup> Askenasy 1876. *Bot. Ztg. 34, 1*.

<sup>72)</sup> Overton 1899. *Jahrb. wiss. Bot. 33, 171*. Kühlborn 1904. *Diss. (Göttingen)*

Dessau.

<sup>73)</sup> Katic. 1905. *Diss. Halle*.

<sup>74)</sup> Stahl 1885. *Ber. Bot. Ges. 3, 334*.

<sup>75)</sup> Winkler 1900. *Ber. Bot. Ges. 18, 297*. Kniep 1907. *Jahrb. wiss. Bot.*



Проростаніе можетъ идти и въ полной темнотѣ, одностороннее же освѣщеніе вызываетъ опредѣленную ориентировку, заставляя корневую полюсь образовываться на затѣненной сторонѣ. Любопытно, что свѣтъ можетъ оказать свое ориентирующее воздѣйствіе лишь въ извѣстный періодъ (11 часовъ спустя оплодотворенія), причемъ продолжительность освѣщенія должна равняться 2 часамъ. Измѣненіе направленія свѣта въ слѣдующіе часы можетъ еще вызвать переизмѣненіе мѣста заложения корня, но позднѣе полярность оказывается уже прочно фиксированной. Получающаяся ориентировка зависитъ здѣсь не отъ направленія свѣтового луча, а отъ неравнобѣрнаго распредѣленія освѣщенія; это ясно показываютъ опыты съ поперебѣннымъ освѣщеніемъ въ двухъ противоположныхъ направленіяхъ, причемъ ризоидъ появляется гдѣ нибудь сбоку въ наименѣ освѣщенномъ мѣстѣ <sup>76</sup>). Подобныя явленія наблюдаются и у многихъ низшихъ растений, между тѣмъ какъ у другихъ, въ особенности у высшихъ, полярность побѣговъ оказывается уже независимой отъ внѣшнихъ агентовъ.

Отъ направленія свѣта можетъ зависѣть и симметрія растительнаго тѣла; при одинаковомъ со всѣхъ сторонъ освѣщеніи получаютъ радially построенные органы, а при одностороннемъ—дорзивентральные. Такъ, напримѣръ, у водоросли *Antithamnion cruciatum*, развивающейся на разсѣянномъ свѣту, слѣдующія другъ за другомъ развѣтвленія располагаются приблизительно накрестъ; при одностороннемъ же освѣщеніи всѣ они оказываются въ одной плоскости, расположенной подъ прямымъ угломъ къ преобладающему направленію свѣта. Боковые побѣги многихъ деревьевъ образуютъ со всѣхъ сторонъ оси свои зимнія почки, но развитіе ихъ оказывается связаннымъ съ мѣстами наибольшей инсоляціи, благодаря чему дальнѣйшее развѣтвленіе и идетъ уже дорзивентральнымъ порядкомъ; такъ, напримѣръ <sup>77</sup>), у ивы съ ея повислыми, освѣщаемыми сверху вѣтвями развиваются преимущественно почки, лежація на верхней сторонѣ побѣговъ, а у тополей съ ихъ прямостоячими вѣтвями—почки нижней стороны вѣтвей. Другіе объекты разрастаются всегда въ дорзивентральномъ порядкѣ и свѣтъ опредѣляетъ лишь, какая сторона побѣга превратится въ спинную, а какая станетъ брюшной. Такъ, напримѣръ, на побѣгахъ хвоща (*Hedera Helix*), *Lepismium radicans* корни образуются лишь на затѣненной сторонѣ; корневище каулерпы (*Caulerpa*) на освѣщенной сторонѣ формируетъ свои листовые выросты, а на противоположной—корневые; у заростковъ папоротниковъ на затѣненной сторонѣ образуются корневые волоски и половые органы, а на слоевищѣ маршанцій на тѣневой сторонѣ вырастаютъ, главнымъ образомъ, корневые волоски, на освѣщенной же развивается ассимиляціонная паренхима. Направленіе свѣта можетъ обусловливать дорзивентральность также и у листовенныхъ мховъ <sup>78</sup>) и нѣкоторыхъ высшихъ растений, напримѣръ,

<sup>76</sup>) Сравн. Wulf 1910. Ber. Bot. Ges. 28, 264.

<sup>77</sup>) Wiesner 1895. Sitzungsber. Wien. 104.

<sup>78</sup>) Némec 1906. Vni. Acad. Bohême 11, 1.



у туи (Thuja)<sup>79)</sup> и бегоніи<sup>80)</sup>. Въ большинствѣ случаевъ удается, измѣняя направленіе падающаго свѣта, получить совершенно иное распредѣленіе роста во вновь развивающихся частяхъ организма: такъ, на примѣръ, освѣщая заростки папоротниковъ снизу, можно заставить ихъ образовывать половые органы на верхней сторонѣ тѣла; у маршанцій, однако, развѣтвленная дорзивентральность фиксируется уже безповоротно и при дальнѣйшемъ разрастаніи новыя ткани формируются уже не по тѣмъ импульсамъ, которые получаютъ ими изъ внѣшней среды, а по намѣченному въ ранѣе заложившихся частяхъ плану.

Въ ближайшей связи съ дорзивентральностью стоитъ гетеротрофія<sup>81)</sup>, выражающаяся въ томъ, что утолщеніе и образованіе боковыхъ органовъ совершается неодинаковымъ темпомъ на разныхъ—верхней и нижней—сторонахъ побѣга, становящагося, такимъ образомъ, дорзивентральнымъ. Особенно рѣзкій примѣръ гетеротрофіи представляетъ, на примѣръ, явленіе анизотропіи, т. е. разнообразія размѣровъ листьевъ, приводящее въ особенно яркихъ случаяхъ къ тому, что на верхней сторонѣ образуются лишь микроскопически мелкіе листовые органы, едва замѣтные при самомъ тщательномъ изслѣдованіи. Такіе крайніе случаи являются иногда наследственно-передающимися (наследственная анизотрофія); въ менѣе рѣзкомъ выраженіи явленіе это несомнѣнно вызывается воздѣйствіемъ внѣшнихъ факторовъ, среди которыхъ извѣстную роль играетъ направленіе свѣта<sup>82)</sup>.

Ограничимся пока этими примѣрами и перейдемъ къ вопросу о значеніи качественного состава свѣта, иначе говоря его цвѣта, значенія свѣтовыхъ волнъ различной длины. Здѣсь необходимо отмѣтить крайне любопытный фактъ, что активными во всѣхъ явленіяхъ роста и формообразованія лучами являются сильнѣе преломляемые—синіе и фіолетовые лучи. Удалось во многихъ случаяхъ констатировать, что слабѣе преломляемые лучи спектра, значеніе которыхъ такъ велико для процесса ассимиляціи углекислоты, въ морфогенетическомъ смыслѣ представляютъ собой какъ бы темноту<sup>83)</sup>. Ясно, такимъ образомъ, что прекращеніе ассимиляціи углекислоты не можетъ стоять ни въ какой связи съ явленіемъ этиолованія, такъ какъ характерныя для него процессы удлинненія наступаютъ у зеленыхъ растений, помѣщенныхъ подъ краснымъ стекломъ, несмотря на то, что ассимиляція продолжается невозбранно.

Особенный интересъ представляетъ вопросъ о значеніи окраски падающаго свѣта на образованіе пигментовъ въ растеніяхъ. Образованіе хлорофилла вызывается, какъ показала Рейнке<sup>84)</sup> всѣми

<sup>79)</sup> Frank 1873. Jahrb. wiss. Bot. 9, 147.

<sup>80)</sup> C. Rosenvinge 1889. Revue gén. de bot., 1, 153.

<sup>81)</sup> Wiesner 1892. Sitzungsber. Wien. 101, 637.

<sup>82)</sup> Nordhausen 1901. Jahrb. wiss. Bot. 37, 12. Figdor 1909. Die Erscheinung der Anisophyllie. Wien. 1912. Ber. Bot. Ges. 30, 134.

<sup>83)</sup> Sachs 1864. Bot. Ztg. 22, 353. Wiesner 1893. Sitzungsber. Wien. 102.

<sup>84)</sup> Reinke 1893. Sitzungsber. Berlin. стр. 527.



лучами видимого спектра, начиная от Фраунгоферовской линии А и кончая Н; наибольшее же дѣйствіе показываютъ лучи между В и D. Соотношенія эти нельзя, однако, распространять на всѣ безъ исключенія пигменты. Любопытны въ этомъ отношеніи изслѣдованія Гайдукова<sup>85)</sup>, касающіяся спутниковъ хлорофилла, типичныхъ для разнообразныхъ группъ морскихъ водорослей. Авторъ этотъ утверждаетъ, что у водорослей имѣется способность къ цвѣтовому приспособленію („хроматической адаптации“), выражающаяся въ томъ, что хлоропласты ихъ вырабатываютъ пигменты, окрашенные въ дополнительный къ преобладающему въ падающемъ свѣтѣ цвѣтъ. Гайдукову удалось, напримѣръ, замѣтить на синезеленой водоросли *Phormidium tenue*, подвергнутой дѣйствію спектрально разложеннаго пучка электрическаго свѣта, измѣненія окраски, получающіяся уже черезъ нѣсколько часовъ освѣщенія и выражающіяся въ томъ, что въ сильнѣе преломляемыхъ лучахъ окраска водоросли приближается къ бурожелтому цвѣту, оставаясь неизмѣнной (синезеленой) въ красной части спектра. По даннымъ Магнуса и Шиндлера<sup>86)</sup>, однако, измѣненія окраски, по крайней мѣрѣ у осциллярій, обуславливаются вовсе не окраской падающаго свѣта, а съ одной стороны, интенсивностью его, а съ другой—составомъ питательнаго субстрата.

На формѣ растительнаго организма могутъ отзываться также и лучи, расположенные и внѣ видимой части спектра. Особенное значеніе въ этомъ направленіи приписывалось одно время ультрафіолетовымъ лучамъ. Однако данныя Сакса<sup>87)</sup>, на которыхъ основывались всѣ эти представленія, не оправдались при позднѣйшей провѣркѣ; оказывается, наоборотъ, что всѣ эти лучи (съ длиною волны около 280 мм.) вызываютъ сильнѣйшія поврежденія растенія, съ предварительнымъ кратковременнымъ періодомъ стимулированія<sup>88)</sup>. Вредное воздѣйствіе на растительный организмъ оказываютъ и менѣе преломляемые лучи синяго-конца спектра, если поглощеніе ихъ окажется обусловленнымъ введеніемъ соответственныхъ пигментовъ<sup>89)</sup>. Есть также немного изслѣдованій надъ воздѣйствіемъ рентгеновскихъ и радиоактивныхъ лучей, а также и эманаци радія<sup>90)</sup>; всѣ они вызываютъ обширныя поврежденія растенія и лишь при очень кратковременномъ воздѣйствіи оказываются стимулирующими, напоминая этимъ дѣйствіе ядовъ въ слабой концентраціи (смотри стр. 533).

<sup>85)</sup> Gaidukow 1906. Ber. Bot. Ges. 24, 1. Dangeard 1911. Comptes rendus 153, 293.

<sup>86)</sup> Magnus u. Schindler 1912. Ber. Bot. Ges. 30, 314. (Boresch 1913. Jahrb. wiss. Bot. 52, 145).

<sup>87)</sup> Sachs 1887. Arb. Würzburg 3, 371.

<sup>88)</sup> Hertel. Biol. Cbl. 27, 310. Schulze. Beih. Bot. Cbl. 25, 30. Kluyver 1911. Sitzungsber. Wien. Akad. 120 (1), 1137.

<sup>89)</sup> Hausmann. Jahrb. wiss. Bot. 46, 599. Hanssen. Zeitsch. f. Bot. 1, 307.

<sup>90)</sup> Koernicke 1904. Ber. Bot. Ges. 22, 148, 155; 1905 Ber. Bot. Ges. 23, 404. Molisch. 1912. Sitzungsber. Wiener Akad. 121 (1), 121. (Das Radium und die Pflanze. Wien.).



## ГЛАВА XXV.

## Внѣшніе факторы роста и формообразованія II: Механическія и химическія воздѣйствія.

Въ числѣ факторовъ, отзывающихся постоянно на ростъ и внѣшнемъ обликѣ растенія необходимо упомянуть, вслѣдъ за свѣтомъ и теплотою, еще и силу тяжести. Начнемъ съ нѣсколькихъ примѣровъ, показывающихъ, какимъ образомъ растеніе приспосаблиется къ нерѣдко значительному вѣсу своихъ частей, предотвращая опасность, которую несетъ съ собою эта тяжесть для цѣлаго организма и подчасъ даже пользуясь ей для различныхъ біологическихъ цѣлей. Значительная тяжесть, связанная нерѣдко съ высокимъ удѣльнымъ вѣсомъ представляетъ, конечно, крупное препятствіе распространенію по поверхности земли сѣмянъ путемъ обычныхъ въ природѣ механическихъ средствъ переноса; въ связи съ этимъ у многихъ сѣмянъ и вырабатываются особыя, крайне разнообразныя приспособленія, служащія для приданія сѣменамъ плавучести или способности держаться на воздухѣ. У водяныхъ растений плавательныя приспособленія нерѣдки и у вегетативныхъ органовъ; у нихъ всю тяжесть организма, которую выдерживаетъ на себѣ стебель сухопутнаго растенія, несетъ окружающая водная среда. У сухопутныхъ растений и вырабатываются, въ связи съ этимъ, особыя механическія комплексы тканей, отсутствующіе или недоразвитые у водяныхъ растений. Совершенно своеобразную группу образуютъ вьющіяся и лазящія растенія, способныя при помощи различныхъ специальныхъ приспособленій (главы XXXIV и XXXVІІ) пользоваться самыми разнообразными опорами и свободныя, поэтому, до извѣстной степени отъ необходимости вырабатывать свой собственный скелетъ.

Всѣ эти приспособленія присущи каждому растенію, какъ такому и не могутъ считаться прямымъ слѣдствіемъ воздѣйствія силы тяжести на каждый индивидъ въ отдѣльности. Для насъ представляютъ значительно большій интересъ тѣ воздѣйствія силы тяжести, которыя подчиняются экспериментальной провѣркѣ. Тутъ мы опять—таки нерѣдко имѣемъ дѣло съ воздѣйствіемъ тяжести цѣлыхъ органовъ, выражающемся въ напряженіи тягой или давленіемъ; ясно, что импульсъ этотъ можетъ быть, вмѣсто силы тяжести, выполненъ и другими притягивающими или давящими усилиями. Но, съ другой стороны, сила тяжести отражается на организмѣ и совершенно особымъ, специфическимъ образомъ; это ея воздѣйствіе кладетъ свой отпечатокъ на каждую отдѣльную кѣтку, каждую часть кѣтки даже тогда, когда общій вѣсъ всего органа или организма является уравновѣшеннымъ, напримѣръ, соотвѣт-



ственной опорой или гидростатическимъ давленіемъ воды. Съ этого специфическаго воздѣйствія силы тяжести мы и начнемъ, оставляя на дальнѣйшія главы знакомство съ вліяніемъ на растительный организмъ тяги или давленія.

Воздѣйствіе силы тяжести выражается прежде всего въ ориентировкѣ органовъ растенія въ пространствѣ, принимаемой ими во время разрастанія и стойко сохраняемой при всякихъ попыткахъ вывести ихъ изъ нормальнаго положенія. Необходимыя для этого движенія воспроизводятся путемъ измѣненія внѣшней формы организма; съ ними мы познакомимся ближе въ другомъ мѣстѣ (главы XXXIII и XXXIV). Отмѣтимъ, однако, уже здѣсь, что какъ при этихъ движеніяхъ, точно также и при всѣхъ измѣненіяхъ роста и формы, о которыхъ мы будемъ сейчасъ говорить, силу тяжести можно цѣликомъ замѣнить центробѣжной силой. Отсюда слѣдуетъ, что сила тяжести вызываетъ въ организмѣ растенія какія то явленія давленія, интимно отражающіяся на живомъ содержимомъ каждой отдѣльной клеткѣ.

Возможность поставить на мѣсто силы тяжести центробѣжную силу позволяетъ намъ коснуться вопроса о значеніи величины ускоренія. Опыты Эльфвинга и Шварца <sup>1)</sup> показали, что на процессѣ роста не отражаются незначительныя уменьшенія или увеличенія ускоренія массы. Лишь при значительномъ возрастаніи центробѣжной силы, вызывающей нарушенія въ распредѣленіи клеточнаго содержимаго, наступаютъ и нарушенія въ процессѣ роста <sup>2)</sup>.

Вопросъ объ измѣненіи величины ускоренія не играетъ въ природѣ никакой роли уже потому, что различія силы тяжести на земной поверхности черзчуръ незначительны. Но тѣмъ важнѣе оказывается направленіе, по которому сила тяжести дѣйствуетъ на растеніе. Весьма часто, напримѣръ, отъ положенія органа по отношенію къ направленію силы тяжести зависитъ и его симметрія: онъ выливается въ лучистую форму, если продольная ось его совпадаетъ съ силой тяжести и становится дорзивентральнымъ, если соотношенія оказываются иными. Дорзивентральность органа выражается въ распредѣленіи и формированіи на немъ боковыхъ членовъ: на дорзивентрально построенномъ стеблѣ вѣтви или листья располагаются или исключительно на одной верхней сторонѣ, или же, при расположеніи со всѣхъ сторонъ, отличаются по величинѣ, смотря по положенію на оси—сверху или снизу (гетеротрофія). Въ явленіяхъ анизофилліи преобладающую роль играетъ не свѣтъ, а какъ разъ сила тяжести (сравни стр. 521). Въ опытной постановкѣ, однако, часто не удается уединить другъ отъ друга воздѣйствія этихъ двухъ факторовъ <sup>3)</sup>. Корни появляются у дор-

<sup>1)</sup> Elfving 1880. Act. Soc. Fennicae 12. F. Schwarz 1881. Unters. Tübingen 1, 53.

<sup>2)</sup> Andrews 1902. Jahrb. wiss. Bot. 38, 1.

<sup>3)</sup> Dörscheg 1913. Flora, 105, 162.



звивентральныхъ побѣговъ обычно лишь на нижней ихъ сторонѣ. Признаки дорзвивентральности могутъ, приэтомъ, выступить вполне рѣзко уже въ точкѣ роста, т. е. при самомъ заложеніи боковыхъ органовъ, или же выказываться лишь мало-по-малу и позднѣе, наряду съ ихъ развитіемъ.

Послѣдній случай встрѣчается особенно часто и легко можетъ быть демонстрированъ на черенкахъ, напр., обыкновенной ивы <sup>4)</sup>. Если такой черенокъ подвѣсить въ насыщенномъ влагой пространствѣ, ориентировавъ его нормальнымъ образомъ, на верхушкѣ его образуются лучисто расположенные боковые побѣги, у основанія же совершенно также расположенные корни; средняя же часть черенка остается свободной отъ какихъ-либо развѣтвленій. Если же черенокъ положить горизонтально, новообразования получаютъ, какъ и прежде, на обоихъ его концахъ; но кромѣ нихъ на верхней сторонѣ черенка, отъ верхушки его и по направленію къ основанію, образуется рядъ боковыхъ побѣговъ, на нижней же сторонѣ — корней; въ черенкѣ проявляется дорзвивентральная симметрия. Если же, наконецъ, повѣсить черенокъ вверхъ ногами, самые крупные корни разовьются, какъ и прежде, у основанія черенка, наиболѣе развитые побѣги заложатся на его морфологически верхнемъ концѣ, но и тѣ и другіе новообразования залагаются теперь уже значительно дальше по направленію къ другому полюсу черенка, чѣмъ при нормальномъ его положеніи. Мы имѣемъ здѣсь, такимъ образомъ, явственное воздѣйствіе силы тяжести на распредѣленіе органовъ, хотя при помощи ея и не удастся въ корнѣ измѣнить заложенную въ органѣ полярность. Подобныя же явленія можно наблюдать и на нѣкоторыхъ культурныхъ разновидностяхъ нашихъ деревьевъ, такъ называемыхъ плакучихъ. Ихъ свисающія внизъ вѣтви продолжаютъ, несмотря на свое ненормальное въ пространствѣ положеніе, образовывать на верхушкѣ боковые побѣги <sup>4)</sup>.

Мы не знаемъ до сихъ поръ ни одного случая, гдѣ бы сила тяжести оказалась опредѣляющей, на подобіи свѣта у хвощей, положеніе полярности въ точкѣ роста или яйцеклѣткѣ; особнякомъ стоитъ указаніе, что въ оплодотворенной яйцеклѣткѣ марсиліи (*Marsilia*) положеніе первой перегородки опредѣляется направленіемъ силы тяжести <sup>5)</sup>.

Къ приведеннымъ примѣрамъ можно было бы прибавить еще немало и другихъ, но, вообще говоря, несомнѣнно, что морфогенная роль силы тяжести, которой въ свое время придавалъ большое значеніе Гофмейстеръ, сравнительно очень незначительна. Сила тяжести далеко не такъ сильно отзывается на внѣшнемъ обликѣ растений, какъ другой могучій факторъ — свѣтъ.

Ростъ въ длину органовъ оказывается, наоборотъ, въ ясной зависимости отъ силы тяжести. Ориентированные вверхъ ногами органы растутъ вообще значительно медленнѣе, чѣмъ въ нормальномъ поло-

<sup>4)</sup> Voechting 1878. Die Organbildung I. Bonn.

<sup>5)</sup> Leitgeb 1878. Sitzungsber. Wien Akad. 77.



женіи <sup>6)</sup>). Ориентировка въ косомъ, по отношенію къ направленію силы тяжести, направленіи приводитъ къ неодинаковому по быстротѣ росту на верхней и нижней сторонахъ органа, вызывающему характерные изгибы, о которыхъ мы будемъ говорить нѣсколько ниже (глава XXXIII).

Подъ вліяніемъ односторонняго дѣйствія силы тяжести неравномѣрно развиваются и отдѣльныя ткани органовъ. У вѣтвей, помѣщенныхъ наклонно, на верхней сторонѣ формируется узкополостная и толсто-стѣнная колленхима, склеренхима и сосуды, между тѣмъ какъ на нижней всѣ эти элементы оказываются широкополостными и тонкостѣнными <sup>7)</sup>. У наклонно растущихъ вѣтвей процессъ утолщенія обычно идетъ неравномѣрно, эксцентрично. У хвойныхъ, а также и у конскаго каштана утолщеніе идетъ энергичнѣе на нижней сторонѣ вѣтви, у двудольныхъ же наоборотъ, во всякомъ случаѣ вначалѣ <sup>8)</sup>; по Уршпрунгу <sup>9)</sup>, однако, на каждой отдѣльной вѣтви можно встрѣтить въ различныхъ мѣстахъ совершенно противоположныя соотношенія. Несмотря на большую, сравнительно, литературу вопроса еще не вполне ясно, насколько эта эксцентричность вызывается силою тяжести и насколько зависитъ она отъ какихъ либо иныхъ факторовъ <sup>10)</sup>. У хвойныхъ нижняя сторона горизонтальныхъ вѣтвей отличается не только избыточнымъ разрастаніемъ, но и особой структурой и своеобразными механическими свойствами образующихся тамъ клѣтокъ древесины <sup>11)</sup>. Благодаря характерному цвѣту ее называютъ красной древесиной (Rothholz): она отличается высокимъ коэффициентомъ сопротивленія раздавливанію, но, вмѣстѣ съ тѣмъ, при пробахъ на разрывъ, оказываетъ вдвое слабѣе, чѣмъ такъ называемая бѣлая древесина (Weissholz), занимающая верхнюю часть вѣтви. А такъ какъ верхняя сторона вѣтви оказывается напряженной по большей части тягой, нижняя же — давленіемъ, ясно, что развитіе этихъ двухъ древесинъ является вполне цѣлесообразнымъ. Весьма вѣроятно <sup>12)</sup>, что и это разнородное развитіе вторичныхъ тканей должно быть, хотя бы отчасти, сведено къ воздѣйствію силы тяжести;—извѣстное участіе въ наступающей дифференцировкѣ принимаютъ, быть можетъ, и процессы тяги, и сдавливанія, обусловленные тяжестью вѣтви. Воспользуемся этимъ, чтобы нѣсколько ближе познакомиться съ вліяніемъ механическихъ факторовъ на процессы роста.

Давленіе на растущую клѣтку отзывается, очевидно, угнетеніемъ роста и можетъ привести къ полной его остановкѣ. Задержанныя въ разрастаніи своемъ клѣтки давятъ съ своей стороны на окружающіе ихъ предметы съ такою силою, которая приводитъ нерѣдко къ весьма суще-

<sup>6)</sup> Hering 1904. Jahrb. wiss. Bot. 40, 499.

<sup>7)</sup> Bücher 1906. Jahrb. wiss. Bot. 43, 271.

<sup>8)</sup> Wiesner 1895. Ber. Bot. Ges. 13, 481; 1896. Ber. Bot. Ges. 14, 180.

<sup>9)</sup> Ursprung 1905. Bot. Cbl. Beih. 19 (I), 213.

<sup>10)</sup> Ursprung 1906. Biol. Cbl. 26, 257; 1912. Bot. Cbl. Beih. 29 (I), 159.

<sup>11)</sup> Sonntag 1904. Jahrb. wiss. Bot. 39, 71.

<sup>12)</sup> Ewart 1906. Annals Bot. 20, 201.



ственнымъ механическимъ результатамъ. Какъ показалъ Пфефферъ<sup>13)</sup>, давленіе это внаружи обусловливается тѣмъ, что клѣточная оболочка, разрастаясь въ поверхности, теряетъ свое напряженное состояніе и вся сила осмотического давленія оказывается обращенной противъ внѣшняго препятствія; въ нѣкоторыхъ случаяхъ удавалось констатировать даже и увеличеніе осмотического давленія въ такихъ сдавленныхъ извивѣ клѣткахъ. Давленія этого нерѣдко бываетъ достаточно, чтобы пересилить вставшее на пути организма механическое препятствіе; боковые корешки пробиваются, напримѣръ, коровую часть материнскаго корня<sup>14)</sup> и, выйдя наружу, выполняютъ рядъ труднѣйшихъ механическихъ задачъ, въ родѣ, напримѣръ, раскалыванія на куски камней.—Если росту препятствовать механическимъ сопротивленіемъ, клѣтки меристемы остаются долгое время неизмѣненными и вновь начинаютъ разрастаться, какъ только препятствіе окажется удаленнымъ. Клѣтки же, которыя были застигнуты въ моментъ растягиванія, мало по малу переходятъ въ состояніе покоя, оставаясь при этомъ значительно меньшихъ размѣровъ и слабѣе дифференцированными, чѣмъ въ нормальныхъ условіяхъ<sup>15)</sup>.

Въ противоположномъ смыслѣ должно было бы дѣйствовать на клѣтку ея растягиваніе. Можно было бы ожидать ускоренія роста въ направленіи роста и, дѣйствительно, не трудно бываетъ и констатировать его, если, напримѣръ, растягивать растущій стебель при помощи небольшого груза. Тяга, приложенная къ органу, въ началѣ вызываетъ, однако, совершенно своеобразный отвѣтъ: она дѣйствуетъ, какъ раздраженіе и приводитъ къ замедленію роста, за которымъ уже позднѣе слѣдуетъ указанное выше ускореніе<sup>16)</sup>. Повышеніе скорости роста тягой безъ какихъ либо временныхъ замедленій отмѣчено Кноллемъ<sup>17)</sup> на легко вытягивающейся ткани гриба *Corpinus*.

Заслуживаетъ большаго вниманія также вопросъ, отзывается ли тяга и давленіе на развитіи различныхъ тканей. Не трудно наблюдать постепенное развитіе механически сильныхъ элементовъ въ созрѣвающихъ плодахъ; весьма естественно связать эту дифференцировку съ нарастающей одновременно тягой или давленіемъ. Однако, изъ цѣлаго ряда опытныхъ данныхъ<sup>18)</sup> мы должны сдѣлать выводъ, что вполне равномерный импульсъ тяги или давленія не отзывается или ничѣмъ, или же даетъ самые минимальные формативные результаты. Тѣмъ любопытнѣе, что при грубыхъ изгибахъ органовъ и при воспрепятствованіи

<sup>13)</sup> Pfeffer 1893. Druck — und Arbeitsleistung (Abh. Kgl. Ges. Leipzig 20, 233).

<sup>14)</sup> Pond 1908. Bot. Gaz. 46, 410. Lenz 1911. Cohn's Beitr. z. Biol. 10, 235.

<sup>15)</sup> Newcombe 1894. Bot. Gaz. 19, 149.

<sup>16)</sup> Hegler. 1893. Beitr. z. Biologie. 6, 383.

<sup>17)</sup> Knoll. 1909. Sitzungsber. Wiener Akad. I, 118, 573.

<sup>18)</sup> Voechting 1902. Nachrichten Ges. d. Wiss. Göttingen Heft 5; 1908. Unters. z. exp. Anat. u. Pathol. Tübingen. Wiedersheim 1902. Jahrb. wiss. Bot. 38, 41 (сравни также Bot. Ztg. 62, II, 135). Ball 1903. Jahrb. wiss. Bot. 39, 505. Wildt 1906. Diss. Bonn. Flaskämper 1910. Flora 101, 181. Bördner Bot. Gaz. 48, 251. Brush 1912. Bot. Gaz. 53, 433. Pennington 1910. Bot. Gaz. 50, 267. Keller 1904. Diss. Kiel.



геотропическимъ изгибамъ <sup>19)</sup> наступаютъ весьма характерныя анатомическія измѣненія. Такъ, при скручиваніи разрастающихся побѣговъ на выпуклой ихъ сторонѣ идетъ утолщеніе стѣнокъ клѣтокъ колленхимы, склеренхимы и древесины съ соответственнымъ уменьшеніемъ ихъ просвѣта; въ стеблевыхъ же частяхъ, задержанныхъ механически въ ихъ геотропическихъ изгибахъ, тѣ же измѣненія наблюдаются въ тканяхъ, расположенныхъ на верхней ихъ сторонѣ, т. е. на той, которая сдѣлалась бы, если удалить препятствіе, вогнутой. И въ томъ, и въ другомъ случаѣ въ мѣстахъ съ усиленнымъ утолщеніемъ клѣточныхъ оболочекъ преобладаетъ тяга, между тѣмъ какъ противоположныя стороны сжаты давленіемъ. Здѣсь, на этихъ сторонахъ, идетъ формированіе сравнительно тонкостѣнныхъ, широкополостныхъ элементовъ. Такимъ образомъ, растеніе, не реагируя ничѣмъ на равномерный механический импульсъ, направленный по оси, начинаетъ образовывать характерныя ткани, какъ только приложенное къ органу его усиліе вызоветъ различіе въ напряженіи отдѣльныхъ его частей. Характерное отличіе выпуклой и вогнутой сторонъ выражается нерѣдко и въ дальнѣйшихъ процессахъ образованія боковыхъ органовъ. У изогнутыхъ корней <sup>20)</sup>, напримѣръ, боковые корешки отходятъ почти исключительно съ выпуклыхъ его частей (рис. 98). Нолль старался показать, что причиной такого односторонняго образованія боковыхъ корешковъ не является различіе въ напряженіи обѣихъ сторонъ корня, и пришелъ къ выводу, что растеніе реагируетъ непосредственно на изгибъ, какъ таковой <sup>21)</sup>.

Если, однако, разрѣзать двухпучковый корень лупина вдоль на двѣ половины, изъ которыхъ каждая будетъ заключать по одному сосудистому пучку, а съ нимъ и по участку корнероднаго слоя, оказывается, что боковые корни образуются теперь совершенно безразлично, будетъ ли материнскій корень выпуклымъ, вогнутымъ или прямымъ <sup>22)</sup>. Изъ этого, какъ намъ кажется, необходимо вывести заключеніе, что въ неповрежденномъ изогнутомъ корнѣ должны все таки наступать различія въ напряженіи между обоими корнеродными участками, приводящія къ одностороннему угнетенію образованія боковыхъ корней; возможно также, какъ предполагаетъ Гебелъ <sup>23)</sup>, что все это явленіе основано на различіяхъ въ питаніи.

Укажемъ мимоходомъ, что вліяніе механическихъ воздѣйствій изучалось и въ приложеніи къ дѣлящимся клѣткамъ; оказывается, при этомъ, что новообразующаяся перегородка ориентируется, если только не препятствуетъ этому какой либо иной импульсъ, въ направленіи

<sup>19)</sup> Ball 1903. Jahrb. wiss. Bot. 39, 305. Bücher 1906. Jahrb. wiss. Bot. 43, 271.

<sup>20)</sup> Noll 1900. Landw. Jahrb. 29, 361.

<sup>21)</sup> Сравненія изложенныя здѣсь представленія со взглядами Nordhausen 1907. Jahrb. wiss. Bot. 44, 606.

<sup>22)</sup> Klatt 1902. Ber. Bot. Ges. 27, 470.

<sup>23)</sup> Goebel. Einl. in die exp. Morphologie. Leipzig. 1908.



давленія и перпендикулярно направленію тяги <sup>24</sup>). Съ другимъ чрезвычайно оригинальнымъ раздраженіемъ встрѣчаемся мы при давленіи, съ неодинаковой интенсивностью прилагаемомъ къ двумъ сосѣднимъ частямъ растенія. Случаи такого давленія или „контакта“ весьма нерѣдки, когда къ органу растенія прикасается, напримѣръ, тѣло съ неровной, шероховатой поверхностью. Съ явленіями раздраженія путемъ контакта мы встрѣтимся при разсмотрѣніи ряда своеобразныхъ движеній растительныхъ частей, но и въ интересующей насъ теперь области орґано-

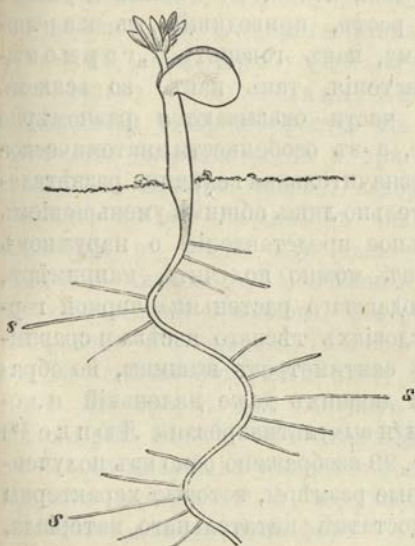


Рис. 98. Молодое растеніице лупина (*Lupinus*) съ волнообразно изогнутымъ корнею. Боковые корешки развились исключительно на выпуклыхъ частяхъ осевого корня. По Ноллю.



Рис. 99. Проростокъ розы (*Rosa*), развѣвшій въ Страсбургскомъ ботаническомъ саду уже на первомъ году, вслѣдъ за нѣсколькими листьями, и цвѣточный органъ. Естеств. велич.

образованія можно подыскать для нихъ не мало примѣровъ. Такъ, напримѣръ, при контактѣ съ частицами почвы корневыя волоски останавливаются въ ростѣ и самымъ точнымъ образомъ прижимаются ко всемъ неровностямъ вызывающаго контактъ тѣла. Въ своеобразную форму выливаются результаты контакта у прищѣпокъ дикаго винограда (*Ampelopsis*), концы которыхъ, соприкасаясь съ твердымъ тѣломъ, образуютъ особые кружки, функціонирующіе въ видѣ присосокъ (сравни стр. 497). У грибка *Mucor stolonifer*, наконецъ, образуются столоны, верхушки которыхъ, соприкасаясь съ субстратомъ, крѣпко на немъ основываются при помощи вѣнца ризидовъ и образуютъ, вслѣдъ за тѣмъ, спорангіеносныя гифы <sup>25</sup>).

<sup>24</sup>) Kny 1901. Jahrb. wiss. Bot. 37, 55. Kuster. 1908. Progressus rei bot. 2, 500.

<sup>25</sup>) Wortmann 1881. Bot. Ztg. 39, 368.



Ограничимся приведенными примѣрами воздѣйствія тяги и давленія на ростъ и перейдемъ къ инымъ импульсамъ, получаемымъ организмомъ изъ внѣшней среды, отчасти химической, отчасти и физической природы. Всякій ростъ необходимо связанъ, конечно, съ наличностью питательнаго матеріала; поэтому въ рядъ факторовъ, обуславливающихъ ростъ, необходимо внести и всѣ изученныя нами выше питательныя вещества: каждое изъ нихъ должно присутствовать хотя бы въ минимальномъ количествѣ, чтобы обусловить наступленіе процессовъ роста. Мы знаемъ также, что избытокъ какого либо изъ питательныхъ веществъ оказывается бесполезнымъ для растенія, если только ощущается недостатокъ одного изъ необходимыхъ компонентовъ. Въ такихъ случаяхъ наступаетъ такъ называемый голодный ростъ, приводящій къ карликовымъ растеніямъ, т. е. къ общему, какъ говорятъ, „гармоническому“ уменьшенію размѣровъ растенія, такъ какъ, во всякомъ случаѣ на первый взглядъ, всѣ его части оказываются равномерно сокращенными. Ближайшее изученіе <sup>26)</sup>, а въ особенности анатомическое изслѣдованіе показываетъ, однако, что незначительная величина развѣтвленій не можетъ быть объяснена исключительно лишь общимъ уменьшеніемъ всѣхъ вообще частей растенія. Правильное представленіе о наружномъ обликѣ такихъ карликовыхъ растеньицъ можно получить, на примѣръ, изъ данныхъ Гейнрихера <sup>27)</sup>, наблюдавшаго растеньица черной горчицы (*Sinapis nigra*), достигшихъ въ условіяхъ тѣснаго посѣва и сравнительно малопродуктивной почвы лишь 18 сантиметровъ вышины, но образовавшихъ въ то же время по цвѣтку и давшихъ даже маленькій плодикъ—стручекъ. Такіе же карлики были выкультированы Люпке <sup>28)</sup> въ культурахъ, лишенныхъ калия; на рис. 99 изображено одно изъ полученныхъ имъ растеньицъ. На незначительные размѣры, которые характерны для растеній, развивающихся при недостаткѣ питательнаго матеріала, можно смотрѣть, какъ на явленіе приспособленія: общее сокращеніе роста позволяетъ растенію закончить весь циклъ развитія, между тѣмъ какъ при попыткѣ образовать органы нормальной величины всѣ наличныя питательныя вещества пошли бы на образованіе одного какого либо листа, и дальнѣйшее развитіе должно было бы приостановиться. Гармоническое уменьшеніе размѣровъ не является единственной реакціей растенія на недостатокъ питательнаго матеріала; въ нѣкоторыхъ случаяхъ наблюдается также и не вполне гармоничный ростъ. Такъ, на примѣръ, при недостаткѣ азота, а также и фосфора, наступаетъ избыточное удлинненіе <sup>29)</sup> корней, междоузлій и корневыхъ волосковъ. Явленіе это поразительно напоминаетъ этиолированіе, да и по своему біологическому смыслу оно, несомнѣнно, весьма близко къ

<sup>26)</sup> Gauchery 1899. Ann. sc. nat. (8). 9, 61.

<sup>27)</sup> Heinriche 1896. Ber. naturw. Verein Innsbruck 22.

<sup>28)</sup> Lüpke 1888. Landw. Jahrb. 17, 912.

<sup>29)</sup> Noll 1901. Landw. Jahrb. 29, 361. W. Benecke 1903. Bot. Ztg. 61, 19  
Shöne 1906. Flora 96, 276.



нему.—При возрастаніи доли каждаго отдѣльнаго питательнаго вещества для каждаго изъ нихъ наступаетъ опредѣленный количественный оптимумъ, за которымъ начинаютъ обнаруживаться уже вредныя воздѣйствія избытка матеріала, вызываемыя осмотическими или чисто химическими его свойствами; приближаясь къ точкѣ количественнаго максимума, воздѣйствія эти несутъ для растенія уже смертельныя послѣдствія.

Среди веществъ, необходимыхъ для большинства растеній, особенную роль играетъ кислородъ. Это не „питательное вещество“ въ обыкновенномъ смыслѣ этого слова, такъ какъ воспріятіе его организмомъ связано не съ синтетическимъ, а съ разрушительнымъ ходомъ обмѣна веществъ, именно съ дыханіемъ.—Концентрація кислорода въ окружающей средѣ представляетъ собой одинъ изъ существеннѣйшихъ факторовъ роста. При уменьшеніи парціального давленія кислорода, если только общее давленіе остается неизмѣнимымъ, обычно наблюдается ускореніе роста. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ было отмѣчено увеличеніе скорости роста и при увеличеніи парціального давленія кислорода. Вообще говоря, содержаніе кислорода въ воздухѣ можно измѣнять въ обѣ стороны въ такихъ предѣлахъ, что растенія останавливаются въ ростѣ или даже совершенно отмираютъ (максимумъ и минимумъ кислорода). Положеніе этихъ точекъ является характернымъ, специфическимъ отличіемъ для различныхъ организмовъ; у нѣкоторыхъ анаэробовъ кислородный максимумъ лежитъ очень низко, равняясь для *Bacitridium butyricum* 0,001 атмосферы, для *Clostridium butyricum*—0,003 атмосферы, для сѣрныхъ бактерій—0,2 атмосферы и 0,7 для тѣобактерій. Многія изъ этихъ формъ погибаютъ уже по истеченіи нѣсколькихъ минутъ въ условіяхъ полнаго доступа кислорода<sup>30</sup>). У факультативныхъ анаэробовъ и аэробовъ максимумъ значительно выше: онъ достигаетъ даже 9 атмосферъ<sup>31</sup>). Соотвѣтственно этому, у каждаго организма имѣется и свой специфическій минимумъ; у плѣсневыхъ грибовъ, напримѣръ, онъ расположенъ вообще выше, чѣмъ у бактерій; для грибка *Phycomyces* онъ равняется 0,6 объемныхъ процентовъ кислорода. При недостаткѣ кислорода, ведущемъ къ возникновенію интрамолекулярнаго дыханія, высшія растенія растутъ лишь короткій промежутокъ времени или совсѣмъ останавливаются въ ростѣ; между отдѣльными формами наблюдаются, при этомъ, крупныя различія. Рисъ и многія водяныя растенія<sup>32</sup>) могутъ прорасти, напримѣръ, и въ безкислородной средѣ, между тѣмъ какъ всѣ остальные проростки нуждаются, въ большей или меньшей степени, въ наличности кислороднаго дыханія<sup>33</sup>). Размахъ между

<sup>30</sup>) Wachmann 1912. Cbl. Bakt. (II) 36, 1.

<sup>31</sup>) Rogodko 1904. Jahrb. wiss. Bot. 41, 1.

<sup>32</sup>) Crooker 1907. Bot. Gaz. 44, 375. Takahashi, цит. по Czarek, *Ergebn. d. Physiologie* 9, 598.

<sup>33</sup>) Wieler 1883. *Unters. Tübingen* 1, 189; 1901. *Ber. Bot. Ges.* 19, 366. Nabokich 1910. *Bot. Cbl. Beih.* (I) 7. Lehmann 1911. *Jahrb. wiss. Bot.* 49, 61. Schull *Bot. Gaz.* 52, 453. Зависитъ ли наблюдаемое иногда въ безкислородной средѣ возобновленіе роста отъ стимулирующаго дѣйствія ядовитыхъ веществъ, образующихся при



минимумомъ и максимумомъ чрезвычайно различенъ у разныхъ растений; при этомъ низкому минимуму далеко не всегда соответствуетъ и низкое положеніе максимума. По даннымъ Породка особенно далеко отстоятъ другъ отъ друга кардинальныя точки для кислорода у факультативныхъ анаэробовъ; наоборотъ, анаэробы облигатные отличаются узкими предѣлами между этими точками. — Наряду со специфическими для цѣлаго вида различіями въ положеніи минимума и максимума могутъ встрѣчаться и чисто индивидуальныя отклоненія, а Вундъ показалъ <sup>33a)</sup>, что различныя функціи организма, какъ спорообразованіе, проростаніе споръ, дальнѣйшій ростъ вегетативныхъ клѣтокъ связаны съ различными, специфическими въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ, количествами кислорода.

Мы указывали уже выше, что многія, необходимыя для растительнаго организма вещества оказываются при повышеніи концентраціи уже вредными; если при этомъ играютъ роль не осмотическія явленія, а чисто химическія свойства соединенія, можно съ полнымъ правомъ говорить о ихъ „ядовитости“. Среди продуктовъ растительнаго обмена веществъ не мало есть и такихъ, которые оказываются рѣзкими ядами по отношенію къ другимъ организмамъ. Для самого же, дающаго имъ начало, организма эти продукты обмена могутъ быть иногда и полезными <sup>33b)</sup>, вызывая стимуляцію роста; если же присутствіе ихъ отзывается вредно на развитіи организма, то это наступаетъ лишь при сравнительно высокихъ концентраціяхъ. Такъ, напримѣръ, при увеличеніи содержанія спирта или повышеніи кислотности питательнаго раствора при броженіи рано или поздно наступаетъ задержка въ развитіи вызывающаго бродильный процессъ организма; продукты жизнедѣтельности высшихъ растений могутъ также вредно отзываться на ихъ развитіи: укажемъ хотя бы на углекислоту и щавелевую кислоту. Для первой изъ нихъ установлено <sup>34)</sup>, что разрастаніе корней задерживается, если въ окружающей ихъ атмосферѣ накопится до 5% этого газа; ростъ оказывается совершенно остановленнымъ при 25 — 30% углекислоты. Для стеблевыхъ органовъ цифры нѣсколько ниже: задержка роста становится замѣтной при 15%, а полная остановка его при 20—25%. Небольшое, на нѣсколько процентовъ, обогащеніе атмосфернаго воздуха углекислымъ газомъ характерно ускоряетъ развитіе зеленыхъ растений; остается, поэтому, загадкой, почему Броунъ и Эскомбъ <sup>35)</sup> пришли въ своихъ опытахъ къ совершенно противоположному результату. Въ природѣ, впрочемъ, скольконибудь значительныя скопленія углекислоты въ атмосферѣ почти не возможны, такъ какъ они тотчасъ же были бы разложены ассимиляціонной дѣятельностью растений и, слѣдовательно, обезврежены. Накопленіе

анаэробномъ обменѣ, какъ думаетъ Набокихъ, еще остается, по нашему мнѣнію, недоказаннымъ, тѣмъ болѣе, что и конечное полное прекращеніе явленій роста должно зависеть отъ накопленія этихъ ядовитыхъ веществъ.

<sup>33a)</sup> Wund 1906. Kardinalpunkte d. Sauerstoffkonzentration. Diss. Marburg.

<sup>33b)</sup> Nikitinsky 1904. Jahrb. wiss. Bot. 40, 1. Rahn 1906. Cbl. Bakt. II, 16, 417.

<sup>34)</sup> Chapin 1902. Flora 91, 348.

<sup>35)</sup> Brown and Escombe 1902. Proc. R. Soc. 70, 397.



щавелевой кислоты <sup>36)</sup>, а также и другихъ кислотныхъ продуктовъ обмѣна оказывается нейтрализованнымъ уже инымъ путемъ, а именно образованіемъ нерастворимыхъ солей.

Рѣзко ядовитымъ дѣйствіемъ на растенія обладаетъ также много различныхъ веществъ, не входящихъ въ составъ растительныхъ организмовъ, да и не встрѣчающихся имъ въ естественныхъ условіяхъ ихъ существованія. Перечисленіе этихъ ядовъ, дѣйствующихъ гибельно на живую клѣтку уже при сильнѣйшихъ разведеніяхъ, не входитъ, конечно, въ наши задачи. Укажемъ лишь на крайне любопытный фактъ, что нѣкоторыя вещества оказываются одинаково ядовитыми для растительныхъ и животныхъ организмовъ, между тѣмъ какъ другія отличаются своимъ крайне специфическимъ, различнымъ даже въ предѣлахъ близко родственныхъ группъ дѣйствіемъ. Объясненіе этому нужно искать отчасти въ томъ, что составъ протоплазмы, по всей вѣроятности, далеко не вездѣ одинаковъ, а въ особенности, быть можетъ, въ различіяхъ способности яда проникать въ ту или другую клѣтку. Такъ, напримѣръ, Пульстъ <sup>37)</sup> показалъ, что мѣдный купоросъ, являющійся, какъ и большинство солей тяжелыхъ металловъ, рѣзкимъ ядомъ, не отзываясь скольконибудь замѣтно на развитіи грибка *Penicillium* благодаря лишь тому, что клѣтки этого организма оказываются для него непроницаемыми. Покоящіяся споры и сѣмена, легко переносящія и высокія температуры, характерны наличностью особыхъ перепонокъ, непроницаемостью которыхъ и обусловливается ихъ стойкость; чтобы достигнуть отмиранія этихъ образований, приходится прибѣгать къ совмѣстному воздѣйствію яда и высокой температуры <sup>38)</sup>. Одиноко стоитъ и не поддается объясненію оригинальный фактъ рѣзкой ядовитости для нитробактерій (сравни стр. 382) веществъ вродѣ сахара и пептона, обычныхъ для большинства растеній питательныхъ матеріаловъ и уже во всякомъ случаѣ не ядовитыхъ соединений.

Особенный интересъ представляетъ тотъ фактъ, на который мы уже и раньше обращали вниманіе (стр. 522), именно, что многіе яды въ слабой концентраціи оказываютъ уже не ядовитое, а даже типично стимулирующее дѣйствіе; то же самое приложимо и къ такъ называемымъ наркотикамъ <sup>39)</sup>. Связано ли какой либо причинной зависимостью съ ускореніемъ роста наступающее подъ вліяніемъ яда повышеніе дыханія или нѣтъ, остается еще невыясненнымъ.

Къ числу химическихъ „раздражителей“ необходимо отнести также рядъ веществъ, не являющихся собственно ядами, а иногда даже представляющія и питательное для организма значеніе. Во всякомъ

<sup>36)</sup> Растенія, образующія значительныя количества щавелевой кислоты, оказываются, вмѣстѣ съ тѣмъ, и сравнительно болѣе стойкими по отношенію къ этому яду (Verschaffelt 1909. Ann. Buitenzorg (II), Suppl. 3).

<sup>37)</sup> Pulst 1902. Jahrb. wiss. Bot. 37, 203.

<sup>38)</sup> Schubert 1909. Flora 100.

<sup>39)</sup> Напримѣръ, эфиръ; сравни Schröder 1908. Flora. 99, 156. Grottian 1909. Bot. Cbl. Beihefte 24, 1, 255.



случаѣ роль ихъ, какъ раздражителей, не связана со значеніемъ ихъ какъ питательныхъ матеріаловъ. Къ этой категоріи явленій относится, напримѣръ, ускореніе проростанія споръ, пыльцевыхъ зеренъ и различныхъ сѣмянъ, вызываемое веществами частью вполне определеннаго состава, частью же еще ближе неизвѣстныхъ. Приведемъ нѣсколько примѣровъ: пыльцевыя крупинки растений изъ вида *Mussendaea*, помѣщенные въ дистиллированную воду, начинаютъ, по наблюденіямъ Бѣрка <sup>40)</sup>, прорасти лишь въ томъ случаѣ, когда вмѣстѣ съ ними находится кусочекъ рыльца съ цвѣтка того же растенія. По всей вѣроятности, кѣтки рыльца выделяютъ въ окружающій растворъ слѣды леулезы; оказывается, что изъ всѣхъ испробованныхъ веществъ, а въ особенности изъ всѣхъ сахаровъ, одна фруктоза была способна вызывать подобное раздраженіе, даже если ея присутствіе ограничивалось и минимальными количествами. Если бы явленіе это въ основѣ своей связано было съ поступленіемъ внутрь разрастающейся кѣтки необходимыхъ для роста питательныхъ веществъ, представлялось бы необъяснимымъ, почему такую же роль ускорителя не могла бы сыграть, напримѣръ, глюкоза. Если же воздѣйствіе фруктозы, какъ нужно думать, сводится къ стимулированію роста, становится понятной и возможность строгой спеціализаціи агента. Нерѣдко приходится наталкиваться на крупныя различія въ этомъ отношеніи у близко родственныхъ другъ другу организмовъ; такъ, пыльца растенія *Pavetta javanica* прорастаетъ исключительно лишь въ экстрактѣ изъ рылецъ того же растенія или же близкаго вида *Pavetta fulgens*; экстракты соотвѣтственныхъ частей всѣхъ другихъ видовъ *Pavetta* оказываются недѣйствительными. — Укажемъ также, что по де-Бари <sup>41)</sup> споры грибовъ *Completozia*, *Protomyces* и *Synchytrium* прорастаютъ по большей части лишь на соотвѣтствующихъ имъ растеніяхъ-хозяевахъ, а развитіе сѣмянъ паразитовъ (*Orobanche*) и петрова креста (*Lathraea*) начинается лишь тогда, когда вблизи нихъ оказывается корень питающаго эти паразиты растенія. Нѣтъ сомнѣній, что и въ этихъ случаяхъ импульсъ къ развитію дается определенными химическими веществами, диффундирующими изъ кѣтокъ питающаго растенія въ окружающую среду; вещества эти, однако, еще не были изолированы. Образованіе присосокъ у зеленыхъ паразитовъ *Odontites* и *Osyris* вызывается также воздѣйствіемъ химическихъ раздраженій, исходящихъ отъ питающаго растенія <sup>42)</sup>. Оказывается также, что химическіе импульсы играютъ немаловажную роль и въ процессѣ проростанія сѣмянъ нѣкоторыхъ водяныхъ растеній <sup>42a)</sup>.

Воспользуемся грибомъ *Basidiobolus*, чтобы на его примѣрѣ познакомиться съ формативными воздѣйствіями химическихъ раздражителей. Нѣсколько дальнѣйшихъ примѣровъ мы заимствуемъ затѣмъ въ процес-

<sup>40)</sup> Burck 1900. Kon. Akad. van Wetensch. Amsterdam. Proceedings.

<sup>41)</sup> de Bary 1884. Morphologie u. Biologie der Pilze. Leipzig.

<sup>42)</sup> Heinriche's Jahrb. wiss. Bot. 31, 120 (*Odontites*); объ *Osyris*—письменное сообщеніе автора.

<sup>42a)</sup> A. Fischer 1907. Ber. Bot. Ges. 25, 108.



сахъ образованія такъ называемыхъ галль.—*Basidiobolus ranarum* принадлежитъ къ числу представителей семейства *Entomophthoraceae*; онъ встрѣчается въ экскрементахъ лягушекъ и легко поддается искусственной культурѣ, подобно многимъ другимъ организмамъ, въ искусственномъ питательномъ растворѣ, заключающемъ наряду съ необходимыми соевыми веществами еще сахаръ и пептонъ или даже одинъ только пептонъ. Въ такомъ растворѣ грибокъ этотъ образуетъ удлиненныя цилиндрическія нити, расчлененныя на клѣтки перпендикулярными къ поверхности перегородками. Ростъ и новообразование клѣточныхъ недѣлимыхъ можетъ продолжаться безгранично долго, пока въ растворѣ имѣется достаточно питательнаго матеріала. Однако, внося измѣненія въ составъ питательнаго раствора, не трудно вызвать появленіе другихъ, разительно отличныхъ формъ роста <sup>43)</sup>. Такъ, если значительно повысить концентрацію раствора, или нѣсколько подкислить питательную среду, разрастаніе клѣтокъ въ длину оказывается задержаннымъ, клѣтки принимаютъ болѣе округлую форму и дѣленія ихъ совершаются не только въ поперечномъ оси направленію, но нерѣдко и косо (рис. 100, I). Въ концѣ концовъ, особенно при одновременномъ воздѣйствіи высокой температуры, клѣтки совершенно перестаютъ дѣлиться, продолжая при этомъ разрастаться въ своихъ внѣшнихъ размѣрахъ; при этомъ размноженіе ядеръ въ клѣткахъ идетъ своимъ чередомъ, и въ

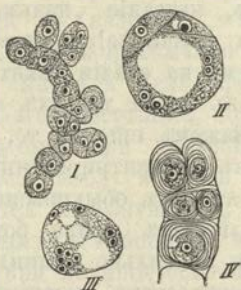


Рис. 100. *Basidiobolus ranarum*. По Ра-циборскому. I—въ 20% растворѣ глюкозы. II—въ 10% глицеринѣ и въ условіяхъ высокой температуры. III—гигантскія клѣтки изъ той же культуры; поперечныхъ перегородокъ нѣтъ, хотя въ каждой клѣткѣ находится по нѣскольку ядеръ. IV—пальмеллевидная стадія, выросшая въ растворѣ глюкозы и сѣрно-кислаго аммонія.

результатѣ получаются гигантскія многоядерныя клѣтки (рис. 100, II и III). Такія же явленія наблюдаются и у другихъ грибовъ при соответственныхъ внѣшнихъ условіяхъ <sup>44)</sup>. Образованія эти являются уже формами, значительно отклонившимися отъ нормальныхъ, такъ какъ онѣ потеряли уже способность къ нормальному развитію и возвратъ къ „нормальному“ росту оказывается для нихъ уже закрытымъ. Такія же рѣзкія, но, вмѣстѣ съ тѣмъ, остающіяся въ предѣлахъ „нормальнаго“ развитія формы получаютъ при качественномъ измѣненіи состава раствора, если, на-примѣръ, оставляя сахаръ въ качествѣ источника углерода, дать вмѣсто пептона амміачныя соли или близкія къ нимъ соединенія (амины), какъ источники азота. И въ такомъ растворѣ намѣчается округленіе клѣтокъ,

<sup>43)</sup> Raciborski 1896. Flora 82, 107.; 1907. Bull. Acad. Cracovie, 898 (сравни также *ibidem* 1906, 764).

<sup>44)</sup> Ritter 1907. Ber. Bot. Ges. 25, 253.



дѣлящихся, при этомъ, уже совершенно неправильно, расположенными во всѣхъ направленіяхъ пространства перегородками; вмѣстѣ съ тѣмъ становится замѣтнымъ сильное утолщеніе клѣточныхъ стѣнокъ, связанное съ образованіемъ рѣзкой въ нихъ слоистости (рис. 100, IV), одинаково хорошо замѣтное и на материнскихъ, и на дочернихъ клѣткахъ. Такимъ образомъ, каждый отдѣльный клѣточный индивидъ оказывается, въ концѣ концовъ, окруженнымъ не только своей собственной оболочкой, но и оболочками материнской и, быть можетъ, даже и праматеринской клѣтокъ. Эти оболочки, однако, понемногу растворяются, клѣтки высвобождаются изъ общей связи, отдѣляются другъ отъ друга и принимаютъ вполне округлую форму. Такая картина роста близко напоминаетъ ходъ развитія у нѣкоторыхъ низшихъ водорослей и должна получить, какъ и у нихъ, названіе „пальмеллеvidной“ стадіи. При постоянствѣ условій питанія *Basidiobolus* можетъ развиваться безгранично долго, оставаясь все время на стадіи такихъ „пальмелль“.

Изъ числа другихъ морфогенныхъ воздѣйствій химическихъ агентовъ укажемъ еще на то, что одноклѣтная водоросль *Stichococcus* образуетъ въ концентрированныхъ сахарныхъ растворахъ значительно болѣе длинныя, чѣмъ обыкновенно, клѣтки <sup>45)</sup>, а спирогира (*Spirogyra*) даетъ подъ вліяніемъ эфира бочкообразно вздутыя клѣтки вмѣсто обычныхъ для нея правильно цилиндрическихъ отдѣльностей <sup>46)</sup>.—Еще глубже въ морфологическомъ отношеніи воздѣйствіе тѣхъ односторонне вліяющихъ агентовъ, которые оказываются способными индуцировать полярность въ развитіи органа (*Fucus*) <sup>47)</sup>, или же измѣняютъ уже имѣющуюся въ наличности <sup>48)</sup>. (*Basidiobolus*).

Намъ придется теперь подробно остановиться и на вліяніи обыкновенной воды; роль ея, наряду съ чисто химическими воздѣйствіями, выражается и при этомъ прежде всего въ рядѣ разнообразныхъ физическихъ импульсовъ: вспомнимъ объ явленіяхъ набуханія и тургора, играющихъ такую роль въ приданіи прочности и эластичности растительнымъ органамъ. Съ отнятіемъ воды связано и прекращеніе всякой жизнеспособности, въ томъ числѣ и роста. У нѣкоторыхъ растений жизнеспособность, однако, остается цѣликомъ незатронутой, даже и въ высушенномъ состояніи. Многіе мхи, лишайники и даже нѣкоторыя селлагинеллы выносятъ полное высыханіе на воздухѣ безъ какихъ либо вредныхъ послѣдствій, начиная дальнѣйшее разрастаніе при новомъ доступѣ воды; однако, большинство вегетативныхъ органовъ растений отмираютъ уже при первомъ высыханіи <sup>49)</sup>. Способность выносить высыханіе присуща въ особенности покоящимся органамъ растений, иначе говоря, различнымъ „спорамъ“ и сѣменамъ; у многихъ низшихъ

<sup>45)</sup> Artari 1904. Jahrb. wiss. Bot. 40, 593.

<sup>46)</sup> Gerassimoff. Flora 94, 79.

<sup>47)</sup> Кnier 1907. Jahrb. wiss. Bot. 44, 635.

<sup>48)</sup> Raciborski 1907, смотри списку 43.

<sup>49)</sup> Rabe 1905. Flora 95, 253.



растений само образование этихъ органовъ стоитъ нерѣдко въ прямой зависимости отъ потери воды организмѣмъ. Такія стадіи покоя выносятся нерѣдко и значительно большія потери воды, чѣмъ тѣ, которыя наступаютъ при достиженіи воздушной сухости; многія сѣмена способны, не отмирая, выносить потерю воды, связанную съ нагрѣваніемъ до 100—110° С; большинство мховъ погибаетъ, однако, уже при высушиваніи надъ сѣрной кислотой. Мы видимъ и здѣсь, какъ и всюду, что у растений, растущихъ въ особыхъ условіяхъ существованія, развиваются и совершенно своеобразныя биологическія отличія. У растений, сѣмена которыхъ обычно никогда не высыхаютъ при созрѣваніи, не наблюдается также и способности сопротивляться высыханію.

Задолго до достиженія воздушной сухости наступаетъ потеря растительной клѣткой ея тургора, выражающаяся въ явленіи „завяданія“ растенія. Способность выносить завяданіе опять таки чрезвычайно и специфично различна. Нѣкоторые суккуленты выносятся безъ вреда для себя потерю воды, достигающую до 90% общаго содержанія, другія же растенія испытываютъ непоправимыя поврежденія при удаленіи половины своего воднаго запаса. Во всякомъ случаѣ, всюду и вездѣ прекращается ростъ, какъ только тургоръ оказывается исчезнувшимъ. Потеря воды можетъ быть обусловлена или избыточнымъ испареніемъ въ условіяхъ недостаточнаго притока воды, или же при помощи осмотическихъ агентовъ, въ видѣ соляныхъ растворовъ, индифферентныхъ въ химическомъ отношеніи. Конечный результатъ въ обоихъ случаяхъ оказывается далеко не одинаковымъ; это понятно само собою уже потому, что при отнятій воды осмотическимъ путемъ нерѣдко создаются подъ вліяніемъ прониканія солей внутрь живой клѣтки или новообразованія клѣткой противовѣса изъ осмотически сильныхъ веществъ новыя условія, приводящія къ реакціямъ, осуществленіе которыхъ невозможно при непосредственномъ завяданіи растенія на воздухѣ. Для увядшаго растенія весьма затруднительно также сохранить стаціонарность въ содержаніи имъ воды: оно или насыщается водою, восполняя потери, или теряетъ воду все дальше и дальше, идя къ вѣрной гибели. При плазмолизѣ же растеніе негрудно сохранить въ живомъ состояніи въ теченіе долгаго времени; водоросли, на примѣръ, выдерживаютъ, не отмирая, многонедѣльное пребываніе въ плазмолизированномъ состояніи; при этомъ у нихъ не наблюдается, впрочемъ, и признаковъ роста и дѣло ограничивается исключительно лишь образованіемъ новыхъ оболочекъ. Въ концѣ концовъ каждая плазмолизованная клѣтка осуждена, конечно, на неизбежное отмираніе. Вредной для растенія является уже всякая пере мѣна концентраціи окружающаго раствора, обуславливающая колебаніе въ осмотическомъ давленіи; быстрыя смѣны его, наблюдающіяся, на примѣръ, при впаденіи рѣкъ въ море, въ связи съ приливами и отливами, выносятся лишь сравнительно немногими водорослями <sup>50)</sup>.

<sup>50)</sup> Oltmanns 1891. Sitzungsberichte. Berlin.



Уже изъ этихъ общихъ указаній ясно, что какъ скорость роста, такъ и конечные размѣры каждаго растенія въ значительной степени завясятъ отъ содержанія въ органахъ его воды, а оно, въ свою очередь, регулируется соотношеніями между поступленіемъ влаги изъ почвы и отдачей ея въ атмосферу. Такимъ образомъ, въ ряду многихъ другихъ факторовъ важную роль играетъ и влажность воздуха, совмѣстно съ влажностью и содержаніемъ солей въ почвѣ. Минимумъ, максимумъ и оптимумъ и здѣсь крайне различны для разныхъ растеній; они могутъ сильно различаться и для отдѣльныхъ органовъ одного и того же растенія. Не лишены интереса въ этомъ отношеніи, напримѣръ, изслѣдованія Тукера и Зеельгорста <sup>51)</sup>, изучившихъ вліяніе содержанія воды въ почвѣ на сравнительное развитіе корневой и стеблевой системъ овса. Сравнительная сухость почвы побуждаетъ корни къ усиленному росту; но, несмотря на все увеличеніе ихъ поглощающей поверхности, они оказываются всетаки не въ состояніи доставить наземнымъ органамъ достаточно воды, благодаря чему стеблевая система и остается неразвитой; это характерно выражается въ томъ, что вѣсъ корневой системы относится къ вѣсу всего растенія какъ 1 : 7,4, между тѣмъ какъ при повышенной влажности почвы отношеніе это достигаетъ величины 1:16,16. Въ послѣднемъ случаѣ оптимумъ влажности для корней оказывается уже превзойденнымъ и корневая система задержанной въ своемъ развитіи. Такимъ образомъ, между развитіемъ корней и стеблевой части наблюдается вполне цѣлесообразная корреляція.

Остановимся нѣсколько на формообразующихъ импульсахъ сухой и влажной атмосферы. Общимъ выводомъ изъ чрезвычайно богатой литературы вопроса <sup>52)</sup> является, что и замедленіе, и повышеніе испаренія вызываютъ обычно въ растительномъ организмѣ появленіе соответственныхъ регулирующихъ приспособленій; въ строеніи растеній сухихъ мѣстностей выступаютъ на первый планъ приспособленія для замедленія испарительнаго тока, у растеній же, вегетирующихъ во влажной атмосферѣ—для облегченія этого процесса. Измѣнчивость растительнаго организма, даже и высшего, оказалась въ этомъ отношеніи гораздо болѣе широкой, чѣмъ предполагали раньше. Она отражается, притомъ, и на анатомическомъ строеніи его, и на вѣшной его формѣ.

Развившіяся во влажной атмосферѣ растенія отличаются длинными междоузліями, длинными черешками листьевъ и болѣе крупными, но, вмѣстѣ съ тѣмъ, и болѣе тонкими листовыми пластинками. Въ опытахъ Коля <sup>53)</sup> выросшія въ условіяхъ пониженнаго испаренія листья капуцина (*Thraeolum*) достигли въ пять разъ большей величины, чѣмъ листья экземпляровъ, культивировавшихся на сухой почвѣ и въ сухомъ воздухѣ. Но вмѣстѣ съ такимъ увеличеніемъ связана, обычно, и мень-

<sup>51)</sup> Tucker und Seelhorst 1898, Journal f. Landw. (Реф. въ Biedermann's Jahresbericht 28, 269).

<sup>52)</sup> Eberhardt 1903. Annales sc. nat. Bot. (VIII) 18, 69.

<sup>53)</sup> Kohl 1886. Die Transpiration. Braunschweig.



шая дифференцировка органовъ, образовавшихся во влажной атмосферѣ: краевые вырѣзы пластинки оказываются гораздо менѣ выраженными, стебель изъ угловатаго дѣлается почти совершенно гладкимъ, опушеніе волосками исчезаетъ почти безслѣдно. Еще разительнѣе различія въ анатомическомъ строеніи. Въ условіяхъ сильнаго испаренія органы растенія оказываются прикрытыми мощной кутикулой, механической скелеть ихъ, въ видѣ тяжелой колленхимы и склеренхимы, сильно развитымъ, сосуды болѣе широки и многочисленны, а въ листьяхъ богато развивается паллисадная паренхима. Къ сожалѣнію, вся эта совокупность явленій не охвачена еще до сихъ поръ единымъ критическимъ изслѣдованіемъ: мы не знаемъ, какую часть наблюдаемыхъ измѣненій нужно отнести на счетъ различія въ снабженіи растенія водой, какую на долю собственно испарительнаго процесса; было бы крайне интересно изслѣдовать, играетъ ли повышенная отдача воды сама по себѣ роль специфическаго раздражителя, или же опредѣляющее для хода измѣненій въ формѣ значеніе имѣетъ процессъ накопленія въ растеніи минеральныхъ солей, стоящій въ такой непосредственной связи съ испарительнымъ токомъ.

Культивируя въ атмосферѣ, насыщенной влагой, растенія, нормально вегетирующія на сухихъ мѣстообитаніяхъ, удается получать чрезвычайно оригинальныя проявленія измѣнчивости. На рис. 96 (стр. 513) изображенъ, по даннымъ Бреннера <sup>54)</sup>, внѣшній обликъ молодила (*Sempervivum assimile*), выросшаго въ нормальныхъ для него условіяхъ существованія (I) и въ искусственныхъ условіяхъ насыщенной парами воды атмосферы (II). Задержка испаренія вызываетъ, прежде всего, развертываніе прикорневой розетки, благодаря удлинненію междоузлій; наверху вытянувшейся, такимъ образомъ, оси образуется позднѣе новая небольшая розетка листочковъ. Листья начинаютъ разрастаться сильнѣе на верхней сторонѣ, чѣмъ на нижней и выгибаются, поэтому, дугами книзу; въ тоже время они становятся значительно тоньше. Все это, и уменьшеніе толщины листьевъ, и развертываніе розетки (наблюдаемое, по Визнеру <sup>55)</sup>), и у другихъ растений, поставленныхъ въ аналогичныя условія) и, наконецъ, нѣкоторыя подробности въ анатомическомъ строеніи, вродѣ выпячиванія наружу стѣнокъ эпидермальныхъ клѣтокъ, съ полнымъ основаніемъ разсматривается Бреннеромъ, какъ приспособленія къ возможному увеличенію испаренія.

Многія изъ измѣненій формы и внутренняго строенія, наблюдающихся при развитіи въ насыщенной влагой пространствѣ, близко напоминаютъ тѣ, которыя наступаютъ при культурѣ въ темнотѣ. Такъ, напри- мѣръ, молодило (*Sempervivum assimile*) развертываетъ свою прикорневую розетку и въ темнотѣ; за этимъ развертываніемъ уже не наступаетъ никакихъ дальнѣйшихъ измѣненій и образующіеся на вытянутомъ стеблѣ листья оказываются еще менѣ развитыми, чѣмъ во влажной

<sup>54)</sup> Brenner 1900. Flora 87, 387.

<sup>55)</sup> Wiesner 1891. Ber. Bot. Ges. 9, 46.



атмосферѣ. Въ природѣ оба этихъ агента—возрастаніе влажности воздуха и уменьшеніе интенсивности падающаго свѣта—обычно идутъ рука объ руку и, наоборотъ, при рѣзкой инсоляціи наступаютъ и наилучшія условія для повышеннаго испарительнаго тока.

Лишь сравнительно очень рѣдко измѣненія наружнаго облика растенія совершаются подъ воздѣйствіемъ какого либо одного фактора. Если оказывается, напримѣръ, что подземные стебли характерно отличаются и анатомически, и морфологически отъ наземныхъ осей <sup>56)</sup>, различіе это необходимо ставить въ связь не только съ разницей въ освѣщеніи, но принимать въ расчетъ и влажность среды, а, можетъ быть, и тѣ механическія раздраженія, которыя вызываются соприкосновеніемъ органа съ твердыми частицами почвы. Точно также необходимо связывать характерный обликъ водяныхъ растений <sup>57)</sup> не съ однимъ угнетеніемъ испарительнаго процесса, а съ цѣлымъ рядомъ одновременныхъ измѣненій въ условіяхъ освѣщенія, доступа кислорода, углекислоты и т. п. Такое же совмѣстное вліяніе большого числа внѣшнихъ факторовъ отражается и на формированіи такъ называемыхъ альпійскихъ типовъ растительности <sup>58)</sup>, галофитовъ <sup>59)</sup> и т. д. Не входя въ дальнѣйшія подробности, мы подчеркнемъ лишь тотъ фактъ, что на строеніе растенія нельзя смотрѣть, какъ на нѣчто неподвижное, фиксированное разъ навсегда; наоборотъ, оно оказывается сравнительно очень измѣнчивымъ, въ зависимости отъ внѣшнихъ условій существованія. Простое вытягиваніе растительныхъ органовъ оказывается въ естественныхъ условіяхъ подъ одновременнымъ воздѣйствіемъ столькихъ факторовъ, что установить значеніе каждаго изъ нихъ является почти невозможнымъ. Блэкманъ <sup>60)</sup> указалъ, что нерѣдко одинъ изъ факторовъ оказывается въ минимумѣ, ставя этимъ самымъ предѣлъ для воздѣйствія другихъ факторовъ. Подобные „ограничивающіе“ факторы могутъ играть роль и при искусственной постановкѣ опытовъ. Такъ, напримѣръ, кривая зависимости роста отъ температуры можетъ получить совершенно неправильную форму, если, начиная съ какого-либо пункта, окажется недостаточнымъ доступъ воды или органическаго матеріала къ растущимъ зонамъ, въ томъ размѣрѣ, который вполне удовлетворяетъ потребности организма при болѣе низкихъ, а, быть можетъ, и при болѣе высокихъ температурахъ. (Сравни стр. 202 и рис. 30). Кривыя со срѣзанными, горизонтально вытянутыми, верхушками указываютъ всегда на вмѣшательство какого-либо ограничивающаго процессъ фактора.

Скажемъ еще нѣсколько словъ о вліяніи на форму растеній различныхъ другихъ организмовъ. Растительный организмъ подпа-

<sup>56)</sup> Costantin 1883. Ann. sc. nat. (6) 16, 5; 1886. Ann. sc. nat. (7) 1. 135.

<sup>57)</sup> Goebel 1908. Experimentelle Morphologie.

<sup>58)</sup> Bonnier 1895. Ann. sc. nat. (7) 20, 217.

<sup>59)</sup> Schimper 1891. Indo-Malaysische Strandflora. Jena. Stahl 1894. Bot. Ztg.

52. 117.

<sup>60)</sup> Blackman 1905. Annals Bot. 19. 281. Сравни также Smith 1906. Annals bot. Gard. Peradeniya. 3, 303.



дасть такимъ соціальнымъ въздѣйствіямъ въ такой же мѣрѣ, какъ и въздѣйствіямъ силы тяжести и тепла, такъ какъ повсюду, гдѣ появляется жизнь, обнаруживается и многообразіе организмовъ и связанная съ нимъ взаимная ихъ конкуренція. Совмѣстно развивающіеся организмы ведутъ, на примѣръ, упорную борьбу за свѣтъ и за питательные матеріалы и при помощи выдѣленія особыхъ веществъ<sup>61)</sup>, вредныхъ для постороннихъ организмовъ расчищаютъ себѣ путь для дальнѣйшаго развитія. Благодаря этой борьбѣ наступаютъ столь значительныя измѣненія во внѣшней средѣ, что большая часть конкурентовъ выбываетъ изъ строя. Другая сторона совмѣстнаго сожителства выражается въ возможности поврежденія растенія постороннимъ организмомъ, на примѣръ, травояднымъ животнымъ; въ такихъ случаяхъ наступаютъ своеобразныя измѣненія въ строеніи тѣла растенія, связанныя какъ непосредственно съ самымъ раненіемъ его, такъ и съ жизненной реакціей его на это пораненіе. О прямыхъ послѣдствіяхъ пораненія нечего, конечно, распространяться; о слѣдствіяхъ непрямого характера мы скажемъ нѣсколько словъ въ слѣдующей главѣ.

Наряду съ указаннымъ выше физико-химическимъ въздѣйствіемъ организмовъ на окружающую ихъ среду, а, слѣдовательно, и на сожительствоющіе съ нимъ организмы нерѣдко осуществляется и непосредственное въздѣйствіе другъ на друга двухъ организмовъ, вступающихъ въ тѣсное взаимодействіе, выражающееся въ явленіяхъ „симбіоза“ или „антибіоза“. И здѣсь, конечно, необходимо свести основную причину нерѣдко весьма рѣзкихъ измѣненій въ анатомической структурѣ и внѣшнемъ обликѣ симбіонтовъ къ ряду химическихъ, а иногда и механическихъ импульсовъ; но такъ какъ ихъ не удается уединить каждый въ отдѣльности и такъ какъ они, въ естественныхъ условіяхъ, исходятъ всегда отъ живыхъ организмовъ, удобнѣе разобрать явленія жизненнаго сожителства въ одной общей связи. Приведемъ нѣсколько примѣровъ морфогеннаго вліянія явленій симбіоза или паразитизма.

Измѣненія въ нормальномъ строеніи растенія, вызываемыя паразитами, носятъ названіе галлъ<sup>62)</sup>. Образование галлъ обусловливается прежде всего въздѣйствіемъ паразитныхъ грибовъ, а затѣмъ и бактерій (сравни стр. 394), миксомицетовъ и водорослей; выше организованные паразиты обыкновенно не причисляются къ образователямъ галлъ, хотя и подъ ихъ въздѣйствіемъ получаютъ отклоненія отъ нормальнаго облика растенія. Изъ представителей животнаго міра въ образованіи галлъ участвуютъ различныя насѣкомыя, а иногда и черви. Познакомимся сначала съ нѣкоторыми галлами грибнаго происхожденія<sup>63)</sup>. Воздѣйствіе паразитнаго грибка на субстратъ можетъ выражаться въ убиваніи имъ

<sup>61)</sup> Küster 1909. Chem. Beieinflussung der Organismen durcheinander (Roux Vortr. über Entw.-Mech. Heft. 6). Leipzig.

<sup>62)</sup> Сводъ: Küster 1911. Die Gallen der Pflanzen. Leipzig.

<sup>63)</sup> Güttenberg 1905. Beitr. zur physiol. Anatomie der Pilzgallen. Leipzig. E. Fischer 1906. Verh. schweiz. naturf. Gesellschaft 89, 170.



пораженныхъ органовъ, ведущемъ, въ концѣ концовъ, къ отмиранію всего зараженнаго организма. Очевидно, что въ основѣ всѣхъ этихъ процессовъ лежитъ выдѣленіе паразитомъ ядовитыхъ веществъ, отравляющихъ кѣтки растенія — хозяина; въ отдѣльныхъ случаяхъ природа этихъ ядовитыхъ выдѣленій подверглась даже ближайшему изученію; такъ, напримѣръ, установлено, что многіе грибки пользуются щавелевой кислотой въ качествѣ агрессивнаго оружія <sup>64</sup>). Но такое рѣзкое воздѣйствіе грибка на поражаемый имъ организмъ является, въ сущности, далеко не цѣлесообразнымъ, такъ какъ, энергично и быстро размножаясь, паразитъ можетъ оказаться способнымъ къ уничтоженію всѣхъ своихъ питающихъ растеній и поставить этимъ на карту свое собственное существованіе.

Гораздо болѣе цѣлесообразными являются воздѣйствія другихъ паразитныхъ грибовъ, не вызывающихъ существеннаго поврежденія питающаго растенія, а иногда вызывающихъ у него повышенный по интенсивности ростъ. Многіе ржавчинные грибки (*Uredineae*), а также и аскомицетъ *Erysiphe guttata* вызываютъ увеличеніе содержанія хлорофилла въ пораженныхъ имъ органахъ; паразиты изъ семейства *Synchytriaeae* обуславливаютъ значительное разрастаніе пораженныхъ ими и сосѣднихъ эпидермальныхъ кѣтокъ: другіе грибные паразиты приводятъ къ значительному утолщенію цѣлыхъ междоузлій, листьевъ, плодовъ и т. п. Съ образованія такихъ гипертрофій и начинается формированіе собственно галль. Анатомическое изслѣдованіе обнаруживаетъ въ этихъ гипертрофіяхъ значительное увеличеніе размѣровъ паренхиматическихъ кѣтокъ, иногда также и размноженіе ихъ; содержимое ихъ оказывается особенно богатымъ протоплазмой и крахмаломъ. Всѣ эти измѣненія являются, несомнѣнно, въ высшей степени выгодными для грибка, такъ какъ обезпечиваютъ для него избыточный запасъ питательнаго матеріала. Роскошное развитіе паренхиматической ткани сопровождается недоразвитіемъ колленхимы и склеренхимныхъ участковъ.—Нужно думать, что всѣ эти гипертрофіи вызываются выдѣляемыми грибомъ веществами, дѣйствующими на растеніе—хозяина въ качествѣ стимуляторовъ, на подобіе нѣкоторыхъ типичныхъ ядовъ.

Болѣе своеобразными, чѣмъ простыя гипертрофіи, оказываются различныя измѣненія внѣшняго облика растенія, вызываемыя нѣкоторыми грибами. Такъ, напримѣръ, грибокъ *Uromyces pisi* радикально измѣняетъ весь внѣшній обликъ пораженнаго имъ молочая (*Euphorbia*), а грибокъ *Melampsorella cerastii* вызываетъ на пихтахъ такъ называемыя вѣдмины метлы, превращая дорзивентральные побѣги въ лучисто-построенные, а многолѣтніе листовые органы въ ежегодно опадающіе. У обоихъ этихъ ржавчинныхъ грибовъ на пораженныхъ и измѣненныхъ ими растеніяхъ развиваются эцидіоспоры. Прорастая на другомъ питающемъ растеніи, споры эти уже не вызываютъ въ немъ никакихъ измѣ-

<sup>64</sup>) De Bary 1884. Morphologie und Biologie der Pilze, Leipzig. Reinhardt 1892. Jahrb. wiss. Bot. 23, 479.



нѣи формы: связано ли это съ измѣненіемъ самого грибка, или же съ иными свойствами новаго питающаго организма, трудно сказать. Такія же искаженія внѣшняго облика вызываються и грибомъ *Peronospora violacea*, подъ воздѣйствіемъ котораго тычинки цвѣтовъ короставника (*Knautia arvensis*) превращаются въ лепестки, такъ что получаютъ какъ бы „махровые“ цвѣты, а также головневомъ *Ustilago antherarum*, вызывающимъ разрастаніе тычинокъ въ женскихъ цвѣтахъ *Lychnis vespertina*, обыкновенно недоразвивающихся, благодаря чему и получаютъ кажущіеся обоимъ полами цвѣты; достигающія нормальныхъ размѣровъ тычинки оказываются переполненными лишь спорами грибка и не образуютъ уже вовсе плодотворной пыли.

Еще дальше идутъ въ своихъ отклоненіяхъ отъ нормальнаго роста вызываемыя грибомъ новообразованія; сюда относятся, на примѣръ, округлыя выросты на листѣ рододендроновъ, похожіе на галлы, происшедшіе отъ укула насѣкомымъ, вызванныя на самомъ дѣлѣ грибомъ *Echobasidium Vaccinii*, и, въ особенности, образующіяся подъ воздѣйствіемъ грибка *Taphrina laurenciana* вѣдьмины метлы, т. е. придаточныя побѣги съ своеобразной формы листьями, цѣлыми пучками выступающіе на пораженныхъ паразитомъ листовыхъ органахъ папоротника *Pteris quadriaurita*.

Несравненно большее разнообразіе и сложность представляютъ галлы, образующіяся благодаря пораненію растенія тѣмъ или другимъ насѣкомымъ. Мы начнемъ съ тѣхъ случаевъ, когда у пораженнаго растенія наблюдается превращеніе однихъ органовъ въ другіе, хотя и свойственное обычному ходу развитія, но связанное съ совершенно иными соотношеніями и послѣдовательностью.

Такъ, на примѣръ, насѣкомое *Livia juncorum* вызываетъ, образуя свои галлы на ситникахъ (*Juncus*), превращеніе обыкновенныхъ зеленыхъ листьевъ въ листья низовые; къ тому же ведетъ образованіе хермесомъ (*Chermes*) галлъ на ели, а насѣкомаго *Lonchaea lasiophthalma* на *Cynodon dactylon*<sup>65)</sup> (рис. 101).

Пейричу<sup>66)</sup> удавалось вызывать позеленѣніе цвѣточныхъ покрововъ, т. е. превращеніе ихъ въ ассимилирующіе листья у нѣкоторыхъ видовъ *Arabis*, заражая ихъ тлями (*Aphidae*); при помощи воздѣйствія *Phytoptus* изслѣдователь этотъ вызывалъ образованіе осевыхъ побѣговъ въ цвѣточныхъ органахъ крестоцвѣтныхъ (*Cruciferae*) и валеріановыхъ (*Valerianaceae*).



Рис. 101. Галль, вызываемый насѣкомымъ *Lonchaea* на *Cynodon dactylon*. Половина естеств. величины.

<sup>65)</sup> Houard 1904. Ann. sc. nat. 20, 370.

<sup>66)</sup> Peyritsch 1882. Jahrb. wiss. Bot. 13, 1.



Другіе галлы образуются въ качествѣ мѣстныхъ гипертрофій на остающемся, въ общихъ чертахъ, не измѣненномъ органѣ. Появленіе ихъ можетъ сводиться, какъ въ случаяхъ вздутій на листьяхъ *Viburnum Lanfana*, исключительно лишь къ значительному разрастанію уже существовавшихъ ранѣе клѣтокъ; чаще, однако, обнаруживается оживленное размноженіе клѣточныхъ индивидовъ, сочетанное съ преобладающимъ въ поверхности или въ толщину разрастаніемъ. Въ случаѣ мѣстнаго разрастанія въ поверхности на листьяхъ образуются такъ называемые кармашки, мѣстное же утолщеніе приводитъ къ формированію чрезвычайно любопытныхъ галлъ, характерныхъ для насѣкомыхъ изъ рода *Cynips*, на которыхъ мы и остановимся нѣсколько подробнѣе. Интересны они, во-первыхъ, своей строгой специфичностью во внѣшнемъ обликѣ и размѣрахъ, а затѣмъ и особенностями внутренняго строенія, отличающагося поразительной цѣлесообразностью, правда не для самого растенія, а для пользующагося у него пріютомъ насѣкомаго. Мы познакоимся со строеніемъ и развитіемъ такого галла на одномъ изъ наиболѣе характерныхъ примѣровъ, выбравъ для этого общеизвѣстныя „орѣшки“, такъ часто встрѣчающіяся на листьяхъ нашего обыкновеннаго дуба; ближайшимъ знакомствомъ съ ними мы обязаны поразительнымъ по изяществу изслѣдованіемъ Бейеринка <sup>67)</sup>.

Галлы, вызываемыя насѣкомымъ *Dryophanta folii*, представляютъ собой зеленыя, съ мѣстнымъ красноватымъ налетомъ, округлыя образованія въ 1—3 сант. въ поперечникѣ, прикрѣпленныя къ жилкамъ на нижней сторонѣ дубоваго листа. Хлорофиллоносный, но лишенный устьицъ эпидермисъ галла подстилается изодіаметрическими или округлыми, также хлорофиллоносными клѣтками; далѣе конутри слѣдуетъ чрезвычайно рыхлая, пропитанная массою крупныхъ межкѣлѣтниковъ губчатая ткань, характерная высокимъ содержаніемъ дубильныхъ веществъ. Въ серединѣ „орѣшка“ осенью можно найти сидящимъ въ просторной внутренней полости насѣкомое, ограниченное отъ губчатой ткани сплошнымъ слоемъ паренхиматическихъ клѣтокъ съ утолщенными стѣнками. Насѣкомое просверливаетъ себѣ выходной каналъ вплоть до эпидермиса, разрывая его и выходя окончательно наружу примѣрно въ ноябрѣ, ко времени наступленія холодовъ. Вылупившіяся изъ галлъ насѣкомыя оказываются всѣ безъ исключенія самками и тотчасъ же начинаютъ откладывать, безъ всякаго оплодотворенія, яйца, что, впрочемъ, не представляетъ собой рѣдкаго въ мірѣ насѣкомыхъ явленія. Приготовляясь къ кладкѣ яицъ, насѣкомое разыскиваетъ спящія почки, расположенныя у основанія старыхъ стволовъ, просверливаетъ поверхностныя почечныя чешуи (рис. 102, I) и откладываетъ яйцо какъ разъ надъ верхушкой точки роста побѣга, укрѣпляя его тамъ слизистымъ выдѣленіемъ. Изъ такого яйца уже не выйдетъ, конечно, листового галла; весною оно оказывается охваченнымъ со всѣхъ сторонъ разрастающейся

<sup>67)</sup> Beijerinck 1882. Beobachtungen über die ersten Entwicklungsstadien der Cynipidengallen. Amsterdam.



верхушкой стебля и лежащимъ въ плотной массѣ дѣлящейся образовательной ткани (рис. 102, III), происшедшей изъ точки роста и ея ближайшихъ развѣтвленій. Вся эта почка и превращается въ галль, достигающій во вполне возросшемъ состояніи 2 миллиметровъ толщины и 4—5 милл. длины; наружный обликъ его виденъ на рис. 102, IV. Онъ состоитъ изъ удлиненнаго тѣла, собственно галла, прикрытаго у основанія неизмѣненными почечными чешуйками. Продольный разрѣзъ его даетъ слѣдующую картину (рис. 102, V): въ центрѣ находится полость, служащая жилищемъ личинкѣ насѣкомаго; она выстлана рядомъ своеобразныхъ клѣтокъ, отличающихся своими крупными ядрами и густою протоплазмой, богатой бѣлками и жирами; это такъ называемый питающій слой, такъ какъ онъ то и доставляетъ собственно питаніе личинкѣ орѣхотворки. Вся остальная ткань вплоть до сосочкообразно разросшагося эпидермиса состоитъ изъ крахмаленосныхъ клѣтокъ со слабо утолщенными стѣнками; она остается въ неизмѣненномъ видѣ и во вполне зрѣломъ галлѣ. Снизу къ коровой части галла подходят сосудистые пучки, развѣтвляясь и рассыпаясь по ней.

Въ началѣ іюня изъ этихъ галлей выходятъ молодыя орѣхотворки, на этотъ разъ уже и самки и самцы; женскія особи, хотя и напоминаютъ своимъ внѣшнимъ обликомъ осеннія формы орѣхотворокъ, но отличаются отъ нихъ своими несравненно болѣе мелкими размѣрами. Ихъ считали прежде вполне самостоятельнымъ видомъ, подъ именемъ *Spathogaster Taschenbergi*, почему и теперь весенніе галлы этихъ насѣкомыхъ носятъ названіе галлей „Ташенберга“. Оплодотворившись, женскія особи разыскиваютъ еще не вполне развитыя листья дуба и откладываютъ яйца въ глубокой уколъ, сдѣланный яйцекладомъ въ одну изъ крупныхъ жилокъ нижней стороны листа. Слѣдствіемъ укола является разрастаніе ситовидной части ближайшаго проводящаго пучка (рис. 103, I), приводящее вскорѣ къ разрыву коровой части жилки; внутри образующагося „орѣха“ формируется полость, гдѣ и располагается молодая личинка, вылупившаяся изъ яйца (II). Разрастаніе ткани, начавшееся эндогенно,

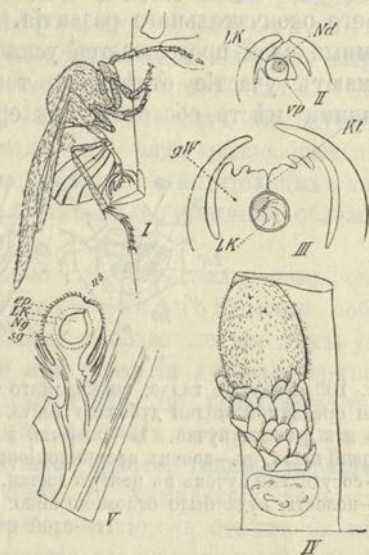


Рис. 102. Галль *Spathogaster Taschenbergi*. По Вейеринку. I—насѣкомое, откладывающее яйцо во внутренность почки. II—точка роста почки (vp) съ тѣломъ личинки Lk; Nd—желточное тѣло. III—та же точка роста, обросшая яйцо паразита; gw—ткань выроста, LK—личинка насѣкомаго, Kl—отверстіе, которымъ камера открывается наружу. IV—молодой галль съ поверхности. V—онъ же, въ поперечномъ разрѣзѣ, LK—личиночная камера, Ng—питательная ткань, Sy—крахмаленосная ткань, ep—эпидермисъ.



как и при образовании корня, продолжается далѣе и вскорѣ становится ясно замѣтнымъ и снаружи въ видѣ шарообразнаго выроста, соединеннаго тонкой ножкой съ внутренними частями листовой жилки. Въ строеніи галла намѣчается характерная дифференцировка (III) на три слѣдующихъ другъ за другомъ шарообразныхъ оболочекъ. Самымъ внутреннимъ является выстилающій личинковую камеру питающій слой; за нимъ слѣдуетъ склеренхиматическая обложка, отдѣлая снаружи чрезвычайно мощною, пронизанною проводящими пучками коровую тканью. Но такой, уже характерно дифференцированный галль еще далеко не достигъ своего окончательнаго развитія. Коровая часть его, а также и склеренхимный слой продолжаютъ усиленно разрастаться; въ этомъ ростѣ принимаютъ участіе отдѣльныя тонкостѣнные клѣтки, а также оставшіяся тонкими мѣста оболочекъ склеренхимныхъ клѣтокъ; наряду съ этимъ,

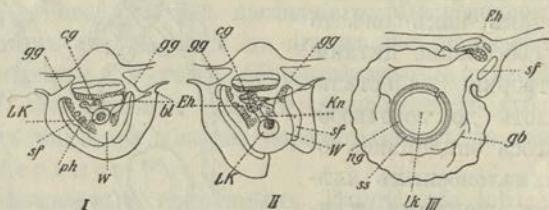


Рис. 103. Развитие галла, вызываемого насекомымъ *Dryophanta folii*. Поперечные разрѣзы срединной жилки дубоваго листа. По Бейеринку. I—образованіе ткани галла (W) изъ флоэмы пучка. II—разрывъ коровой части. III—молодой, почти совершенно готовый галль, gg—конецъ ассимиляціоннаго слоя въ листѣ. sf—склеренхима, ph—флоэма, cg—сосудистый пучекъ въ центрѣ жилки. W—ткань галла. Kn—каналъ. Lk—тѣло личинки. Eh—полость, куда было отложено яйцо. Lk—полость для личинки. ng—питательный слой. ss—слой каменистыхъ клѣтокъ.

вся эта ткань переполняется запасными веществами. Бейеринкъ называетъ этотъ слой вторичной питательной тканью; ея назначеніе, какъ и первичной питательной ткани,—служить пищею для насекомого. Тѣ мѣста, которыя выдѣляетъ личинка, отличаются всегда особенной величиной клѣточныхъ недѣлимыхъ; повидимому, насекомое вызываетъ раздраженіе ткани, приводящее къ усиленному разрастанію клѣтокъ.

Весьма вѣроятно, что раздраженіе это химическаго порядка; уже Гофмейстеръ<sup>68)</sup> высказывался въ пользу такого предположенія. Не слѣдуетъ также забывать, что насекомое можетъ быть источникомъ и механическихъ, и травматическихъ раздраженій. Такъ, по Вейделю<sup>69)</sup>, образованіе галловъ начинается лишь тогда, когда личинка орѣхотворки вылупится изъ яйца и повредитъ эпидермисъ растительнаго органа. Однако, образованіе собственно ткани галла идетъ уже за счетъ оставшихся совершенно неповрежденными клѣтокъ, нерѣдко на значительномъ разстояніи отъ самой личинки насекомого<sup>70)</sup>. Поэтому весьма

<sup>68)</sup> Hofmeister 1868. Allg. Morphologie d. Gewächse. Leipzig. Сравни также Winkler 1912. Unters. über Pflropfbastarde 1. Jena.

<sup>69)</sup> Weidel 1911. Flora 102, 279.

<sup>70)</sup> Küster 1911 (цит. въ сноскѣ 62), стр. 285.



вѣроятнымъ является предположеніе о выдѣленіи паразитомъ особыхъ химическихъ раздражителей, способныхъ, при этомъ, диффундировать сквозь клѣточные комплексы; оно напрашивается само собою особенно въ тѣхъ случаяхъ, когда образованіе галла совершается не на непосредственно пораненномъ эпидермисѣ, а на противоположенной, верхней, сторонѣ листа <sup>71)</sup>. За возможность диффузіи этихъ веществъ говоритъ и характерное концентрическое по отношенію къ личинкѣ насѣкомаго строеніе галла и постепенное спаданіе раздраженія по мѣрѣ удаленія отъ его центра. При образованіи галль *Nematus*'а на ивахъ раздражитель вносится въ ткань листа, по Бейеринку <sup>72)</sup>, уже откладываящей яйца женской особью насѣкомаго, такъ что выростаніе галла, правда, въ небольшихъ размѣрахъ, идетъ уже и безъ развитія въ немъ личинки паразита. Зависитъ ли внутренняя дифференцировка тканей галла отъ ряда разнообразныхъ импульсовъ или нѣтъ, образуется ли, напримѣръ, слой питающихъ клѣтокъ подъ влияніемъ иного раздражителя, чѣмъ склеренхимная обложка, остается еще неизслѣдованнымъ.

Вообще говоря, всѣ такіе сравнительно сложные галлы, какъ описанные, образуются изъ эмбриональныхъ тканей; само собою разумѣется, что онѣ поддаются измѣненіямъ гораздо легче, чѣмъ уже взросшія. Указаніе Бейеринка, что при развитіи дубоваго орѣшка разрастаніе начинается съ ситовидной части пучка, не подходитъ подъ это правило; быть можетъ, впрочемъ, что въ этомъ процессѣ играетъ главную роль и пучковый камбій. — Нужно думать, такимъ образомъ, что личинка орѣхотворки выдѣляетъ какія то химическія вещества, вызывающія мѣстное въ ткани растенія раздраженіе; въ отвѣтъ на него и получается разрастаніе орѣшка. Раздраженіе это не приводитъ, однако, къ сколько нибудь стойкому измѣненію протоплазмы; съ исчезаніемъ раздраженія протоплазма возвращается къ обычному, нормальному строительству <sup>73)</sup>. Подъ влияніемъ одного и того же химическаго раздражителя получаютъ на разныхъ растеніяхъ и различныя галлы; такъ, напримѣръ, галлы, производимыя насѣкомымъ *Cecidomyia artemisiae*, совершенно непохожи другъ на друга, смотря по тому, на какомъ изъ видовъ *Artemisia* они развились (*Art. campestris* или *Art. scoraria*). Изъ этого слѣдуетъ, что при образованіи галль печать на ихъ морфологію кладетъ не только вызывающее ихъ появленіе насѣкомое, но существенную роль играетъ и самъ субстратъ, живое растеніе. Тѣмъ любопытнѣе оказывается фактъ, что растеніе — хозяинъ, въ сущности, не извлекаетъ изъ образованія галль никакихъ для себя выгодъ.

За то бросается въ глаза цѣлесообразность строенія галла по отношенію къ затребованіямъ со стороны насѣкомаго. Такія же диффе-

<sup>71)</sup> Küster 1911, то же, стр. 287.

<sup>72)</sup> Beijerinck 1888, Bot. Ztg. 46, 1. W. Magnus 1903. Ber. Bot. Ges. 21, 131.

<sup>73)</sup> Сравни Winkler 1912, стр. 92 (Цит. въ сноскѣ 68).



ренцировки тканей, какъ въ галлѣ, вызываемомъ *Dryophanta*, встрѣчаются и въ другихъ „орѣшках“; весьма нерѣдко расчлененіе на ткани, служащія специальнымъ цѣлямъ питанія насѣкомаго, или созданія для него механической или химической защиты. При этомъ нерѣдко появляются такія клѣточные формы, которыхъ никогда не приходится встрѣчать, ни у нормальнаго растенія, ни у кого либо изъ родственныхъ ему организмовъ<sup>69</sup>). Нерѣдки также приспособленія, значеніе которыхъ въ жизни паразита выступаетъ особенно рѣзко и отчетливо; таково, напримѣръ, образованіе крышечекъ на галлахъ, вызываемыхъ *Cecidoses egemita*<sup>74</sup>). Всѣ эти факты приводятъ къ заключенію, что насѣкомыя оказываются въ состояніи использовать растеніе—хозяина, не получая отъ него никакого отпора. Растеніе не дѣлаетъ даже и попытки къ тому, чтобы освободиться отъ паразита, съ охотой, какъ будто, доставляя ему всѣ вещества, необходимыя для питанія, созидаетъ ему вполне приспособленное жилище, однимъ словомъ, обращается съ нимъ, какъ со своимъ собственнымъ органомъ. Напрощивается выводъ, что растительный организмъ оказывается не въ состояніи отличить раздражителя, выдѣляемаго орѣхотворками отъ своихъ собственныхъ выдѣленій, и что въ нормальномъ ходѣ развитія не малую роль должны играть химическія воздѣйствія однихъ частей организма на другія.

Другія, но также полныя интереса соотношенія наблюдаются въ другомъ случаѣ симбіоза, именно у лишайниковъ. Выше мы уже говорили (стр. 405), что здѣсь, повидимому, каждый изъ компонентовъ этихъ сложныхъ организмовъ извлекаетъ выгоду изъ совмѣстнаго сожителства. Однако, представленіе это не является строго обоснованнымъ. Намъ уже приходилось встрѣчаться съ ускореніемъ развитія подъ влияніемъ настоящихъ паразитовъ; въ лишайникахъ же водоросли даже и не всегда испытываютъ ускоренія въ развитіи своемъ отъ совмѣстнаго съ грибомъ существованія; наоборотъ, отсутствіе плодоношенія заставляетъ предполагать, что зеленый компонентъ оказывается до известной степени страдающимъ членомъ сожителства<sup>75</sup>). Сочетаніе гриба съ водорослью выливается у лишайниковъ въ крайне разнообразныя формы. У нѣкоторыхъ изъ нихъ, напримѣръ, у вида *Erhebe*, преобладающей является водоросль и „лишайникъ“ обладаетъ въ общемъ и цѣломъ тѣмъ же обликомъ, какъ сама водоросль, безъ всякаго гриба. Прямымъ антитезомъ этому можетъ служить представитель *Hymenolichenes*—видъ *Cora*, внѣшній обликъ котораго цѣликомъ опредѣляется входящимъ въ составъ его грибомъ изъ семейства *Telephoraceae*. Тотъ же самый грибокъ, сочетаясь съ другою водорослью, даетъ, какъ показали изслѣдованія Мёллера<sup>76</sup>), уже совершенно иной лишайникъ (*Dictyonema*). Виды *Cora* получаются при сожителствѣ гриба съ водорослями изъ семейства

<sup>74</sup>) Рисунки у Kerner 1891. *Pflanzleben*. II, 526. рис. 5.

<sup>75</sup>) Понемногу, дѣйствительно, нарастаетъ число наблюдений, по которымъ (во всякомъ случаѣ иногда) грибокъ оказывается несомнѣннымъ паразитомъ, питающимся за счетъ водоросли. Сравни Данилова. *Danilow*. 1910. *Bull. jard. Pétersbourg*. 10, 33.

<sup>76</sup>) Möller 1893. *Flora* 77, 254.



Chroosossaseae; при сочетаніи же его съ водорослью *Scytonema* формируется видъ *Dictyonema*. „Нити *Scytonema* представляют собой гораздо болѣе мощныя и опредѣленныя въ разрастаніи своемъ образованія, чѣмъ одноклѣтныя недѣлимыя *Chroosossaseae*. Между ними и грибомъ развертывается борьба за преобладаніе въ опредѣляющемъ форму импульсѣ; если лишайникъ развивается цѣликомъ въ воздухѣ, превѣшивается значеніе грибного компонента (типичная форма *Dictyonema*), если же организмъ разрастается по поверхности твердаго субстрата, преобладаніе переходитъ уже къ водорослямъ и внѣшняя форма лишайника опредѣляется уже ими одними (форма „*Laudatea*“), а грибокъ рабски подчиняется ихъ формативнымъ импульсамъ“ (Мёллеръ). Такимъ образомъ, одинъ и тотъ же организмъ можетъ развиваться то въ видѣ самостоятельнаго, живущаго внѣ какихъ либо симбіотическихъ явленій типа изъ семейства *Telephorei*, то, входя въ сочетаніе съ соответственными водорослями, принимать разнообразныя формы, отвѣчающія типамъ лишайниковъ *Cora*, *Dictyonema* и *Laudatea*. У большинства лишайниковъ не удастся, впрочемъ, отмѣтить съ такою же отчетливостью, какъ въ приведенномъ примѣрѣ, какой изъ компонентовъ опредѣляетъ внѣшній обликъ организма; можетъ быть даже, что морфологія его является результатомъ ожесточенной борьбы между составляющими лишайникъ организмами. Основное затрудненіе вносится тѣмъ, что мы или крайне недостаточно, или вовсе не знакомы съ самостоятельнымъ ростомъ грибныхъ компонентовъ <sup>77)</sup>.

---

## ГЛАВА XXVI.

### Корреляціи.

Въ концѣ послѣдней главы мы столкнулись съ поразительнымъ фактомъ, что водоросль, находящаяся въ симбіозѣ съ грибомъ, опредѣляетъ ходъ развитія своего симбионта, хотя между ними и нѣтъ другихъ какихъ либо соотношеній, кромѣ процессовъ обмѣна растворенныхъ въ водѣ веществъ; мы видѣли также, что насѣкомое, способное вліять на растительный организмъ исключительно лишь химизмомъ своихъ выдѣлений, вызываетъ образованіе необыкновенно сложныхъ и оригинальныхъ галлѣ; если такія, иногда измѣняющія весь обликъ растенія воздѣйствія могутъ исходить отъ совершенно постороннихъ организму существъ, то тѣмъ болѣе понятна и естественна возможность могучаго взаимодѣйствія отдѣльныхъ органовъ растенія, сочетанныхъ плазматическими перемычками въ одно общее связаное цѣлое. Съ подобными соотношеніями въ ростѣ органовъ растительнаго тѣла, извѣстныхъ подъ названіемъ

---

<sup>77)</sup> Сравни Winkler 1912 (цит. въ сноскѣ 68), стр. 102.



„корреляцій роста“ <sup>1)</sup> мы встрѣчались уже не разъ; настоящую главу мы посвятимъ ближайшему съ ними знакомству.

Клѣтки нити спирогиры (*Spirogyra*), схожія обликомъ, да и функціонально не отличающіяся другъ отъ друга, не зависятъ другъ отъ друга, по всей видимости, въ процессѣ своего разрастанія; для каждаго клѣточного индивида совершенно безразлично, идетъ ли его разрастаніе въ связи съ другими клѣтками, или же вполне обособленно отъ сосѣдей. Въ томъ же случаѣ, когда различнымъ клѣткамъ, или, говоря общѣе, различнымъ органамъ растительнаго тѣла оказываются присущими, въ связи съ различнымъ строеніемъ, и различныя функціи, намѣчается и взаимное ихъ другъ на друга влияніе, выражающееся въ томъ, что появленіе какого либо опредѣленнаго отправления у одной группы органовъ вызываетъ у другой группы органовъ развитіе уже иныхъ какихъ либо функцій, хотя бы даже между всѣми этими органами не было существеннаго отличія и всѣ они могли бы отлично приспособиться къ несенію одной и той же функціи. При нормальномъ ходѣ онтогенетическаго развитія каждый изъ вновь появляющихся органовъ выливается въ свою специальную, заранее опредѣленную форму; можно было бы думать, что ходъ этого формообразованія и не можетъ идти иными путями. На самомъ же дѣлѣ будетъ гораздо вѣрнѣе сказать, что каждый органъ, залагающійся на точкѣ роста, можетъ вылиться впоследствии въ крайне разнообразныя формы и функціональности; если же, какъ обычно бываетъ, развитіе его идетъ по вполне опредѣленнымъ рельсамъ и остается въ опредѣленныхъ границахъ, это зависитъ прежде всего отъ взаимной его связи и взаимоотношенія съ другими органами. Если бы не было такой взаимной регуировки въ развитіи частей растенія, если бы изъ каждой образовательной клѣтки или зачаточнаго бугорка развивались бы всѣ тѣ органы и формы, къ развитію которыхъ способно растеніе, мы имѣли бы не стройное сочетаніе частей въ планомѣрно функционирующій организмъ, а безформенную, дико перепутанную массу живого вещества. Лишь тогда возможна полная „гармонія развитія“, когда въ полную силу вступаютъ явленія корреляціи. Нашей ближайшей задачей и будетъ познакомиться съ ними на рядѣ примѣровъ; мы воспользуемся, при этомъ, случаемъ сказать нѣсколько словъ объ явленіяхъ, до сихъ поръ еще сравнительно недостаточно разсмотрѣнныхъ.

Для изученія корреляцій удобнѣе всего отчленять отъ растительнаго организма тѣ или другія его части съ цѣлью установленія, какія измѣненія наступаютъ въ нихъ въ связи съ отдѣленіемъ ихъ отъ общаго цѣлага. При этомъ можно изолировать и подвергать изслѣдованію или отдѣльные клѣточные индивиды, или же цѣлые ихъ комплексы (стебли, листья, корни или ихъ части).

Для того, чтобы разложить сложный клѣточный комплексъ на его отдѣльныя составныя единицы, проще всего прибѣгнуть къ плазмолізу.

<sup>1)</sup> Goebel 1888. Bot. Ztg. 38, 753.



Результаты этого метода, впрочемъ, чрезвычайно разнообразны. У нѣкоторыхъ растений плазмолизированныя клѣтки быстро погибаютъ, у другихъ же онѣ, при прочихъ благоприятныхъ условіяхъ существованія, долго остаются живыми и даютъ рядъ характерныхъ превращеній. Обычнымъ является образованіе новыхъ оболочекъ на поверхности сократившагося протопласта; лишь сравнительно рѣже наблюдается и ростъ, слѣдующій за образованіемъ оболочки, или даже предшествующій ему. Особенно часто наблюдается это новообразованіе оболочки у низшихъ растений; оно отмѣчено, однако, и у растений изъ класса двудольныхъ; въ общемъ и цѣломъ мы имѣемъ въ немъ восполненіе потерянной живымъ содержимымъ клѣтки оболочки, иначе говоря процессъ реституціи или регенерации. Ростъ у плазмолизированныхъ клѣтокъ наблюдается, повидимому, исключительно лишь у водорослей<sup>2)</sup>. Если подвергать плазмолизу формы, у которыхъ всѣ клѣтки оказываются эмбриональными, какъ, напримѣръ, у зигнемы (*Zygnema*), то вновь образовавшаяся клѣточная стѣнка начинаетъ разрастаться совершенно также, какъ и старая, иначе говоря она растетъ въ длину на всемъ своемъ протяженіи, если не обращать вниманія на различныя случайныя неправильности. Другая получается картина, если для опыта взять клѣточные нити, разрастающіяся конечной верхушечной клѣткой<sup>3)</sup>, а, слѣдовательно, распадающіяся на эмбриональныя, съ одной, и соматическія, съ другой стороны, клѣтки и обладающія, вмѣстѣ съ тѣмъ, уже вполне намѣченнымъ отличіемъ морфологической верхушки и основанія. Послѣ образованія оболочки вокругъ каждой уже вполне изолированной клѣтки разрастаніе начинается прежде всего съ образованія выроста у основнаго конца каждой клѣтки, превращающагося въ безцвѣтный, закругленный „ризоидъ“; лишь значительно позднѣе начинается разрастаніе и верхушечнаго конца, вздувающагося въ толщину, принимающаго темнозеленую окраску и развивающагося въ вертикально разрастающуюся прямолинейную ось. Такимъ образомъ, у каждой изъ клѣтокъ нити водоросли сохранилась полярность, присущая цѣлому растенію; каждый клѣточный индивидъ и оказывается способнымъ превратиться въ самостоятельное растеніице (рис. 104).

Эти опыты съ одиночными клѣтками знакомятъ насъ впервые съ явленіями возстановленія (регенерации) у растений<sup>4)</sup>, повторяющихся въ тѣхъ же общихъ чертахъ и при опытахъ съ болѣе крупными

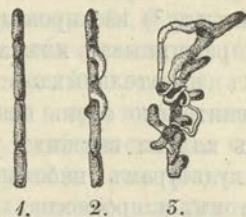


Рис. 104. *Cladophora* по Міе. 1—нормальная нить, 2—образованіе ризоидовъ. 3—дальнѣйшій ходъ регенерации.

<sup>2)</sup> Klebs 1888. Unters. Tübingen 2, 489. Mann 1906. Zellhautbildung um plasmolysierte Protoplasten. Diss. Leipzig.

<sup>3)</sup> Miesche 1905. Ber. Bot. Ges. 23, 257.

<sup>4)</sup> Goebel. Einf. in die exp. Morphologie 1908. Winkler 1913. Handwörterbuch d. Naturwiss. Bd. 3. «Entwicklungsmechanik».



участками тканей; они показываютъ намъ, между прочимъ, что кѣтки сочѣтанныя съ другими въ общее цѣлое, оказываются неспособными къ опредѣленнымъ функціямъ, вродѣ образованія оболочекъ и роста; мы скажемъ, что функціи эти оказываются коррелятивно подавленными при нормальномъ ходѣ существованія организма.

Прежде чѣмъ перейти къ явленіямъ возстановленія на крупныхъ участкахъ ткани, укажемъ мимоходомъ, что существуетъ, помимо плазмолиза, еще и другой методъ расчлененія ткани на составляющія ее отдѣльныя кѣтки. У многихъ морскихъ водорослей слоевище распадается на мелкія отдѣльности и даже на отдѣльныя кѣтки въ зависимости отъ условій культуры; Тоблеру <sup>5)</sup> удалось наблюдать на изолированныхъ такимъ путемъ кѣткахъ *Griffithia Schousboei* такія же явленія возстановленія, которыя описаны были нами для кладофоры (*Cladophora*). При регенераціи слоевища печеночныхъ мховъ изъ изолированныхъ кѣтокъ наблюдается также полярность развитія <sup>6)</sup>.—Габерландтъ <sup>7)</sup> изолировалъ кѣтки ассимиляціонной ткани высшихъ растений, расщипывая ихъ листья, и культивировалъ ихъ затѣмъ въ различныхъ питательныхъ субстратахъ. Ему удалось, однако, получить лишь сравнительно очень незначительный приростъ. Винклеръ <sup>8)</sup> изолировалъ кѣтки высшихъ растений нѣсколько инымъ путемъ и, прибавляя къ культурамъ небольшія дозы ядовъ, вызывалъ появленіе, наряду съ ростомъ, и процессовъ дѣленія. Къ какимъ либо процессамъ возстановленія эти уже глубоко дифференцированные кѣтки оказываются неспособными.

Изолированіе крупныхъ участковъ изъ тѣла растений достигается обычно путемъ вырѣзыванія, иначе говоря, пораненія. Первое, что намѣчается при этомъ, это стремленіе растенія заживить свои раны. Лишь позднѣе обнаруживается и способность организма возстановить потерянный имъ органъ. Въ явленіяхъ этихъ выражается реакція растенія на внѣшнія механическія воздѣйствія, затронутыя уже въ предыдущей главѣ; намъ придется познакомиться съ ними подробнѣе, благодаря тѣмъ процессамъ корреляціи, которыми они сопровождаются.

Коснемся мимоходомъ процесса заживленія ранъ, ограничиваясь, при этомъ, исключительно лишь областью высшихъ растений. Заживленіе протекаетъ крайне различно, въ зависимости отъ возраста и характера пораненной ткани <sup>9)</sup>. Поврежденныя кѣтки, а съ ними и ближайшіе ихъ сосѣди погибаютъ, дальнѣйшія же кѣточные слои реагируютъ на пораненіе образованіемъ новыхъ органовъ, если только они сохранили живую плазму. Въ паренхиматическихъ кѣткахъ нерѣдко начинаются дѣленія, приводяція къ образованію въ неувеличивающихся въ своихъ размѣрахъ кѣткахъ нѣсколькихъ параллельныхъ поверхности

<sup>5)</sup> Tobler 1903. Jahrb. wiss. Bot. 39, 327.

<sup>6)</sup> Kreh 1909. Nova acta ac. Leopold. 40.

<sup>7)</sup> Haberland 1902. Sitzungsber. Wien. 111.

<sup>8)</sup> Winkler 1902. Bot. Ztg. 60, II. 262.

<sup>9)</sup> Massart 1898. Mém. cour. Acad. belg. in. 8° 57.



раны перегородокъ, въслѣдствіи пробковѣющихъ. Такой „рановой“ пробкой ограничивается отмершая ткань отъ остающагося живымъ участка. Эта реакція клѣтокъ показываетъ намъ, что выросшія клѣтки еще не потеряли способности къ дѣленію; но, вмѣстѣ съ тѣмъ, нельзя утверждать, что толчкомъ къ этой реакціи послужило исключительно нарушеніе взаимной между сосѣдними клѣтками связи: импульсомъ къ нему могло явиться и раздраженіе, вызываемое выступающими изъ пораненныхъ клѣтокъ веществами и другія, связанныя съ пораненіемъ, измѣненія.

Кромѣ такого простѣйшаго заживленія ранъ путемъ образованія пробки наблюдается, въ другихъ случаяхъ, и болѣе сложное, связанное съ первымъ рядомъ постепенныхъ переходовъ; оно сводится къ образованію каллуса. Ближайшія къ ранѣ неповрежденные клѣтки начинаютъ оживленно разрастаться, образуя выпячиванія въ сторону пораненія; за разрастаніемъ слѣдуютъ и дѣленія и, въ концѣ концовъ, образуется широко-клетчатая тонкостѣнная ткань, обыкновенно неправильной формы, такъ называемый каллусъ. Разрастаться въ каллусы способны почти все обладающія протоплазмой и ядромъ клѣтки, въ томъ числѣ и клѣтки эпидермиса; но особенно оживленно совершается такое разрастаніе, конечно, за счетъ молодыхъ клѣточныхъ индивидовъ, въ особенности за счетъ клѣтокъ камбія. Небольшія пораненія, вродѣ уколовъ на листовыхъ пластинкахъ могутъ быть цѣликомъ выполнены тканью каллуса; при болѣе крупныхъ ранахъ каллусъ покрываетъ лишь края раны, защищая обнаженные ткани своими пробковѣющими наружными клѣтками. Этимъ достигается замѣна утраченнаго эпидермиса, являющаяся всегда одной изъ ближайшихъ задачъ заживленія; лишь весьма рѣдко ткань возстаивающая съ функціональной точки зрѣнія—эпидермисъ оказывается состоящей изъ типическихъ для этого слоя клѣтокъ<sup>10)</sup>. Каллусъ нерѣдко даетъ начало и другимъ новообразованіямъ, приводящимъ, вообще говоря, къ восстановленію недостающихъ у растенія органовъ. Смотри по тому, какъ идетъ процессъ этого восстановленія, можно различать нѣсколько его формъ:

1. Утеранный органъ появляется вновь на томъ же самомъ мѣстѣ, гдѣ онъ находился и раньше, возобновляясь непосредственно на мѣстѣ пораненія (*Reparatio*).

2. Новый органъ образуется гдѣ либо по близости раны или изъ каллуса, развивающагося на пораненной поверхности.

3. Пораненіе растенія вызываетъ разрастаніе сосѣдняго, до тѣхъ поръ находившагося въ зачаточномъ состояніи, органа.

Случаи перваго типа (*Reparatio*) сравнительно рѣдки для растительныхъ объектов<sup>11)</sup>. Наичаще встрѣчаются они при пораненіяхъ верхушки корневыхъ органовъ. Если срѣзать съ самаго кончика корня кусочекъ въ 0,5 миллиметра или даже меньше, удаленный участокъ

<sup>10)</sup> Simon 1904. *Jahrb. wiss. Bot.* 40, 103.

<sup>11)</sup> Voechting 1908. *Unters. zur. exp. Anat. u. Pathol.* Tübingen.



цѣликомъ возстановляется въ теченіе нѣсколькихъ дней путемъ разрастанія граничащихъ съ ранюю клѣтокъ. Такіе же процессы заживленія наблюдаются и на разрѣзанныхъ вдоль точкахъ роста нѣкоторыхъ папоротниковъ; подобное же заживленіе наступаетъ и у разрѣзанныхъ вдоль листьевъ *Gesneraceae* <sup>12)</sup>. У разрѣзанныхъ вдоль точекъ роста стеблей нѣкоторыхъ высшихъ растений наступаетъ также возстановленіе недостающихъ половинокъ <sup>13)</sup>, между тѣмъ какъ непосредственное возстановленіе удаленной поперечнымъ надрѣзомъ верхушки стеблевого побѣга установлено было до сихъ поръ лишь у одного тополя <sup>14)</sup> (*Populus nigra*). Способность возстановлять утраченные органы присуща, такимъ образомъ, исключительно лишь эмбриональнымъ тканямъ; однако, ее ни въ какомъ случаѣ нельзя считать ихъ общимъ свойствомъ: ею не обладаютъ, напримѣръ, корни папоротниковъ и значительное большинство стеблевыхъ точекъ роста.

Гораздо чаще встрѣчается второй типъ возстановленія органовъ, именно ихъ новообразованіе гдѣ-либо въблизи пораненія. Этотъ типъ связанъ настолько нечувствительными переходами съ третьимъ, т. е. съ развитіемъ уже ранѣе заложенныхъ органовъ, что на практикѣ ихъ нерѣдко трудно уединить другъ отъ друга. Мы будемъ разсматривать ихъ, поэтому, совмѣстно, подъ общимъ обозначеніемъ „регенерациі“ органовъ.

Впрочемъ, если подъ „зачаткомъ“ органа разумѣть всегда уже вполне явственно дифференцированныя группы клѣтокъ, придется ввести разграниченіе и между послѣдними двумя типами регенерациі. Но нужно имѣть въ виду, что наряду съ замѣтными уже невооруженному глазу зачатками органовъ бывають и микроскопически мелкіе, вполне дифференцированныя зачатки, а затѣмъ и такіе, которые не могутъ быть открыты и при помощи микроскопа, такъ какъ они представляютъ собой клѣточные группы, виѣшній обликъ которыхъ ничѣмъ не обнаруживаетъ присущую имъ способность дать начало тому или другому органу, значительно, приэтомъ, быстрѣе чѣмъ сосѣдніе участки ткани, не отличающіеся отъ нихъ ничѣмъ, ни микро-, ни макроскопически. Всѣ эти разнообразныя формы „зачатковъ“ можно, пожалуй, соединить въ общую группу провизорныхъ, намѣченныхъ про запасъ органовъ <sup>15)</sup>. При наличности ихъ растенію, очевидно, уже не приходится прибѣгать къ процессамъ новообразованія. Такъ, при удаленіи достаточно крупнаго куска осевого корня функція его беретъ на себя ближайшій боковой корешекъ, а на стеблевыхъ органахъ обычно оказывается заложенной цѣлая масса почекъ, ожидающихъ лишь подходящаго случая, чтобы перейти въ дѣятельное состояніе.

<sup>12)</sup> Goebel 1902. Biol. Cbl. 22, 385. Figdor 1906. Ber. Bot. Ges. 24, 13; 1907. Jahrb. wiss. Bot. 44, 41.

<sup>13)</sup> Peters 1897. B. z. K. d. Wundheilung bei Helianthus. Diss. Göttingen. Кн у 1904. Naturw. Wochenschrift (N. F.) 3, 369.

<sup>14)</sup> Reuber 1912. Arch. f. Entwicklungsmechanik 34, 332.

<sup>15)</sup> Goebel 1902, смотри сноску 12.



Если нѣтъ такихъ запасныхъ зачатковъ, новообразованіе органовъ наступаетъ обыкновенно за счетъ каллуса. На пняхъ срубленныхъ деревьевъ особенно часто наблюдается этотъ процессъ: развивающійся изъ камбія каллусъ даетъ здѣсь начало громадному количеству почекъ. Подобныя же новообразованія почекъ наступаютъ у многихъ растений и на отрѣзанныхъ кускахъ корня; почки могутъ залагаться даже на вырѣзанныхъ изъ середины картофелины кускахъ ткани. Въ большинствѣ случаевъ новообразованія эти являются эндогенными, какъ это типично для корней, но немало можно привести и такихъ примѣровъ, когда новообразованія берутъ начало отъ клѣтокъ эпидермиса. Всѣмъ, конечно, извѣстенъ способъ размноженія бегоній изъ обрѣзковъ листьевъ: если положить на влажный песокъ листъ бегоніи съ перерѣзанными главными жилками, на морфологически основной сторонѣ каждаго разрѣза образуется разрастаніемъ ткани жилки наплывъ (каллусъ), въ появленіи котораго принимаютъ участіе и клѣтки эпидермиса. Путемъ дальнѣйшаго разрастанія и дѣленія одной единственной эпидермальной клѣтки каллуса образуется новый побѣгъ растенія, быстро укореняющійся и становящійся самостоятельнымъ. Необходимо отмѣтить, что у этого растенія новые побѣги могутъ образовываться и на нѣкоторомъ разстояніи отъ каллуса изъ совершенно неизмѣненныхъ эпидермальныхъ клѣтокъ, такъ что и нормальнымъ клѣткамъ эпидермиса бегоніи присуща, внѣ сомнѣнія, способность давать начало новой точкѣ роста. Въ такомъ случаѣ образованіе каллуса не представляетъ собой необходимой ступени въ процессѣ регенерации цѣлаго организма.

Совершенно такъ же, какъ и стебли, могутъ появляться и корни, какъ слѣдствіе пораненій, нанесенныхъ стеблевымъ, корневымъ или листовымъ органамъ. И здѣсь наблюдается, наряду съ развитіемъ уже заложенныхъ ранѣ зачатковъ, вполне самостоятельное новообразованіе органовъ. Эта, широко распространенная въ растительномъ мѣрѣ, способность растений возстановлять у отрѣзанныхъ вѣтвей корневую систему, на каждомъ шагѣ примѣняется въ садовой практикѣ для размноженія растений при помощи такъ называемыхъ черенковъ. Образованію корней чрезвычайно благоприятствуютъ повышенная влажность и температура. Наряду съ легкостью возстановленія корневыхъ и стеблевыхъ системъ, возобновленіе отрѣзанныхъ листьевъ или частей листа почти никогда не имѣетъ мѣста. На одинъ изъ рѣдкихъ примѣровъ регенерации пластинки листа указалъ Гильдебрандтъ; этотъ случай былъ затѣмъ подробнѣе изученъ Винклеромъ и Гебелемъ<sup>16)</sup>. Если у молодого растеньица цикламена (*Cyclamen persicum*)—опытъ удастся лишь на совѣмъ еще молодыхъ экземплярахъ—отрѣзать пластинку листа, по обоимъ бокамъ черешка образуется невдалекѣ отъ мѣста пораненія тканевой наплывъ, разрастающійся затѣмъ въ органъ, по внѣш-

<sup>16)</sup> Hildebrand 1898. Die Gattung *Cyclamen*. Jena; 1906. Ber. Bot. Ges. 24, 39. Winkler 1902. Ber. Bot. Ges. 20, 81. Goebel 1902, цит. въ сноскѣ 12.



нему своему облику и внутреннему строению являющийся настоящею листовою пластинкою. По даннымъ Гебеля здѣсь мы имѣемъ дѣло, однако, не съ настоящимъ новообразованиемъ, какъ въ случаѣ возстановленія кончика корня, а съ развитіемъ уже заложеннаго ранѣе зачатка, обычно замирающаго. При регенерациі образуются, какъ общее правило, не органы съ ограниченнымъ ростомъ, вродѣ листьевъ, а новыя точки роста, и непосредственной типичной реакціей на удаленіе пластинки листа является обычно отмирание и сбрасываніе ненужнаго черешка (сравни также стр. 560).

Приведенные примѣры послѣдствій пораненія познакомили насъ съ цѣлымъ рядомъ корреляцій: растенію оказывается присущей способность возстановлять недостающія части; въ этотъ процессъ втягиваются уже закончившія свое развитіе въ нормальномъ онтогенезѣ кѣтки, ткани и даже цѣлыя органы и, лишенные нормальной связи съ остальными частями растенія, принимаютъ совершенно новыя, необычныя формы. Явленія регенерациі наблюдаются одинаково и на отрѣзанныхъ частяхъ растенія, и въ мѣстахъ пораненія материнскаго растенія. Не будетъ ошибкой принять, что способность къ проявленію жизнедѣятельности въ этомъ направленіи присуща каждой кѣлкѣ съ плазматическимъ содержимымъ и что въ обычныхъ условіяхъ развитія способность эта оказывается подавленной взаимнымъ соотношеніемъ частей растительнаго тѣла.

Нѣсколько ближе подойдемъ мы къ изученію причинъ формообразованія растеній, если попробуемъ разобраться въ томъ, гдѣ именно появляются регенерирующіе органы. Если удалить верхушку стеблевого побѣга, начинаетъ развиваться ближайшая къ мѣсту пораненія, т. е. выше всѣхъ остальныхъ расположенная почка; при удаленіи кончика корня его замѣняетъ ближайшій къ нему по мѣсту образованія боковой корешекъ. Мы указывали выше, что на стеблевыхъ органахъ могутъ образовываться также и корни, а на корневыхъ— стебли, отдѣленные же отъ материнскаго организма листья даютъ начало и стеблямъ, и корнямъ; и въ этихъ случаяхъ въ расположеніи ихъ наблюдается опредѣленная закономерность. Покрытый почками отрѣзокъ ивовой вѣтви во влажной атмосферѣ образуетъ стеблевые побѣги лишь на верхнемъ морфологически концѣ, а на нижнемъ даетъ исключительно лишь одни корни; при этомъ величина побѣговъ оказывается тѣмъ большей, чѣмъ ближе они къ верхнему концу черенка, а длина боковыхъ корней,—чѣмъ ближе они къ основанію его. Фехтингъ<sup>17)</sup> показалъ, что такое распредѣленіе органовъ и ихъ относительная величина находится въ извѣстной зависимости отъ внѣшнихъ агентовъ, вродѣ влажности, силы тяжести и свѣта, но не опредѣляются ими; полярность черенка присуща ему благодаря внутреннимъ его причинамъ, и внѣшнія силы могутъ до извѣстной степени видоизмѣнять ее, но не въ состояніи окончательно ее устранить. У маршанціи (*Marchantia*) и другихъ печеночниковъ, отли-

<sup>17)</sup> Voechting 1878. Organbildung. Bonn.



чающихся поразительной способностью къ регенерации<sup>18)</sup>, новообразования появляются опять таки на верхнемъ морфологически концѣ стараго участка слоевища; даже на маленькихъ отрѣзкахъ явственно намѣчается дифференцировка на полюсы, такъ что едва ли можно сомнѣваться, что каждому клѣточному индивиду присуще различіе между основнымъ и верхушечнымъ полюсами. Необходимость принятія такого строенія клѣтокъ вытекають уже изъ опытовъ Міэ надъ кладофорой (*Cladophora*), приведенныхъ на стр. 551; немного ниже (стр. 564) мы познакомимся еще съ нѣсколькими фактами, говорящими въ пользу такого представленія. Если вспомнить при этомъ, что у низшихъ организмовъ соотношенія между основаніемъ и верхушкой слоевища опредѣляются въ большинствѣ случаевъ внѣшними моментами, способными вносить въ распредѣленіе полярности даже и позднѣйшія измѣненія — у водоросли *Bryopsis*, напримѣръ, въ этомъ направленіи дѣйствуетъ свѣтъ—необходимо будетъ отмѣтить рѣзкое отличіе въ этомъ отношеніи высшихъ растений. Уже въ зародышѣ цвѣтковаго растенія, въ выводковой почкѣ маршанціи оказывается намѣченной будущая полярность, уже опредѣлились верхушка побѣга и его основаніе. У этихъ растений полярность связана уже дѣликомъ съ внутренними причинностями; измѣнить ее въ какомъ либо направленіи является уже неосуществимой задачей<sup>19)</sup>. Изъ явленій регенерации мы должны, однако, сдѣлать выводъ, что съ наступающимъ уже при первыхъ дѣленіяхъ клѣтокъ зародыша цвѣтковаго растенія расчлененіемъ на стебель и корень не сочетано соответственнаго распредѣленія протоплазмы на двѣ части, изъ которыхъ одной присущи характерныя для корневой системы свойства, а другой—свойства стеблевого побѣга; какъ разъ наоборотъ, за каждой отдѣльной клѣткой сохраняется способность образовывать и тѣ и другіе органы. Очевидно, поэтому, что вполне специфическое одностороннее развитіе стеблевого побѣга или корня должно зависѣть отъ постояннаго взаимодѣйствія другъ на друга отдѣльныхъ частей растенія. Едва ли нужно упоминать, что корню присущи въ принципѣ тѣ же самыя соотношенія, какъ и стеблю, т. е. у основанія своего онъ даетъ начало стеблевымъ отпрыскамъ, на верхушкѣ же образуетъ новые корни. Такъ какъ это различіе полярностей стойко удерживается лишь благодаря корреляціи, не должна удивлять насъ возможность нарушенія его въ отдѣльныхъ случаяхъ; случается, напр., что у гнѣздовки (*Neottia*) и *Anthurium* точка роста корня безъ легкаго, казалось, импульса извнѣ сбрасываетъ свой чехликъ и начинаетъ образовывать листовые органы (см. Гебель, Органографія, стр. 435). Гебель<sup>20)</sup> и его ученики отмѣтили за послѣдніе годы цѣлый рядъ процессовъ регенерации, при которыхъ полярность уже не замѣтна.

Познакомившись съ рядомъ процессовъ возстановленія, перейдемъ

<sup>18)</sup> Voechting 1883. Jahrb. wiss. Bot. 16, 367. Кreh, цит. въ сноскѣ 6.

<sup>19)</sup> Voechting 1906. Bot. Ztg. 64, 101.

<sup>20)</sup> Сравни въ особенности Goebel 1908. Exper. Morphologie. Leipzig.



къ вопросу объ условіяхъ и причинахъ этого явленія. Необходимыми условіями для возможности регенераціи являются, конечно, опредѣленные условія внѣшней среды въ отношеніи влажности, температуры и т. п. При наличности этихъ условій у однихъ растений регенерируетъ каждый пораненный органъ, у другихъ способность къ восстановленію сохранилась лишь у молодыхъ клѣтокъ, а у третьихъ этой способности и совсѣмъ нѣтъ. Отличія эти волиѣ специфичны и не поддаются объясненію. Вообще же говоря, всѣ низшія растенія, сравнительно слабо дифференцированныя въ строеніи своемъ, регенерируютъ легче, чѣмъ высшіе организмы, а у послѣднихъ способность къ восстановленію утрачивается по мѣрѣ того, какъ возрастаетъ дифференцировка тканей. Даже у такихъ необыкновенно способныхъ къ восстановленію растеній, какъ у печеночниковъ, специализировавшихся въ одномъ какомъ либо направленіи клѣтки, вродѣ корневыхъ волосковъ или вмѣстилищъ слизи, являются уже неспособными восстановить цѣлый организмъ; къ такой полной регенераціи остаются еще способными ассимиляціонныя клѣтки слоевища. Весьма вѣроятно, поэтому, хотя и не можетъ считаться точно установленнымъ, что всѣ безъ исключенія клѣтки организма вначалѣ, при заложеніи ихъ, обладаютъ способностью при регенераціи восстанавливать весь организмъ во всей его полнотѣ, но что онѣ мало по малу теряютъ эту способность, по мѣрѣ того какъ специализируются въ своихъ отправленіяхъ <sup>21)</sup>.

Причины восстановленія, которыхъ въ новѣйшее время неоднократно касались въ сводныхъ работахъ <sup>22)</sup>, могутъ быть и до сихъ поръ опредѣлены скорѣе въ отрицательномъ отношеніи. Такъ, напримѣръ, необходимо, прежде всего, указать на то, что импульсомъ къ восстановленію вовсе не является пораненіе, какъ таковое. Можно нанести растительному объекту чрезвычайно тяжелыя пораненія, разрѣзавъ его, напримѣръ, вдоль, и не вызвать этимъ и намека на какую либо регенерацію; наоборотъ, восстановленіе наступаетъ тотчасъ же, если сдѣлать поперечный надрѣзъ органа или снять кору со ствола въ видѣ поперечнаго кольца. Регенерація наблюдается нерѣдко и безъ всякихъ пораненій. Такъ, напримѣръ, на листьяхъ бегоніи (*Begonia*) или пузырчатки (*Utricularia*) образуются стеблевые побѣги не только при ихъ отрѣзываніи, но и при удаленіи или инактивированіи точки роста побѣга. Такое „инактивированіе“ достигается или путемъ механической задержки роста (заливкой въ гипсъ), или же угнетеніемъ роста химическими воздѣйствіями (водородная атмосфера), а иногда и просто-на-просто затѣненіемъ. При каждомъ такомъ воздѣйствіи наблюдается регенерація. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ достаточно отдѣлить нарастающій органъ коль-

<sup>21)</sup> Goebel 1905. *Flora* 95, 384.

<sup>22)</sup> Goebel 1902. *Biol. Cbl.* 22, 385; 1905, см. сноску 21: *Experim. Morphologie*, см. сноску 20. Klebs 1903. *Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen*. Jena. M. c. Callum 1905. *Bot. Gaz.* 40, 97 и 241. Voechting 1906. *Bot. Ztg.* 64, 101.



цевымъ надрѣзомъ, проникающимъ вплоть до древесины, чтобы вызвать появленіе замѣщающихъ его образований.

Переходя теперь къ вопросу, въ чемъ же собственно состоятъ импульсы растущихъ или функционирующихъ органовъ, задерживающіе въ ихъ развитіи другіе органы, мы должны съ самаго начала отозваться полнымъ незнаніемъ. Нѣтъ недостатка, конечно, въ цѣломъ рядѣ предположеній о сущности этихъ воздѣйствій; всѣ они имѣютъ свою цѣнность, какъ матеріаль для подготовки новыхъ изслѣдованій. Изслѣдователи обыкновенно стремятся найти какія либо химическія соотношенія между отдѣльными частями организма; такъ, напримѣръ, можно выставить, вмѣстѣ съ Эррера <sup>23)</sup>, предположеніе, что отъ функционирующихъ органовъ по тѣлу растенія распредѣляются особыя угнетающія вещества или же, наоборотъ, что органы эти притягиваютъ къ себѣ всѣ подобныя вещества, нацѣло отнимая ихъ у остальныхъ органовъ растенія. Послѣдняя гипотеза была разобрана подробно; указывали на возможность отнятія просто воды или „питательныхъ“ веществъ, имѣя въ виду, конечно, органическія пластическія соединенія. Однако, иногда не трудно доказать, что новообразованія послѣ пораненія зависятъ вовсе не отъ повышеннаго доступа воды, а отсутствіе ихъ при нормальномъ ходѣ развитія—отъ ея недостатка <sup>24)</sup>; хорошимъ объектомъ для этого могутъ служить, напримѣръ, пазушныя почки сѣмядолей фасоли (*Phaseolus*), тотчасъ же начинающія развиваться, какъ только ростъ надсѣмядольнаго колѣна является чѣмъ либо задержаннымъ. То же самое нужно сказать и объ образованіи корней, появляющихся надъ каждымъ поперечнымъ надрѣзомъ на стеблѣ фасоли. Корни эти появляются, несомнѣнно, не потому, что производящія ихъ клѣтки оказываются лучше снабженными водою, чѣмъ прежде, такъ какъ ихъ формированіе идетъ даже и на увядшемъ отъ потери воды стеблѣ; продольныя пораненія, наоборотъ, не вызываютъ ихъ появленія, даже въ томъ случаѣ, когда стебли поставлены прямо въ воду <sup>25)</sup>.

Гебель <sup>26)</sup> основное значеніе приписываетъ явленіямъ питанія. Онъ принимаетъ, что питательныя вещества (пластическіе матеріалы) передвигаются въ неповрежденномъ растеніи по вполне опредѣленнымъ путямъ. При нормальномъ ходѣ развитія опредѣляющимъ въ метаморфозѣ клѣтки или органа моментомъ и является количество и составъ питательнаго матеріала. Въ связи съ этимъ нельзя думать о какихъ либо принципиальныхъ отличіяхъ процессовъ регенерациі отъ явленій нормальнаго развитія организма: если потребленіе питательнаго матеріала окажется прерваннымъ въ нормальныхъ для этого пунктахъ, или если будетъ порвана связь между отдѣльными частями организма, естественна возможность преимущественнаго развитія другихъ частей растенія.

<sup>23)</sup> Errera 1905. Bull. Soc. bot. Belgique 42, 27.

<sup>24)</sup> Klebs 1903, цит. въ сноскѣ 22.

<sup>25)</sup> M. C. Callum 1905, цитировано въ сноскѣ 22. Goebel, Exp. Morphologie, стр. 174. Voechting 1906, цит. въ сноскѣ 22.

<sup>26)</sup> Goebel, Exp. Morphologie.



Гипотеза Гебеля стремится объяснить не только ходъ процессовъ регенерации, но указать и мѣсто ихъ; если, напримѣръ, при восстановленіи органовъ проявляется характерная полярность, то это находится въ непремѣнной связи съ заложеной уже ранѣе въ регенерирующемъ органѣ полярностью; если же ея не было, регенерация идетъ аполярно. Гипотеза эта подкупаетъ своей простотой и блескомъ, съ которымъ защищаетъ её Гебель; однако, мы не можемъ съ ней вполне согласиться. Нѣтъ сомнѣнія, что направленіе тока питательнаго матеріала должно играть извѣстную роль въ органогенезѣ растенія, но, думается намъ, существованіе этого тока само опредѣляется процессами роста и потребления, а не является опредѣляющей причиною въ формообразованіи организма. Да и маловѣроятна, въ сущности, возможность объяснить такія необыкновенно запутанныя и сложные явленія, какъ развитіе организма и регенерацию его частей, однимъ чрезвычайно простымъ принципомъ: каждый новый шагъ въ изученіи жизненныхъ явленій показываетъ намъ, насколько велика ихъ необыкновенная сложность.

Мы познакомились съ рядомъ корреляцій въ процессахъ регенерации органовъ, наступающихъ послѣ пораненій растительнаго организма. Однако, не нужно думать, что первымъ и единственнымъ слѣдствіемъ всякаго пораненія является регенерационный процессъ. Если, напримѣръ, срѣзать листовую пластинку, въ черешкѣ и связанной съ нимъ части стебля должны тотчасъ же наступить серьезные измѣненія, такъ какъ оба эти органа теряютъ уже свое функціональное значеніе. И на самомъ дѣлѣ, нерѣдко наблюдается характерная реакція на такое пораненіе, въ видѣ сбрасыванія лишеннаго пластинки листового черешка или даже цѣлаго обнаженнаго отъ листьевъ стеблевого участка, не способнаго восстановить путемъ регенерации потерянную часть. Растительный организмъ освобождается отъ ставшихъ бесполезными для него органовъ.

Винклеру <sup>27)</sup> удалось, однако, показать, что нерѣдко достаточно искусственно воспроизвести какую либо изъ функций удаленнаго листа, напримѣръ, испареніе, помѣстивъ на концѣ черешка испаряющій воду гипсовый кусочекъ, чтобы предохранить отъ опаданія обычно тотчасъ же сбрасываемый органъ.—У растеній съ отрѣзанными листьями наблюдается также характерное измѣненіе сосудистыхъ пучковъ въ сторону ихъ редукціи и отсутствіе дальнѣйшаго роста въ толщину. Иначе говоря, между листовымъ органомъ и спускающимся изъ него по стеблю листовымъ слѣдомъ оказывается тѣсная зависимость, легко и отчетливо констатируемая, напримѣръ, на эпикотильяхъ (надсѣмядольныхъ колѣнахъ фасоли (*Phaseolus multiflorus*)). Если у проростка на первыхъ же шагахъ его развитія удалить одинъ изъ первичныхъ листочковъ совмѣстно съ верхушкой стебля (присутствіе которой значительно усложнило бы опытъ), на одной изъ стороны эпикотиля оказываются крайне реду-

<sup>27)</sup> Winkler 1905. *Annales Buitenzorg* (2) 5, 32.



пированные сосудистые части пучковъ, между тѣмъ какъ на другой, съ сохранившимся листомъ, сторонѣ онѣ остаются вполне нормальными и обнаруживаютъ даже вторичный ростъ въ толщину <sup>28)</sup>). Явленія эти нельзя, безъ сомнѣнія, приписывать исключительно одному лишь пораненію <sup>29)</sup>; они зависятъ, прежде всего, отъ уничтоженія той или другой функціи, въ данномъ случаѣ—разрастанія листового органа. Что это такъ, явствуетъ изъ того, что можно вызвать появленіе такихъ же особенностей въ строеніи стеблевыхъ органовъ, не удаляя листа, а задерживая лишь его развитіе, записывая его.

Удаленіе одной изъ частей растительнаго тѣла приводитъ, какъ мы только что видѣли, къ потерѣ функцій и связанному съ ней недоразвитію или даже смерти другого органа; наоборотъ, можно вызвать тотъ или другой органъ къ новымъ отправленіямъ, перелавая на него какія либо не присущія ему нормально функціи. Если, напримѣръ, постоянно общипывать листья, развертывающіеся на верхушечной почкѣ стебля, въ стеблѣ нерѣдко намѣчаются характерныя анатомическія измѣненія, благодаря которымъ онъ становится способнымъ къ обычной функціи листа—ассимиляціи. Ткани его обогащаются хлорофилломъ, эпидермисъ становится богаче устьичными отверстиями, а кѣлѣтки коровой паренхимы вытягиваются въ видѣ типичныхъ палисадныхъ кѣлѣтокъ <sup>29а)</sup>). Та же структура, въ еще болѣе рѣзкомъ выраженіи, оказывается присущею растеніямъ съ типично мелкими или легко опадающими листьями, вродѣ дрока (*Genista*) и раkitника (*Sarothamnus*). Удаленіе развивающихся листьевъ отзывается, впрочемъ, не только на развитіи осей, но и на дальнѣйшей формировкѣ залагающихся на точкѣ роста листовыхъ органовъ. Оно вызываетъ [обыкновенно ускоренное развитіе почекъ, т. е. развертываніе новыхъ зеленыхъ листьевъ. Если удаленіе листьевъ произвести въ періодъ образованія почечныхъ кроющихъ чешуй, наблюдается иногда ихъ превращеніе въ настоящіе зеленые листья <sup>29в)</sup>).

Соотвѣтственно этому картофель и другія растенія съ подземными корневищами реагируютъ на удаленіе надземныхъ облиственныхъ побѣговъ: ихъ подземныя стеблевая части превращаются въ зеленые облиственные стебли.

Укажемъ также и на соотношенія между осевымъ и боковыми побѣгами ели. Осевой побѣгъ обладаетъ лучистой симметрией и разрастается прямо вверхъ, боковые же типично дорзивентральны и нарастаютъ косо вверхъ. Если удалить осевой побѣгъ или даже только надломить его, одинъ изъ ближайшихъ къ нему боковыхъ (а иногда и нѣсколько сразу), принимаетъ возможно близкое къ вертикальному поло-

<sup>28)</sup> Jost 1891. Bot. Ztg. 49, 485; 1893. Bot. Ztg. 51, 89.

<sup>29)</sup> Несомнѣнно, какъ я указалъ Монтемартини (*Montemartini*), что въ моихъ опытаxъ 1891—93 годовъ нѣкоторыя явленія зависѣли непосредственно отъ пораненія и должны быть изучены нѣсколько ближе и подробнѣе. Съ замѣчаніями Снелля (*Snell*, 1911. Ber. Bot. Ges. 29, 461) я не считаю возможнымъ согласиться.

<sup>29а)</sup> Voigirant 1897. Ann. sc. nat. (8), 6, 307. Вгаun. 1899. Diss. Erlangen.

<sup>29в)</sup> Goebel, 1880. Bot. Ztg. 38, 753.



женіе и типичную лучистую симметрію. Весьма вѣроятно, поэтому, что ярко выраженная дорзивентральность многихъ боковыхъ побѣговъ и листовыхъ органовъ обуславливается коррелятивными импульсами, исходящими отъ главной оси.

Послѣдніе изъ приведенныхъ примѣровъ представляли собой результаты пораненій, не приведшихъ къ какому-либо новообразованію органовъ, т. е. къ собственно регенерации, а вызвавшихъ лишь переложеніе на уже существующіе органы новыхъ для нихъ функций; съ такимъ перераспределеніемъ отравленій связано, конечно, и глубокое, подчасъ, измѣненіе органа. Остановимся теперь нѣсколько на знакомствѣ съ другими случаями переноса функций съ одного органа на другой. Такъ, напримѣръ, Фехтингу<sup>29с)</sup> удалось, при помощи особенныхъ приемовъ, продолжить на цѣлый годъ жизнь картофелины, обычно цѣликомъ высасываемой при проростаніи и погибающей вслѣдъ за этимъ; это достижимо еще легче и вѣрнѣе, какъ оказывается, на клубняхъ кислицы (*Oxalis crassicaulis*), во всѣхъ основныхъ чертахъ строенія своего аналогичной картофелю. При нормальномъ развитіи изъ проростающей подъ землей картофелины развиваются многочисленные облиственные подземные побѣги, образующіе при основаніи своемъ корневую систему и становящіеся совершенно самостоятельными послѣ того какъ материнскій клубень окажется окончательно высосаннымъ. Но если весной положить клубни на землю такъ, чтобы лишь нижняя часть ихъ соприкасалась съ почвою, образованіе корней начинается уже на самомъ клубнѣ: изъ нижнихъ глазковъ выходятъ корни, изъ верхнихъ же—облиственные побѣги, уже не образующіе своихъ корневыхъ системъ. Такимъ образомъ, между стеблевымъ побѣгомъ и корнями оказывается включеннымъ въ видѣ промежуточнаго органа—клубень, выполняющій не только свои основныя функціи запаснаго магазина, но служащій также и проведенію веществъ. Въ такихъ условіяхъ клубень остается вполне жизнѣдѣтельнымъ цѣлое лѣто, значительно нарастаетъ въ толщину и образуетъ въ тканяхъ своихъ рядъ клѣточныхъ элементовъ, необычныхъ для клубня, но типичныхъ для нормальнаго стебля; въ немъ появляются широкіе сосуды, склеренхимные элементы и древесинная паренхима. Совершенно точно также, какъ клубень картофеля, удается вчленивъ въ систему органовъ растенія и черешокъ листа, помѣстивъ листь бегоніи основаніемъ черешка въ сырой песокъ. На листовой пластинкѣ появляются тогда придаточныя почки, а на нижнемъ концѣ черешка образуются корни; въ связи съ этимъ черешокъ становится сравнительно долговѣчнымъ и нѣкоторые изъ его проводящихъ пучковъ начинаютъ усиленно развиваться въ толщину<sup>30)</sup>. Такіе же процессы были отмѣчены еще раньше Де Фризомъ<sup>31)</sup> на черешкѣ пеларгоніи

<sup>29с)</sup> Voechting 1887. *Bibl. Bot.* Heft. 4; 1899. *Jahrb. wiss. Bot.* 34, 1.

<sup>30)</sup> Кну 1904. *Naturw. Wochenschrift (N. F.)* 3, 369. Winkler 1907. *Jahrb. wiss. Bot.* 45, 1.

<sup>31)</sup> De Vries 1891. *Jahrb. wiss. Bot.* 22, 33.



(*Pelargonium*), длительно разраставшемся въ толщину подъ вліяніемъ аномальнаго развитія листовой почки.

Мы видимъ, такимъ образомъ, что явленія корреляціи попадаются на каждомъ шагѣ, какъ при процессахъ регенераціи, такъ и при затронутыхъ только что явленіяхъ задержки въ отправленіяхъ или переноса ихъ съ одного органа на другой. Съ новымъ рядомъ коррелляцій встрѣтимся мы, перейдя къ знакомству съ процессами взаимнаго срастанія растительныхъ тканей, такъ называемой трансплантаціи или прививки <sup>32)</sup>. Давно извѣстные въ садоводственной техникѣ, процессы эти были введены въ кругъ научнаго изслѣдованія опытами Фехтинга <sup>33)</sup>.

Онъ изучилъ сначала простѣйшіе примѣры срастанія тканей; изъ корня рѣпы вырѣзана кубическій кусочекъ и снова помѣщался на свое прежнее мѣсто; при условіи положенія соотвѣтственныхъ повязокъ наступаетъ быстрое заживленіе, обусловливаемое тѣмъ, что клѣтки, оставшіяся неповрежденными при разрѣзѣ, начинаютъ выпячиваться, оживленно дѣлятся и, смыкаясь другъ съ другомъ, срастаются въ общее цѣлое. Вслѣдъ за этимъ устанавливаются новыя сообщенія между сосудистыми пучками вырѣзаннаго куска и остальной части корня и черезъ нѣсколько времени можно лишь по нѣсколькимъ мѣстамъ, гдѣ почему либо не произошло срастанія (gg на рис. 105 I), судить о прежде бывшемъ пораненіи. Точно также можно вырѣзать у вѣтви кусочекъ коры и вновь прирастить его. Срастаніе наступаетъ легко, если налицо оказывается достаточно клѣтокъ, богатыхъ плазматическимъ содержимымъ и способныхъ къ дальнѣйшему разрастанію; если же ихъ нѣтъ, какъ на примѣръ, въ старой древесинѣ, срастаніе оказывается уже неосуществимымъ; если они сосредоточены гдѣ либо въ одномъ мѣстѣ, напр., въ камбіи, срастаніе оказывается чисто мѣстнымъ.

Если же вырѣзанную изъ тѣла растенія часть заставлятъ приживаться въ иной, сравнительно съ первоначальной, ориентировкѣ, на примѣръ, если перевернуть ее вверхъ ногами, или вышнюю ея сторону помѣстить конутри, срастаніе наступаетъ точно

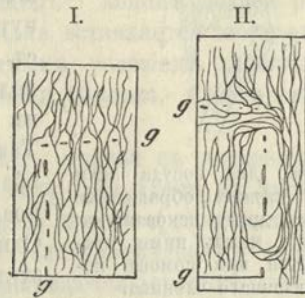


Рис. 105. Срастаніе трансплантированныхъ кусковъ рѣпы. I—тангентальный разрѣзъ черезъ лѣвую верхнюю часть нормально пересаженнаго куска. Границы его намѣчены прерывистой линіей gg. Продольныя линіи обозначаютъ сосуды. Ест. вел. II—такой же срѣзъ черезъ кусокъ, сращенный въ обратномъ положеніи. Сосуды срастлись почти исключительно на длинной сторонѣ куска.

Ест. вел. По Фехтингу.

<sup>32)</sup> Объ явленіяхъ срастанія сравн.: Herse, Schmittheuner und Ohmann, цитир. въ Zeitschr. f. Bot. 1, 305.

<sup>33)</sup> Voechting 1892. Ueber Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen.



такъ же, какъ и выше, но по истеченіи болѣе или менѣе продолжительнаго времени начинаютъ наблюдаться разнообразныя измѣненія; обычнѣ всего образуется болѣзненное разрастаніе тканей, приводящее въ особенно тяжелыхъ случаяхъ къ гибели всего растенія. Основной причиной образованія такой опухоли является, несомнѣнно, полярность, присущая каждой отдѣльной клѣткѣ. Если сравнить сростаніе нормально сочетанныхъ кусковъ корня рѣпы (рис. 105 I) съ сростаніемъ куска, вставленнаго вверхъ ногами (рис. 105 II), нетрудно убѣдиться, насколько менѣе правильно идетъ въ послѣднемъ случаѣ сочетаніе проводящихъ путей: ясно выступаетъ полярность сосудовъ, выражающаяся въ томъ, что ихъ «основные» концы, встрѣчающіеся въ мѣстѣ сростанія кусковъ ткани, оказываются неспособными къ соединенію; появляются изогнутыя новообразованія сосудистыхъ путей, дающія боковыя сочетанія съ старыми участками сосудовъ, такъ что получается, въ концѣ концовъ, нормальная въ мѣстахъ соприкосновенія ориентировка.

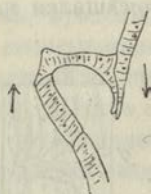


Рис. 106. Два сосуда айвы (*Cudonia Japonica*), обращенные другъ къ другу основаниями; соединеніе между ними устанавливается при помощи искривленнаго членника. Увел. 120. По Фехтлингу.

Такое сочетаніе сосудовъ изображено въ большемъ масштабѣ на рис. 106, причемъ полярность элементовъ обозначена стрѣлками. Однако, такое правильное сочетаніе образуется далеко не между всѣми клѣтками; неправильная ориентировка при сростаніи приводитъ къ длительнымъ нарушеніямъ въ обменѣ, вызывающимъ оживленное мѣстное разрастаніе, образованіе наростовъ, характерныхъ, напримѣръ, для случаевъ пораженія растительнаго организма паразитами. Наряду съ долевою полярностью существуетъ и поперечная полярность. Если, напримѣръ, высверленный по радіусу кусокъ корня рѣпы вставить внѣшнимъ концомъ во внутрь, сростаніе окажется точно также затрудненнымъ, какъ и сростаніе перевернутыхъ вверхъ ногами кусочковъ. При нормальномъ ходѣ развитія, однако, поперечная полярность можетъ легко передифференцироваться, какъ, напримѣръ, у хохлатки (*Corydalis solida*), когда изъ небольшого участка камбія въ клубнѣ образуется цѣлый правильно радіально построенный новый клубешекъ<sup>34)</sup>.

Отдѣленные разрѣзомъ ткани могутъ быть приращиваемы не только къ тому мѣсту, отъ котораго онѣ отдѣлены, но пересаживаемы и куда нибудь въ другое мѣсто. Можно даже перенести ихъ на другой какой либо индивидъ того же растительнаго вида, а иногда и на другой, хотя и близкій видъ. Опыты эти приобретаютъ особый интересъ тогда, когда въ пересаживаемомъ участкѣ ткани имѣется точка роста, въ особенности же, когда эти точки роста являются стеблевыми. Такая трансплантациа участковъ ткани съ жизнеспособными почками особенно часто примѣ-

<sup>34)</sup> Jost. 1890. Bot. Ztg. 48, 237.



няется въ садовой практикѣ при такъ называемой прививкѣ: при „окулировкѣ“ садовникъ переноситъ одну лишь почку, при „копулировкѣ“ же трансплантируется цѣлая маленькая вѣточка. Тотъ участокъ тканей, который подвергается пересадкѣ, получаетъ названіе „прививка“ или „привоя“, растеніе же, къ которому онъ прирачивается, называется „подвоемъ“. При окулировкѣ отъ прививочнаго матеріала берется небольшой щитообразный кусочекъ коры съ сидящимъ на немъ „глазкомъ“ (почкой), тщательно отдѣленный отъ древесины побѣга; этотъ коровой участокъ задвигается за кору подвоя между двумя губами Т-образнаго надрѣза и плотно прижимается обвязкой къ его камбіальному слою. Получается срастаніе камбіальнаго слоя привоя съ камбіемъ подвоя, обусловливающее дальнѣйшее развитіе глазка. Изъ большого числа разнообразныхъ методовъ копулировки упомянемъ здѣсь объ одномъ, именно о копулировкѣ въ такъ называемой „расщепъ“: конецъ подвоя расщепляется продольно и въ образовавшуюся щель вставляется заостренное въ видѣ клина основаніе привоя. Необходимымъ условіемъ хорошаго срастанія является и здѣсь тугая и тщательная обмотка, благоприятствующая сочетанію тканей подвоя и привоя.

Мы указывали, что можно срощивать привой съ подвоемъ, относящимся даже къ иному растительному виду; для удачі въ трансплантации необходимо, однако, извѣстное родство между организмами, далеко не всегда, впрочемъ, совпадающее съ систематическимъ родствомъ. Такъ, напримѣръ, яблоня и груша срощиваются сравнительно очень плохо, несмотря на то, что оба эти растенія относятся къ одному и тому же роду; наоборотъ, груша отлично срощивается съ айвой (*Cydonia*), хотя послѣдняя и относится къ совершенно иному роду. Точно также привой картофеля удаются нерѣдко лучше на дурманѣ (*Datura*) или жидовской вишнѣ (*Physalis*), чѣмъ на различныхъ видахъ рода *Solanum*. Кактусъ *Peireskia aculeata* является, повидимому, отличнымъ подвоемъ для всѣхъ остальныхъ видовъ кактусовъ, между тѣмъ какъ остальные виды этого рода не представляютъ какой либо цѣнности въ качествѣ подвоевъ. Все это рядъ фактовъ, не поддающихся объясненію; ихъ нужно принимать, какъ таковыя. Тѣмъ не менѣе, всѣ эти явленія трансплантации представляютъ глубокой научный интересъ, благодаря значительному числу корреляцій, обнаруживаемыхъ при помощи ихъ. Между срощимися въ одно общее цѣлое [кусками двухъ различныхъ растительныхъ видовъ устанавливается при этомъ такое полное общеніе и обмѣнъ, какъ и между частями одного и того же растенія; срастаніе наблюдается во всѣхъ отношеніяхъ полное, вплоть до образованія между привоемъ и подвоемъ плазматическихъ соединений, какъ и удалось установить Страсбургеру<sup>35)</sup>.

Взаимныя воздѣйствія между привоемъ и подвоемъ могутъ быть, прежде всего, чисто количественнаго характера. Нерѣдко бываетъ, что привой развивается на подвоѣ изъ какого нибудь другого

<sup>35)</sup> Strasburger 1901. Jahrb. wiss. Bot. 36, 493.



вида гораздо болѣе роскошно, чѣмъ въ нормальномъ сочетаніи съ материнскимъ растеніемъ; примѣрами могутъ служить прививки жидовской вишни (*Physalis*) на картофелѣ (*Solanum*), рѣзухи (*Arabis albida*), на капустѣ (*Brassica oleracea*), паслена (*Solanum dulcamara*) на томатѣ (*S. Lycopersicum*). Случается также, что ростъ привоя оказывается задержаннымъ послѣ сочетанія его съ подвоемъ; а такъ какъ съ задержкой вегетативнаго роста связано, обыкновенно, избыточное образованіе цвѣточныхъ органовъ, неудивительно, что подобная прививка и находитъ себѣ примѣненіе въ плодоводствѣ. Такъ, напримѣръ, прививаютъ груши на айвѣ, чтобы получить задержанный, карликовый ростъ; карликовымъ подвоемъ для яблони служить такъ называемая парадизка или райская яблоня (*Malus paradisiaca*). Такое измѣненіе въ ростѣ связано, какъ оказывается, и съ долговѣчностью организма: карликовые экземпляры, развившіеся привоями на *Malus paradisiaca*, достигаютъ лишь 15—25 лѣтняго возраста, между тѣмъ какъ предѣльнымъ возрастомъ обыкновенной яблони можно считать около 200 лѣтъ.

Фисташковое дерево (*Pistacia vera*), выведенное изъ сѣмянъ, достигаетъ не болѣе 150-лѣтняго возраста, привитое же на *P. terebinthus* уже долговѣчнѣе—до 200 лѣтъ, а на *Pistacia lentiscus*, наоборотъ, сравнительно эфемерно, достигая лишь 40 лѣтъ; въ первомъ случаѣ долговѣчность растенія значительно повышается,—во второмъ—сильно падаетъ. Какъ общее правило, не удается превратить однолѣтнія растенія въ многолѣтнія путемъ трансплантаци; однако, Линдемуть <sup>36)</sup>, взявъ однолѣтнее *Modiola caroliniana* въ качествѣ подвоя для многолѣтняго *Abutilon Thompsoni*, культивировалъ его въ теченіе 3<sup>1</sup>/<sub>2</sub> лѣтъ; весьма вѣроятно, что въ этомъ направленіи возможны и другіе, еще болѣе разительные по успѣшности, опыты.

Переходя теперь къ воздѣйствію прививочныхъ компонентов другъ на друга въ качественномъ отношеніи, отмѣтимъ прежде всего, что это взаимодействіе никогда не бываетъ такимъ глубокимъ, чтобы оставить глубокій слѣдъ на специфическихъ особенностяхъ каждаго изъ сочетанныхъ растений; съ этимъ связано и широкое значеніе трансплантаци въ садоводственномъ искусствѣ. О нѣкоторыхъ качественныхъ измѣненіяхъ мы сказали уже мимоходомъ нѣсколько словъ, указавъ, что путемъ соответственной прививки можно побудить плодовые деревья къ обильному цвѣтенію и плодоношенію. Одни изъ любопытнѣйшихъ опытовъ надъ качественнымъ измѣненіемъ симбіонтовъ принадлежатъ Фѣхтингу <sup>37)</sup>. Ему удалось показать, что изъ почекъ, образующихся у основанія соцвѣтія рѣпы на второмъ году ея существованія, развиваются вегетативные побѣги съ крупными листьями, если ихъ привить на однолѣтній корень рѣпы и, наоборотъ, соцвѣтія, если подвоемъ для нихъ будетъ служить уже двухлѣтній корень растенія (рис. 107). Почки эти, оставленныя на мѣстѣ ихъ заложенія, неминуемо погибаютъ въ первую

<sup>36)</sup> Lindemuth 1901. Ber. Bot. Ges. 19, 515.

<sup>37)</sup> Voechting 1892. Ueber Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen.



же осень, не развиваясь далѣе; трансплантация вызываетъ у нихъ новый ростъ, выливающийся въ ту или иную форму, въ зависимости отъ подвоя. Въ полной связи съ формой развивающагося побѣга стоитъ и его долговѣчность: при образованіи соцветій побѣгъ является однолѣтнимъ, въ томъ же случаѣ, когда развивается вегетативный побѣгъ, онъ оказывается уже двулѣтнимъ.

Чрезвычайно любопытны также нѣкоторые опыты Линдемута<sup>38)</sup> надъ картофелемъ. Привитый на дурманъ (*Datura*), картофель разрастается особенно хорошо, но при этомъ ближайшія къ подвою почки развиваются въ горизонтальные воздушные побѣги-столоны. Въ образованіи этихъ столоновъ выражается, по всей вѣроятности, стремленіе растенія создать вмѣстѣ съ запасныхъ веществъ, для образованія которыхъ уже непригоденъ самъ подвой—растение дурмана. Съ другой стороны растеніе—подвой своей энергичной корневой дѣятельностью способствуетъ оживленному вегетативному росту и, въ связи съ этимъ, столоны не превращаются въ клубни, а развиваются въ обычные облиственные побѣги. Если же картофельный глазокъ привить на такомъ подвое, который, какъ, напримѣръ, обыкновенный стручковый перецъ (*Capsicum annuum*), обуславливаетъ лишь незначительный ростъ привоя, то изъ тѣхъ же почекъ, изъ которыхъ на дурманъ образовывались столоны, возникаютъ уже непосредственно, даже безъ предварительнаго образованія столоновъ, обыкновенные клубни.

Значительно проще путь къ качественному измѣненію свойствъ, напр., привоя подвоемъ (или наоборотъ) въ томъ случаѣ, когда какой нибудь специфическій продуктъ обмѣна одного изъ компонентов оказывается способнымъ къ диффузии въ ткани другого. Это доказано, напримѣръ, для нѣкоторыхъ алкалоидовъ табака, встрѣчающихся и въ тканяхъ картофеля, служащаго подвоемъ<sup>39)</sup>. При этомъ, однако, подвой

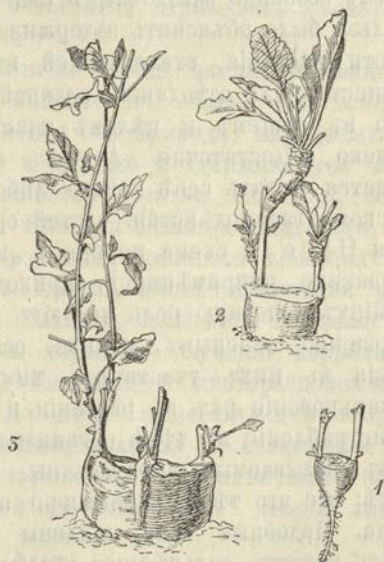


Рис. 107. Рѣпа въ опытахъ Фехтинга. 1. Два черенка, привитыхъ на корни рѣпы того же года. 2. Тотъ же объектъ, позднѣе. 3. Проглодная рѣпа, съ тремя привитыми къ ней черенками, давшими цвѣтоносные стебли (на рисункѣ видны отъ нихъ лишь нижнія части).

<sup>38)</sup> Lindemuth 1901, цитировано въ сноскѣ 36.

<sup>39)</sup> A. Meyer und Schmidt 1910. Flora 100, 317. Winkler, Untersuchungen über Pfropfbastarde 1, 53. Jena. 1912.



не является скольконибудь длительно измененнымъ въ своихъ основныхъ свойствахъ <sup>40)</sup>.

Сведеніе столь многочисленныхъ и разнообразныхъ явленій къ принципу корреляціи является, конечно, лишь начальнымъ этапомъ въ объясненіи руководящихъ причинъ въ формообразовательномъ процессѣ растений, этапомъ со сравнительно узкими предѣлами примѣненія. Намъ удастся, дѣйствительно, нерѣдко констатировать тѣ или инныя корреляціи, но ближайшее ихъ объясненіе оказывается уже для насъ недоступнымъ. Взаимодѣйствіе частей организма другъ на друга принадлежитъ къ числу особенно загадочныхъ явленій. Мы не хотимъ этимъ сказать, чтобы нельзя было объяснить задерживающаго ростъ другихъ органовъ влияния части растенія, отвлекающей къ себѣ главную массу питательныхъ веществъ или отводящей водяной токъ; мы хотимъ лишь подчеркнуть, что въ общемъ и цѣломъ такихъ простыхъ соотношеній оказывается далеко недостаточно. А такъ какъ, въ большинствѣ случаевъ, не удастся создать себѣ какого либо достаточнаго представленія о физическомъ взаимодѣйствіи частей организма, тѣмъ болѣе, что предложенная Негели схема переноса „молекулярныхъ колебаній“ оказалась совершенно непримѣнимой, приходится поневолѣ принять, что въ корреляціяхъ основную роль играютъ процессы химическаго характера. Совершенно неяснымъ, однако, остается вопросъ, что это за процессы, какія въ нихъ участвуютъ химическія соединенія, чѣмъ обусловлено возникновеніе ихъ въ растеніи и какъ совершается ихъ распространеніе и потребленіе въ тѣлѣ организма. Можно было бы, пожалуй, указать на такъ называемые антитоксины, столь важные для ученія объ иммунитѣ; все это тѣла, характерно отличающіяся для каждаго отдѣльнаго вида. Подобныя тѣла найдены и въ растительныхъ организмахъ <sup>41)</sup>. Быть можетъ, дальнѣйшее изслѣдованіе этихъ, еще совершенно неизученныхъ съ точки зрѣнія состава, соединеній и позволитъ приблизиться къ выясненію сущности процессовъ корреляцій. Весьма вѣроятно, что точно также, какъ каждому растительному виду отвѣчаетъ характерное для него вещество, и для каждаго типа кѣловокъ, для каждаго рода тканей окажутся такія же специфическія соединенія. Въ сущности говоря, существованіе ихъ молчаливо принималось и раньше, такъ какъ всѣ различія въ мірѣ организмовъ сводились постоянно къ расхожденіямъ въ химизмѣ протоплазмы. Нужно, однако, имѣть въ виду, что тѣ гипотетическія тѣла, которыя обусловливаютъ явленія корреляціи, должны, выйдя изъ первоначальнаго центра, воздѣйствовать на элементы въ большемъ или меньшемъ отдаленіи и, слѣдовательно, обладать способностью къ диффузій; иначе говоря, ихъ нельзя считать входящими въ

<sup>40)</sup> Передача хлороза подвою со стороны хлоротическаго привоя обусловливается, по всей вѣроятности, также переносомъ веществъ изъ одного компонента въ другой. *Baur 1907. Ber. Bot. Ges. 25, 410.*

<sup>41)</sup> *W. Magnus 1908. Ber. Bot. Ges. 26-a, 532. Correns 1912. Festschrift medicin. naturw. Ges. Münster. Eisler und Portheim 1911. Ber. Bot. Ges. 29, 419.*



составъ собственно плазмы, недвижимо закомканной, по нашимъ представленіямъ, въ клѣткѣ.

Не останавливаясь далѣе на этихъ, намѣренно лишь въ общихъ чертахъ затронутыхъ, представленіяхъ, вернемся вновь къ фактическимъ даннымъ наблюденій надъ явленіями корреляціи; необходимо отмѣтить, что наряду съ чисто искусственно вызванными корреляціями, обусловленными отклоненіями отъ нормальнаго, типическаго хода развитія растительнаго организма, иначе говоря до известной степени уродствами, всюду и вездѣ могутъ быть наблюдаемы и, конечно, играютъ основную роль корреляціи и въ нормальномъ онтогенезѣ. Приведемъ нѣсколько примѣровъ.

Остановимся сначала на органогенезѣ точки роста; ближайшее знакомство съ появленіемъ органовъ показываетъ намъ, что свойства точки роста (т. е. стеблевая или корневая ея природа) опредѣляются уже съ яйцеклѣтки рядомъ корреляцій и ими же и удерживаются впоследствии. На точкѣ роста стебля появляются зачатки листьевъ, остающіе свободныя между собой мѣста. Едва ли можно сомнѣваться, что каждая точка поверхности конуса нарастанія одинаково способна къ листообразованію. Но если гдѣ либо въ одномъ мѣстѣ начинается развиваться листовая органъ, онъ тѣмъ самымъ вызываетъ задержку въ развитіи окружающей его зоны; такимъ образомъ изученіе корреляцій можетъ намъ дать путь къ объясненію законностей листорасположенія. На пути этомъ мы сталкиваемся съ уже давно существующею теоріей листорасположенія, въ былое время общепризнанной и казавшейся въ высшей степени разработанной благодаря строго математической обработкѣ. Мы говоримъ о такъ называемой „механической“ теоріи листорасположенія.

Мы далеки отъ того, чтобы утверждать, что взаимныя соотношенія между растительными органами зиждутся исключительно лишь на химическихъ импульсахъ. Вполнѣ возможны, конечно, и механическія воздѣйствія другъ на друга взаимно соприкасающихся органовъ. Но при этомъ необходимо строго отличать результаты чисто механическаго давленія, какъ такового, отъ послѣдствій раздраженія, вызываемаго прикосновеніемъ, давленіемъ и пр.

Точка роста растительнаго организма нерѣдко испытываетъ значительное механическое давленіе уже при нормальномъ ходѣ развитія: явленія эти обусловливаются, напримѣръ, оживленнымъ разрастаніемъ точки роста, темпомъ своимъ обгоняющимъ развитіе почечныхъ чешуй или, вообще говоря, всѣхъ листовыхъ образований, охватывающихъ снаружи конусъ нарастанія. Своеобразность строенія многихъ „почекъ“ зависитъ, несомнѣнно, отъ причинъ внутренняго характера, но въ нѣкоторыхъ случаяхъ на строеніи этомъ отзываются и внѣшнія, чисто механическія условія. Такъ, напримѣръ, лепестки мака, сложенные въ двѣточной почкѣ въ многочисленныя складки, начинаютъ тотчасъ же расправляться, какъ только будутъ удалены чашелистики; если же затѣмъ двѣточную почку залить въ гипсъ, замѣнивъ имъ нормальный чашечный



покрывъ, лепестки вновь, разрастаясь, складываются въ рядъ складокъ <sup>42)</sup>. Впрочемъ, взаимное другъ на друга давленіе органовъ въ точкѣ роста выливается, обычно, лишь въ сравнительно незначительныя и скоро переходящія послѣдствія, вродѣ приведенныхъ; лишь сравнительно рѣдко можно уловить отпечатки механическаго давленія однихъ листьевъ на другіе даже и во вполне взросломъ, развитомъ ихъ состояніи, какъ, напримѣръ, на листьяхъ агавы (*Agave*). Въ сущности говоря, какъ указывалъ еще и Гофмейстеръ <sup>43)</sup>, нѣтъ ни одного яркаго примѣра характернаго, глубокаго воздѣйствія механическихъ факторовъ на форму растительнаго организма.

То же приходится сказать и о вліяніи механическихъ факторовъ на расположеніе органовъ растительнаго тѣла. Основанная Швенденеромъ <sup>44)</sup> и разработанная его учениками „механическая“ теорія листорасположенія говоритъ, что мѣста заложенія новыхъ органовъ опредѣляются „механическими“ соотношеніями и, главнымъ образомъ, распределеніемъ давленія въ точкѣ роста; это первичное распределеніе органовъ на оси можетъ измѣняться уже впослѣдствіи благодаря взаимному ихъ другъ на друга давленію. Однако подобныя измѣненія въ расположеніи никогда не наблюдаются, да и были бы, въ сущности, непостижимыми <sup>45)</sup>. Что же касается утвержденія, что и сами мѣста заложенія органовъ находятся въ полной зависимости отъ распределенія давленія, то и тутъ недостаетъ непосредственныхъ доказательствъ. На отдѣльныхъ примѣрахъ, возьмемъ хотя бы появленіе органовъ у пазушныхъ почекъ, представленія „механической теоріи“, хотя и остаются малообоснованными, но подкупаютъ всетаки своей простотой и ясностью; дѣйствительно, образованіе пазушной почки совершается подъ давленіемъ кроющаго листа съ одной стороны и осевого побѣга съ другой; на сдавленномъ, такимъ образомъ, спереди и сзади конусѣ наростанія и должны распределиться по двумъ его бокамъ новые листья, если только появленіе ихъ связано съ участками, наименѣе подверженными давленію извнѣ. Но если мы перейдемъ къ какой нибудь точкѣ роста съ уже намѣтившимися листовыми зачатками, соотношенія эти станутъ уже гораздо менѣе ясными и перестанутъ уже совершенно укладываться въ рамки „механическихъ“ воздѣйствій. Намъ ничего не извѣстно, прежде всего, о распределеніи давленія въ конусѣ наростанія непосредственно надъ молодыми зачатками листьевъ. Лейзерингъ <sup>46)</sup>, одинъ изъ учениковъ Швенденера, пришелъ даже, сравнительно недавно, къ допущенію, что въ этихъ случаяхъ вообще не бываетъ никакого внѣш-

<sup>42)</sup> Arnoldi 1900. *Flora* 87, 440.

<sup>43)</sup> Hofmeister 1868. *Allg. Morphologie*, стр. 638. Leipzig.

<sup>44)</sup> Schwendener 1878. *Mech. Theorie d. Blattstellungen*.

<sup>45)</sup> Schwendener. *Sitzungsber. Berlin. Acad.* 1883, 1893, 1899, 1900, 1901 и *Ber. Bot. Ges.* 20, 249. Schumann 1899. *Morphol. Studien*, стр. 238. Leipzig. Jost 1899—1902. *Bot. Ztg.* 57, 193; 60, 21; 60, II, 223.

<sup>46)</sup> Leisering 1902. *Flora* 90, 378; *Jahrb. wiss. Bot.* 37, 421; *Ber. Bot. Ges.* 20, 613.



няго давленія на точку роста. Говорить же, какъ дѣлаеть Лейзерингъ, о какихъ то внутреннихъ напряженияхъ, вызываемыхъ разрастаніемъ основанія листового бугорка, значить впадать въ теорію, гдѣ уже мѣсто вѣрѣ, а не точному научному знанію. Мы не станемъ, впрочемъ, останавливаться здѣсь на подробномъ разборѣ „механической теоріи“ органорасположенія<sup>47)</sup>. Намъ хотѣлось бы лишь отмѣтить, что, по нашему мнѣнію, давленію нельзя приписать какого либо руководящаго значенія въ распредѣленіи органовъ растенія.

Даже и въ тѣхъ случаяхъ, когда наличность такого давленія на конусъ наростанія ясна сама по себѣ, напримѣръ, у пазушныхъ почекъ, было бы неправильно сводить всѣ явленія формообразованія исключительно къ этому давленію, замалчивая всѣ другія соотношенія органовъ, въ которыхъ, какъ намъ показываютъ по аналогіи многообразные примѣры, должны играть немаловажную роль корреляціи. Необходимо прибавить, что нерѣдко удается наблюдать типичныя для напряженныхъ сдавливаніемъ точекъ роста расположенія боковыхъ органовъ, возникающихъ въ значительномъ отдаленіи отъ своихъ предшественниковъ, иначе говоря—совершенно не подвергавшихся боковому давленію (сравни, напримѣръ, рис. 68, стр. 447); очевидно, что въ такихъ случаяхъ не могли осуществляться и напряжения Лейзеринга. А если нельзя приписать какой либо роли контакту органовъ въ рядѣ точно установленныхъ примѣровъ, становится весьма вѣроятнымъ, что и въ другихъ случаяхъ значеніе его также равно нулю.

Отмѣтимъ, кромѣ того, что расположеніе органовъ далеко не всегда обуславливается положеніемъ ихъ старѣйшихъ сосѣдей; такъ, напримѣръ, распредѣленіе боковыхъ корешковъ на осевомъ корнѣ опредѣляется, какъ извѣстно, чисто внутренними, анатомическими соотношеніями. Вполнѣ допустимо предположеніе, что и въ точкѣ роста стебля, въ особенности же въ зачаткахъ цвѣточныхъ органовъ, мы имѣемъ такія же анатомическія закономерности; у колокольчика (*Campanula medium*), напримѣръ, ориентировка плодолистиковъ цѣликомъ зависитъ отъ чашечки; поэтому, смотря по числу круговъ органовъ, находящихся между ними и чашечкой, они или чередуются съ тычинками, или располагаются противъ нихъ<sup>48)</sup>. Совершенно неяснымъ остается, при этомъ, какимъ образомъ плодолистнки могутъ „чувствовать“ расположеніе чашелистиковъ.

Въ своемъ первоначальномъ изложеніи механическая теорія стремилась, повидимому, стать на чисто механическую почву, и лишь въ недавнихъ работахъ Лейзеринга проскальзываетъ возможность раздраженія, вызываемаго мѣстнымъ давленіемъ. Нельзя, конечно, отрицать возможность возникновенія такихъ раздраженій, но, къ сожалѣнію,

<sup>47)</sup> Schwendener 1883 и дальнѣйшіе; цитировано въ сноскѣ 45. Voetsching 1894. Jahrb. wiss. Bot. 26, 438; 1902. Jahrb. wiss. Bot. 38, 83. Winkler 1901. Jahrb. wiss. Bot., 36, 1; 1903. Jahrb. wiss. Bot. 38, 501. Falkenberg 1901. Die Rhodomeleaceen des Golfs von Neapel. Berlin. Berthold 1904. Zur Physiologie d. pflanzl. Organisation. 2, 1. Leipzig.

<sup>48)</sup> Eichler. Blütendiagramme I, 293.



нѣтъ какихъ бы то ни было доказательствъ существованія ихъ въ точкѣ роста растенія. Относясь, такимъ образомъ, вполне отрицательно къ механической теоріи листорасположенія, мы должны въ то же самое время сознаться, что не можемъ предложить что либо болѣе подходящее на ея мѣсто. Само собой, не можетъ считаться достаточнымъ объясненіемъ общая фраза, что при заложеніи органовъ руководящая роль принадлежитъ корреляціямъ. Во всякомъ случаѣ необходимо указать на то, что у растеній иногда наблюдается чрезвычайно своеобразная правильность въ распредѣленіи органовъ, стоящая опять таки, по всей вѣроятности, въ связи съ корреляціями. Перейдемъ къ знакомству съ этими соотношеніями.

Особенно замѣтно значеніе корреляцій при слѣдующемъ за заложеніемъ процессѣ вытягиванія въ длину частей растенія. Безъ вмѣшательства явленій корреляціи нужно было бы ожидать, напримѣръ, развертыванія всѣхъ безъ исключенія боковыхъ почекъ, такъ какъ первые этапы ихъ заложенія протекають, безъ сомнѣнія, совершенно одинаково; разрастаніе въ длину узла должно было бы идти съ такою же энергіей, какъ и развитіе междоузлія и т. д., и т. д.

Къ тому же заключенію приходится придти и при знакомствѣ съ развитіемъ внутренняго строенія растительнаго организма. Обычная при этомъ общая симметрія зависитъ отъ такихъ же правильностей въ распредѣленіи элементовъ, которыя мы отмѣчали и для расположенія органовъ. Стоитъ лишь вспомнить распредѣленіе сосудистыхъ группъ на поперечномъ разрѣзѣ корня, или размѣщеніе склеренхимы и ассимиляціонной паренхимы на периферіи ствола. Здѣсь мы встрѣчаемся не съ какими либо неподвижно фиксированными и по наслѣдству передающимися структурами, а, наоборотъ, съ ярко выраженной ихъ измѣнчивостью. Нѣтъ сомнѣнія, что каждая изъ клѣтокъ, лежащихъ на периферіи центрального цилиндра корня можетъ обратиться въ сосудъ, точно такъ же, какъ каждый пунктъ на поверхности точки роста можетъ дать начало листовому органу; и, тѣмъ не менѣе, лишь совершенно опредѣленные, расположенные на правильныхъ другъ отъ друга разстояніяхъ клѣтки даютъ начало сосудамъ, точно такъ же, какъ и листья формируются лишь изъ вполне опредѣленныхъ участковъ конуса наростанія. Если разбираться затѣмъ въ общей связи сосудовъ, волоконъ и ситовидныхъ трубокъ въ ихъ продольномъ въ стеблѣ растенія распредѣленіи, нельзя сдѣлать и шагу безъ представленія объ ихъ временномъ другъ на друга воздѣйствіи. Соотношенія между сосудистыми пучками и листовыми органами показываютъ намъ на существованіе еще новаго ряда корреляцій. Съ ними встрѣчаемся мы и тогда, когда начинаемъ изучать поверхностный ростъ и утолщеніе каждой отдѣльной клѣтки, а въ особенности тогда, когда наталкиваемся на фактъ поразительнаго соответствія поровыхъ каналовъ.

Значеніе корреляцій для органогенеза въ растительномъ мірѣ необыкновенно повышается еще благодаря одному, до сихъ поръ еще не упомянутому, обстоятельству. Мы знаемъ, что точка роста стебля сама



по себѣ является или совершенно недоступной для многообразныхъ внѣшнихъ агентовъ, вродѣ свѣта, воды и т. д., или же воздѣйствіе этихъ факторовъ на нее оказывается крайне ослабленнымъ. А между тѣмъ всѣ эти факторы кладутъ глубокой отпечатокъ на ходъ развитія растительнаго организма, воздѣйствуя непосредственно лишь на исполнѣ выросшія части; необходимо, очевидно, предполагать переносъ этого воздѣйствія со взрослыхъ органовъ на ткани точки роста: мы знаемъ, дѣйствительно, что внѣшніе факторы обыкновенно отзываются на развитіи самой почки, оказываясь совершенно безсильными измѣнить строеніе развитыхъ органовъ, непосредственно подпадающихъ ихъ вліянію.

Довольно, однако, приводить примѣры; ихъ можно найти на каждомъ шагу и умножить до безконечности.—Общій выводъ изъ знакомства нашего съ явленіями корреляціи можно было бы свести къ слѣдующему положенію: строеніе растительнаго организма, разрастающагося въ естественныхъ условіяхъ или въ рамкахъ опыта, не представляетъ собой чего либо предопредѣленнаго, а обусловливается рядомъ корреляцій, существующихъ между частями организма и его цѣлымъ.

На стр. 494 мы раздѣлили факторы, воздѣйствующіе на внѣшнюю форму растений на двѣ группы: внѣшнихъ и внутреннихъ. Посмотримъ теперь, къ какой изъ этихъ категорій нужно отнести явленія корреляціи.

Если подходить къ растенію, какъ къ цѣлому — а это, конечно, будетъ наиболѣе естественная точка зрѣнія—въ корреляціяхъ мы будемъ имѣть проявленіе внутреннихъ факторовъ развитія. Если же, наоборотъ, учесть сравнительную самостоятельность каждой отдѣльной клѣтки или отдѣльной почки, воздѣйствія другихъ клѣточныхъ индивидовъ или другихъ точекъ роста окажутся уже внѣшними факторами формообразованія. Не нужно, однако, упускать изъ вида, что и каждая отдѣльная клѣтка точки роста представляетъ собой сложную живую систему, состоящую, прежде всего, изъ оболочки, протоплазмы и клѣточного сока. Мы знаемъ, что формообразовательный процессъ растенія цѣликомъ зависитъ отъ работы протоплазмы; а для послѣдней и клѣточный сокъ, и оболочка клѣтки являются такими же внѣшними агентами, какъ для цѣлаго клѣточного индивида его сосѣди—клѣтки.

Соображенія эти приводятъ къ выводамъ Клебса<sup>49)</sup>, принимающаго существованіе трехъ различныхъ категорій факторовъ, кладущихъ свой отпечатокъ на формообразовательный процессъ: 1) внѣшніе факторы, 2) внутренніе соотношенія и 3) специфическія структуры органовъ. Въ специфической структурѣ тѣла, все равно, принадлежитъ ли оно къ мертвой или живой природѣ, Клебсъ видитъ причину проявленія, въ опредѣленныхъ условіяхъ, виолнѣ опредѣленныхъ свойствъ. Специфической структурой опредѣляются функциональныя способности или свойства тѣла. Такъ, напримѣръ, вода Н<sup>2</sup>О обладаетъ свойствомъ быть твер-

<sup>49)</sup> Klebs 1903. Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena; 1904, Biol. Cbl. 24, 237; 1905. Jahrb. wiss. Bot. 42, 155.



дой, жидкой или газообразной, а растительный вид *Sempervivum Funkii* обладает способностью образовывать листовые розетки, столоны и цветы. Внутренние соотношения, осуществляющиеся в точке роста, обуславливают выявление тех или иных скрытых способностей организма. К числу таких внутренних соотношений Клебс (1905) относит „силы сродства и молекулярного притяжения, обнаруживающиеся между бесчисленными частицами, входящими в состав живой клетки“. Он говорит далее: „Каждая клетка представляет собой 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 вроде углеводов, белков, кислот, солей и т. п. Все это я объединяю под общим понятием „внутренних соотношений“; от сочетания всех этих факторов и зависит выявление в действительности тех или других возможных свойств специфической структуры живой клетки, в процесс ли ее роста, деления, или многообразнейшего изменения ее формы“.

Эти внутренние соотношения подвержены, однако, изменениям под влиянием факторов внешнего мира; этим путем и осуществляется не прямое воздействие внешних агентов на развитие организма.

Мы не можем, однако, целиком присоединиться к воззрению Клебса, так как радикально расходимся с ним в одном основном пункте. Нам кажется, что Клебсу не удалось привести непосредственных доказательств тому, что рост клетки обуславливается непосредственно присутствием или отсутствием каких либо определенных веществ, вроде белков, углеводов, энзимов и т. п. Мы думаем, наоборот, что не наличие или не отсутствие этих веществ определяет деятельность протоплазмы, а определяется ею самой. Но нужно иметь в виду, что далеко нельзя идентифицировать с предполагаемым носителем скрытых свойств те морфологические единицы, которым мы обычно даем название протоплазмы; лишь известная ее часть, которую прежде называли идиоплазмой, могла бы считаться действительным носителем этих свойств и для нее, для этой основной массы протоплазмы вся остальная плазма являлась бы такими же «внутренними соотношениями», как и клеточный сок, оболочка и т. п. Подобные категории внутренних соотношений практически, конечно, неотделимы от понятия о специфической структуре. Поясним это на примере. По Клебсу поверхность растения зависит от внешних факторов, т. е. от вызываемых ими внутренних состояний живого вещества. Мы уже видели, что прямых доказательств положению этому не может быть приведено; но если бы мы даже и приняли это за доказанное, мы не могли бы обойтись без допущения, что полярность в растении проявляется лишь тогда, когда к тому ведут специфические свойства данного организма. Свойства эти должны быть строго специфическими, т. е. зависеть, по Клебсу, от специфической структуры субстрата, так как



нельзя представить себѣ какого либо высшаго растенія безъ присущей ему полярности. Уже зародышевая клѣтка ивы разбивается на два полюса, и, если распредѣленіе полярности и опредѣляется тѣми или другими внутренними соотношеніями, нельзя говорить, что полярность является слѣдствіемъ этихъ соотношеній. Иначе пришлось бы считать доказаннымъ, что внѣ воздѣйствія этихъ соотношеній растеніе или не сможетъ вовсе расти, или станетъ разрастаться въ видѣ лишеннаго какой либо полярности шара.

Противъ Клебса говорить, какъ намъ кажется, еще и то, что его собственныя условія направлены какъ разъ на то, чтобы какъ можно больше сгладить грань между специфической структурой и внутренними соотношеніями организма. Если, какъ говорить Клебсъ, всѣ явленія формообразованія цѣликомъ зависятъ отъ соответственнаго воздѣйствія внѣшнихъ или внутреннихъ факторовъ, ему бы не слѣдовало останавливаться передъ скрытыми признаками, признавая ихъ за нѣчто неизмѣнно присущее растенію, даже и въ тѣхъ случаяхъ, когда внезапно проявляется какое либо совершенно новое, но вполне постоянное съ момента возникновенія свойство. (Сравни явленія мутаций въ главѣ XXX).

Мы думаемъ, поэтому, что установленіе границъ между внутренними факторами и специфической структурой организма невыполнимо. Мы убѣждены также, что нельзя провести рѣзкой границы и между внутренними и внѣшними факторами въ жизни клѣтки. Во всякомъ случаѣ, устанавливая существованіе этихъ двухъ категорій факторовъ, мы проводимъ лишь одну демаркаціонную черту, а не двѣ, какъ дѣлаетъ это Клебсъ. вмѣстѣ съ Пфефферомъ мы дадимъ названіе внутреннихъ или автономныхъ всѣмъ факторамъ, которые обуславливаютъ развитіе растенія въ условіяхъ полнаго постоянства внѣшней среды. къ нимъ, очевидно, придется отнести и всѣ вообще корреляціи. вмѣстѣ съ тѣмъ, конечно, мы далеки отъ того, чтобы приравнивать внутренніе факторы развитія основнымъ, неизмѣннымъ причинамъ формообразованія организмовъ. Нашей неизмѣнной задачей останется, конечно, изслѣдованіе, по мѣрѣ возможности, этихъ внутреннихъ факторовъ. къ сожалѣнію, приходится сознаться, что работа въ этомъ направленіи даетъ, по большей части, лишь сравнительно скудные результаты, не позволяя создать сколько нибудь глубокаго представленія относительно основныхъ вопросовъ развитія.

## ГЛАВА XXVII.

### Развитіе растительнаго организма I. Вегетативные органы.

Мы подходили къ изученію роста растительнаго организма съ двухъ точекъ зрѣнія: сначала познакомились со смѣной всѣхъ трехъ фазъ роста при полномъ постоянствѣ благоприятныхъ внѣшнихъ условій, а затѣмъ остановились на тѣхъ воздѣйствіяхъ, которыя могутъ быть обу-



словлены различными внешними факторами и корреляциями. При этом мы нарочно ограничивались простейшими примѣрами; говоря о стеблѣ мы имѣли въ виду, напримѣръ, исключительно типическій облиственный побѣгъ. Мы знали, однако, что разрастаніе стеблевой оси идетъ вовсе не равномерно: періоды оживленнаго роста смѣняются періодами покоя, длина образующихся междоузлій закономерно то возрастаетъ, то опять убываетъ, измѣняется и форма листовыхъ органовъ, выливающихся то въ настоящие зеленые ассимилирующіе листья, то въ почечныя кроющія чешуи, то въ появляющіеся позднѣе покроволистки цвѣтовъ. Вслѣдъ за распусканіемъ цвѣтовъ наступаетъ и образованіе плодовъ, и всѣ явленія роста заканчиваются отмираніемъ организма. Всѣ эти смѣны въ развитіи слѣдуютъ другъ за другомъ въ разнообразной, но заранѣе намѣченной послѣдовательности, иначе говоря, они являются вполне закономерными. Вся совокупность закономерныхъ измѣненій формы растительнаго организма и составляетъ то, что обозначаютъ его „цикломъ развитія“. Здѣсь передъ нами встаютъ два основныхъ вопроса: что лежитъ въ основѣ этого цикла? играютъ ли здѣсь основную роль внешніе или внутренніе факторы, или тѣ и другіе вмѣстѣ? И затѣмъ: является ли тотъ циклъ развитія, который мы называемъ нормальнымъ, такъ какъ онъ обычно повторяется передъ нашими глазами, вполне постояннымъ, неизмѣннымъ свойствомъ того или другого растенія, или въ него можно внести измѣненія, имъ овладѣть при помощи воздѣйствій извнѣ?

Развитіе организма обычно распадается, хотя и не всегда съ полной отчетливостью, на двѣ фазы, вегетативную и репродуктивную. Знакомство наше съ этой областью мы начнемъ съ процессовъ вегетативнаго роста.

Можно говорить о существованіи опредѣленнаго цикла развитія даже и у низшихъ растений, состоящихъ изъ одной единственной кѣтки: и у нихъ уже не наблюдается полной и длительной равномерности роста. Въ случаѣ шарообразныхъ организмовъ разрастаніе ихъ ограничено, при сохраненіи ими исходной формы, достиженіемъ вполне опредѣленной, специфической величины. Границы дальнѣйшему разрастанію могутъ быть положены уже все возрастающими затрудненіями въ доставленіи питательнаго матеріала къ центральнымъ частямъ такого организма. Въ связи съ этимъ и приходится наблюдать, что шарообразныя кѣтки нѣкоторыхъ водорослей (напр. *Eremosphaera*) распадаются на нѣсколько плазматическихъ отдѣльностей, покидающихъ оболочку материнской кѣтки и одѣвающихся новой оболочкой. Такимъ образомъ изъ одного крупнаго шарообразнаго индивида образуется значительное число мелкихъ шаровъ, снова начинающихъ увеличиваться въ своихъ размѣрахъ. Въ кѣткахъ водоросли *Coelastrum* образуются подобнымъ же путемъ многочисленныя дочернія кѣтки, уже не разбѣгающіяся поодиночкѣ послѣ оставленія материнской оболочки, а располагающіяся по периферіи полаго шара, сочетаясь другъ съ другомъ плазматическими отростками. Такое расположеніе приводитъ къ образованію кѣточной колоніи съ уже вполне опредѣленнымъ внешнимъ обликомъ. Однако, если доступъ кис-



лорода окажется достаточно большимъ, такая колонія уже не образуется, а клѣтки продолжаютъ существованіе свое по-одиночкѣ. Такимъ образомъ, на образованіе колоній нельзя смотрѣть, какъ на процессъ формообразованія, существенно типичный для этого организма.—Съ другими, нѣсколько болѣе сложными соотношеніями встрѣчаемся мы у водяной сѣтки (*Hydrodictyon*). Клѣтки этой водоросли узко-цилиндрической формы и сочетаны другъ съ другомъ въ связную сѣть, имѣющую видъ удлиненнаго полаго мѣшка, иногда въ нѣсколько дециметровъ длиною.

Образованіе этого чрезвычайно своеобразнаго клѣточного комплекса весьма любопытно. Постѣнная протоплазма клѣтокъ материнскаго растенія распадается на нѣсколько тысячъ неправильныхъ отдѣльностей, формирующихся въ подвижныя зооспоры. Сформировавшись, онѣ передвигаются нѣкоторый промежутокъ времени внутри оболочки материнской клѣтки, собираются колонкой въ ея центрѣ, а затѣмъ вновь расходятся къ ея периферіи и успокаиваются тамъ, слагаясь въ маленькую новую сѣточку, увеличивающуюся въ размѣрахъ, послѣ дезорганизаціи оболочки материнской клѣтки, прямымъ разрастаніемъ составляющихъ ее клѣтокъ, безъ дальнѣйшаго дѣленія клѣтокъ. Каждая изъ сторонъ ячей новой сѣтки образуется, такимъ образомъ, изъ одной зооспоры, а форма ячей обуславливается лишь случайнымъ сочетаніемъ этихъ подвижныхъ клѣтокъ. А такъ какъ обыкновенно въ одной точкѣ сочетается по три зооспоры, то большая часть ячей и оказывается шести—или пятиугольными. Нужно думать, что на мѣстахъ взаимнаго соприкосновенія клѣтки механически или скорѣе химически воздѣйствуютъ другъ на друга такъ, что оконечности эти сравнительно слабо разрастаются, между тѣмъ какъ не сросшіеся участки клѣтокъ энергично разрастаются, приводя къ значительному увеличенію размѣровъ всей сѣтки <sup>1)</sup>.

Вмѣстѣ съ тѣмъ мы получаемъ клѣточные формы съ рѣзко выраженной продольной осью и оживленнымъ разрастаніемъ въ направленіи этой оси. Но и здѣсь ростъ не ограничивается обычно безпредѣльнымъ удлиненіемъ одной единственной клѣтки, а выливается время отъ времени въ процессъ клѣточного дѣленія, приводящаго къ уменьшенію размѣровъ клѣточныхъ индивидовъ, благодаря появленію новыхъ перегородокъ. Это появленіе идетъ, по большей части, съ извѣстною правильностью, обуславливая почти полное постоянство въ величинѣ клѣтокъ, во всякомъ случаѣ для опредѣленнаго вида организмовъ, развивающагося въ опредѣленныхъ условіяхъ. Нужно, однако, имѣть въ виду, что ростъ клѣтки и ея дѣленіе представляютъ собой процессы съ настолько глубоко отличающейся зависимостью отъ вѣшнихъ факторовъ, что можно одинаково легко достигъ длительного разрастанія въ длину безъ появленія перегородокъ или, наоборотъ, образованія ихъ въ клѣточномъ субстратѣ безъ всякаго намека на разрастаніе; примѣромъ перваго соотношенія можетъ служить грибокъ *Basidiobolus* (стр. 535); второй случай

<sup>1)</sup> Harper 1908. Bull. Univ. of Wisconsin, стр. 207.



наблюдается на клѣтках водоросли *Normidium* послѣ окраски ихъ конгоротъ <sup>2)</sup>).

У нѣкоторыхъ водорослей новообразованная перегородка, какъ правило, расщепляется вскорѣ послѣ своего образованія, такъ что въ результатѣ дѣленія получаются всегда одиночныя, изолированныя другъ отъ друга клѣтки; примѣромъ могутъ служить представители семейства *Desmidiaceae*; у другихъ оболочки остаются въ полной цѣлости и неприкосновенности и конечнымъ продуктомъ дѣленія оказывается, въ зависимости отъ рода роста и дѣленія, или клѣточная нить, или пластинка, или же, наконецъ, клѣточное тѣло. Но и здѣсь, если только не намѣчается сколько нибудь выраженной дифференцировки входящихъ въ составъ организма клѣточныхъ индивидовъ, они оказываются способными къ позднѣйшему другъ отъ друга изолированію; такой распадъ на клѣточные отдѣльности сплошной вначалѣ ткани можетъ нерѣдко осуществиться весьма быстро подъ импульсомъ опредѣленныхъ внѣшнихъ условий. Подобными агентами могутъ служить разнообразныя ядовитыя химическія вещества, индукционные электрическія разряды и т. п. <sup>3)</sup>).

Значительное усложненіе слоевища и связанная съ нимъ способность къ болѣе оживленному развитію идетъ объ руку съ выработкой полярной дифференцировки, безразлично приэтомъ, проявляется ли она на каждой клѣткѣ въ отдѣльности, или на цѣломъ уже клѣточномъ комплексѣ. Мы видѣли уже выше (стр. 519), что появленіе полярности вызывается или, во всякомъ случаѣ, опредѣляется у хвощей (*Equisetum*) и фукусовъ (*Fucus*) одностороннимъ дѣйствіемъ свѣта. Какъ разъ у фукусовъ удалось изучить особенно подробно, на какой изъ стадій развитія одностороннее освѣщеніе приводитъ къ выявленію полярности и насколько долго должно оно продолжаться для окончательнаго его закрѣпленія; оказалось, что по истеченіи нѣкотораго промежутка времени полярность оказывается настолько закрѣпленной, что измѣнить ее дальнѣйшими воздѣйствіями уже не удается. Въ другихъ случаяхъ опредѣляющимъ для распредѣленія полярности значеніемъ обладаютъ одностороннія химическія раздраженія. Но наряду съ фиксированіемъ полярности нерѣдки и такіе случаи, когда распредѣленіе полярности поддается въ теченіе долгаго времени или даже безгранично смѣнѣ и перемѣщенію. Такъ, на примѣръ, выросты одноклѣтной водоросли *Bryopsis*, функционирующіе въ качествѣ листовыхъ органовъ, могутъ быть во всякое время превращены въ корневые отроги путемъ перенесенія въ темноту <sup>4)</sup>, а у грибка *Basidiobolus* односторонній притокъ питательнаго матеріала вызываетъ превращеніе основной части клѣтокъ, остановившейся въ ростѣ, въ верхушечныя участки, начинающіе оживленно разрастаться

<sup>2)</sup> Klebs 1896. Ueber die Fortpflanzungsphysiologie d. niederen Organismen. Jena. стр. 338.

<sup>3)</sup> Benecke 1898. Jahrb. wiss. Bot. 32, 453.

<sup>4)</sup> Noll 1900. Ber. Bot. Ges. 18, 444. Winkler 1900. Jahrb. wiss. Bot. 35, 449.



(рис. 108); такимъ образомъ, первоначальная полярность оказывается совершенно извращенной<sup>5)</sup>. Одно изъ любопытнѣйшихъ наблюдений этого порядка было сдѣлано Бертольдъ<sup>6)</sup>: ему удалось, примѣняя слабое освѣщеніе, добиться превращенія точки роста слоевища у нѣкоторыхъ водорослей (*Callithamnion*, *Bryopsis*) въ корневой волосокъ (ризоидъ).— Въ другихъ случаяхъ, однако, различіе между верхушкой и основаніемъ намѣчается уже и въ слоевищѣ въ зависимости отъ ряда внутреннихъ причинъ (напр. у выводковыхъ почекъ маршанцій).

Мы не станемъ болѣе останавливаться на особенностяхъ строенія слоевища съ опредѣленно намѣченной полярностью, на проявленіи на немъ симметріи и связанномъ съ нею развѣтвленіи и т. д. Перейдемъ теперь къ болѣе высоко расчлененному вегетативному тѣлу листостебельныхъ растений (кормофитовъ). И здѣсь всегда бросается въ глаза полярная дифференцировка, обуславливающая, благодаря чисто внутреннимъ соотношеніямъ, расчлененіе организма на корень и стеблевой побѣгъ. И если на высшихъ растеніяхъ уже не удастся вызвать превращеніе точки роста стебля въ точку роста корня (стр. 519), то, во всякомъ случаѣ, какъ показываютъ намъ явленія регенерации, сформировываніе этихъ двухъ точекъ роста вовсе еще не приводитъ къ такому распределенію формообразующаго вещества, которое бы обусловило появленіе на одной изъ точекъ роста исключительно лишь корневыхъ органовъ, а на другой однихъ лишь стеблевыхъ осей.



Рис. 108. *Basidiobolus Ranarum* на желатинѣ. Слой желатинѣ былъ срѣзанъ по пунктирной линіи и замѣненъ свѣжей. Старыя клетки (темныя) организма начали, вслѣдъ за этимъ, образовывать новые отростки (свѣтлыя) въ направленіи къ новому питательному субстрату. Ихъ полярность мѣняется, пріѣтомъ, свое направленіе. По Рациборскому.

Точка роста корня можетъ давать самымъ разнообразнымъ образованіямъ, въ зависимости отъ внѣшнихъ условий и соотношеній съ расположенными по сосѣдству органами. Намѣтимъ нѣсколько возможныхъ случаевъ: она можетъ оставаться или совершенно недоразвитой, или же разрастаться въ длинную поглощающую корневую систему; изъ нея можетъ развиться укороченный органъ прикрѣпленія (присоска),

<sup>5)</sup> Raciiborski 1907. Bull. Ac. Cracovie. 898.

<sup>6)</sup> Berthold 1882. Jahrb. wiss. Bot. 13, 569.



или сформироваться мясистый корень, служащий органом накопления запасов питательных веществ. Мы не станем останавливаться на этомъ, обративъ наше преимущественное вниманіе на стебель высшихъ растений, представляющій несравненно болѣе богатое расчлененіе и разнообразіе въ развитіи, чѣмъ корень, уже по одному тому, что онъ состоитъ изъ двухъ функционально различныхъ частей—оси и листа. Характерными видоизмѣненіями стебля являются, напримѣръ, типичный облиственный побѣгъ, корневище и цѣтконосъ; всѣ эти три основныхъ формы могутъ развиваться изъ всякой стеблевой точки роста. Направленіе въ ходѣ развитія почки зависитъ цѣликомъ отъ тѣхъ условій, въ которыя она оказывается поставленной.

Облиственный побѣгъ. Выше намъ уже приходилось говорить о строеніи почекъ, ихъ вытягиваніи въ побѣгъ и зависимости ихъ развитія отъ внѣшнихъ условій. Мы указывали еще и тогда, что въ процессѣ вытягиванія въ длину междоузлій замѣшаны и внутренніе факторы, обнаруживающіеся, напримѣръ, въ толчкообразномъ измѣненіи скорости роста. Въ настоящую минуту мы остановимся главнымъ образомъ на періодической смѣнѣ явленій, связанной съ разрастаніемъ стеблевого побѣга, выражающейся прежде всего въ томъ, что нарастаніе стебля идетъ въ благоприятныхъ для роста условіяхъ далеко не всегда равномерно, а, наоборотъ, періоды оживленнаго роста чередуются съ періодами покоя. вмѣстѣ съ тѣмъ необходимо отмѣтить, что и въ теченіе періодовъ роста характерно выступаютъ періодическія измѣненія въ процессѣ, то количественнаго характера, приводящія къ образованію органовъ различной величины, то качественного, когда эти органы выливаются въ различный внѣшній обликъ.

Изъ большого числа періодически смѣняющихся явленій въ ростѣ растений особенный интересъ представляетъ періодъ покоя у древесныхъ и многолѣтнихъ травянистыхъ растений. Въ нашей европейской флорѣ этотъ періодъ покоя падаетъ на зимніе мѣсяцы, періодъ же активной жизнедѣятельности приходится на лѣто; можно было бы думать, поэтому, что эта періодичность и является непосредственнымъ слѣдствіемъ смѣны внѣшнихъ условій и связана, главнымъ образомъ, съ годичнымъ ходомъ температуры. Однако, ближайшее изученіе вопроса показываетъ, что заключеніе это было бы не вполне правильно или что соотношенія эти между періодомъ покоя у растений и внѣшними метеорологическими факторами далеко не такъ просты.

Извѣстно не мало деревьевъ и кустарниковъ, непрерывно образующихъ, при благоприятныхъ внѣшнихъ условіяхъ, все новые и новые листовые органы. Подобныя соотношенія естественно встрѣтить прежде всего въ тѣхъ тропическихъ областяхъ, гдѣ не наблюдается сколько нибудь ощутительныхъ колебаній въ температурѣ и влажности воздуха. Въ Бейтенборгѣ на Явѣ Волькенсъ <sup>7)</sup> наблюдалъ непрерывное въ теченіе круглаго года образованіе листовыхъ органовъ лишь у небольшого

<sup>7)</sup> Volkens 1912. Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen. Berlin.



числа деревьевъ, именно у *Albizzia moluccana*, *Artocarpus incisa* и *Morinda citrifolia*; по Клебсу<sup>8)</sup>, однако, этотъ типъ роста сравнительно очень распространенъ подъ тропиками. Весьма вѣроятно, что у нашихъ розъ и нѣкоторыхъ другихъ кустарниковъ можно наблюдать такой же непрерывный ходъ развитія. Осенью, если ихъ помѣстить въ теплицу, у нихъ продолжаютъ развертываться листья, обычный же зимній покой наступаетъ лишь подъ влияніемъ вѣшнихъ условій при культурѣ на воздухѣ. У всѣхъ этихъ растений снабженіе точки роста стебля питательными солями и водою, а корней—органическимъ и пластическимъ матеріаломъ становится все болѣе и болѣе затрудненнымъ по мѣрѣ разрастанія осей и увеличенія длины побѣговъ; нужно думать, что уже въ связи съ этими внутренними причинами ростъ такихъ организмовъ не можетъ быть безпредѣльнымъ. Если же предположить, что при разрастаніи ствола на немъ появляются, въ извѣстномъ разстояніи отъ листовой кроны, все новые и новые корни, оказывающіеся, благодаря этому, въ благоприятныхъ условіяхъ жизнедѣтельности, вполне возможнымъ становится непрерывное нарастаніе одной и той же точки роста стебля въ теченіе ряда столѣтій; предположеніе наше сводится, въ сущности, къ принятію ряда закономерно смѣняющихся другъ друга „омолаживаній“ растенія (напр., отводками и т. п.).

У большинства древесныхъ растений наблюдаются однако и подъ тропиками совершенно инныя соотношенія. Въ развитіи листьевъ смѣняются періоды оживленной дѣятельности съ періодами вѣшняго покоя. Въ теченіе сравнительно короткихъ промежутковъ времени голыя, покрытыя лишь почками, вѣтви переходятъ въ стадію оживленнаго роста, въ теченіе котораго на нихъ залагаются новыя почки, остающіяся нѣкоторое время въ покой и позднѣе опять таки внезапно начинающія распускаться. Примѣромъ этого можетъ служить бразильское дерево *Nevea brasiliensis*. Въ вѣчно влажномъ и тепломъ климатѣ бразильскаго дѣвственнаго лѣса молодые экземпляры этого дерева образуютъ въ теченіе года значительное число побѣговъ. Такъ, напримѣръ, Губеръ<sup>9)</sup> отмѣтилъ на одномъ деревцѣ появленіе новыхъ побѣговъ 10 декабря 1896 г., 20 января, 12 марта, 25 апрѣля и 6 іюня 1897 г.; полное развитіе побѣга продолжалось въ теченіе около 30 дней и за нимъ слѣдовалъ періодъ покоя, продолжительностью около 10 дней. Помимо пяти точно отмѣченныхъ періодовъ роста у этого растенія образовалось въ теченіе того же 1897 года еще три серіи побѣговъ. Каждый изъ нихъ начинается съ ряда короткихъ междоузлій, за которыми слѣдуютъ болѣе длинныя, а затѣмъ вновь болѣе короткія. У основанія его располагаются низовые листья, затѣмъ слѣдуютъ зеленые ассимилирующіе органы, а верхушка побѣга увѣнчана покрытой чешуями почкой—зачаткомъ будущаго побѣга. Уже изъ того обстоя-

<sup>8)</sup> Klebs 1911. Sitzungsber. Heidelberg. Akad. Abh. 23; 1912. Biol. Cbl 32, 257. Lakon 1913 Naturw. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtschaft 11, 28.

<sup>9)</sup> Huber. 1898. Bot. Cbl. 76, 259.



тельства, что различные экземпляры *Nevea* образуют свои побѣги въ самые разнообразныя сроки, можно заключить, что образованіе покоящихся почекъ и ихъ развертываніе не стоитъ въ причинной связи съ какими либо внѣшними факторами. По наблюденіямъ Клебса <sup>8)</sup> и Волькенса <sup>7)</sup> такой толчкообразный ростъ оказывается чрезвычайно широко распространеннымъ среди тропическихъ древесныхъ растений. При этомъ у различныхъ индивидовъ одного и того же растительнаго вида, культивируемыхъ въ близкомъ сосѣдствѣ и при возможно благоприятныхъ условіяхъ, толчки эти проявляются въ самые разнообразныя сроки; иногда бываетъ даже, что рѣзко отличаются другъ отъ друга и отдѣльныя вѣтви одного и того же древеснаго экземпляра. Такъ, напримѣръ, у *Amherstia nobilis* на одномъ и томъ же деревѣ въ одно и то же время удается найти вѣтви съ покоящимися конечными почками наряду съ вѣтвями на самыхъ разнообразныхъ стадіяхъ развитія.

И въ нашей европейской флорѣ можно найти древесныя растенія, образующія въ теченіе лѣта почки съ заложенными въ нихъ зачатками полнаго побѣга будущаго года, со всѣми его листовыми и даже цвѣточными органами; при наступленіи весны всѣ эти зачаточныя образованія развертываются нерѣдко чрезвычайно быстро (Дубъ, букъ и др.) <sup>10)</sup>. И здѣсь, какъ и у *Nevea*, междоузлія, а нерѣдко и листья, отличаются другъ отъ другъ вполне закономерно своими размѣрами, намѣчающимися уже и въ почкѣ. Импульсъ къ развитію въ началѣ весны дается, несомнѣнно, смѣною температуръ; и дѣйствительно, у большинства деревьевъ можно искусственно вызвать наступленіе процесса распусканія почекъ при помощи повышенія температуры, во всякомъ случаѣ во второй половинѣ зимы, начиная съ декабря. Наоборотъ, едва ли зависить отъ внѣшнихъ агентовъ прекращеніе образованія побѣговъ, наступающее иногда уже въ маѣ мѣсяцѣ. Новообразованіе ихъ прекращается прежде всего потому, что на растеніи не оказывается попросту болѣе почекъ, которыя могли бы развернуться въ побѣги. Эти почки образуются лишь позднѣе, въ теченіе лѣта, и могутъ тотчасъ же перейти въ стадію развертыванія въ побѣгъ; импульсомъ къ этому являются то совершенно неясныя для насъ факторы, какъ, напримѣръ, при вторичномъ образованіи такъ называемыхъ лѣтнихъ побѣговъ, не рѣдкихъ для многихъ древесныхъ растений, вродѣ, напримѣръ, дуба, то вполне опредѣленныя и находящіяся въ рукахъ экспериментатора причины. Если, напримѣръ, удалить въ началѣ лѣта всѣ листья съ побѣга <sup>11)</sup> или заставить его развиваться въ темнотѣ <sup>12)</sup>, нарушая, такимъ путемъ, нормальный ходъ функціонированія листьевъ, вполне закономерно на-

<sup>10)</sup> Jost 1891. Bot. Ztg. 49, 483. Kuster 1898. Fünfstück's Beitr. z. wiss. Bot. 2, 401. Berthold 1904. Zur Physiologie d. pflanzlichen Organisation 2, 1. Leipzig. Moore 1909. Bull. Torr. Club, 36, 117.

<sup>11)</sup> Goebel 1880. Bot. Ztg. 38, 753.

<sup>12)</sup> Jost 1893. Bot. Ztg. 51, 89.



ступаетъ распусканіе почекъ и образованіе новыхъ побѣговъ. Такимъ образомъ, между листьями и почками, очевидно, существуетъ опредѣленный рядъ корреляцій, приводящихъ къ тому, что вполне функционирующие листья рѣзко задерживаютъ процессъ распусканія почекъ.

Мы приходимъ, такимъ образомъ, къ заключенію, что періодичность въ развитіи не представляетъ собой чего либо неизмѣннаго, но не можемъ сказать категорически, можно ли заставить непрерывно развиваться и эти, обычные для нашей флоры, растенія. Возможность этого, впрочемъ, вполне допустима, такъ какъ, на примѣръ, у клена (*Acer*) и форзитіи (*Forsythia*) удается наблюдать всѣ возможные переходы отъ внезапно начинающихся распускаться до разрастающихся въ теченіе всего лѣта побѣговъ. Совершенно также, какъ и у европейскихъ древесныхъ видовъ, и у тропическихъ формъ, періодически развертывающихъ свои почки <sup>13)</sup>, можно воспрепятствовать наступленію періода покоя или значительно его сократить различными внѣшними воздѣйствіями, вродѣ лишенія листы, дачи питательныхъ солей и т. п.

Существенное различіе между нашими, періодически покрывающимися листвою деревьями и тропическими растеніями состоитъ въ томъ, что подъ нашими широтами развертываніе покоящихся почекъ совершается обыкновенно лишь разъ въ году, съ наступленіемъ весны. Выше впрочемъ мы уже указали и на исключенія <sup>14)</sup>. Прибавимъ здѣсь, что многія деревья, въ особенности же конскій каштанъ (*Aesculus*), выгоняютъ новые побѣги даже и осенью, если неблагоприятныя условія (на примѣръ, сухость) привели къ преждевременному сбрасыванію ими листы. Вообще же говоря, состояніе покоя залагающихся въ теченіе лѣта почекъ настолько глубоко, что никакими внѣшними импульсами не удается вызвать процесса распусканія; въ концѣ лѣта не помогаетъ даже и сплошное удаленіе листьевъ, въ началѣ его нерѣдко приводящее къ развертыванію почекъ. Это состояніе покоя заканчивается, въ естественныхъ условіяхъ существованія, лишь къ началу слѣдующей весны. Искусственнымъ повышеніемъ температуры можно, какъ мы указывали уже выше, сократить этотъ періодъ покоя (такъ называемая „выгонка“ растеній). Если же примѣнять методъ „выгонки“ (повышенную температуру) въ періодъ съ іюля по октябрь, результаты получаются безъ исключенія отрицательные. Впрочемъ, этотъ періодъ покоя можетъ быть если не устраненъ, то, во всякомъ случаѣ, значительно сокращенъ другимъ путемъ, именно примѣненіемъ эфира <sup>15)</sup>. Оказывается, что растенія съ приближающимся періодомъ покоя или незадолго до его окончанія могутъ быть приведены къ развертыванію своихъ почекъ („выгнаны“) двукратнымъ, въ теченіе сутокъ, воздѣйствіемъ паровъ эфира. Въ послѣдніе годы рядомъ изслѣдователей намѣчены разнообразныя приемы, при помощи которыхъ можно воспроизводить подобныя

<sup>13)</sup> Klebs 1911—1912, цитировано въ сноскѣ 8.

<sup>14)</sup> Späth 1912. Der Johannistrieb. Berlin.

<sup>15)</sup> Johannsen 1900. Das Aetherverfahren beim Frühreiben. Jena.



„выгонки“ растений: въ такомъ направленіи дѣйствуютъ, напримѣръ, сильное охлажденіе и затемнѣніе, высокая температура („теплыя ванны“), разнообразныя яды, электрическій токъ, радій, вспыскиваніе внутрь побѣговъ воды или питательныхъ солей, надрѣзь почекъ и т. п.<sup>16)</sup>

Но и въ случаѣ примѣненія всѣхъ этихъ раздражителей у многихъ растений въ опредѣленный періодъ упорно сохраняется состояніе глубокаго покоя. Это особенно любопытно потому, что тѣ же самыя почки, которыхъ никоимъ образомъ не удастся заставить развиваться въ теченіе извѣстнаго промежутка времени, легко пробудить къ жизнѣдѣтельности до наступленія этого оцѣпенѣнія путемъ, какъ мы уже видѣли, удаленія листьвы. Иначе говоря, во внутреннихъ соотношеніяхъ почки наступаютъ какія-то измѣненія, приводящія къ задержкѣ роста и исчезающія лишь сравнительно медленно и постепенно. Съ природой этихъ измѣненій мы ближе незнакомы и можемъ высказать лишь общее предположеніе, что они связаны непосредственно съ протоплазмой. Какъ на внѣшнее выраженіе этихъ перегрушировокъ въ протоплазмѣ можно указать, быть можетъ, на превращеніе отложеннаго крахмала въ сахаръ, совершающееся въ теченіе осени (стр. 286). Любопытно, во всякомъ случаѣ, что выгонка становится возможной лишь ко времени наступленія минимума въ содержаніи крахмала.

Уже эти процессы зимняго растворенія крахмала съ новымъ, затѣмъ, появленіемъ его показываютъ намъ вполне ясно, что состояніе покоя, переживаемое растеніемъ, лишь чисто внѣшнее. Къ тому же приводятъ и разнообразныя другія наблюденія. Прежде всего нетрудно показать, что и зимою продолжается сравнительно интенсивный дыхательный обмѣнъ, достигая сразу значительныхъ величинъ при повышеніи температуры среды<sup>17)</sup>. Кромѣ того въ періодъ зимняго покоя деревьевъ удается вызвать наступленіе процессовъ роста при помощи пораненія<sup>18)</sup>, въ формѣ образованія пробковыхъ слоевъ, наплывовъ, разрастанія корней, а иногда даже и почекъ. Заложившіяся нѣсколько лѣтъ тому назадъ, такъ называемыя спящія почки отличаются отъ многолѣтнихъ своей меньшей сопротивляемостью искусственнымъ приѣмамъ выгонки; ихъ нѣрѣдко удается заставить распускаться уже и въ началѣ осени. Нужно, вмѣстѣ съ тѣмъ, имѣть въ виду, что и въ обычныхъ условіяхъ существованія почки — въ особенности заканчивающіе собою побѣгъ — постоянно нарастаютъ и въ теченіе зимняго періода, какъ было съ несомнѣнностью доказано Аскенази<sup>19)</sup> для почекъ

<sup>16)</sup> Howard 1906. Diss. Halle. Molisch 1908—1909. Sitzungsber. Wien. Akad. (I) 117, 87; 118, 637; 1909. Das Warmbad. Jena; 1912. Sitzungsber. Wien. Akad. (I) 121. Jraklionow 1912. Jahrb. wiss. Bot. 51, 315. Jesenko 1911—1912. Ber. Bot. Ges. 29, 273; 30, 81 и 232. Vos 1907. Biol. Cbl. 27, 673. Weber 1911. Sitzungsber. Wien. Akad. (I) 120, 179. Harshberger 1907. Proc. Acad. nat. sc. Philadelphia 37. Müller-Thurgau und Schneider-Orelli 1910. Flora 101, 309; 1912. ibidem. 104, 387. Lakon 1912. Zeitschr. f. Bot. 4, 561.

<sup>17)</sup> Simon 1906. Jahrb. f. wiss. Bot. 43, 1.

<sup>18)</sup> Jost 1893. Bot. Ztg. 31, 89. Simon, 1906, цитировано въ сноскѣ 17.

<sup>19)</sup> Askenasi 1887. Bot. Ztg. 35, 793.



обыкновенной вишни. Ростъ этотъ, однако, является чисто эмбриональнымъ; почему отъ него иногда легко перейти къ вытягиванію побѣговъ въ длину, а въ другіе періоды переходъ этотъ является неосуществимымъ, остается совершенно неизвѣстнымъ. Но если для насъ и остается совершенно неясной, съ физиологической точки зрѣнія, неспособность къ развитію, въ опредѣленные періоды, древесныхъ почекъ, то съ биологической стороны явленіе это, вѣроятно, ярко цѣлесообразно. Прочное фиксированіе періода покоя дѣлаетъ организмъ независимымъ отъ мимолетныхъ смѣнъ погоды въ теченіе зимняго времени и предохраняетъ его отъ преждевременнаго развертыванія, въ первые весенніе дни, его почекъ.

Перейдемъ теперь къ другимъ періодическимъ явленіямъ въ жизни древесныхъ растений, именно къ процессу разрастанія ихъ корневой системы. Изслѣдованія въ этой области встрѣчаются съ рядомъ немало-важныхъ затрудненій, такъ что не удивительно, что вопросъ о разрастаніи корней еще далеко не выясненъ и затрагивавшіе его изслѣдователи <sup>20)</sup> иногда рѣзко расходятся въ своихъ наблюденіяхъ. Однако, можно считать установленнымъ слѣдующее: разрастаніе корневой системы у многихъ деревьевъ начинается уже съ марта и продолжается вплоть до ноября; въ концѣ лѣта намѣчается нерѣдко значительное замедленіе роста корней, никогда не приводящее, однако, къ полной остановкѣ развитія. Къ сожалѣнію, нѣтъ еще какихъ либо экспериментальныхъ данныхъ, которыя выясняли бы намъ воздѣйствіе вѣшнихъ агентовъ (температуры, влажности); а между тѣмъ онѣ безусловно необходимы для выясненія происхожденія періодичности въ ростѣ корневой системы.

По всей вѣроятности, корневая система въ своемъ развитіи зависитъ значительно болѣе, чѣмъ стеблевая почка, отъ смѣны различныхъ вѣшнихъ агентовъ.

Нерѣдко приходится встрѣчаться съ ярко выраженной періодичностью въ развитіи и травянистыхъ многолѣтниковъ. Развитіе стеблевыхъ частей многихъ изъ нихъ совершается съ тою же правильностью, какъ и развертываніе почекъ у деревьевъ. Чрезвычайно своеобразны въ отношеніи своемъ наши весенніе цвѣты, у которыхъ періодъ покоя передвинуть, повидимому, на сухое время года, т. е. на лѣто. Начало періода вегетаціи падаетъ у этихъ растений обыкновенно на осень, выражаясь, прежде всего, въ образованіи ряда новыхъ корневыхъ органовъ; затѣмъ начинается разрастаніе и подземныхъ почекъ, продолжающееся въ теченіе октября и ноября, но останавливающееся еще до того, какъ почки эти пробьются на поверхность почвы. Дальнѣйшее развитіе сначала задерживается, а потомъ и вовсе останавли-

<sup>20)</sup> Resa 1877. Periode d. Wurzelbildung. Diss. Bonn. Wieler 1893. Cohn's Beitr. z. Biologie 6, 1. Büsgen 1901. Allg. Forst- und Jagdzeitung (Augustheft). Hammerle 1901. Fünftück's Beitr. z. wiss. Bot. 4, 149. A. Engler 1903. Ref. въ Bot. Ztg. 61, II, 377. Krömer Ber. d. Lehranstalt Geisenheim 1903 и слѣд.



вается наступающими зимними холодами; но этот покой является уже вынужденным и, действительно, если применять достаточно высокие температуры, все эти растения легко поддаются зимней „выгонке“. В природѣ окончательное развитіе цвѣтовъ и листовыхъ побѣговъ завершается въ первые же весенніе дни, съ февраля по май, смотря по растительному виду; начало лѣта приноситъ съ собою уже отсыханіе листовыхъ органовъ, такъ что ко второй половинѣ лѣта растеніе оказывается сведеннымъ исключительно къ подземнымъ своимъ органамъ.

При ближайшемъ сопоставленіи оказывается, однако, что тѣ различія, которыя такъ бросаются въ глаза при сравненіи древесныхъ растений и весеннихъ многолѣтниковъ, далеко не такъ существенны. Лѣтній покой послѣднихъ можно свести въ полную параллель съ перерывомъ въ распусканіи листьевъ у многихъ древесныхъ растений съ периодическимъ развитіемъ листвы; листовая система многолѣтниковъ отмираетъ, несомнѣнно, гораздо раньше, чѣмъ листья древесныхъ растений, но едва-ли можно сомнѣваться, что эмбриональный ростъ ихъ подземныхъ частей продолжается въ теченіе всего лѣтняго періода. Что же касается возобновленія оживленнаго разрастанія ихъ почекъ съ наступленіемъ осени, то и этотъ процессъ не стоитъ уже особнякомъ послѣ того, какъ мы узнали изъ изслѣдованій Аскенази, что и у деревьевъ въ теченіе зимняго періода продолжается медленное развитіе почекъ. Своеобразность весеннихъ многолѣтниковъ оказывается, такимъ образомъ, въ томъ, что періодъ ихъ вегетаціи сдвинутъ къ началу года, а листовая система ихъ сравнительно эфемерна. Въстѣ съ тѣмъ и у нихъ въ опредѣленные періоды характерно выступаетъ неспособность къ дальнѣйшему развитію; такъ, напримѣръ, не удается „выгонять“ цвѣты тюльпановъ и гіацинтовъ ранѣ декабря мѣсяца; осенняя выгонка картофеля обычно не приводитъ ни къ какимъ результатамъ. Если же прибѣгнуть къ выгонкѣ еще до наступленія періода покоя, удается добиться ранняго развитія и у этихъ организмовъ. Подобныя попытки увѣнчались полнымъ успѣхомъ въ опытахъ Шмида <sup>21)</sup> надъ картофелемъ и Клебса <sup>22)</sup> надъ гіацинтами, а недавно и надъ разнообразными иными клубненосными растеніями.

Перейдемъ къ вопросу о причинахъ, вызывающихъ періодичность въ развитіи растительныхъ организмовъ; здѣсь мы встрѣтимся съ цѣлымъ рядомъ самыхъ разнообразныхъ возрвнй. Шимперъ <sup>23)</sup>, напримѣръ, въ смѣнѣ періодовъ оживленной вегетаціи періодами покоя видитъ выраженіе основныхъ, неизмѣнныхъ свойствъ растительнаго организма, а Клебсъ <sup>24)</sup> цѣликомъ отрицаетъ наличность такой автономной періодичности; Волькенсъ <sup>25)</sup>, присоединяясь, въ общемъ, къ

<sup>21)</sup> Schmid 1901. Ber. Bot. Ges. 19, 76.

<sup>22)</sup> Klebs 1903. Willkürliche Entwicklungsänderungen Jena. 1911, цитировано въ сноскѣ 8.

<sup>23)</sup> Schimper 1898. Pflanzengeographie. Jena.

<sup>24)</sup> Klebs 1911—12, цитировано въ сноскѣ 13.

<sup>25)</sup> Volkens 1912, цитировано въ сноскѣ 7.



миѣнію Шимпера, предостерегаетъ, вмѣстѣ съ тѣмъ, отъ опасности впасть въ ошибку благодаря чрезчуръ быстрымъ обобщеніямъ. Необходимо, во всякомъ случаѣ, считаться съ точно установленнымъ фактомъ существованія растений, развитіе которыхъ продолжается, при благоприятныхъ внѣшнихъ условіяхъ, долѣе года. Примѣромъ ихъ могутъ служить древесныя однодольныя съ простымъ, невѣтвящимся стеблемъ; у нихъ въ теченіе круглаго года непрерывно распускаются одинъ листъ за другимъ. Но наряду съ ними существуютъ и такія растения, у которыхъ за періодами распусканія листьевъ слѣдуютъ періоды покоя, то сравнительно неглубокаго и легко устраняемаго, то необыкновенно устойчиваго. Клебсъ <sup>24)</sup> исходитъ въ своихъ представленіяхъ отъ фактовъ перваго порядка, въ убѣжденіи, что съ теченіемъ времени число растений со стойкимъ періодомъ покоя будетъ все больше и больше сокращаться. Однако, уже по тому, какъ наступаетъ у растений періодъ покоя (стр. 583), ясно, что его нельзя ставить въ исключительную и непосредственную зависимость отъ внѣшнихъ факторовъ. Съ другой же стороны остается совершенно неяснымъ, какія внутреннія причины играютъ роль въ осуществленіи періодовъ покоя у растений. Клебсъ <sup>24)</sup> старается доказать, что въ основѣ этихъ явленій лежатъ извѣстныя измѣненія въ содержимомъ клѣтки, находящіяся въ непосредственной связи съ внѣшними условіями и факторами, отрицая, вмѣстѣ съ тѣмъ, какое либо участіе „специфической структуры“, организма въ воспроизведеніи періода покоя. По его воззрѣніямъ импульсомъ къ замедленію ростовыхъ процессовъ является недостатокъ въ питательныхъ соляхъ; свой выводъ онъ обосновываетъ, главнымъ образомъ, на томъ соображеніи, что покоящіяся почки начинаютъ развиваться дальше, если ввести въ нихъ растворъ солей; вмѣстѣ въ этомъ онъ принимаетъ за доказанное, — не приводя, впрочемъ, какихъ либо конкретныхъ доводовъ, — что при лишеніи растения его листья, вызывающемъ, какъ мы уже видѣли выше (стр. 583), распусканіе заготовленныхъ на слѣдующій періодъ вегетаціи почекъ, въ растеніи устанавливается токъ пластическаго матеріала, приносящій къ точкамъ роста питательныя соли, которыхъ прежде у нихъ не было. Возможность этого, конечно, вполне допустима, но трудно предположить, что основнымъ и важнѣйшимъ послѣдствіемъ такого грубаго вмѣшательства въ жизнь растенія явится какъ разъ измѣненіе направленія передвиженія солевого раствора. Вслѣдъ за остановкой роста, вызываемой указанными внѣшними факторами слѣдуетъ, по Клебсу, и стойкій періодъ покоя, обусловливаемый инактивированіемъ ферментовъ подъ вліяніемъ накапливающихся въ связи съ идущей еще вначалѣ ассимиляціей органическихъ матеріаловъ. Всѣ средства, путемъ которыхъ можно укоротить періодъ покоя, какъ высокая температура, влажность, эфиризація, удаленіе листьевъ и т. д. играютъ роль активаторовъ энзимъ. Чрезвычайно желателно, чтобы эта, несомнѣнно многообѣщающая теорія, непосредственно примыкающая къ взглядамъ Сакса, была обоснована рядомъ критически поставленныхъ опытовъ. Намъ кажется, что фактовъ, установленныхъ до сихъ



поръ, еще далеко не достаточно, чтобы придти къ опредѣленному рѣшенію вопроса. Дѣйствительно, попробуемъ встать на почву Клебсовскаго объясненія и примемъ за вполнѣ доказанное, что вынужденный покой стеблевой почки зависитъ цѣликомъ отъ рѣзкаго несоотвѣтствія въ количествахъ достаряемаго ей органическаго и неорганическаго питательнаго матеріала. Но и въ этомъ случаѣ мы не будемъ имѣть доказательствъ того, что предполагаемый недостатокъ питательныхъ солевыхъ веществъ обусловленъ факторами внѣшняго міра. Этотъ дефицитъ можетъ осуществиться и тогда, когда растеніе, въ зависимости отъ специфической структуры своихъ клѣтокъ, быстро потребляетъ находящійся въ распоряженіи его запасъ минеральныхъ солей. Разрастаніе почекъ можетъ въ такомъ случаѣ идти совершенно непрерывно, при условіи, что листья будутъ распускаться лишь по мѣрѣ притока питательнаго солевого матеріала. Иначе говоря, періодъ покоя являлся бы обусловленнымъ не общимъ количествомъ содержащихся въ почвѣ веществъ, а быстротою ихъ потребленія. А вмѣстѣ съ тѣмъ, какъ намъ кажется, всѣ своеобразныя стороны въ развитіи растений, то развертывающихся сразу значительное количество листовыхъ органовъ, то понемногу, одинъ за другимъ, образующихъ свои листья, зависятъ безусловно отъ внутреннихъ различій въ специфической ихъ структурѣ. Представленію этому не противорѣчатъ и ихъ опыты, въ которыхъ удается, путемъ разнообразныхъ внѣшнихъ воздѣйствій, т. е. приводящихъ новыхъ раздражителей, сократить періодъ нормального покоя или отстранить его наступленіе. Во всякомъ случаѣ, едва ли допустимо, основываясь на результатахъ введенія солевого раствора, приходить къ выводу, что наступленіе періода покоя зависитъ какъ разъ отъ недостатка питательнаго матеріала: вѣдь тогда пришлось бы сдѣлать совершенно аналогичный, изъ ряда другихъ опытовъ, выводъ, что, скажемъ, недостатокъ въ эфирѣ или черезчуръ низкая температура могутъ, съ своей стороны, обусловливать наступленіе періода покоя.

Едва ли можно отрицать въ настоящее время существованіе обусловленной специфичностью строенія періодичности—наличность которой мы не считаемъ, впрочемъ, строго установленной,—уже потому, что въ цѣломъ рядѣ другихъ явленій, считавшихся прежде индуцированными, отмѣчена новѣйшими изслѣдованіями вполнѣ автономная періодичность.

Мы приходимъ, такимъ образомъ, къ заключенію, что періодичность въ развитіи листы не стоитъ въ какой либо непосредственной зависимости отъ чисто внѣшнихъ агентовъ; несомнѣнно, вмѣстѣ съ тѣмъ, что въ климатическихъ условіяхъ тѣхъ странъ, гдѣ развитіе растительнаго міра можетъ осуществляться не круглый годъ, а лишь въ опредѣленные періоды, періодичность въ явленіяхъ растительной жизни закономерно совпадаетъ съ періодичностью въ ходѣ временъ года.

Путемъ позднѣйшаго приспособленія періодичность эта можетъ оказаться сдвинутой въ ту или иную сторону, соотвѣтственно распредѣленію климатическихъ періодовъ; подобныя приспособленія совершаются у различныхъ растений далеко не одинаково легко и полно. Особенно



легко удастся перемѣщать выгоночные періоды, предварительно вызвавъ замедленіе въ развитіи растенія при помощи сильнаго охлажденія, какъ это и примѣняется въ широкихъ размѣрахъ при технической выгонкѣ сирени или ландышей<sup>26)</sup>. Если же наши средне-европейскія растенія перенести въ условія тропическаго климата, обуславливающія возможность непрерывнаго роста и развитія, прежняя періодичность остается у нихъ налицо; теряется лишь непосредственная связь ея съ явленіями внѣшней природы. Такъ, напримѣръ, по даннымъ Шимпера<sup>27)</sup>, *Magnolia yulan* представляла въ теченіе декабря и января мѣсяцевъ въ вѣчно зеленомъ горномъ саду Tjibodas близъ Бейтенборга на Явѣ слѣдующую картину: „однѣ изъ вѣтвей были совершенно голыя, съ покоящимися листовыми и отчасти цвѣточными почками; на другихъ распускались цвѣты и развертывались молодые листья; на третьихъ листья уже были вполне взрослыми, кожистыми, а цвѣты уже опавшими; на четвертыхъ, наконецъ, листья уже пожелтѣли и легко сваливались при прикосновеніи“.

Такимъ же періодически возвращающимся процессомъ, какъ и образованіе новой листвы, является и ея сбрасываніе, связанное, какъ извѣстно, съ рядомъ анатомическихъ измѣненій, разыгрывающихся у основанія черешка листа. Въ нашихъ широтахъ сбрасываніе листвы происходитъ обычно осенью, но и въ теченіе лѣта наши деревья сбрасываютъ, по большей части, значительное количество листьевъ. Наряду съ сбрасывающими на зиму листву деревьями у насъ есть не мало и „вѣчнозеленыхъ“ растеній, съ многолѣтнею листвою, опадающей лишь мало по малу и постепенно, такъ что сбрасываніе ими листвы не является такимъ бросающимся въ глаза явленіемъ, какъ у большинства лиственныхъ деревьевъ. Громадное большинство тропическихъ деревьевъ, какъ показали изслѣдованія Волькенса<sup>25)</sup>, принадлежать къ біологическому типу вѣчнозеленыхъ. Они или круглый годъ сбрасываютъ понемногу свою листву, или сбрасываніе это распределено на нѣсколько періодовъ. Особенно частъ случай сбрасыванія, непосредственно передъ развитіемъ новыхъ побѣговъ, старшаго изъ двухъ находящихся на растеніи поколѣній листьевъ, такъ что въ каждую данную минуту крона организма оказывается состоящей изъ двухъ листовыхъ поколѣній. Бываютъ случаи и одновременнаго присутствія трехъ или даже четырехъ листовыхъ поколѣній; въ этихъ случаяхъ нерѣдко наблюдаются (по всей вѣроятности, въ извѣстной періодичной послѣдовательности) явленія полнаго сбрасыванія всей листвы, такъ что на растеніи остаются одни самые молодые, послѣдніе листья. Но есть и такія тропическія растенія, у которыхъ листва сбрасывается цѣликомъ, такъ что дерево стоитъ нѣкоторое время совершенно оголеннымъ. Такой листопадъ заканчивается нерѣдко въ теченіе нѣсколькихъ дней; такъ, напримѣръ, у одного экземпляра *Ficus variegata* листопадъ продолжался лишь 4 дня, у другихъ же 10—18 дней. У другихъ видовъ

<sup>25)</sup> Сравни, напримѣръ, *Gartenflora* 47, 608.

<sup>27)</sup> Schimper. 1898, цитировано въ сноскѣ 23, стр. 266.



между первыми признаками пожелтѣнія листьвы и сбрасываніемъ ея проходить недѣли или даже мѣсяцы: у *Nyssa sessiliflora* 2 мѣсяца, у *Sindora sumatrana* отъ 3 до 9 мѣсяцевъ. При этомъ обнаруживаются крупныя различія между отдѣльными вѣтвями въ скорости сбрасыванія ими листьвы.

Наступленіе листопада зависитъ прежде всего, конечно, отъ чисто внѣшнихъ причинъ. Изъ опытовъ Визнера <sup>28)</sup> мы знаемъ, что самыя разнообразныя воздѣйствія внѣшней среды, вродѣ жаркой погоды, сухости, избыточной влажности, затемненія, иначе говоря, почти всякое рѣзкое измѣненіе въ общемъ комплексѣ внѣшнихъ условий приводитъ къ листопаду; при этомъ, конечно, всегда и вездѣ процессъ этотъ начинается съ образованія отдѣляющаго слоя въ черешкѣ. Вмѣстѣ съ тѣмъ важную роль играютъ при наступленіи листопада и внутреннія причины, прежде всего возрастъ листа. Если искусственно вызывать новообразование листьвевъ, удаляя съ побѣга часть взрослыхъ листовыхъ образований, эти поздно сформировавшіеся листья остаются осенью на вѣтвяхъ еще долго послѣ того, какъ опали всѣ остальные, образовавшіеся въ нормальные сроки. При помощи такихъ приѣмовъ удается удерживать листья на деревьяхъ тропиковъ даже въ періоды засухи, въ высшей степени неблагоприятныя для существованія листьвевъ вообще <sup>29)</sup>.

Во время развитія побѣговъ можно отмѣтить также рядъ періодически смѣняющихся другъ друга измѣненій. Такъ, напримѣръ, скорость роста въ дневные и ночные періоды оказывается рѣзко различной; это легко объяснимо на основаніи уже извѣстныхъ намъ фактовъ (смотри стр. 509), такъ какъ со смѣною дня и ночи измѣняется воздѣйствіе такихъ внѣшнихъ факторовъ, какъ свѣтъ и температура. Однако, и при полномъ постоянствѣ въ температурѣ и условіяхъ освѣщенія наблюдаются, какъ показали Баранецкій <sup>30)</sup> и Годлевскій <sup>31)</sup> колебанія въ интенсивности роста, представляющія двѣнадцатичасовой ритмъ, соответствующій, иначе говоря, дневнымъ и ночнымъ періодамъ. Измѣненія эти заслуживаютъ ближайшаго изученія.

Перейдемъ теперь къ знакомству съ метаморфозомъ листовыхъ органовъ. Мы знаемъ, что у многихъ деревьевъ нельзя добиться постояннаго, безъ какихъ либо перерывовъ, новообразованія листьвевъ; необходимо прибавить къ этому, что при новообразованіи листьвевъ наблюдаются и чисто качественныя отклоненія: такъ, напримѣръ, вслѣдъ за образованіемъ зеленыхъ листьвевъ обычно идетъ формированіе низовыхъ листьвевъ. Причины въ смѣнѣ формированія листьвевъ нужно искать, само собой разумѣется, во внутренней природѣ растенія, еще сравнительно мало доступной нашему изслѣдованію. Конечно, смѣна этихъ различныхъ листовыхъ образований не представляетъ собой чего

<sup>28)</sup> Wiesner 1906. Ber. Bot. Ges. 24, 32.

<sup>29)</sup> Dingler 1906. Ber. Bot. Ges. 24, 17; 1911. Sitzungsber. Münchener Akad., стр. 127 и 217.

<sup>30)</sup> Baranetzki 1879. Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg (7), 27.

<sup>31)</sup> Godlewski 1889—1890. Anzeiger. d. Akad. in Krakau.



либо неизмѣннаго: воздѣйствіями извнѣ можно внести въ нее тѣ или инныя измѣненія; этимъ путемъ, однако, мы придемъ лишь къ подтвержденію общаго заключенія, что между отдѣльными органами существуетъ опредѣленная система корреляцій, измѣненіе которой приводитъ и къ измѣненіямъ въ нормальной послѣдовательности въ явленіяхъ формообразованія. Приведемъ примѣры: на нормальныхъ побѣгахъ нашихъ древесныхъ породъ вслѣдъ за большимъ или меньшимъ числомъ зеленыхъ ассимилирующихъ листьевъ образуются такъ называемыя низовыя листья, подъ покровомъ которыхъ формируется въ почкѣ побѣгъ для будущаго періода вегетаціи. Въ пазухахъ листьевъ также залагаются такія же почки, одѣтыя снаружи опять таки низовыми листьями. У этихъ образованій, само собою разумѣется, совершенно инныя функціи, чѣмъ у обыкновенныхъ зеленыхъ листьевъ и, въ связи съ этимъ, и иная форма, и иное внутреннее строеніе. Такъ, у нихъ уже нѣтъ широкой хлорофиллоносной, пронизанной сѣткою проводящихъ путей, выступающей на свѣтъ пластинки; они сравнительно незначительны по своимъ размѣрамъ, жестки и тѣсно прижаты другъ къ другу. Зачатки ихъ, однако, какъ показалъ Гебель <sup>32)</sup>, не отличаются, въ сущности, ничѣмъ отъ зачатковъ обыкновенныхъ зеленыхъ листьевъ (рис. 109); у тѣхъ и другихъ одинаково намѣчается расчлененіе на основаніе листа (G) и верхнюю его часть (L). При дальнѣйшемъ развитіи у зеленого

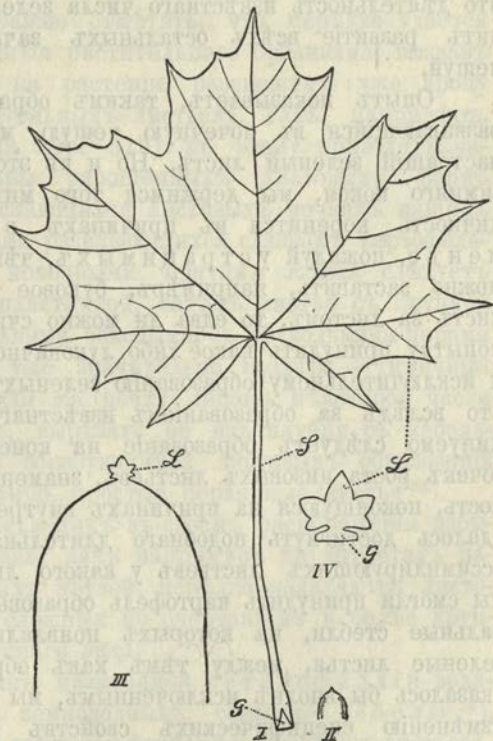


Рис. 1. Кленъ (*Acer platanoides*). I—Зеленый листъ (уменьшенъ). II—Почечныя чешуйки. III—Молодая почечная чешуйка (увеличена). IV—Молодой листъ (увеличенъ и схематизованъ). G—Основаніе листа. S—Черешокъ. L—Пластика. По Гебелю.

наго листа преобладающей становится его верхняя часть, совершенно не развивающаяся у „почечныхъ чешуй“; зато у нихъ разрастается въ ширину и иначе дифференцируется основная часть листового зачатка. Если съ распускающагося весной побѣга удалить зеленыя листья, слѣдующія за ними листовыя образованія, превращающіяся, въ нормальномъ

<sup>32)</sup> Goebel 1880. Bot. Ztg. 38, 733.



ходѣ развитія, въ покровныя чешуи почекъ, начинаютъ развиваться далѣе, формируясь въ настоящіе зеленые листья. Этотъ формирующій импульсъ застаетъ наиболѣе взрослые изъ низовыхъ листьевъ уже болѣе или менѣе сформированными въ качествѣ чешуй; изъ нихъ образуется рядъ переходовъ между зелеными и низовыми листьями. Далѣе же, изъ остальныхъ зачатковъ образуются уже вполне нормальные зеленые листья. Опытъ этотъ позволяетъ намъ прійти къ заключенію, что и въ обычномъ порядкѣ развитія образованіе низовыхъ листьевъ стоитъ въ непосредственной зависимости отъ зеленыхъ листовыхъ органовъ, именно, что дѣятельность извѣстнаго числа зеленыхъ листьевъ необходимо сводитъ развитіе всѣхъ остальныхъ зачатковъ къ рамкамъ почечныхъ чешуй.

Опытъ показываетъ, такимъ образомъ, что зачатокъ, нормально развивающійся въ почечную чешую, можно заставить превратиться въ настоящій зеленый листъ. Но и въ этомъ случаѣ, какъ и на примѣрѣ зимняго покоя, мы держимся того мнѣнія, что наблюдающаяся періодичность коренится въ причинахъ внутренняго свойства, еще менѣе, пожалуй устранимыхъ, чѣмъ тамъ. Если, пожалуй, и возможно заставить, на примѣръ, буковое дерево непрерывно распускать листъ за листомъ, то едва ли можно считать сколько нибудь вѣроятной попытку принудить какое либо луковичное растение къ безостановочному и исключительному образованію зеленыхъ листьевъ. Всегда оказывается, что вслѣдъ за образованіемъ извѣстнаго числа зеленыхъ листьевъ неминуемо слѣдуетъ образованіе на конечной или одной изъ боковыхъ точекъ роста низовыхъ листьевъ, знаменуя собой неизмѣнную періодичность, покоящуюся на причинахъ внутренняго характера. Если бы намъ удалось достигнуть подобнаго длительного формированія однихъ лишь ассимилирующихъ листьевъ у какого либо луковичнаго, или если бы мы смогли принудить картофель образовывать исключительно одни вертикальные стебли, на которыхъ появлялись бы все вновь и вновь одни зеленые листья, между тѣмъ какъ образованіе столоновъ и клубней оказалось бы вполне исключеннымъ, мы бы пришли къ столь глубокому измѣненію специфическихъ свойствъ растительнаго организма, что имѣли бы передъ собой уже новый видъ.

Кромѣ тѣхъ глубокихъ измѣненій, которыя приводятъ къ образованію изъ листовыхъ зачатковъ обыкновенныхъ низовыхъ листьевъ, постоянно приходится встрѣчаться съ цѣлымъ рядомъ менѣе выраженныхъ „метаморфозъ“ листа, наступающихъ въ теченіе развитія облиственнаго побѣга. У каждаго проростка, у каждой распускающейся почки первые листья оказываются построенными иначе, обыкновенно, значительно проще, чѣмъ остальные. Такъ, на примѣръ, уже сѣмядоли всѣхъ растений обладаютъ совершенно отличной отъ типическихъ листьевъ формой. Онѣ залагаются въ то время, когда къ находящемуся еще въ зачаточномъ состояніи растенію крайне трудно подойти съ экспериментальными приѣмами; поэтому онѣ, быть можетъ, и сравнительно мало измѣнчивы. За сѣмядолями слѣдуютъ нерѣдко такъ называемые



первичные листья. Примѣромъ можетъ служить фасоль, у которой эти листья состоятъ лишь изъ одного листочка (все же остальные— изъ трехъ), или конскіе бобы, у которыхъ первичный листъ сводится къ маленькой трехнадрѣзной чешуйкѣ. Въ первомъ случаѣ такихъ первичныхъ листьевъ развивается только два, во второмъ же ихъ бываетъ много. У круглолистнаго колокольчика (*Campanula rotundifolia*) нижніе округлыя листья лишь позднѣе смѣняются узкими, почти линейными; у плюща и *Victoria regia* окончательная форма листа появляется лишь на цвѣтущихъ побѣгахъ, смѣняя первичные листья лишь черезъ нѣсколько лѣтъ послѣ начала развитія — у плюща, и черезъ нѣсколько мѣсяцевъ — у викторіи регии. Важно отмѣтить, что нерѣдко удается извратить нормальный ходъ развитія растительнаго организма, вызвавъ появленіе первичныхъ листьевъ на растеніи, развившемъ уже крону вполне сформированныхъ, окончательныхъ листьевъ. Такъ, напримѣръ, у *Campanula rotundifolia* (сравни стр. 517) къ этому приводитъ частичное затемненіе<sup>33)</sup>. Примѣры упрощенныхъ листовыхъ формъ можно встрѣтить далѣе на распускающихся листовыхъ почкахъ нашихъ лиственныхъ породъ, а также и на развивающихся глазкахъ картофельнаго клубня. У картофеля за почечными чешуями глазка слѣдуетъ нѣсколько листьевъ съ простой пластинкой, затѣмъ листья съ крупной конечной долькой и двумя маленькими боковыми, съ нѣсколькими парами боковыхъ долекъ и, наконецъ, уже значительно позднѣе — типичныя прерывисто сложныя формы. Если же почку лишитъ нѣкоторой части питательнаго запаса, напримѣръ, вырѣзать ее изъ клубня съ небольшимъ участкомъ мякоти, среди образующихся листовыхъ образованій окажутся въ большинствѣ одни лишь простые первичные листья<sup>34)</sup>.

Наоборотъ, на побѣгахъ, имѣющихъ въ своемъ распоряженіи избыточную массу питательнаго запаса, какъ напримѣръ на выростахъ наплывовъ у отрѣзанныхъ древесныхъ вѣтвей, нерѣдко появляются листовыя формы, значительно болѣе сложныя по очертаніямъ и болѣе крупныя, чѣмъ типическіе листья даннаго вида.

Упомянемъ также и о такъ называемой гетерофилліи водныхъ растений, въ особенности земноводныхъ; согласно Гёбелю<sup>34)</sup>, болѣе простыя подводныя формы являются формами первичныхъ листьевъ, а листья воздушныя или плавающіе на поверхности воды представляютъ собой уже болѣе дифференцированныя формы слѣдующихъ листовыхъ поколѣній. И, какъ оказывается, эти первичныя формы не являются исключительно лишь приспособленіемъ листьевъ къ внѣшней водной средѣ, но могутъ появляться, въ условіяхъ пониженнаго питанія, и на воздушныхъ побѣгахъ (фактъ этотъ нисколько, конечно, не исключаетъ формативнаго дѣйствія самой воды, на которомъ мы здѣсь останавливаться не станемъ). На все эти чрезвычайно разнообразныя формы листьевъ, появляющіяся въ теченіе развитія на одномъ и томъ же растеніи, мы

<sup>33)</sup> Goebel 1896. Flora 82, 1.

<sup>34)</sup> Goebel 1908. Exp. Morphologie. Leipzig.



должны смотрѣть, исходя изъ способовъ ихъ заложения, какъ на одинаковыя образованія, принимающія необыкновенно различный внѣшній обликъ подъ вліяніемъ ряда внѣшнихъ и внутреннихъ воздѣйствій.

Лишь сравнительно немного стеблевыхъ побѣговъ остается неразвѣтленными въ теченіе всей жизни растенія или, во всякомъ случаѣ, въ теченіе крупныхъ промежутковъ въ его развитіи (пальмы, папоротники). Съ появленіемъ боковыхъ побѣговъ устанавливаются и опредѣленные соотношенія между ними и главною осью стебля и наоборотъ. Весьма обычнымъ, напримѣръ, оказывается, что боковые побѣги становятся, благодаря этимъ соотношеніямъ, дорзивентральными, занимая, въ то же самое время, отклоняющееся отъ вертикальнаго положеніе въ пространствѣ. Мы говорили уже объ этомъ на стр. 561, приводя въ примѣръ обыкновенную елку. Если же у растенія удалить побѣгъ, вѣнчающій главную ось, одинъ изъ боковыхъ принимаетъ вертикальное положеніе и становится радіально-симметричнымъ; то же наступитъ, если такой боковой побѣгъ, снявъ съ растенія, заставить развиваться въ видѣ черенка или отсадка. Иногда, однако, воздѣйствіе корреляціи между осевымъ и боковыми побѣгами оказывается настолько сильнымъ и глубокимъ, что разъ запечатлѣвшаяся дорзивентральность остается уже при всѣхъ обстоятельствахъ неизмѣнной: такъ, напримѣръ, отсаженные въ видѣ черенковъ боковыя вѣтви *Phyllanthus* разрастаются, сохраняя свое дорзивентральное строеніе. Превращеніе боковыхъ, дорзивентральныхъ побѣговъ въ ортотропные вызывается иногда и воздѣйствіемъ паразитныхъ грибовъ, вродѣ *Melampsorella*; такимъ образомъ вызывается появленіе такъ называемыхъ вѣдьминыхъ метлъ на пихтѣ и т. п.

Перейдемъ къ корневищамъ. На этихъ органахъ еще глубже и разнообразнѣе отзываются внѣшнія воздѣйствія, такъ какъ эти, вылившіеся въ своеобразную форму подземные стебли въ своемъ крайнемъ выраженіи представляютъ собой побѣги, снабженные исключительно лишь низовыми листьями. Такіе столоны отходятъ, напримѣръ, отъ основанія стебля чаровницы (*Circaea lutetiana*)<sup>34)</sup> въ видѣ горизонтально расположенныхъ плетей, состоящихъ сначала изъ ряда тонкихъ, а затѣмъ и нѣсколько утолщенныхъ междоузлій. Оказывается, что достаточно удалить облиственную ось растенія, чтобы измѣнить направленіе роста у такого горизонтальнаго побѣга: онъ начинаетъ развиваться въ вертикальномъ кверху направленіи и образуетъ рядъ зеленыхъ листьевъ; такимъ образомъ, благодаря вмѣшательству извнѣ, развитіе организма идетъ по пути, который оно должно было бы занять лишь на слѣдующій годъ. Можно даже совершенно устранить стадію подземнаго роста бокового побѣга, если своевременно удалить всѣ облиственные побѣги надъ почкой, дающей въ нормальномъ ходѣ своего развитія подземный стolonъ. Примѣры такого же превращенія низовыхъ побѣговъ въ листовые извѣстны и на длинномъ рядѣ другихъ объектовъ. Съ легкостью удается также и обратный процессъ превращенія листоноснаго побѣга *Circaea* въ

<sup>34)</sup> Goebel 1908. Exp. Morphologie. Leipzig.



подземный стolonъ; достаточно иногда отсадить въ видѣ черенковъ верхушечныя части побѣговъ, сдѣлавъ это осенью; при этомъ—хотя и не всегда—конецъ побѣга начинаетъ видѣряться въ землю, превращаясь въ покрытое низовыми листьями корневище. На нормальномъ подготовляющемся къ цвѣтенію побѣгѣ каждая пазушная почка находится, несомнѣнно, подъ воздѣйствіемъ опредѣленнаго комплекса импульсовъ<sup>35</sup>). Если срѣзать листья съ ихъ пазушными почками и давать имъ возможность развиваться, изъ основныхъ почекъ образуются всегда одни лишь корневища, изъ среднихъ по положенію на стеблѣ—листовые побѣги, а изъ верхнихъ—цвѣточные побѣги.

Результатъ этотъ получается, однако, лишь въ томъ случаѣ, когда соответственные листовые органы остаются налицо и продолжаютъ нормально функционировать; если же ихъ отрѣзать отъ почекъ или даже лишь замѣнить, изъ всѣхъ пазушныхъ почекъ, гнѣ зависимости отъ мѣста ихъ заложенія, образуются одни лишь листовые побѣги.

Столony картофеля отличаются отъ стolonовъ чаровницы (*Circaea*) своей ярко выраженной способностью образовывать на своихъ концахъ утолщенія—клубни. И они, какъ и можно было ожидать, легко принимаютъ форму листового побѣга при удаленіи облиственныхъ осей. Остановимся прежде всего на причинахъ образованія клубней у этого растения. У нѣкоторыхъ разновидностей картофеля можно вызвать появленіе клубня, помимо концовъ сидящихъ у основанія стебля боковыхъ побѣговъ, и на концѣ зачаточнаго осевого побѣга, подвергая растение дѣйствию низкой температуры (6—7°), между тѣмъ какъ при 20° эта ось превращается въ типичный облиственный стебель (рис. 110)<sup>36</sup>). Появленіе клубней у картофеля можетъ быть вызвано въ самыхъ разнообразныхъ мѣстахъ растения рядомъ различныхъ внѣшнихъ импульсовъ; особенно дѣйствительнымъ оказывается въ этомъ отношеніи затемнѣніе, вызывающее иногда появленіе клубней даже на верхушкѣ листовыхъ побѣговъ<sup>37</sup>). Столony *Aloxa*, оживленно разрастающіеся въ длину въ условіяхъ нормальнаго освѣщенія, при затѣненіи перестаютъ расти въ длину и начинаютъ образовывать клубни<sup>38</sup>).

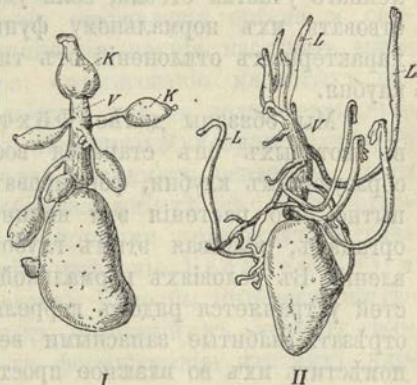


Рис. 110. Клубень картофеля сорта „Margolin“. I. Послѣ 4—5 недѣльной культуры при 6—7° С. II. Послѣ 17 дневной культуры при 25° С. Корни не нарисованы. V—первичный побѣгъ. К—клубни. L—этиолованные листовые побѣги. По Фѣхтингу.

<sup>35</sup>) Dostal 1911. *Flora* 103, 1.

<sup>36</sup>) Voechting 1902. *Bot. Ztg.* 60, 87.

<sup>37</sup>) Voechting 1887. *Bibliotheca botanica*, 4.

<sup>38</sup>) Stahl 1884. *Ber. Bot. Ges.* 2, 389.



Въ противоположность картофелю у кольраби <sup>39)</sup> образуются надземные клубни путемъ мѣстнаго утолщенія воздушнаго стебля. Сообразно съ этимъ оказывается, что для осуществленія этого клубнеобразованія необходимо воздѣйствіе того самаго свѣта, который у картофеля препятствуетъ появленію клубеньковъ; уже небольшое уменьшеніе интенсивности освѣщенія приводитъ къ энергичному разрастанію въ длину нормально крайне укороченной стеблевой оси растенія. Оказывается, затѣмъ, что каждый листь, сидящій въ области образованія клубневиднаго вздутія кольраби играетъ существенную роль въ утолщеніи вполнѣ опредѣленнаго участка стебля; если удалять отдѣльные листья или воспрепятствовать ихъ нормальному функціонированію, можно вызвать появленіе характерныхъ отклоненій отъ типичной въ нормѣ шарообразной формы клубня.

Мы обязаны далѣе Фѣхтингу <sup>40)</sup> длиннымъ рядомъ опытовъ, въ которыхъ онъ старался воспрепятствовать растеніямъ, нормально образующимъ клубни, формировать эти запасные ихъ магазины. Любопытно, что растенія эти начинаютъ отлагать свои запасы въ другихъ органахъ, вызывая этимъ глубокое измѣненіе ихъ структуры и отправленій. Въ условіяхъ нормальной жизни проявленіе подобныхъ возможностей устраняется рядомъ корреляцій. Приведемъ пару примѣровъ. Если отрѣзать набитые запасными веществами столоны *Oxalis crassicaulis* и помѣстить ихъ во влажное пространство, на ихъ верхушкахъ образуются нормально сформированные клубеньки. Если же удалить и всѣ точки роста, образуются опять таки клубеньки, но уже путемъ разрастанія въ ширину 1—2 междоузлій или же благодаря утолщенію низовыхъ листочковъ. Въ биологическомъ отношеніи образованія эти не имѣютъ значенія для растенія, такъ какъ на нихъ нѣтъ почекъ и образовать ихъ они не въ состояніи. Еще пластичнѣе въ этомъ отношеніи является *Boussingaultia baselloides*, образующая при нормальномъ развитіи подземные стеблевые клубеньки. Оказывается, что образованіе такихъ клубеньковъ можно вызвать и изъ каждой почки на стеблѣ, если только надѣлать изъ стебля черенковъ и затѣмъ изслѣдуемую почку. Если же при отсадкѣ черенка обращать вниманіе на то, чтобы на его сидящемъ въ землѣ основаніи не было вовсе почекъ, изъ базальнаго конца оси и образующагося на немъ наплыва образуется мощный клубень, остающійся живымъ въ теченіи ряда лѣтъ, но не способный дать начало самостоятельной точкѣ роста. При этомъ наблюдаются глубокія гистологическія измѣненія въ тканяхъ стебля, на которыхъ мы, впрочемъ, не станемъ останавливаться. Укажемъ еще, что клубневидное вздуваніе можетъ перейти и на корневые органы, если растеніе не будетъ имѣть въ своемъ распоряженіи стеблевыхъ органовъ, гдѣ бы оно могло отложить свои запасы; это получается при употребленіи листьевъ въ качествѣ черенковъ. Конечно, такая широкая измѣнчивость присуща далеко не всѣмъ расте-

<sup>39)</sup> Voechting 1908. Unters. z. Anatomie und Pathologie. Tübingen.

<sup>40)</sup> Voechting 1899. Jahrb. wiss. Bot. 34, 1.



нiямъ; тѣмъ не менѣ опыты Фехтинга знакомятъ насъ съ цѣлымъ рядомъ интереснѣйшихъ явленiй, изъ которыхъ намъ пришлось коснуться лишь очень небольшого числа.

Остановимся теперь на явленiяхъ измѣненiя въ дифференцировкѣ уже вполне развитыхъ органовъ растений. Уже въ случаѣ позднѣйшаго утолщенiя низовыхъ листьевъ *Oxalis crassicaulis* и превращенiи ихъ такимъ путемъ въ магазины запасныхъ веществъ мы встрѣчаемся съ „передифференцировкой“ уже вполне развитого, по видимому, органа,—явленiемъ, во всякомъ случаѣ далеко не частымъ <sup>41)</sup>. Изученiе условiй образованiя луковичекъ другихъ видовъ кислицъ (*Oxalis*) показываетъ, однако, намъ, что измѣненiе отправления органа и связаннаго съ нимъ анатомическiя перегруппировки могутъ наступать сравнительно очень поздно. Вообще говоря, формированiе мясистыхъ запасныхъ чешуй намѣчается непосредственно уже на недифференцированныхъ листовыхъ зачаткахъ; однако, у нѣкоторыхъ кислицъ (*Oxalis*) <sup>42)</sup> консистенцю луковичныхъ чешуй могутъ принимать основныя части обыкновенныхъ зеленыхъ листьевъ, приобретаая, вмѣстѣ съ тѣмъ, относительное долговѣтiе по сравненiю съ эфемерными черешкомъ и пластинкою того же листа. Такiя же явленiя отмѣчены Гёбелемъ <sup>43)</sup> и для нѣкоторыхъ дымянковыхъ (*Fumariaceae*). Было бы интересно изслѣдовать степень развитiя этихъ листовыхъ основанiй къ моменту воспрiятiя ими раздраженiя, приводящаго къ формированiю изъ нихъ клубеньковъ.

Чрезвычайно своеобразныя измѣненiя дифференцировки уже вполне взрослыхъ паренхиматическихъ клѣтокъ отмѣчены Симономъ <sup>44)</sup>. Если перерѣзать наполовину стебель растения, въ сердцевинномъ цилиндрѣ залагаются сосудистыя пучки, соединяющiе разединенныя разрѣзомъ верхнiй и нижнiй концы проводящаго пучка, или же образующiе горизонтальную перемышку, идущую отъ перерѣзанныхъ пучковъ къ лежащимъ на противоположной сторонѣ стебля. Къ числу наиболѣе легко обнаруживающихъ способность къ измѣненiямъ взрослыхъ тканей принадлежатъ, несомнѣнно, клѣтки сердцевины клубня кольраби; въ опытахъ Фехтинга <sup>45)</sup>, смотря по мѣсту, въ которое онъ ихъ помѣщалъ, изъ нихъ получались всѣ вообще ткани, къ развитiю которыхъ способно нормальное растенiе.

Скажемъ, наконецъ, нѣсколько словъ и о годичныхъ слояхъ древесины. Наряду съ внѣшней дифференцировкой побѣга идетъ, какъ извѣстно, и внутренняя дифференцировка стеблей и корневыхъ органовъ, основанная уже не на разрастанiи верхушечной точки роста, а на процессѣ развитiя промежуточной образовательной ткани, камбiя.

<sup>41)</sup> Winkler 1902. Ber. Bot. Ges. 20, 500.

<sup>42)</sup> Hildebrand 1888. Lebensverhältnisse der Oxalisarten. Jena.

<sup>43)</sup> Goebel. Organographie, стр. 6 и 586.

<sup>44)</sup> Simon 1908. Ber. Bot. Ges. 26, 364. Сравни также Freundlich 1908. Jahrb. wiss. Bot. 46, 137.

<sup>45)</sup> Voechting 1908, цитировано въ сноскѣ 39.



Дѣятельностью камбія отлагаются конутри и кнаружи отъ его полоски разнообразныя ткани, получающія названіе вторичной древесины и вторичнаго дуба. Формированіе древесины дѣятельностью камбія идетъ въ теченіе вегетаціоннаго періода далеко не равномерно; въ началѣ утолщенія ствола, весною, отлагаются совершенно иные элементы, чѣмъ въ концѣ его, къ осени. Получаются, такимъ образомъ, различныя древесины—весенняя и осенняя <sup>46</sup>). Весенняя древесина понемногу переходитъ въ древесину осеннюю; наоборотъ, отъ осенней древесины къ весенней наблюдается всегда рѣзкій скачокъ, благодаря чему и удается уже невооруженнымъ глазомъ отличать положеніе годичныхъ колець, т. е. годичныхъ приростовъ древесины. Въ простѣйшихъ случаяхъ, на примѣръ, въ древесинѣ хвойныхъ, весенніе слои отличаются отъ осеннихъ лишь тѣмъ, что въ теченіе лѣта постепенно уменьшаются радіальные поперечники трахеидъ и, вмѣстѣ съ этимъ, увеличивается толщина ихъ стѣнокъ. На почвѣ такихъ, сравнительно простыхъ соотношеній уже давно выросли попытки объяснить появленіе годичныхъ колець. Къ отвѣтственности привлекали то чисто механическіе факторы, вродѣ давленія коры на камбіальныя кѣтки, то измѣняющіеся въ теченіе періода вегетаціи условія питанія. Теперь уже, конечно, не найдется сторонниковъ объясненія годичныхъ колець давленіемъ кольца коры, но нельзя отрицать, что измѣненное питаніе, дѣйствительно, можетъ вызвать глубокія морфологическія перегруппировки въ кѣткахъ; пока, однако, у насъ нѣтъ точныхъ экспериментальныхъ данныхъ о вліяніи такихъ питательныхъ импульсовъ на сравнительно простые, легко доступные наблюденію объекты, соображенія о приложимости ихъ къ процессамъ вторичнаго роста древесины останутся совершенно гадательными. Они оказываются уже совершенно не приложимыми для годичныхъ колець двудольныхъ, у которыхъ наряду съ количественными различіями въ размѣрахъ кѣтокъ наблюдаются и характерныя, чисто качественныя несходства въ составѣ осенней и весенней древесинъ, какъ, на примѣръ, значительное преобладаніе крупныхъ сосудовъ въ весенней древесинѣ. Само собой разумѣется, что бѣльшимъ или меньшимъ питаніемъ нельзя ни на іоту приблизиться къ объясненію такихъ чисто специфическихъ различій въ строеніи; понятно, поэтому, что до сихъ поръ не создано еще какой бы то ни было теоріи, которая съ успѣхомъ разрѣшала бы эти основныя проблемы въ образованіи годичныхъ слоевъ древесины. Намъ приходится считаться съ періодичностью образованія элементовъ, характерной для годичнаго слоя, какъ съ ритмомъ, обусловленнымъ внутренними причинами; припомнимъ, что, встрѣтившись съ годичнымъ ритмомъ въ разрастаніи организмовъ въ длину, мы должны были признать его періодическія колебанія автономными. Мы видѣли тамъ, что иногда наблюдаются отклоненія отъ общаго правила, въ видѣ распу-

<sup>46</sup>) Wieler 1891. Allg. Forst. und Jagd-Zeitung (Märzheft); 1892. Tharandter Forstl. Jahrb. 42, 72; 1897. ibidem 47, 172. Jost 1891. Bot. Ztg. 49, 483; 1893. ibidem 51, 89. Ursprung 1904. Bot. Ztg. 62, 189. Späth, цитировано въ сноскѣ 14.



скающихся во второй разъ въ теченіе вегетативнаго періода побѣговъ; такъ и здѣсь, въ процессѣ образованія годичнаго слоя приходится наблюдать характерныя его удвоенія: съ осеннимъ развертываніемъ листы, напримѣръ, конскимъ каштаномъ связано и образованіе типичнаго новаго годичнаго кольца. Любопытно, что если вторичное распусканіе почекъ совершается еще до начала образованія такъ называемой осенней древесины, появленія новаго кольца древесины уже нельзя ожидать (Дубъ). Соотношенія, которыя, какъ нужно думать, заложены между образованіемъ годичнаго слоя древесины и процессомъ распусканія и функціонированія листы, не являются, по всей вѣроятности<sup>47)</sup>, „коррелятивными“, въ томъ смыслѣ, что образованіе листы непосредственно вызываетъ формировку весенней древесины; весьма возможно, что оба эти явленія зависятъ отъ общихъ причинъ, приводящихъ къ тому, что послѣ опредѣленнаго періода покоя образованіе побѣга начинается съ распусканія новыхъ листьевъ, а формированіе годичнаго слоя съ образованіемъ широкихъ сосудовъ. Несомнѣнна, во всякомъ случаѣ, цѣлесообразность совпаденія этихъ двухъ явленій, такъ какъ образованіе листы приводитъ къ значительному повышенію испаренія, а чтобы покрыть его необходимы и соотвѣтственно увеличенные проводящіе пути. Объ образованіи годичныхъ слоевъ въ древесинѣ тропическихъ деревьевъ мы знаемъ еще такъ мало, что не считаемъ возможнымъ на немъ останавливаться<sup>48)</sup>.

Изъ ряда приведенныхъ примѣровъ должно быть ясно, что такъ называемый нормальный ходъ развитія растительнаго организма, изученный нами пока еще только на вегетативныхъ его органахъ, не является чѣмъ то неизмѣннымъ, какъ можно было бы думать съ перваго взгляда. У многихъ растений удается измѣнить этотъ ходъ вегетативныхъ процессовъ нерѣдко въ очень широкихъ предѣлахъ. Отсюда можно сдѣлать общее заключеніе, что то, что мы называемъ нормальнымъ ходомъ развитія организма, является лишь частнымъ случаемъ изъ ряда многихъ возможностей, случаемъ, осуществляющимся тогда, когда получится благоприятное для него сочетаніе условій. Мы не думаемъ, однако, что можно было бы заставить высшее растеніе расти безъ одновременнаго развитія и дифференцировки, т. е. безъ измѣненій во внѣшнемъ обликѣ и внутреннемъ строеніи органовъ. Такое утвержденіе было бы равносильно принятію, что можно, путемъ тѣхъ или иныхъ воздѣйствій, свести высшее цвѣтковое растеніе на стадію однокѣлтной водоросли. И если удастся, дѣйствительно, въ рядѣ случаевъ вносить глубокія измѣненія въ ходъ развитія высшаго растенія, то изъ

<sup>47)</sup> Jost 1891, цитировано въ сноскѣ 46.

<sup>48)</sup> Holtermann 1907. Einfluss des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig. Ursprung 1904., цитировано въ сноскѣ 46.



этого еще не слѣдуетъ выводить заключенія, что нормальный ходъ развитія зависитъ исключительно отъ ряда внѣшнихъ факторовъ; необходимо имѣть въ виду, что отклоненія отъ нормального хода, недоразвитіе тѣхъ или другихъ органовъ и т. д. могутъ быть вызваны и рядомъ новыхъ раздраженій.

Ясно, что условія для развитія зеленого листа должны быть совершенно иными, чѣмъ для низового; едва ли можно также сомнѣваться, что различія эти должны корениться въ факторахъ чисто вещественнаго характера. Въ этомъ направленіи созданы двѣ различныхъ гипотезы; одна изъ нихъ принадлежитъ Саксу, другая — новѣйшая — Гёбелю и Клебсу. По Саксу <sup>49)</sup> въ зеленыхъ листьяхъ образуются наряду съ обычными ассимилятами еще особыя „органобразующія вещества“, диффундирующія по всему тѣлу растенія и обуславливающія тамъ, гдѣ ихъ концентрація окажется достаточно высокою, образованіе того или иного органа. Такимъ путемъ происходитъ заложеніе, напримѣръ, цвѣтвъ подъ вліяніемъ „цвѣтообразующихъ“ веществъ, корней — подъ вліяніемъ „корнеобразующихъ“ и т. д.; такая формировка осуществляется за счетъ инертной массы пластического матеріала, не обладающаго какими либо специфическими строительными особенностями. При помощи этой гипотезы можно крайне просто и легко объяснять появленіе различныхъ аномалій въ развитіи, а также и регенерационныхъ процессовъ; благодаря этому она и пользовалась нѣкоторымъ успѣхомъ. Однако, если разобратся въ ней ближе, окажется, что она вовсе не устраняетъ всѣхъ трудностей задачи, а только переноситъ ихъ въ другія области. На вопросы, что это за специфическія органобразующія вещества, почему они скопляются въ опредѣленныхъ мѣстахъ организма, какъ, наконецъ, осуществляется ихъ морфогенное дѣйствіе, намъ придется отвѣтить только однимъ: мы этого не знаемъ; иначе говоря, гипотеза Сакса представляетъ собой лишь описаніе наблюдаемыхъ фактовъ, едва ли, при этомъ, вполне совпадающее съ дѣйствительностью <sup>50)</sup>. По общепринятому представленію специфическія органобразующія вещества не способны къ передвиженію, такъ какъ они заключаются въ протоплазмѣ, связанной въ своемъ расположеніи съ опредѣленными клѣточными недѣлимыми. вмѣстѣ съ тѣмъ необходимо предполагать, что протоплазма каждой меристематической клѣтки обладаетъ способностью возсоздать всѣ мыслимыя для даннаго организма органы. Направленіе этой созидательной дѣятельности въ одну или другую сторону обуславливается тѣмъ или другимъ импульсомъ, а не присутствіемъ какого то „органобразующаго“ вещества.

<sup>49)</sup> Sachs 1880—81. Arb. Würzburg 2, 452 и 689.

<sup>50)</sup> Критическій разборъ этой гипотезы можно найти у Voechting 1899. Jahrb. wiss. Bot. 34, 1. Pfeffer Physiologie 2, 234. Klebs 1903. Willkürliche Entwicklungsänderungen. Jena. Сравни также Goebel 1905. Flora 95, 411.



Вопросъ объ этомъ формативномъ импульсѣ затронуть гипотезами Клебса и Гёбеля<sup>51)</sup> И тотъ, и другой считаютъ, что основной причиной, вызывающей развитіе зачатка въ опредѣленномъ направленіи, являются качественныя и количественныя соотношенія питательнаго матеріала. Нельзя отрицать, что уже одна простота такого предположенія значительно подкупаетъ; не мало есть и непосредственныхъ наблюдений, подтверждающихъ его. Во всякомъ случаѣ, гипотеза эта представляетъ опредѣленную цѣнность, какъ рабочая; имѣетъ ли она болѣе глубокое значеніе, или нѣтъ, трудно еще пока рѣшить опредѣленно. Намъ уже приходилось выше, при знакомствѣ съ періодомъ зимняго покоя (стр. 586), подвергнуть основанія этой гипотезы подробному критическому разбору; сказанное тамъ примѣнимо и къ остальнымъ случаямъ морфогенеза.

Расходясь, такимъ образомъ, съ представленіями Гёбеля и Клебса, мы не можемъ не подчеркнуть еще разъ (стр. 421), что оба эти изслѣдователя своими изящными экспериментальными работами дали могучій толчекъ изученію физиологіи морфогенеза. Мы далеки отъ того, чтобы бороться съ намѣченнымъ ими, вполне плодотворнымъ направленіемъ. Намъ кажется лишь, что оба эти автора черезчуръ просто объясняютъ такіе процессы, которые въ существѣ своемъ необыкновенно сложны и запутаны.

## ГЛАВА XXVIII.

### Развитіе растительнаго организма II: органы размноженія.

Понятіе размноженія выработалось, несомнѣнно, на примѣрахъ, взятыхъ изъ міра высшихъ растений и, прежде всего, животныхъ организмовъ. У животныхъ размножается каждая отдѣльная особь, давая начало новымъ особямъ. Если же мы станемъ переносить на наши растительные объекты понятіе объ особи, то тотчасъ же встрѣтимся съ его чрезвычайной расплывчатостью: нерѣдко крайне трудно установить, приводитъ ли рядъ разнообразныхъ процессовъ роста къ образованію новой особи, или лишь къ разрастанію вширь стараго организма.

Такъ, на примѣръ, когда на стволѣ старой ветлы образуется боковой сучекъ, въ точности повторяющій характерныя свойства главнаго ствола, никому не придетъ въ голову, конечно, говорить о совершившемся размноженіи, такъ какъ ясно съ перваго взгляда, что путемъ образованія боковыхъ сучьевъ увеличиваются лишь общіе размѣры древеснаго организма. Не то будетъ, если сучекъ этотъ окажется оторваннымъ напоромъ вѣтра: укореняясь, онъ дастъ начало новому растенію и, слѣдо-

<sup>51)</sup> Goebel. Exr. Morphologie, стр. 16, 17 и др. Klebs 1911. Sitzungsber. Heid. Ak. Abt. 23 и болѣе раннія работы.



вательно, обусловить наличие размножения. Этот процесс изолирования части растения от остального его органического цѣлага, совершающийся въ приведенномъ случаѣ совершенно случайно, подъ импульсомъ внѣшняго агента, въ другихъ случаяхъ пріобрѣтаетъ характеръ органической необходимости и планомѣрности, какъ, напримѣръ, при разрастаніи различныхъ корневищъ. При развитіи ихъ всѣ конечныя развѣтвленія постепенно высвобождаются изъ связи съ общею сѣтью, такъ какъ соединявшія ихъ старыя, уже отжившія части отмираютъ и разрушаются; каждый, ставшій самостоятельнымъ, участокъ даетъ начало вполне самостоятельному растенію. Какимъ же образомъ станемъ мы обозначать этотъ процессъ? вѣдь несомнѣнно, что сначала идетъ исключительно лишь ростъ и развѣтвленіе одной особи, а затѣмъ мы встрѣчаемся уже и съ наличиемъ умноженія числа особей, т. е. размноженіемъ; но гдѣ и какъ провести границу? Не меньше трудностей представится намъ, когда отъ высшихъ растений мы спустимся къ сравнительно просто организованнымъ растительнымъ существамъ, напримѣръ, къ водорослямъ. Водоросль спирогиры (*Spirogyra*), напримѣръ, состоитъ изъ ряда цилиндрическихъ клѣтокъ, связанныхъ въ длинныя клѣточные нити. Каждая клѣтка этой нити совершенно самостоятельна въ своей жизнедѣятельности: она разрастается, дѣлится совершенно независимо отъ другихъ и въ результатѣ этихъ, воспроизводимыхъ отдѣльными клѣтками, явленій роста нарастаетъ и вся клѣточная нить. Подъ вліяніемъ опредѣленныхъ внѣшнихъ воздѣйствій (сравни стр. 578) такая нить можетъ, однако, распасться на отдѣльныя клѣтки, изъ которыхъ каждая начинаетъ нарастать и дѣлиться, давая начало новой клѣточной нити. Если считать за отдѣльную особь цѣлую клѣточную нить, придется обозначить распаденіе ея на отдѣльныя клѣтки терминомъ „размноженіе“, если же особью мы будемъ признавать каждую отдѣльную клѣтку, никакого размноженія здѣсь нельзя будетъ усмотрѣть.

Изъ этихъ примѣровъ непосредственно слѣдуетъ, что въ природѣ нѣтъ рѣзкой границы между ростомъ и размноженіемъ. Для нашихъ цѣлей будетъ, однако, вполне достаточнымъ, если мы попробуемъ провести условную, чисто искусственную грань, и будемъ говорить о размноженіи лишь тогда, когда у растительнаго организма появляются особые органы, функціи которыхъ и состоятъ именно въ томъ, чтобы дать начало новому организму.

Такіе органы неминуемо должны, для достиженія цѣли размноженія, отдѣляться изъ связи съ материнскимъ организмомъ и заключать въ себѣ опредѣленную массу протоплазмы, способной къ дальнѣйшему развитію; у нихъ должно быть, затѣмъ, накоплено нѣкоторое количество запасныхъ питательныхъ веществъ, за счетъ которыхъ и можетъ осуществиться развитіе. Живая основа дальнѣйшаго развитія—протоплазма—можетъ оказаться заключенной, безразлично у высшихъ или низшихъ растений, или въ одной клѣткѣ, или же въ большомъ многоклѣточномъ комплексѣ; въ послѣднемъ, случаѣ мы можемъ имѣть дѣло, напримѣръ, съ



точкою роста, т. е. почкою или глазкомъ. Знакомство наше съ органами размноженія начнемъ, однако, съ наиболѣ простыхъ примѣровъ.

Вошерія (*Vaucheria repens*) представляетъ собой водоросль, разрастающуюся въ видѣ зеленой паутины на поверхности влажной почвы. Подъ микроскопомъ она оказывается состоящей изъ длинныхъ, цилиндрическихъ, время отъ времени вѣтвящихся нитей, безъ какихъ либо

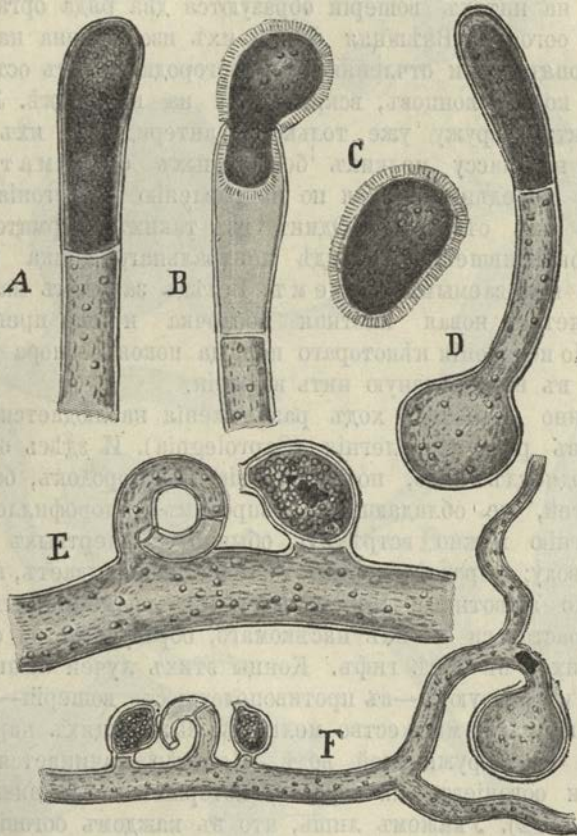


Рис. 111. *Vaucheria repens*, по Клебсу. А.—спорангій, В—выхожденіе зооспоры, С—зооспора, D—проростаніе ея въ нить, съ образованіемъ тотчасъ же новаго спорангія. E—половые органы (слѣва антеридій, справа оогоній), F—справа зооспора, проросшая въ нить, тотчасъ же образовавшую половые органы.

поперечныхъ перегородокъ внутри. Иначе говоря, все растение представляетъ собою одну гигантскую кѣтку. Процессъ размноженія осуществляется у нея двумя различными путями: образованіемъ зооспоръ, съ одной стороны, и яицъ, съ другой. При образованіи зооспоръ (рис. 111 А—С) конецъ одного изъ развѣтвленій отгораживается перегородкой, содержимое такой отшнурованной конечной кѣтки отстаетъ отъ стѣнокъ, выползаетъ черезъ образующееся въ оболочкѣ отверстіе наружу и передвигается въ окружающей водной средѣ при помощи колебатель-



ныхъ движеній рѣсничекъ, густо усаживающихъ поверхность лишеннаго оболочки протоплазматическаго комка. И образованіе, и передвиженіе этихъ зооспоръ связаны, конечно, съ присутствіемъ водной среды. Черезъ нѣсколько времени зооспора перестаетъ двигаться, осѣдаетъ на субстратъ, прикрѣпляется къ нему и прорастаетъ, превращаясь въ новую, въ дальнѣйшемъ своемъ ростѣ вѣтвящуюся нить, способную развиваться и въ водной, и въ воздушной средѣ. Въ случаѣ другого образа размноженія на нитяхъ вошеріи образуются два ряда органовъ, именно антеридіи и оогоніи. Внѣшняя форма ихъ изображена на рис. 111 Е. Эти органы опять таки отчленяются перегородками отъ остальнаго слоевища и, въ концѣ концовъ, вскрываются на верхушкѣ. Живое содержимое выходитъ наружу уже только у антеридіевъ: ихъ протоплазма распадается на массу мелкихъ безцвѣтныхъ сперматозоидовъ, стремительно передвигающихся по направленію къ оогоніямъ и проникающихъ въ ихъ отверстія. Одинъ изъ такихъ сперматозоидовъ сливается съ сократившейся въ видѣ центрального комка протоплазмой оогоніи, такъ называемымъ яйцемъ. Вслѣдъ за этимъ на поверхности яйца выдѣляется новая плотная оболочка и оно превращается въ ооспору. По истеченіи нѣкотораго періода покоя ооспора прорастаетъ, превращаясь въ вегетативную нить вошеріи.

Совершенно такой же ходъ размноженія наблюдается и у нѣкоторыхъ грибовъ рода сапролегнія (*Saprolegnia*). И здѣсь организмъ состоитъ изъ одноклѣтчныхъ, по отсутствію перегородокъ, богато развѣтвленныхъ нитей, не обладающихъ, впрочемъ, хлорофилломъ. Въ природѣ сапролегнію можно встрѣтить обычно на мертвыхъ насѣкомыхъ, упавшихъ въ воду; ея развѣтвленный мицелій пронизываетъ, въ концѣ концовъ, все тѣло животнаго. Черезъ нѣсколько времени нити грибка начинаютъ разрастаться и внѣ насѣкомаго, образуя густой ореолъ лучисто расходящихся въ водѣ гифъ. Концы этихъ лучей отшнуровываются перегородкой и образуютъ—въ противоположность вошеріи—уже не одну крупную зооспору, а множество мелкихъ, выходящихъ наружу и передвигающихся въ окружающей водѣ. Позднѣе начинается образованіе антеридіевъ и оогоніевъ, на строеніи которыхъ мы останавливаться не станемъ (рис. 112). Укажемъ лишь, что въ каждомъ оогоніи образуется по нѣсколько яицъ, превращающихся каждое въ ооспору; этотъ процессъ связанъ, во всякомъ случаѣ, для ряда типическихъ примѣровъ, съ фактомъ сліянія плазмы яйца съ плазмой антеридіи. Мы не станемъ останавливаться также на способности яицъ нѣкоторыхъ формъ этого грибка прорасти непосредственно, безъ всякаго оплодотворенія.

Какъ и въ приведенныхъ двухъ случаяхъ, удалось найти двойкій способъ размноженія и у безчисленнаго ряда другихъ водорослей и грибовъ; организмы эти размножаются или половымъ путемъ, при помощи оплодотворенія яицъ, или безполымъ, при помощи зооспоръ. Нерѣдко случается, приэтомъ, что у одного и того же вида оказывается нѣсколько разнообразныхъ типовъ органовъ размноженія, служащихъ цѣлямъ безполага или „вегетативнаго“ размноженія.



Остановимся теперь на вопросе, чѣмъ обуславливается наступленіе размноженія вообще и появленія тѣхъ или другихъ органовъ размноженія въ частности. Еще недалеко то время, когда предполагали, что переходъ организма въ стадію размноженія обуславливается цѣликомъ чисто внутренними причинами и что взаимная смѣна без-

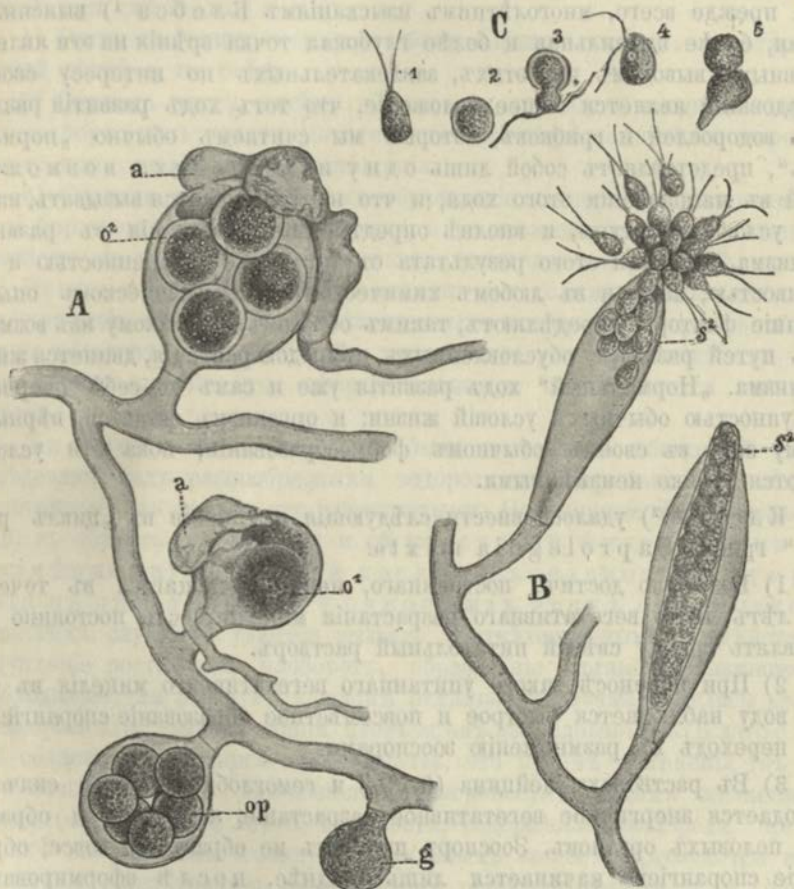


Рис. 112. *Saprolegnia mixta* по Клебсу. А—нить съ половыми органами, а—антеридій (ор—партеногенетическая ооспора), o¹—яйцо; o²—ооспора, z—молодой зоогоній. В—нити со спорангіями, s¹—спорангій, проросшіи другой, болѣе старій, s²—выхожденіе зооспоръ. С—зооспора, переставшая при 2 двигаться, 3—4—образованіе второго поколѣнія зооспоръ, 5—проростаніе ихъ въ нить.

полага и полового размноженій представляетъ собой вполне фиксированную, правильную періодичность въ циклѣ развитія, какъ высшаго, цвѣткового, такъ и низшаго растенія. Принимали, что размноженіе вытекаетъ, какъ необходимое слѣдствіе внутренняго развитія организма и наступаетъ, поэтому, само собой, какъ только растеніе достигнетъ опредѣленныхъ размѣровъ или опредѣленнаго возраста.



У сапролегнии, въ частности, при развитіи ея въ обычныхъ условіяхъ, въ какихъ она встрѣчается въ природѣ, съ такою правильностью слѣдуютъ другъ за другомъ вегетативный ростъ, затѣмъ образованіе зооспоры и, наконецъ, половой процессъ размноженія, что легко придти къ мысли, что этотъ, такъ называемый „циклъ развитія“ представляетъ собой нѣчто неизмѣняемое. Мы знаемъ теперь, что это не такъ; благодаря, прежде всего, многолѣтнимъ изысканіямъ Клебса <sup>1)</sup> выяснилась другая, болѣе правильная и болѣе глубокая точка зрѣнія на эти явленія. Основнымъ выводомъ изъ этихъ, завлекательныхъ по интересу своему, изслѣдованій является общее положеніе, что тотъ ходъ развитія различныхъ водорослей и грибовъ, который мы считаемъ обычно „нормальнымъ“, представляетъ собой лишь одну изъ многихъ возможностей въ направленіи этого хода, и что нѣрѣдко удается вызывать, измѣнивъ условія культуры, и вполне опредѣленные измѣненія въ развитіи организма, достигая этого результата съ такою же увѣренностью и отчетливостью, какъ и въ любомъ химическомъ или физическомъ опытѣ. Вышніе факторы опредѣляютъ, такимъ образомъ, по какому изъ возможныхъ путей развитія, обусловленныхъ природою растенія, двинется жизнь организма. „Нормальный“ ходъ развитія уже и самъ по себѣ очерченъ совокупностью обычныхъ условій жизни; и организмъ остается вѣрнымъ самому себѣ въ своемъ обычномъ формообразованіи, пока эти условія остаются стойко неизмѣнными.

Клебсу <sup>2)</sup> удалось внести слѣдующія измѣненія въ „циклъ развитія“ грибка *Saprolegnia mixta*:

1) Возможно достигъ постояннаго, непрерывающагося въ теченіе ряда лѣтъ чисто вегетативнаго разрастанія мицелія, если постоянно доставлять грибку свѣжій питательный растворъ.

2) При переносѣ такого упитаннаго вегетативнаго мицелія въ чистую воду наблюдается быстрое и повсемѣстное образованіе спорангіевъ, т. е. переходъ къ размноженію зооспорами.

3) Въ растворахъ лейцина (0.1%) и гемоглобина (0.1%) сначала наблюдается энергичное вегетативное разрастаніе, а затѣмъ и образованіе половыхъ органовъ. Зооспоръ при этомъ не образуется вовсе; образованіе спорангіевъ начинается лишь позднѣе, послѣ сформированія оогоніевъ и антеридіевъ, если для опыта взять еще болѣе слабый растворъ гемоглобина (0.01%).

Такой же циклъ опытовъ съ водорослю *Vaucheria repens* привелъ къ слѣдующимъ результатамъ:

1) Непрерывный вегетативный ростъ наблюдается: въ свѣже приготовленныхъ растворахъ минеральныхъ питательныхъ солей, въ условіяхъ яркаго дневнаго освѣщенія; если же смѣна питательныхъ раство-

<sup>1)</sup> Klebs 1889. Biol. Cbl 9, 609. Сводки: 1896. Ueber d. Fortpflanzungsphysiologie d. niederen Organismen. Jena; 1904. Biol. Cbl. 24, 257.

<sup>2)</sup> Klebs 1903. Willkürliche Entwicklungsänderungen. Jena, стр. 141.



ровъ производится сравнительно рѣдко, къ тому же можно придти и при слабомъ свѣтѣ.

2) Непрерывное образованіе зооспоръ вплоть до полного истощенія слоевища: при переносѣ организма въ темноту послѣ предварительнаго избыточнаго питанія въ водной средѣ и на свѣту.

3) Правильная смѣна разрастанія слоевища и образованія зооспоръ: въ водѣ при смѣнѣ дня и ночи.

4) Ростъ съ одновременнымъ образованіемъ ооспоръ: культура на влажной почвѣ и на свѣту.

5) Сначала ростъ, затѣмъ образованіе зооспоръ, позднѣе—образованіе ооспоръ: культура въ питательномъ растворѣ, а затѣмъ переносъ въ воду при условіи яркаго освѣщенія.

6) Сначала ростъ, а затѣмъ образованіе ооспоръ, за которыми слѣдуетъ формированіе зооспоръ: культура на влажной почвѣ, смѣняющаяся развитіемъ въ водѣ или разбавленномъ питательномъ растворѣ.

Исходя изъ данныхъ этихъ опытовъ мы должны предполагать, что и въ природѣ, въ случаѣ соответственныхъ измѣненій внѣшнихъ условій, должны наступать отклоненія отъ типическаго для организма хода развитія. Предположеніе это, дѣйствительно, и оправдывается на рядѣ фактовъ.

Клебсомъ и его учениками былъ поставленъ обширный циклъ изслѣдованій надъ разнообразными водорослями и грибами, въ общемъ аналогичныхъ съ только что упомянутыми. Полученные ими результаты были, въ общемъ, всюду одни и тѣ же: строго фиксированнаго, неизмѣняемаго въ своей послѣдовательности хода развитія не оказалось ни у одного изъ этихъ организмовъ. Во многихъ случаяхъ удается вызвать соответственными воздѣйствіями наступленіе роста или, наоборотъ, образованіе органовъ размноженія. Необходимые для этого въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ импульсы крайне разнообразны и, подводя общій итогъ всѣмъ изслѣдованіямъ Клебса въ этой области, мы сможемъ лишь сказать, что путемъ измѣненія (въ сторону повышенія или пониженія интенсивности) общихъ жизненныхъ условій (температуры, свѣта, влажности, содержанія кислорода, органическихъ или неорганическихъ питательныхъ веществъ), создается почва для смѣны вегетативнаго роста ростомъ репродуктивнымъ, т. е. образованіемъ органовъ размноженія. Смѣна эта вызывается не какимъ либо совершенно новымъ, отсутствовавшимъ до того раздраженіемъ, а лишь измѣненіями въ интенсивности обычныхъ и ранѣе бывшихъ налицо раздраженій<sup>3)</sup>.

Прежде чѣмъ попробовать разобраться въ томъ, какимъ, въ сущности, образомъ, отзываются на организмѣ внѣшнія воздѣйствія, познакомимся еще на одномъ частномъ примѣрѣ съ тѣми различными агентами, наличность которыхъ можетъ обусловить наступленіе одного и того же процесса у какого либо растенія. Возьмемъ для примѣра обра-

<sup>3)</sup> K l e b s 1904, цитировано въ сноскѣ 1; стр. 487.



зованіе зооспоръ у водоросли *Vaucheria repens*. По Клебсу <sup>4)</sup>, подвижныя зооспоры образуются въ слѣдующихъ условіяхъ:

- 1) При переносѣ нитей водоросли въ питательный растворъ меньшей концентраціи или прямо въ воду.
- 2) При переносѣ нитей изъ воздуха въ водную среду.
- 3) При переносѣ нитей изъ текучей воды въ стоячую.
- 4) При затѣненіи и, полнѣе всего, при полномъ устраненіи свѣта.
- 5) При паденіи температуры почти до минимальной точки.
- 6) При увеличеніи содержанія солей въ питательномъ растворѣ почти до максимума.

Конечный одинаковый результатъ—образованіе зооспоръ—достигается, однако, не вполне одинаковымъ путемъ въ этихъ шести различныхъ случаяхъ. Ихъ можно разбить на три обособленныя группы <sup>4)</sup>.

а) Подъ воздѣйствіемъ внѣшняго агента вызывается внезапное, въ теченіе первыхъ же 24 часовъ, измѣненіе роста, смѣняющееся затѣмъ нормальнымъ ходомъ развитія. Это наблюдается, напримѣръ, въ первыхъ трехъ случаяхъ, при переносѣ нитей водоросли въ стоячую воду изъ воздушной среды, раствора питательныхъ солей или проточной воды.

б) Внѣшний агентъ вызываетъ такое же внезапное измѣненіе въ ходѣ развитія, но оно является уже длительнымъ и стойко удерживается, пока въ распоряженіи растенія оказывается достаточно питательнаго матеріала. Такимъ образомъ осуществляется, напримѣръ, непрерывное образованіе зооспоръ, наступающее вслѣдъ за затѣненіемъ. Вслѣдъ за выходомъ зооспоръ наблюдается дальнѣйшее разрастаніе нитей, приводящее опять таки къ формированію изъ верхушекъ нитей новыхъ зооспорангіевъ и т. д. Такой процессъ продолжается, все возобновляясь и возобновляясь, вплоть до полного исчерпанія питательныхъ веществъ въ организмѣ.

в) Внѣшний агентъ приводитъ къ измѣненію въ ходѣ роста лишь черезъ извѣстный промежутокъ времени. Примѣромъ этого служатъ пятый и шестой изъ приведенныхъ выше случаевъ. Пониженіе температуры и повышеніе концентраціи солей приводятъ къ тому, что по истеченіи нѣсколькихъ дней клѣтки какъ бы сами собой начинаютъ образовывать зооспоры, продолжая этотъ процессъ въ теченіе ряда недѣль.

Необходимо подчеркнуть, что нѣкоторыя изъ этихъ реакцій вполне постижимы съ біологической точки зрѣнія, иначе говоря, онѣ оказываются целесообразными, полезными для преусушьянія нашей водоросли. Образованіе зооспоръ, которымъ растеніе отвѣчаетъ на первые три импульса, является той стадіей развитія, въ которой водоросль приспосабливается къ новымъ условіямъ существованія; старыя клѣтки оказываются уже неспособными къ приспособленію къ новымъ условіямъ существованія, тѣ же, которыя вырастаютъ изъ зооспоръ, уже вполне устойчиво развиваются въ условіяхъ новой среды. Съ этимъ процессомъ можно было бы, пожалуй, сравнить отмираніе воздушныхъ листьевъ и новообразованіе под-

<sup>4)</sup> Klebs 1904, цитировано въ сноскѣ 1; стр. 497.



водныхъ органовъ при переносѣ земноводныхъ растений съ суши въ водную среду. Четвертый импульсъ (темнота) не представляетъ самъ по себѣ возможныхъ для жизни организма условий и не можетъ, поэтому, привести къ явленіямъ приспособленія. Растеніе начинаетъ дѣлать все вновь и вновь попытки достигъ благоприятныхъ для развитія своего условий, формируя рядъ за рядомъ все новыя и новыя поколѣнія зооспоръ. Значительно труднѣе выискать цѣлесообразность въ двухъ послѣднихъ случаяхъ; мы не станемъ останавливаться на рядѣ возможныхъ предположеній.

Но, въ сущности, предметомъ нашего обсуждения и не должно быть біологическое значеніе внѣшнихъ факторовъ въ процессѣ образованія зооспоръ; намъ, какъ физиологовъ, должно интересоваться разъясненіе этого вопроса съ физиологической точки зрѣнія. Мы уже видѣли, что Клебсомъ дѣлается допущеніе, что внѣшніе факторы всегда вызываютъ тѣ или иныя внутреннія измѣненія, отзывающіяся затѣмъ уже и на „специфической структурѣ“ растительнаго организма. Въ своихъ прежнихъ работахъ Клебсъ <sup>5)</sup> старался показать, что многоразличные факторы внѣшняго міра, вызывающіе одинаковый формообразовательный эффектъ, отзываються одинаковымъ образомъ и на внутреннихъ соотношеніяхъ организма.—Такъ, напримѣръ, подъ воздѣйствіемъ ряда импульсовъ наступало, по мнѣнію Клебса, паденіе осмотическаго давленія въ клѣткѣ вошеріи, а въ связи съ нимъ—образованіе зооспоръ. Въ новѣйшихъ своихъ работахъ Клебсъ <sup>6)</sup> уже не держится болѣе этой точки зрѣнія, принимая, что первыя ступени внутреннихъ измѣненій, наступающихъ во всѣхъ перечисленныхъ выше 6 случаяхъ, могутъ быть весьма различны. Вмѣстѣ съ тѣмъ необходимо сознаться, что мы ничего, буквально ничего не знаемъ о ближайшемъ способѣ воздѣйствія на организмъ внѣшнихъ факторовъ. Намъ лично представляется далеко не доказаннымъ, что они должны отзываться прежде всего на измѣненіи „внутреннихъ условий“ организма; намъ не вполне ясно, почему было невозможно непосредственное воздѣйствіе ихъ на опредѣляющія морфогенезъ части протоплазмы, въ особенности у такихъ простыхъ, обитающихъ въ водѣ клѣтокъ. Въ первомъ изданіи этой книги мы придерживались воззрѣнія, что внѣшніе факторы являются освобождающими причинами; въ основѣ этого взгляда лежитъ сравненіе организма съ машиннымъ механизмомъ. Высказанныя противъ этого воззрѣнія соображенія Клебса <sup>7)</sup>, какъ намъ кажется, заслуживаютъ полнаго вниманія по своей обоснованности. Такое сравненіе, дѣйствительно, сильно хромаетъ, какъ и всѣ голыя аналогіи, а можетъ быть, хромаетъ особенно сильно. И тѣмъ не менѣе намъ придется имъ вновь воспользоваться, если захотимъ попробовать составить себѣ принципиальное представленіе о вліяніи на органогенезъ растительнаго тѣла разнообразныхъ внѣшнихъ фак-

<sup>5)</sup> Klebs 1903, цитировано въ сноскѣ 2; стр. 57.

<sup>6)</sup> Klebs 1904, цитировано въ сноскѣ 1; стр. 492.

<sup>7)</sup> Klebs 1904, цитировано въ сноскѣ 1: 1905, Jahrb. wiss. Bot. 42, 153.



торовъ. Представимъ себѣ машину, способную выполнять три различныя работы, напримѣръ, шить, вышивать и вязать. Двигательной силой пусть служитъ парь. Приводимый силою пара во вращательное движеніе маховикъ, сдѣляемый съ тѣмъ или инымъ колесомъ, будетъ вызывать выполнение той или другой работы. Это сдѣяніе и, соответственно, расцѣпленіе ходовыхъ колесъ можетъ быть осуществлено при помощи различныхъ внѣшнихъ силъ, вродѣ тепла, свѣта, силы тяжести, химическаго сродства и т. п. Всѣ эти внѣшнія силы не принимаютъ, въ сущности, никакого участія въ самой работѣ, а лишь направляютъ рабочую силу машины на то или иное примѣненіе. Совершенно точно также и въ организмѣ могутъ служить освобождающими причинами тѣ или иные внѣшніе факторы, приводя въ дѣйствіе ту или другую цѣпь процессовъ, въ результатѣ которыхъ и выливается въ опредѣленную для каждаго случая форму строительная дѣятельность протоплазмы. Все это, конечно, только условная картина, которую мы съ охотой замѣнили бы чѣмъ либо другимъ, если бы у насъ было что либо въ распоряженіи.

Мы видимъ, такимъ образомъ, что ближайшее изученіе этихъ чрезвычайно важныхъ вопросовъ не даетъ намъ еще возможности выяснитъ ихъ во всѣхъ ихъ частяхъ; тѣмъ не менѣе, не слѣдуетъ закрывать глазъ на ихъ глубокой научный интересъ и значеніе. Чрезвычайно существенно само по себѣ констатированіе факта, что ходъ развитія многихъ низшихъ растений опредѣляется въ основныхъ своихъ чертахъ условіями внѣшней среды.

Нужно, однако, имѣть въ виду, что нѣкоторыя низшія растения показываютъ уже инья соотношенія, чѣмъ вошерія и сапролегниа. Нетрудно убѣдиться, что даже изученные Клебсомъ<sup>8)</sup> объекты далеко не всегда реагируютъ на описанные имъ импульсы именно такъ, какъ можно было ожидать по его даннымъ, и что у нѣкоторыхъ водорослей, вродѣ спирогиры (*Spirogyra*)<sup>9)</sup> и водяной сѣтки (*Hydrodictyon*) иногда удается сравнительно легко вызвать образованіе гаметъ, иногда же это оказывается совершенно неосуществимымъ. Мы говоримъ въ этомъ случаѣ о „стремленіи клѣтокъ къ копуляціи“, не входя ближе въ неподдающуюся нашему изученію оцѣнку вызывающихъ это стремленіе причинъ. На основаніи своихъ наблюденій надъ водяной сѣткой (*Hydrodictyon*) Гарперъ<sup>10)</sup> подвергъ сомнѣнію правильность возрѣній Клебса, по которымъ слѣдуетъ, что можно во всякое время принудить эту водоросль перейти къ процессу размноженія путемъ ряда опредѣленныхъ внѣшнихъ воздѣйствій; по его мнѣнію для этого необходимо достиженіе клѣтками водоросли опредѣленнаго возраста и достаточной величины, иначе говоря, ряда внутреннихъ измѣненій, обусловленныхъ дѣятельностью протоплазмы. — Помимо этого можно выставить и рядъ сомнѣній относительно правильности примѣняемой Клебсомъ методики. Въдѣ

<sup>8)</sup> Klebs цитировано въ сноскѣ 1.

<sup>9)</sup> Venecke 1908. Internat. Revue d. Hydrobiologie 1, 533.

<sup>10)</sup> Harper 1908. Bull. Univ. of Wisconsin, стр. 207.



на самомъ дѣлѣ тѣ условия, которыя Клебсъ считаетъ постоянными, и которыя опредѣляютъ непрерывность вегетативнаго развитія, далеко не могутъ быть сочтены за дѣйствительно постоянныя. Нерѣдко, напримѣръ, длительный вегетативный ростъ является возможнымъ лишь тогда, когда вегетативное тѣло растенія распадается на составляющія его отдѣльныя клѣточные индивидуы. Это явленіе, по Клебсу, имѣетъ значеніе лишь въ смыслѣ обезпеченія непрерывнаго доступа питательныхъ веществъ ко всѣмъ безъ исключенія клѣткамъ; безъ него питательныя соли оказывались бы перехваченными уже краевыми частями организма и не могли бы проникнуть къ расположеннымъ болѣе центрально клѣткамъ. Вполнѣ допустимо, однако, разсматривать распаденіе слоевища, какъ новое, въ высшей степени глубокое раздраженіе, препятствующее наступленію тѣхъ или иныхъ внутреннихъ измѣненій. А образованіе органовъ размноженія могло бы быть непосредственно связано съ наступленіемъ именно этихъ измѣненій.

Если мы перейдемъ теперь къ высшимъ растеніямъ, то, на первый взглядъ, соотношенія здѣсь оказываются совершенно иными, чѣмъ у низшихъ организмовъ. Дубъ, напримѣръ, размножается только въ одномъ направленіи, какъ и высшія животныя, образуя заключенный въ сѣмени зародышъ. Образованію сѣмени предшествуетъ половой актъ, осуществляющійся лишь у достигшихъ извѣстнаго возраста организмовъ, т. е. обусловливаемый, по всей вѣроятности, опредѣленными внутренними соотношеніями; „опредѣленный ходъ развитія“ оказывается какъ бы вполнѣ неизмѣненнымъ и независимымъ отъ внѣшнихъ условий. У другихъ растеній на ряду съ органами полового размноженія имѣется и бесполое размноженіе въ видѣ выводковыхъ почекъ, луковичекъ или клубней.

Ближайшія изслѣдованія показали, однако, что ходъ развитія и такихъ высшихъ растеній не представляетъ собой чего либо неизмѣннаго, зафиксированнаго, и здѣсь, поэтому, вполнѣ естественны тѣ же вопросы, съ которыми мы имѣли дѣло, говоря о водоросляхъ. Какія причины опредѣляютъ собой появленіе цвѣтотъ? Что вызоветъ появленіе „безполага“, вегетативнаго размноженія? Въ какихъ соотношеніяхъ стоитъ процессъ размноженія къ чисто вегетативному росту? Какое значеніе нужно приписать процессу размноженія? И въ частности, какую роль въ жизни растенія играетъ размноженіе бесполое, какую—половое?

Прежде всего попробуемъ дать отвѣтъ на вопросъ, возможенъ ли у высшихъ растеній длительный непрерывный ростъ безъ наступленія какихъ либо явленій размноженія, или нѣтъ. На первый взглядъ отвѣтъ долженъ быть отрицательнымъ, но ближайшее знакомство съ фактами приводитъ насъ къ подтвержденію подобной возможности. Деревья достигаютъ многолѣтняго возраста, продолжая разрастаться все дальше и дальше; въ концѣ концовъ они погибаютъ, но мы не имѣемъ, все таки, права сказать, что гибель ихъ обусловлена какими либо причинами внутренняго характера и что дальнѣйшее ихъ



чисто вегетативное разрастаніе было бы уже неосуществимо. Такъ, съ увеличеніемъ размѣровъ древеснаго организма дѣлаются все сложнѣе и затрудненнѣе соотношенія между корнемъ и стеблемъ, въ смыслѣ проведенія кверху воды и ассимилятовъ книзу. Многія болѣе старыя части растенія оказываются отмершими, начинаютъ разлагаться, и этотъ процессъ разложенія легко переходитъ и на вполне живыя, еще незатронутыя части<sup>2)</sup>. Если обозначать и эти нарушенія въ правильномъ взаимодѣйствіи частей растенія именемъ „внутреннихъ“ причинъ, не нужно упускать изъ виду, что измѣненія эти не касаются, въ сущности, тѣхъ частей дерева, которыя представляютъ для насъ исключительный интересъ:—можно съ полнымъ правомъ предполагать, что протоплазма точки роста стараго дерева сохраняетъ такую же способность къ развитію, какъ и протоплазма годовалаго побѣга. Правильность такого воззрѣнія подтверждается примѣромъ безчисленныхъ культурныхъ растеній, размножаемыхъ исключительно лишь черенками, для нѣкоторыхъ случаевъ въ теченіе уже нѣсколькихъ вѣковъ. Таковы, на примѣръ, наши ивы, тополя, сахарный тростникъ и многія другія растенія. Нѣкоторыя изъ этихъ растеній въ послѣднія годы подверглись различнымъ заболѣваніямъ; это и было истолковано какъ признакъ вырожденія, наступающаго вслѣдствіе непрерывнаго размноженія вегетативнымъ путемъ. Утверждали даже, что черенки, отдѣленные отъ материнскаго растенія не могутъ обладать продолжительностью жизни болѣею, чѣмъ самъ исходный организмъ<sup>11)</sup>. Глубокую ошибку этихъ представленій вскрылъ, какъ намъ кажется, совершенно неопровержимо Мёбиусъ<sup>12)</sup>; къ его статьѣ мы и отоплемъ всѣхъ интересующихся подробностями. Тѣмъ не менѣе, приведемъ и здѣсь нѣсколько примѣровъ, чтобы обосновать наше воззрѣніе о возможности неограниченнаго никакими предѣлами однообразнаго вегетативнаго роста. Припомнимъ, прежде всего, упомянутыя въ началѣ главы корневища, ежегодно дающія приростъ какъ на главной, такъ и на боковыхъ осяхъ. На каждомъ вновь образуемомъ участкѣ корневища образуются и новые корни, такъ что шагъ за шагомъ устраняется и возможность какихъ либо затрудненій обмѣна веществъ. Но одновременно съ нарастаніемъ молодыхъ частей наступаетъ и отмираніе старыхъ, такъ что, изслѣдуя растеніе въ естественныхъ условіяхъ его существованія, не удастся установить, опредѣляется ли возрастъ растенія годами или столѣтіями. Не мало

<sup>11)</sup> Это мнѣніе было недавно вновь высказано Шелленбергомъ (Schellenberg), въ рефератѣ, читанномъ въ собраніи швейцарскихъ сельскихъ хозяевъ, 15 ноября 1911. Авторъ этотъ утверждаетъ, что у плодовыхъ деревьевъ въ вегетативно размножаемые сорта не могутъ достигать большаго возраста, чѣмъ тотъ сѣянецъ, отъ котораго они происходятъ и что, слѣдовательно, всѣ старыя сорта вемируемъ сильно вырождаются. Трудно понять, однако, почему у нашихъ плодовыхъ деревьевъ должны наблюдаться иныя соотношенія, чѣмъ у остальныхъ древесныхъ или травянистыхъ растеній. Примѣнимость же высказаннаго Шелленбергомъ воззрѣнія къ ивамъ, тополямъ, розамъ едва ли допустима. Не приложима она и къ случаю размноженія картофельнаго растенія, такъ какъ у него сѣянцы являются, въ сущности, лишь одноплетными растеніями.

<sup>12)</sup> Moebius 1897. Beitr. z. Lehre von d. Fortpflanzung d. Gewächse. Jena.



растений, разможающихся разрастаніемъ корневищъ, утеряли способность образовывать сѣмена и даютъ потомство исключительно путемъ роста подземныхъ стеблевыхъ органовъ; примѣромъ можетъ служить айръ (*Acorus Calamus*). Растеніе это, какъ точно установлено, принадлежитъ къ европейской флорѣ уже около 350 лѣтъ; въ теченіе всего этого времени оно размножалось, какъ надо думать, исключительно вегетативнымъ порядкомъ<sup>13)</sup>.

Изъ приведенныхъ примѣровъ ясно, что цвѣточные органы и образующіяся въ нихъ сѣмена не являются, вообще говоря, безусловно необходимыми для сохраненія растительнаго вида и что у цвѣтковыхъ растений, какъ у сапролегнии, можетъ осуществляться длительный вегетативный ростъ. Тѣмъ интереснѣе, конечно, представляется вопросъ о причинахъ, вызывающихъ образование цвѣтовъ.

Наблюденія въ природѣ показываютъ намъ, что цвѣтеніе наступаетъ тогда, когда растеніе окажется достаточно „созрѣвшимъ“ для образованія цвѣточныхъ органовъ, совершенно также, какъ у животнаго формированіе половыхъ кѣловокъ бываетъ связано съ извѣстнымъ періодомъ возмужалости. Но изъ этого общаго правила, говорящаго намъ, что образованіе цвѣточныхъ органовъ связано съ извѣстнымъ, специфически различнымъ возрастомъ растенія, извѣстенъ рядъ исключеній; укажемъ хотя бы на нашъ обыкновенный дубъ, начинающій цвѣсти обычно лишь на 60 или 80 году жизни, но иногда формирующій цвѣты и въ первые годы развитія, отмирая вслѣдъ за тѣмъ<sup>14)</sup>. Уже на этомъ примѣрѣ ясно воздѣйствіе внѣшнихъ факторовъ на образованіе цвѣтовъ; еще рѣзче выступаютъ они въ опытахъ Фехтинга<sup>15)</sup> и Клебса<sup>16)</sup>.— За исходный пунктъ изслѣдователи эти брали или вегетативный побѣгъ растенія, устанавливая опытнымъ путемъ, какія измѣненія внѣшней среды вызываютъ цвѣтеніе, или же наоборотъ, въ кругъ изслѣдованія вовлекались цвѣтуція растенія, съ цѣлью вернуть ихъ къ первоначальному вегетативному росту. Изслѣдованія эти не привели до сихъ поръ къ какому либо общему закону; воздѣйствія, увѣнчивающіяся успѣхомъ у одного растенія, оказываются совершенно безрезультатными у другого.

Упомянемъ сначала объ опытахъ Клебса<sup>17)</sup> надъ *Sempervivum Funkii*; главнѣйшіе результаты ихъ сведены въ слѣдующихъ пунктахъ:

<sup>13)</sup> О растеніи этомъ упоминаетъ впервые въ 1564 году Маттіоли (*Matthioli*); Клузіусъ (*Clusius*) ввелъ его въ ближайшіе за этимъ года; теперь оно широко распространено въ одичавшемъ состояніи. Сѣмяночки и пыльцевыя зерна этого растенія недоразвиваются. *Mücke* 1908. *Bot. Ztg.* 66, 1.

<sup>14)</sup> Рядъ примѣровъ у Дильса (*Diels* 1906. *Jugendform und Blütenreife*. Berlin). Сравни также: *Goebel* 1908. *Exp. Morphologie. Costerus. Rec. trav. néerl.* 1, 128. *Wiesner* 1902. *Biologie der Pflanzen*, 2 Aufl. стр. 75. Wien.

<sup>15)</sup> *Voechting* 1893. *Jahrb. wiss. Bot.* 25, 149.

<sup>16)</sup> *Klebs* 1903, цитировано въ сноскѣ 2; 1904, *Biol. Cbl.* 24, 257; 1905, цитировано въ сноскѣ 7; 1906. *Abh. Naturf. Ges. Halle*, 25.

<sup>17)</sup> *Klebs* 1906, цитировано въ сноскѣ 16; стр. 116.



1) Въ условиях энергичной ассимиляции углерода, на яркомъ свѣту и при свободномъ доступѣ воды и питательныхъ солей растение длительно разрастается вегетативнымъ порядкомъ, увеличивая размѣры основной розетки или же образуя ряды боковыхъ побѣговъ, нарастающихъ далѣе опять таки чисто вегетативно <sup>18)</sup> (рис. 113, 4).

2) Въ условиях энергичной ассимиляции, т. е. на яркомъ свѣту, но при затрудненномъ доступѣ воды и минеральныхъ



Рис. 113. *Sempervivum Funkii* по Клебсу. Уменьшено. 1. Типическое растение. 2— Не готовое еще къ цвѣтению растение, выращенное на красномъ свѣту. 3— Растение, зацвѣтшее весной, а затѣмъ переставленное вновь на свѣтъ. 4.— Растение, выкультивированное во влажномъ пространствѣ и на синемъ свѣту. 5— Готовое къ цвѣтению растение, выкультивированное на синемъ свѣту.

питательныхъ солей растение начинаетъ образовывать цвѣты (рис. 113, 1).

3) При извѣстномъ среднемъ доступѣ воды и питательныхъ солей уже цѣликомъ отъ интенсивности освѣщенія зависитъ направление процесса развитія въ сторону образования цвѣтовъ или продолженія вегетативнаго роста. При слабомъ освѣщеніи (напримѣръ, въ синемъ свѣтѣ) наблюдается одинъ лишь вегетативный ростъ (рис. 113, 3 и 5), при

<sup>18)</sup> Klebs 1904, цитировано въ сноскѣ 16, стр. 266.



болѣе же сильною (напр., въ красномъ свѣтѣ) растеніе начинаетъ цвѣсти.

Сказанное имѣетъ силу лишь тогда, когда въ распоряженіи изслѣдователя находятся уже вполне готовые къ образованію цвѣтовъ растенійца. Если же для опыта взять розетки еще не подготовившіяся къ цвѣтенію, воздѣйствіе внѣшнихъ факторовъ будетъ приводить къ совершенно инымъ результатамъ; такъ, напримѣръ, освѣщеніе краснымъ свѣтомъ не вызоветъ образованія цвѣтовъ, а обусловитъ лишь дальнѣйшее вегетативное разрастаніе (рис. 113, 2).



Рис. 114. *Mimulus Tilingii* по Фехтингу. I—верхушка нормального растенія. II—верхушка растенія, которое послѣ заложенія соцвѣтій было перенесено въ тѣнь. Заложившіяся соцвѣтія (a, a) остались недоразвитыми, и повсюду стали формироваться пышные вегетативные побѣги.

Цѣлый рядъ наблюденій и опытныхъ данныхъ показываетъ намъ, что на образованіи цвѣтовъ у растеній существенно отзываются кромѣ свѣта и питательныхъ солей и многіе другіе факторы.

Значеніе свѣта для цвѣтенія ясно уже изъ того давно извѣстнаго факта, что плющъ развиваетъ свои соцвѣтія только на ярко освѣщенныхъ мѣстахъ, оставаясь совершенно безплоднымъ въ затѣненныхъ мѣстообитаніяхъ, вполне благопріятныхъ для вегетативнаго его разрастанія. Къ тому же приводятъ и опыты Фехтинга<sup>15)</sup> надъ *Mimulus Tilingii*. Растеніе это, поставленное въ условія пониженной интенсивности свѣта, при которой вегетативный ростъ его идетъ вполне

<sup>15)</sup> Klebs 1904, цитировано въ списокъ 16, стр. 548.



успѣшно, совершенно не развиваетъ цвѣточныхъ органовъ. Уменьшеніе энергіи свѣта отзывается въ такомъ направленіи и въ томъ случаѣ, когда растеніе уже заложило цвѣточный побѣгъ; намѣченные въ пазухахъ прицвѣтниковъ цвѣточные почки не развиваются далѣе (рис. 114), а разрастаются остающіяся обычно безъ движенія спящія пазушныя почки, образуя безплодные облиственные побѣги. Растеніе начинаетъ развиваться исключительно вегетативнымъ порядкомъ. Подобныя же опыты были воспроизведены К л е б с о мъ <sup>19)</sup> съ лобеліей (*Lobelia Erinus*), дубравкой (*Veronica Chamaedrys*); онъ приходитъ къ выводу, что уменьшеніе интенсивности свѣта вызываетъ у всѣхъ растений, не обладающихъ сколько нибудь существенными количествами запасныхъ веществъ, къ угнетенію цвѣтообразовательнаго процесса. По его мнѣнію, руководящее значеніе въ воздѣйствіи свѣта на образованіе цвѣтовъ слѣдуетъ приписать прежде всего обусловливаемому свѣтомъ процессу фотосинтеза. За это говоритъ и то, что въ синемъ свѣтѣ, мало благоприятствующемъ ассимиляціи, наблюдаются тѣ же явленія, какъ и при общемъ ослабленіи свѣта, между тѣмъ какъ въ красномъ свѣтѣ, болѣе пригодномъ съ точки зрѣнія ассимиляціи углекислоты, растенія могутъ достигнуть цвѣтенія. Лишнимъ аргументомъ въ пользу этого воззрѣнія является и то, что образованіе цвѣточныхъ органовъ можетъ наступить и въ полной темнотѣ, если только въ распоряженіи растенія имѣется достаточно органическаго вещества, а также и тотъ фактъ, что при помощи кольцеванія побѣга, т. е. затрудняя оттокъ изъ него органическаго матеріала, можно также вызвать появленіе цвѣтовъ. Однако, наряду съ этимъ ассимиляціоннымъ значеніемъ свѣта, на которое указываютъ и нѣкоторые другіе авторы <sup>20)</sup>, этому агенту, безъ сомнѣнія, необходимо приписать и иную, можетъ быть менѣе ясную, роль; такъ, нужно думать, что онъ принимаетъ участіе въ процессѣ синтеза бѣлковъ и т. п.

Глубокое значеніе температуры для процессовъ формованія цвѣтовъ также совершенно несомнѣнно. Можно, на примѣръ, совершенно устранить образованіе цвѣточныхъ органовъ, выдерживая растенія при постоянно повышенной температурѣ. Такъ, на примѣръ, растенія нашего умѣренного пояса подъ тропиками развиваются исключительно вегетативно, а наши двулѣтнія растенія, вродѣ рѣпы и наперстянки (*Digitalis*) продолжаютъ развиваться вегетативно, не образуя цвѣтовъ, и на второй годъ своей жизни, если ихъ выдержать зимою въ тепломъ помѣщеніи, давая этимъ возможность непрерывнаго роста. При помощи такого приѣма К л е б с у <sup>21)</sup> удалось заставить рѣпу разрастаться исключительно вегетативно въ теченіе ряда лѣтъ. Къ такому же многолѣтнему непрерывному росту удалось принудить и будру (*Glechoma*), и молодило (*Sempervivum*), нарушая ихъ зимній покой.

<sup>20)</sup> Loew 1903. Flora 94, 124. Fischer 1903. Flora 94, 478.

<sup>21)</sup> Klebs, 1906, цитировано въ сноскѣ 16.



Необходимость воздуха для образования цвѣтовъ ясна на примѣрѣ различныхъ водныхъ растений, у которыхъ цвѣтутъ одни лишь воздушные побѣги. Весьма вѣроятно, что опредѣляющей причиной въ данномъ случаѣ является процессъ испаренія, ускоряющій и у сухопутныхъ растений появленіе цвѣточныхъ органовъ <sup>22)</sup>.

Отмѣтимъ, наконецъ, и воздѣйствіе питательныхъ минеральныхъ солей. При развитіи сѣмянъ въ отсутствіи минеральныхъ солей у многихъ растений получаютъ чрезвычайно скудно сформированная растеньица, у которыхъ вслѣдъ за нѣсколькими крошечными листочками начинаютъ образовываться цвѣты (сравни стр. 530 и рис. 99). Опыты Мёбіуса <sup>22)</sup> показали также, что у злаковъ и огуречной травы (*Borago*) цвѣтеніе идетъ успѣшнѣе при сравнительно слабомъ притокаѣ минеральныхъ солей, чѣмъ при сильномъ удобреніи. Повышеніе плодovitости плодовыхъ деревьевъ, достигаемое путемъ обрѣзыванія ихъ корневой системы, зависитъ, по всей вѣроятности, опять-таки отъ наступающей приэтомъ задержки въ поступленіи минеральныхъ солей. Въ обратномъ направленіи, т. е. ограничивая цвѣтообразование, влияетъ формирование новыхъ корней, связанное, напримѣръ, съ такъ называемымъ черенкованіемъ. Оказывается, дѣйствительно, что при этомъ даже соцвѣтія превращаются въ вегетативные побѣги <sup>22-a)</sup>, если только формировка ихъ не зашла черезчуръ далеко. Бенекке <sup>23)</sup>, однако, указалъ, что далеко не всѣ питательныя минеральныя соли вызываютъ одинаковый эффектъ; данныя научной литературы и его собственныя изслѣдованія привели его къ заключенію, что уменьшеніе азотистаго питанія въ связи съ повышеніемъ питанія соединеніями фосфора приводитъ къ образованию цвѣточныхъ органовъ. Къ такому же выводу пришелъ и Монтемартини <sup>24)</sup>, стремящійся въ то же время доказать, что цѣлый рядъ другихъ виѣшнихъ факторовъ, играющихъ существенную роль въ процессѣ цвѣтообразованія, могутъ быть сведены къ условіямъ фосфорнаго питанія.

Мы видимъ, такимъ образомъ, что виѣшніе факторы дѣйствительно играютъ извѣстную роль въ процессѣ образованія цвѣточныхъ органовъ; не нужно, однако, думать, что роль эта столь же опредѣленная и рѣшающая, какъ у низшихъ растений. Даже и тогда, когда тѣсная зависимость между образованіемъ цвѣтовъ и тѣмъ или инымъ виѣшнимъ факторомъ является прочно установленной, нельзя предполагать, что факторъ этотъ также непосредственно и просто отзывается на развитіи высшаго растенія, какъ и на одноклѣтвой водоросли. Если, напримѣръ, оказывается, что ростъ въ сухой почвѣ благопріятствуетъ цвѣтенію, а ростъ во влажной — задерживаетъ его, необходимо имѣть въ виду, что свойства почвеннаго слоя могутъ непосредственно отражаться лишь

<sup>22)</sup> Moebius, 1897, цитировано въ сноскѣ 12.

<sup>22-a)</sup> Goebel. Exp. Morphol. Klebs, цитировано въ сноскѣ 2.

<sup>23)</sup> Bencke, 1906. Bot. Ztg. 64, II, 97.

<sup>24)</sup> Montemartini, 1910. Atti dell' Istit. bot. di Pavia (II) 14 и 15.



на корневой системѣ растенія, вліяя на развитіе наземныхъ, воздушныхъ его органовъ лишь посредственнымъ путемъ, черезъ корни. Можно, конечно, смотрѣть на корень, какъ на нѣчто обособленное, какъ на часть внѣшняго міра по отношенію къ стеблевому побѣгу; каждая клѣтка, по отношенію къ своимъ сосѣдкамъ, можетъ быть разсматриваема съ этой точки зрѣнія; но и такое представленіе не измѣнить ни на іоту наличныхъ между отдѣльными частями высшаго растенія соотношеній, играющихъ, внѣ сомнѣнія, существенную роль въ процессѣ цвѣтообразованія. И дѣйствительно, наше вниманіе должно быть привлечено подобными явленіями корреляціи, выражающимися, напримѣръ, въ соотношеніяхъ между развитіемъ зеленыхъ ассимилирующихъ листьевъ и цвѣточныхъ органовъ. Всѣ тѣ факторы, которые вызываютъ пышное развитіе листовыхъ органовъ, оказываются неблагоприятными для образованія цвѣтовъ и, наоборотъ, вездѣ и всюду, гдѣ намѣчается переходъ къ цвѣтенію, образованіе листовыхъ органовъ оказывается ослабленнымъ или даже совершенно задержаннымъ. Фактъ этотъ одинаково рѣзко выступаетъ какъ у тѣхъ растеній, которыя цвѣтутъ одинъ разъ въ теченіе всей своей жизни, такъ и у многократно образующихъ свои цвѣточные органы, вродѣ нашихъ древесныхъ породъ; у послѣднихъ, напримѣръ, цвѣты образуются на укороченныхъ побѣгахъ съ сравнительно очень ослабленнымъ ростомъ, и всѣ импульсы, приводящіе къ образованію такихъ укороченныхъ побѣговъ, оказываются благоприятствующими цвѣтенію, между тѣмъ какъ разрастаніе укороченнаго побѣга въ побѣгъ ростовой, съ длинно вытянутыми междоузліями, приводитъ къ потерѣ имъ способности давать цвѣточные почки <sup>25)</sup>. Въ нѣкоторыхъ, уже исключительныхъ, случаяхъ цвѣтовъ не образуется вовсе, и растеніе разрастается исключительно вегетативно; у нѣкоторыхъ водяныхъ растеній, какъ думаетъ Гёбель, <sup>26)</sup> пышное развитіе вегетативныхъ органовъ влечетъ за собой недоразвитіе цвѣтовъ, а въ другихъ случаяхъ <sup>27)</sup> можетъ быть уже само угнетеніе цвѣточныхъ органовъ, вызванное какими-то иными условіями, приводитъ къ пышному росту вегетативныхъ органовъ растенія. Мы не станемъ далѣе останавливаться на этихъ корреляціяхъ, такъ какъ въ нихъ мы не найдемъ ничего принципиально новаго.

Необходимо обратиться теперь къ вопросу, какимъ путемъ, прямымъ или при посредствѣ другихъ частей растенія передается воздѣйствіе внѣшнихъ факторовъ на клѣтки точки роста, формирующія подъ этимъ импульсомъ цвѣточный побѣгъ. Клебсу <sup>28)</sup> принадлежитъ попытка свести воздѣйствіе всѣхъ разнообразныхъ внѣшнихъ факторовъ, обуславливающихъ наступленіе цвѣтенія, къ одному общему основному принципу. Онъ подчеркиваетъ, что и ростъ, и цвѣтеніе наступаютъ при воз-

<sup>25)</sup> Сравни Voechting, 1884. Organbildung im Pflanzenreich 2. Bonn.

<sup>26)</sup> Goebel, 1893. Biol. Schilderungen 2, 217. Marburg.

<sup>27)</sup> Moebius, 1897, цитировано въ сноскѣ 12; стр. 137.

<sup>28)</sup> Klebs 1904, 1906, цитировано въ сноскѣ 16.



дѣйствиі однихъ и тѣхъ же внѣшнихъ факторовъ, такъ что нужно думать, что направленіе процесса развитія обусловливается измѣненіями этихъ факторовъ лишь чисто количественнаго характера. Иначе говоря, растеніе зацвѣтаетъ не подъ вліяніемъ какихъ-то новыхъ, специфическихъ раздражителей, а опредѣляющимъ моментомъ является измѣненіе въ интенсивности уже имѣвшихся и ранѣе налицо воздѣйствій. Однимъ изъ важнѣйшихъ изъ ряда этихъ переменныхъ факторовъ Клебсъ считаетъ увеличеніе органическаго матеріала <sup>29)</sup>. Конечно, здѣсь имѣютъ значеніе не абсолютныя величины, не абсолютное его нарастаніе. Выросшее осенью въ густомъ посѣвѣ растеніице рѣпы весною выгоняетъ цвѣточную стрѣлку (Klebs, 1906, стр. 74, 113), хотя въ немъ содержится едва ли даже сотая часть тѣхъ пластическихъ матеріаловъ, которые заключаетъ къ веснѣ хорошо развитое растеніе, протерзанное зиму въ теплицѣ; и тѣмъ не менѣе это, столь богатое органическимъ матеріаломъ растеніе не цвѣтеть. Слѣдовательно, здѣсь играетъ роль концентрація питательнаго органическаго матеріала, а можетъ быть и количественныя соотношенія его къ неорганическимъ запасамъ. Высокія концентраціи осуществляются въ свою очередь благодаря тому, что диссимиляціонные процессы отступаютъ на задній планъ передъ процессами ассимиляціи. Наличие такихъ высокихъ концентрацій можетъ быть, въ иныхъ случаяхъ, связана съ продолжительнымъ вегетативнымъ ростомъ какъ, на примѣръ, у агавъ и нашихъ древесныхъ растений. Но разъ онѣ налицо, образованіе цвѣтовъ наступаетъ само собою, даже въ томъ случаѣ, если мы возьмемъ для отсадки черенки отъ такого подготовленнаго растенія. Вотъ тѣ общія рамки, въ которыя Клебсъ влагаетъ чрезвычайно любопытныя наблюденія Сакса <sup>30)</sup>.

Саксъ обычнымъ образомъ отсадилъ въ маѣ мѣсяцѣ черенки бегоніи и наблюдалъ цвѣтеніе молодыхъ, растеніицъ лишь въ началѣ ноября, вслѣдъ за періодомъ обильнаго листообразованія. Если же отводки дѣлались въ концѣ іюля непосредственно отъ цвѣтущихъ растений, цвѣтеніе у нихъ наступало уже въ сентябрѣ, и черенки развивали предварительно сравнительно очень немного листьевъ. Извѣстенъ, кромѣ того, длинный рядъ подобныхъ же наблюденій. Такъ, на примѣръ, Гебель <sup>31)</sup> констатировалъ, что изъ листьевъ цвѣтущихъ экземпляровъ *Achimenes Naageana* <sup>32)</sup>, употребленныхъ въ качествѣ черенковъ, образуются по-

<sup>29)</sup> На это указывалъ еще Аскенази (Askenasy Bot. Ztg. 1876. 34, 31). Montemartini, 1910, цитировано въ сноскѣ 24.

<sup>30)</sup> Sachs, 1892. Flora 75, 1.

<sup>31)</sup> Goebel, Organographie.

<sup>32)</sup> Въ послѣднемъ изданіи своей морфологіи Гебель уже не такъ опредѣленно настаиваетъ на различіи въ цвѣтообразовательной способности черенковъ *Achimenes*. Онъ обращаетъ вниманіе главнымъ образомъ на то, что въ теченіе лѣта черенки эти образуютъ облиственные побѣги, дающіе затѣмъ и цвѣты, а осенью на нихъ развиваются главнымъ образомъ луковички. И здѣсь въ основѣ этого явленія лежатъ измѣненія въ составѣ, вырабатывающіяся въ теченіе лѣтнаго періода.



бѣги, тотчасъ формирующіе соцвѣтія, между тѣмъ какъ черенки, взятые отъ молодыхъ растеній, разрастаются въ вегетативные индивиды; то же удалось наблюдать Клебсу<sup>33)</sup> на растеніицахъ молодила (*Sempervivum*). Напомнимъ здѣсь и о данныхъ Достала (стр. 595), по которымъ побѣги, образующіеся въ пазухахъ нижнихъ листьевъ чаровницы (*Sigsaea*), превращаются въ столоны, почки со среднимъ положеніемъ на стеблѣ даютъ облиственные побѣги, а верхнія образуютъ цвѣточные вѣтви, въ томъ случаѣ, конечно, когда соотвѣтственный листъ будетъ изолированъ съ принадлежащей ему пазушной почкой. На основаніи ряда подобныхъ же наблюденій Винклеръ<sup>34)</sup> пришелъ къ выводу, что положеніе почки на стеблѣ опредѣляетъ ту форму, въ которую выльется образующійся изъ нея побѣгъ. По Гёбелю, однако, рѣшающимъ является не мѣсто, занимаемое почкой, а тѣ химическія соотношенія, которыя связаны съ нимъ. Эти оба воззрѣнія, въ сущности говоря, чрезвычайно близки другъ къ другу, такъ какъ несомнѣнна тѣсная зависимость между мѣстомъ на тѣлѣ растенія и содержаніемъ въ немъ тѣхъ или другихъ запасныхъ матеріаловъ.

Отмѣтимъ, что самъ Саксъ толковалъ наблюденія свои совершенно иначе, создавъ для объясненія описанныхъ имъ явленій гипотезу специфическихъ органообразующихъ веществъ (сравни стр. 600). По Саксу цвѣтеніе осуществляется не потому, что точка роста растенія оказывается подъ воздѣйствіемъ извѣстнаго количества или концентраціи обычныхъ питательныхъ матеріаловъ, а наступаетъ лишь тогда, когда налицо имѣются вполне опредѣленные въ качественномъ отношеніи вещества. Появленіе такихъ веществъ въ растеніи вызываетъ образование цвѣтовъ сразу всюду и вездѣ, на всѣхъ побѣгахъ и развѣтвленіяхъ. Не возвращаясь уже къ той общей критикѣ, которой мы подвергали выше теорію Сакса, отмѣтимъ лишь тѣ немаловажныя затрудненія, которыя связаны съ разсматриваемымъ специальнымъ случаемъ. Исходя изъ мысли, что цвѣтообразующія вещества Сакса должны прежде всего скопляться въ самихъ цвѣтахъ, я сдѣлалъ рядъ отводковъ изъ цвѣточныхъ побѣговъ различныхъ видовъ *Achimenes*; они укоренялись, распускали въ большемъ числѣ придаточныя почки, но никогда не образовывали цвѣточныхъ органовъ. Винклеръ<sup>35)</sup> нашелъ, что побѣги, развивающіеся на листовыхъ черенкахъ тореніи (*Torenia*); обнаруживаютъ чрезвычайную склонность къ образованію цвѣтовъ, причемъ свойство это присуще всѣмъ безъ исключенія листьямъ растенія, вплоть даже до сѣмядолей.

Эти опыты Винклера несомнѣстимы не только съ гипотезой Сакса, но говорятъ и противъ представленій Клебса, съ которыми, впрочемъ, не мирится еще много и другихъ разнообразныхъ фактовъ. Ограничимся лишь нѣсколькими замѣчаніями. Необходимо, прежде всего, сознаться, что самъ основной вопросъ о происхожденіи вызывающихъ

<sup>33)</sup> Klebs, 1903. Jahrb. wiss. Bot. 42, 153.

<sup>34)</sup> Winkler, 1903. Ber. Bot. Ges. 23, 43.

<sup>35)</sup> Winkler, 1903. Ber. Bot. Ges. 21, 96.



цвѣтеніе расхожденій между ассимиляціей и диссимиляціей далеко не является яснымъ. Наиболѣе понятнымъ примѣромъ можетъ, пожалуй, служить увеличеніе выше нормы дыхательнаго обмѣна у помѣщенныхъ на зиму въ теплицу рѣпы или розетокъ наперстянки (*Digitalis*). Но если мы перейдемъ къ цвѣтообразовательному воздѣйствію свѣта, намъ придется уже возвращаться въ рядѣ необоснованныхъ ближе предположеній о возможности осуществленія избыточныхъ концентрацій ассимилятовъ. Концентрирование это, во всякомъ случаѣ, не могло бы наступить, если бы ассимиляты постоянно расходовались на оживленный вегетативный ростъ. На расходованіи ихъ, нужно думать, отзывается недостатокъ въ зольныхъ веществахъ, ограничивающій потребление органическихъ ассимилятовъ на цѣли роста. Но и эта чисто гипотетическая точка зрѣнія не оправдывается для цѣлага ряда растений, образующихъ цвѣтущіе укороченные побѣги наряду съ длинными ростовыми. Чѣмъ же можно объяснить, что у одной почки оказывается достаточно минеральныхъ солей для энергичнаго разрастанія, а у другихъ, наоборотъ, въ нихъ оказывается недостатокъ? И если у одной изъ почекъ концентрація ассимилятовъ достигаетъ таксой величины, что слѣдствіемъ ея является появленіе цвѣтовъ, то чему приписать то уменьшеніе концентраціи, которое должно наступать въ точкахъ, развивающихся въ ростовые побѣги? Нетрудно видѣть, что соотношенія оказываются значительно болѣе сложными, чѣмъ можно было бы думать съ перваго взгляда и, кажется намъ, опредѣляющимъ во всѣхъ этихъ явленіяхъ моментомъ должно быть признано то или иное состояніе протоплазмы. Конечно, это состояніе протоплазмы можетъ быть, съ своей стороны, причинно связано съ намѣченными Клебсомъ измѣненіями „внутреннихъ соотношеній“; впрочемъ, не подлежитъ никакому сомнѣнію, что и самъ Клебсъ признаетъ возможность и даже необходимость такихъ глубокихъ измѣненій, непосредственно связанныхъ съ воздѣйствіями его факторовъ. Возможно, однако, предполагать, что въ этомъ специфическомъ состояніи протоплазмы мы имѣемъ нѣчто самостоятельное, первичное, приводящее, независимо отъ внѣшнихъ факторовъ, къ опредѣленію хода развитія клѣтокъ, къ тому, что однѣ изъ нихъ разрастаются сравнительно слабо и накапливаютъ, поэтому, значительное количество запасовъ, а другія, наоборотъ, быстро разрастаются, потребляя всѣ приносимыя къ нимъ запасныя питательныя вещества. Такое „состояніе“ протоплазмы не является „специфической ея структурой“ въ смыслѣ Клебса, а представляетъ одно изъ его „внутреннихъ условій“. Намъ представляется, что съ этой стороной явленій, остающейся у Клебса въ тѣни, нужно считатьъ еще болѣе, чѣмъ съ другими, болѣе внѣшними воздѣйствіями, вродѣ концентраціи клѣточного сока, содержанія энзимъ и т. п.

Мы видимъ, такимъ образомъ, что свѣдѣнія наши о причинахъ образованія цвѣтовъ у растений еще сравнительно очень недостаточны; изъ приведенныхъ фактовъ можно, однако, вывести весьма важное заключеніе, что въ обычную періодичность появленій цвѣточныхъ органовъ можно внести чисто опытнымъ путемъ тѣ или иныя измѣненія, и что



периодичность эта, такимъ образомъ, не можетъ считаться неподвижно закрѣпленной. Типичнымъ для цвѣтковыхъ растений является обоеполюй цвѣтокъ. Характерныя закономерности въ развитіи его для насъ совершенно темны; мы не знаемъ, почему сначала формируются тычинки, а затѣмъ лишь плодолистики. Экспериментальное измѣненіе этихъ соотношеній не представляется осуществимымъ. Въ тѣхъ случаяхъ, когда цвѣты оказываются однополыми, появленіе того или другого пола лежитъ внѣ воздѣйствія экспериментатора. Удастся, правда, задерживать путемъ недостаточнаго питанія развитіе женскихъ цвѣтковь у однодомныхъ растений, вродѣ кукурузы (*Zea Mays*), но экспериментальное опредѣленіе пола у двудомныхъ растений неосуществимо, такъ какъ, согласно даннымъ цѣлаго ряда изслѣдователей, полъ опредѣляется уже при актѣ оплодотворенія въ зависимости отъ факторовъ, привносимыхъ съ собой мужскою кѣлкой (см. главу XXIX).

Слѣдующей за образованіемъ цвѣтка ступенью нормальнаго развитія является оплодотвореніе. Подъ оплодотвореніемъ мы понимаемъ сліяніе заключенной въ сѣмяпочкѣ яйцекѣлки съ сѣмянной кѣлкой, выскользящей изъ пыльцевой трубки. Непосредственнымъ послѣдствіемъ этого сліянія является формированіе яйцекѣлки въ зародышъ, завершающееся образованіемъ сѣмени и плода. Вся совокупность этихъ явленій развертывается обычно лишь тогда, когда оплодотвореніе станетъ совершившимся фактомъ. Первымъ слѣдствіемъ оплодотворенія является, такимъ образомъ, устраненіе задерживающихъ дальнѣйшее развитіе факторовъ. Чѣмъ же обуславливается оно? Такъ какъ у высшихъ растений, которыми мы сейчасъ и ограничимся, мужская кѣлка состоитъ изъ одного ядра и не несетъ съ собой ни цитоплазмы, ни хроматофоровъ, можно было бы предполагать, что это мужское ядро привноситъ съ собой въ яйцекѣлку, или въ женское ядро, съ которымъ оно сливается, что-то недостающее ему. Мы знаемъ, вмѣстѣ съ тѣмъ, что въ половыхъ кѣлкахъ высшихъ растений ядра содержатъ лишь половинное число хромозомъ по сравненію съ кѣлками вегетативными; при сліяніи половыхъ кѣлокъ восстанавливается, такихъ образомъ, нормальное число хромозомъ. Можно было бы, поэтому, думать, что неспособность яйца къ дальнѣйшему развитію и зависитъ отъ этой недостачи хромозомъ.

Это подтверждается, на первый взглядъ, и явленіями партеногенетическаго развитія. Партеногенезомъ, какъ извѣстно, называютъ процессъ развитія яйцекѣлки, наступающій безъ предварительнаго оплодотворенія. Явленія эти нерѣдки, на примѣръ, у различныхъ папоротниковъ, видовъ *Marsilea*, у манжетки (*Alchemilla*), *Antennaria*, *Wickstroemia* и многихъ другихъ растений<sup>36)</sup>. У многихъ изъ нихъ необходимы для оплодотворенія мужскія кѣлки совершенно отсутствуютъ, такъ что партеногенезъ сталъ уже вполне нормальнымъ въ

<sup>36)</sup> Сводъ явленій партеногенеза смотри у Winkler'a 1908. Progr. rei bot. 2, 293.



развитіи процессомъ; наличие его не обусловливается, такимъ образомъ, чисто случайнымъ выпаденіемъ акта оплодотворенія. А вмѣстѣ съ тѣмъ, во всѣхъ тѣхъ случаяхъ, гдѣ было возможно изученіе ядерныхъ соотношеній въ этихъ процессахъ дѣйствительнаго зарожденія, оказалось, что въ развивающихся безъ оплодотворенія яйцеклѣткахъ присутствуетъ полное, не подвергшееся редукціи число хромозомъ. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ, какъ, на примѣръ, у ястребинокъ (*Negandum*) и василистниковъ (*Thalicttrum*)<sup>37)</sup> наряду съ партеногенезомъ осуществляется и нормальное оплодотвореніе; изученіе этихъ случаевъ показало, что и здѣсь имѣются двоякаго рода яйцеклѣтки, съ нормальнымъ и половиннымъ числомъ хромозомъ, такъ что представляется въ высшей степени вѣроятнымъ, что первыя развиваются исключительно партеногенетически, а вторыя лишь послѣ оплодотворенія.

Если, такимъ образомъ, и нельзя отрицать зависимости между числомъ хромозомъ и явленіями партеногенеза, то, съ другой стороны, и нельзя, съ нашей точки зрѣнія, считать доказаннымъ предположеніе, что съ оплодотвореніемъ устраняются, благодаря восполненію до нормальнаго числа хромозомъ, задерживающія дальнѣйшее развитіе причины. Приведемъ четыре группы явленій, съ ясностью показывающихъ, что ростъ возможенъ и при половинномъ, редуцированномъ количествѣ хромозомъ. Укажемъ прежде всего на заростки папоротникообразныхъ. У этого растительнаго порядка половинное число хромозомъ присуще не только яйцеклѣткѣ и нѣсколькимъ сопутствующимъ ей клѣткамъ, какъ у покрытосѣменныхъ, но свойственно вполне развитому половому поколѣнію, одаренному способностью къ безграничному разрастанію и размноженію вегетативнымъ путемъ. И если среди всѣхъ остальныхъ клѣтокъ этого поколѣнія явленія задержки въ развитіи обнаруживаются лишь у одной, именно у яйцеклѣтки, то это должно зависѣть, очевидно, не отъ числа хромозомъ, въ данномъ случаѣ одинаковаго, а отъ иныхъ какихъ либо причинъ. Необходимо отмѣтить, что и у покрытосѣменныхъ иногда наблюдается разрастаніе клѣтокъ съ редуцированнымъ числомъ хромозомъ; напомнимъ хотя бы разрастаніе пыльцевыхъ трубокъ, не представляющихъ, впрочемъ клѣтокъ съ безграничной способностью къ росту. Укажемъ, во-вторыхъ, на явленія и скусственнаго партеногенеза, т. е. на возможность партеногенетическаго развитія нормальныхъ яицъ, съ половиннымъ числомъ хромозомъ, обычно развивающихся лишь послѣ осуществившагося оплодотворенія. Общеизвѣстны блестящіе опыты Лёба<sup>38)</sup> надъ объектами животнаго происхожденія, говорящіе намъ, что подготовленныя къ оплодотворенію яйца могутъ быть приведены къ партеногенетическому развитію при помощи воздѣйствія солевыхъ растворовъ извѣстной концен-

<sup>37)</sup> Rosenberg, 1906. Ber. Bot. Ges. 24, 137; 1907. Botnisk Tidsskrift 28, 143. Winkler, 1908, цитировано въ сноскѣ 36.

<sup>38)</sup> Loeb 1906. Vorlesungen über d. Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig. Лёбъ. Динамика живого вещества.



тради, иначе говоря, при помощи отнятія воды. Весьма вѣроятно, что подобный же результатъ могъ бы быть достигнутъ при подборѣ соответственныхъ воздѣйствій и съ растительными яйцеклѣтками. Къ сожалѣнію, мы не имѣемъ до сихъ поръ опытныхъ доказательствъ въ этомъ направленіи. Зато нетрудно выискать соответственные примѣры въ мірѣ низшихъ растительныхъ организмовъ, у которыхъ далеко нерѣдки случаи развитія половыхъ клѣтокъ безъ предварительнаго слиянія; одинъ изъ такихъ случаевъ былъ подробно описанъ Клебсомъ <sup>39)</sup> у водоросли *Protosiphon*, случай, особенно интересный потому, что развитіе половыхъ клѣтокъ безъ акта копуляціи вызывается здѣсь высокою температурой. Въ-третьихъ, необходимо указать на такъ называемую мерогонію, т. е. развитіе кусковъ яйцевой клѣтки, вплоть до развитія вполне безъядерныхъ кусковъ протоплазмы. У бурой водоросли *Cystosira barbata* Винклеръ <sup>40)</sup> наблюдалъ нормальное развитіе такихъ безъядерныхъ, хотя и оплодотворенныхъ яицъ; едва ли можно сомнѣваться, что въ этихъ клѣткахъ имѣлись лишь тѣ хромозомы, которыя были привнесены съ собой сперматозоидомъ, т. е. опять таки лишь половинное ихъ число. Впрочемъ точно установленнымъ можно считать этотъ фактъ въ опытахъ Бовери <sup>41)</sup> надъ яйцами морскихъ ежей; полученные, такимъ образомъ, личинки представляли меньшіе, противъ нормальныхъ, размѣры, но были вполне нормально развиты, несмотря на половинное число хромозомъ въ ихъ клѣткахъ. Въ-четвертыхъ, наконецъ, напомнимъ объ интересныхъ опытахъ Эл. и Эм. Маршаллей <sup>42)</sup>, которымъ удалось искусственнымъ путемъ получить растеньица мха съ двойнымъ числомъ хромозомъ во всѣхъ клѣткахъ (въ томъ числѣ и въ яйцеклѣткѣ). И, тѣмъ не менѣе, яйцеклѣтка этихъ мховъ для дальнѣйшаго развитія нуждалась въ оплодотвореніи. При этомъ образовывались спорофиты съ уже четвернымъ количествомъ хромозомъ, такъ какъ „диплоидная“ яйцеклѣтка сливалась съ „диплоиднымъ“ же сперматозоидомъ.

Изъ всего этого слѣдуетъ, что импульсъ къ развитію, даваемый оплодотвореніемъ, принадлежитъ къ числу раздраженій, можетъ быть, вполне аналогичныхъ тому воздѣйствію эфира на спящія почки, которымъ мы можемъ разбудить растеніе отъ зимняго сна. Съ подобными раздражителями мы уже познакомились выше; нѣсколько новыхъ примѣровъ встрѣтится намъ при изученіи процессовъ, сопровождающихъ оплодотвореніе (или даже опыленіе). Отмѣтимъ, между прочимъ, что способность къ дальнѣйшему развитію связана съ воспріятіемъ определеннаго раздраженія не только для самой яйцеклѣтки, но и для всѣхъ заключенныхъ въ зародышевой мѣшокъ клѣтокъ. Раздраженіе это да-

<sup>39)</sup> Klebs 1896. Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena.

<sup>40)</sup> Winkler 1901. Jahrb. wiss. Bot. 36, 753.

<sup>41)</sup> Boveri 1905. Jen. Zeitschr. f. Naturw. (N. F.) 32, 455.

<sup>42)</sup> El. und Em. Marchal 1907—09. Bull. acad. Belgique (Sciences) 1 907, 765; 1909, 1249.



леко не всегда, однако, связано съ слияніемъ двухъ половыхъ ядеръ. Есть немало растений, у которыхъ зародышъ развивается не изъ яйцеклѣтки, а изъ одной изъ сосѣднихъ къ ней клѣтокъ, какъ у нѣкоторыхъ апогамныхъ папоротниковъ <sup>43)</sup>; начало такому зародышу могутъ дать синергиды, антиподы или даже клѣтки спорангія внѣ самой споры (*Nucellus*); послѣдніе случаи, пожалуй, особенно ярки и убѣдительно, такъ какъ въ нихъ нельзя предполагать возможности слиянія со сперматозоидомъ. Однако и здѣсь, въ большинствѣ случаевъ, необходимо воздѣйствіе внѣшняго раздраженія, для того, чтобы могло осуществиться развитіе такого придаточнаго зародыша. У *Nothoscordum fragrans*, напримѣръ, придаточные зародыши образуются лишь тогда, когда яйцеклѣтка окажется нормально оплодотворенной <sup>44)</sup>.

Вернемся теперь къ процессу нормального оплодотворенія. Мы знаемъ уже, что яйцеклѣтка нуждается для своего развитія въ импульсъ, даваемый привносимымъ извнѣ раздраженіемъ и можемъ предполагать съ извѣстной долей вѣроятности, что и мужская половая клѣтка не способна развиваться сама по себѣ, можетъ быть оттого, что у нея нѣтъ необходимой для этого плазмы, можетъ быть и вслѣдствіе какихъ либо иныхъ причинъ. Намъ предстоитъ теперь заняться вопросомъ, имѣющимъ основное значеніе и представляющимъ глубокой интересъ: Почему оба рода половыхъ клѣтокъ оказываются неспособными къ дальнѣйшему развитію? Связана ли эта задержка въ развитіи съ какими либо причинами внутренняго характера? Является ли она выраженіемъ извѣстной дряхлости клѣтки и не слѣдуетъ ли, поэтому, разматривать половое слияніе какъ процессъ обмолаживанія организма? Предположенія о наличности такого процесса обмолаживанія выставлялись весьма нерѣдко; едва ли, впрочемъ, они отвѣчаютъ дѣйствительности; правда, что для вполне опредѣленнаго, рѣзко отрицательнаго отношенія къ этой идеѣ у насъ нѣтъ достаточныхъ основаній. Ограничимся, поэтому, лишь указаніемъ на то, что намъ приходилось уже говорить противъ необходимости обмолаживанія,

<sup>43)</sup> Ernst 1901. *Flora* 88, 37.

<sup>44)</sup> Чрезвычайно желательно было бы вновь повторить съ новѣйшими методами изслѣдованія эти интересныя наблюденія, тѣмъ болѣе, что у другихъ растений [*Caelebogyne ilicifolia* (Strasburger 1878. Ueber Polyembryonie. Jena), быть можетъ, и *Euphorbia dulcis* (Hegelmayer 1901. *Ver. Bot. Ges.* 19, 488)] такіе придаточные зародыши образуются безъ воздѣйствія какой либо пыльцевой трубки или пыльцевого зерна.

Приведенные нами примѣры образованія придаточныхъ зародышей представляютъ интересъ и съ другой точки зрѣнія. Оказывается, что при развитіи всѣхъ клѣтокъ, входящихъ въ составъ зародышеваго мѣшка или вѣдряющихся въ него, получаютъ всегда вполне „нормально“ сформированные зародыши. Нужно думать, поэтому, что клѣтка зародышеваго мѣшка обуславливаетъ сама по себѣ опредѣленный формальный импульсъ для развивающихся въ ней клѣточныхъ индивидовъ. (Juel 1900. *Svenska Akad. Handlingar* 33. Strasburger, 1878. см. выше).



прибавивъ лишь, что половой способъ обмoлаживанiя былъ бы, по нашему мнѣнiю, крайне своеобразнымъ. Трудно представить себѣ, почему при слиянiи двухъ одряхлѣвшихъ организмовъ можетъ получиться организмъ болѣе молодой и жизнѣдѣтельный; съ одинаковымъ правомъ можно было бы предполагать о возможности усиленiя старческой дегенерации, благодаря копуляци двухъ старѣющихъ клѣтокъ. Поэтому, въ стремленiи нашемъ подыскать для полового слиянiя клѣтокъ возможно болѣе подходящее объясненiе, мы совершенно не будемъ считаться съ представленiемъ о вызываемомъ будто бы имъ „обмoлаживанiи“.

Въ послѣднiе годы на первый планъ все болѣе и болѣе выдвигается другое толкованiе, объединившее значительное большинство изслѣдователей: почти всѣ согласны въ томъ, что слиянiе двухъ клѣтокъ въ актѣ оплодотворенiя служить, прежде всего, цѣлямъ комбинированiя свойствъ двухъ родительскихъ организмовъ. При безполomъ размноженiи, воспроизводимомъ, напримѣръ, при помощи споръ водорослей или грибовъ, отъ материнскаго организма отдѣляется одна изъ его клѣтокъ и развитiемъ своимъ возсоздаетъ цѣлый новый организмъ; естественно, что этотъ организмъ во всемъ будетъ подобенъ организму родителя. Въ спорѣ свойства родителя передаются дочернему организму; происходитъ наследованiе родительскихъ свойствъ и признаковъ. Если у двухъ растений или у двухъ различныхъ вѣтвей одного растения намѣчаются какiя либо расхожденiя признаковъ, различiя эти могутъ быть, во всякомъ случаѣ въ извѣстныхъ условiяхъ, переданы по наследству. Иначе говоря, при безполomъ размноженiи, которое мы назовемъ монoгеннымъ, могутъ вполне стойко передаваться по наследству индивидуальныя отличiя. Если же представить себѣ, что и при половомъ (дигенномъ) размноженiи въ каждой клѣткѣ привносятся въ скрытомъ видѣ опредѣленныя индивидуальныя отличiя, присушiя материнскому организму, или, какъ обычно принято говорить, въ каждой изъ нихъ имѣются зачаткы и этихъ свойствъ, необходимо признать, что въ оплодотворенномъ яйцѣ зачатки обоихъ организмовъ родителей окажутся сочетанными и смѣшанными въ общее цѣлое. Поэтому процессъ оплодотворенiя и получаетъ отъ Вейсмана<sup>45)</sup> названiе „амфимиксиса“. Нѣсколько ниже, изучая растительныя помѣси, мы встрѣтимся съ яркимъ подтвержденiемъ наличности сочетанiя зачатковъ при оплодотворенiи (глава XXIX).

Если мы будемъ теперь подходить къ процессу оплодотворенiя съ этой точки зрѣнiя, вопросъ о причинѣ задержки въ развитiи половыхъ клѣтокъ получить самъ собой совершенно новое толкованiе. Нужно думать, что мы имѣемъ передъ собой характерное приспособленiе, обезпечивающее въ значительной степени возможность слиянiя половыхъ клѣтокъ. Дѣйствительно, если бы яйцеклѣтка или сперматозоидъ, сформировавшись, тотчасъ же облака-

<sup>45)</sup> Weismann 1892. Aufsätze über Vererbung, Jena.



лись оболочкой и начинали разрастаться, возможность слиянія протоплазмъ и ядеръ обѣихъ половыхъ клѣтокъ была бы сведена къ нулю.

Укажемъ, однако, что предложенное нами представленіе о сущности оплодотворенія подходит далеко не для всѣхъ процессовъ, обозначаемыхъ терминомъ „оплодотвореніе“. Если, на примѣръ, образовавшіяся многократнымъ дѣленіемъ содержимаго одной клѣтки какой либо водоросли зооспоры начинаютъ копулировать тотчасъ же послѣ выхода изъ материнской клѣтки, едва ли можно признавать наличность настолько глубокихъ индивидуальныхъ между ними различій, чтобы смѣшеніе ихъ являлось бы дѣйствительно цѣлесообразнымъ. Едва ли также сколько нибудь рѣзко отличаются въ своихъ „зачаткахъ“ половыя клѣтки, формирующіяся въ тычинкахъ и плодолистикахъ одного и того же цвѣтка. Но, наряду съ этимъ, общеизвѣстнымъ является фактъ существованія въ цвѣткахъ ряда приспособленій, устраняющихъ возможность „самоопыленія“, т. е. попаданія пыльца на рыльце того же цвѣтка и благопріятствующихъ, наоборотъ, наступленію полового акта между цвѣтами сосѣднихъ вѣтвей или даже сосѣднихъ индивидовъ [такъ называемое перекрестное опыленіе <sup>46)</sup>]. У нѣкоторыхъ водорослей гаметы, вышедшія изъ одного гаметангія, оказываются неспособными къ взаимному слиянію <sup>47)</sup>. Не нужно, однако, приписывать акту оплодотворенія всюду одну и ту же основную роль. Съ нимъ могутъ быть связаны совершенно своеобразныя, неукладывающіяся въ нормальный ходъ процессы, какъ, на примѣръ, у организмовъ, вродѣ діатамей; водоросли эги, замкнутыя въ двѣ скорлупки, при каждомъ новомъ вегетативномъ размноженіи неуклонно и неизбѣжно мельчаютъ. Актъ оплодотворенія влечетъ у нихъ за собой, какъ непосредственное слѣдствіе, возвратъ къ первоначальнымъ размѣрамъ.

Слѣдствіемъ оплодотворенія является не только образованіе изъ яйцеклѣтки зародыша; наряду съ развитіемъ этого зачатка будущаго растенъца наступаетъ длинный рядъ разнообразныхъ измѣненій всей сѣмяпочки, приводящихъ, въ концѣ концовъ, къ образованію „сѣмени“. Дѣло не оканчивается на этомъ: рядъ процессовъ оказывается индуцированнымъ и внѣ самой сѣмяпочки. Такъ, завязь начинаетъ возрастать и превращается въ плодъ, между тѣмъ какъ столбикъ съ рыльцемъ обыкновенно отсыхаютъ и спадаютъ; нерѣдко сбрасываются и другія части цвѣтка, какъ, на примѣръ, тычинки, вѣничикъ и чашечка. Всѣ эти измѣненія наступаютъ уже послѣ окончанія цвѣтенія. Но, вмѣстѣ съ тѣмъ, они не связаны, какъ можно было бы предполагать съ перваго взгляда, съ оплодотвореніемъ сѣмяпочки: нерѣдко бываетъ достаточно одного опыленія (т. е. переноса плодотворной пыльцы на рыльце) для наступленія этихъ постфлоральныхъ процессовъ, а иногда они оказываются осуществимыми даже и внѣ всякой связи съ опыленіемъ.

<sup>46)</sup> Darwin 1876. Effects of Cross—and Self-fertilisation. London.

<sup>47)</sup> Strasburger 1900. Bot. Ztg. 58, 293, 306.



Надо думать, что воздѣйствіе опыленія на рядъ сопутствующихъ цвѣтенію процессовъ зависитъ отъ того, что пыльцевыя зерна или пыльцевыя трубки оказываются центрами химическихъ импульсовъ. Давно извѣстнымъ фактомъ являются чрезвычайно своеобразныя соотношенія, свойственныя нѣкоторымъ орхиднымъ. У нихъ даже само развитіе сѣмяпочки непосредственно связано съ проростаніемъ пыльцы на рыльцѣ пестика. По Страсбургеру <sup>48)</sup> удается замѣнить это, безъ сомнѣнія, химическое раздраженіе тѣми импульсами, которые получаютъ при проростаніи чужой пыльцы, взятой, напр., изъ цвѣтка царскихъ кудрей (*Fritillaria persica*), а Трейбъ <sup>49)</sup> описываетъ случай развитія сѣмяпочекъ у одной тропической орхидеи, наступающаго подъ вліяніемъ раздраженія, причиняемаго насѣкомыми.

Нѣсколько лѣтъ тому назадъ Фиттингу <sup>50)</sup> удалось показать, что внѣ какой либо непосредственной связи съ оплодотвореніемъ сѣмяпочки у представителей того же семейства орхидныхъ протекаютъ и другіе постфлораціонные процессы въ околоцвѣтникѣ, столбикѣ, рыльцѣ и зарязи. Такъ, напримѣръ, можно укоротить или удлинить продолжительность жизни околоцвѣтника, измѣняя по желанію скорость его закрыванія и потери имъ окраски. Точно также удается замедлять или, наоборотъ, ускорять разрастаніе завязи и столбика, а у рыльца—смыканіе его лопастей. Нѣкоторыя изъ этихъ явленій, именно увяданіе и закрываніе вѣнчика, вызываются уже простыми пораненіями рыльца (раны, нанесенныя на другихъ мѣстахъ, оказываются или мало дѣйствительными, или остаются вовсе безрезультатными). Воспроизведеніе другихъ процессовъ оказывается обусловленнымъ уже другими импульсами, именно воздѣйствіемъ какихъ то органическихъ соединений, покрывающихъ внѣшнюю поверхность пыльцевыхъ зеренъ. Къ сожалѣнію, наши свѣдѣнія объ этихъ веществахъ ограничиваются лишь тѣмъ, что они выдерживаютъ высокія температуры и не принадлежатъ ни къ одной изъ извѣстныхъ большихъ группъ органическихъ соединений.—При помощи этихъ химическихъ раздраженій можно вызвать и въ околоцвѣтникѣ наступленіе такихъ же процессовъ, какъ и тѣ, которые индуцируются пораненіемъ рыльца. По всей вѣроятности, центромъ такихъ химическихъ импульсовъ являются въ нормальномъ цвѣтѣ развивающіяся на рыльцѣ пыльцевыя трубки, съ одной стороны, и сѣмяпочки, съ другой.

У большинства растений сѣмяпочки, оставшіяся неоплодотворенными, останавливаются въ своемъ развитіи и спадаютъ; у нѣкоторыхъ культурныхъ растений, впрочемъ, наблюдаются иныя соотношенія: такъ, напримѣръ, есть груши, яблоки, крыжовники, огурцы и бананы, созрѣвающіе не только безъ оплодотворенія, но и безъ всякаго опыленія и не заключающіе, поэтому, сѣмянъ. Такая „партенокарпія“ осуществляется особенно полно, если искусственно препятствовать образованію расте-

<sup>48)</sup> Strasburger 1886. Jahrb. wiss. Bot. 17, 52.

<sup>49)</sup> Treub 1882. Annales Buitenzorg 3, 122.

<sup>50)</sup> Fitting 1909. Z. f. Bot. 1, 1.; Flora 29, 193; 1910. Z. f. Bot. 2, 225.



нѣмъ сѣмянъ, устраняя, напримѣръ, опыленіе цвѣтовъ; лишнимъ импульсомъ служить также кольцеваніе или скручиваніе плодовыхъ вѣтвей<sup>51)</sup>.

Перейдемъ теперь къ знакомству съ сѣменемъ. Образованія эти спадаютъ съ материнскаго организма въ почти сухомъ состояніи; аналогомъ имъ могутъ служить лишь органы размноженія низшихъ растений (споры). Наряду съ потерей воды, сопровождающей созрѣваніе сѣмени, становятся все менѣе и менѣе выраженными и всѣ проявленія жизни, такъ что, въ концѣ концовъ, воздушно сухое сѣмя производитъ впечатлѣніе не живого объекта.

Несомнѣнно, однако, что мы не можемъ считать его мертвымъ, такъ какъ у такого сухого сѣмени сохраняется въ теченіе длиннаго иногда ряда лѣтъ способность проростанія. Вполнѣ естествененъ вопросъ, является ли это состояніе замиранія настоящимъ, абсолютнымъ покоемъ, или покой этотъ только кажущійся. Можно ли сравнивать сѣмя съ заведеннымъ часовымъ механизмомъ, не работающимъ лишь потому, что не пущенъ въ ходъ маятникъ? Или, быть можетъ, покой такого сѣмени лишь относительный, и въ клѣткахъ его все же разыгрывается рядъ жизненныхъ явленій, отличающихся лишь такой слабой интенсивностью, что они ускользаютъ отъ вниманія? Посмотримъ, прежде всего, какъ обстоитъ дѣло съ дыханіемъ сѣмянъ, т. е. съ тѣмъ процессомъ, который является необходимымъ выраженіемъ жизнедѣятельности активно развивающагося растенія. Дышать ли и сухія сѣмена, хотя бы и въ значительно уменьшенномъ, пониженномъ масштабѣ? Опыты Кольквитца<sup>52)</sup>, воспроизведенные съ зерновками ячменя, даютъ яркую картину зависимости энергіи дыханія отъ содержанія воды въ сѣменахъ: такъ, килограммъ ячменя выдѣлялъ въ теченіе сутокъ (при комнатной температурѣ):

при содержаніи воды въ %

углекислоты въ mgr.

19—20

3.59

14—15

1.40

10—12

0.35.

Въ свѣжемъ, только что собранномъ съ поля ячменѣ содержится какъ разъ 20% влаги, а 10—12% остается въ воздушно-сухихъ сѣменахъ; приведенныя цифры ясно показываютъ, какъ быстро падаетъ вмѣстѣ съ высыханіемъ и энергія дыханія сѣмянъ, спускаясь у воздушно-сухого матеріала до такихъ величинъ, которыя, практически, могутъ быть приравнены нулю; дѣйствительно, при такомъ темпѣ сѣмена теряютъ въ процессѣ дыханія одну сотую своего первоначальнаго вѣса (1%) примѣрно черезъ 100 лѣтъ (сравни данныя на

<sup>51)</sup> Ewert 1907. Die Parthenokarpie. Berlin. 1910. Landw. Jahrb. 39, 463. Müller-Thurgau 1908. Landw. Jahrb. d. Schweiz. Tischler. 1912 Jahrb. wiss. Bot. 52, 1.

<sup>52)</sup> Kolkwitz 1901. Ber. Bot. Ges. 19, 225.



стр. 312). Правда, удастся увеличить количества углекислоты, выдѣляемой сѣменами при дыханіи, если повысить температуру; при 50° Кольквитцъ получалъ уже 15 mgr. CO<sup>2</sup> отъ килограмма сѣмянъ съ содержаніемъ воды въ 10—12%. И, тѣмъ не менѣе, мы едва ли ошибемся, если придемъ, на основаніи опытовъ Кольквитца, къ заключенію, что наличность дыханія вовсе не является необходимой для сохраненія жизнениости, такъ какъ у многихъ сѣмянъ всхожесть можетъ сохраняться и послѣ еще гораздо далѣе идущаго высыхания. Изъ зерновокъ ячменя легко удалить почти всю воду, вплоть до послѣднихъ 1—3%, и какъ показываютъ опыты Шрёдера <sup>53)</sup>, такой высушенный ячмень, съ содержаніемъ воды, не превышающемъ 2%, отлично прорасталъ послѣ 11—12 недѣль пребыванія въ сухомъ состояніи.

Между тѣмъ у такихъ, доведенныхъ до предѣла высушиванія сѣмянъ, дыханіе, безъ сомнѣнія, настолько слабо, что ему уже нельзя приписывать какаго-либо физиологическаго значенія. Такимъ образомъ, основываясь на приведенныхъ выше опытахъ, а также на новѣйшихъ данныхъ Беккереля <sup>54)</sup> мы можемъ считать несомнѣннымъ, что дыханіе не является безусловно необходимымъ для поддержанія жизнеспособности, и что въ теченіе періода покоя можетъ наступить полоса безусловной физиологической бездѣятельности, вполне аналогичной съ тѣмъ состояніемъ, въ которомъ находится заведенный, но еще не пущенный въ ходъ часовой механизмъ. Можно ли обобщить этотъ фактъ на всѣ вообще высыхающія сѣмена, остается неизвѣстнымъ.

Сѣмена злаковъ, выносяція почти предѣльное высыханіе, сохраняютъ всхожесть лишь въ теченіе ограниченнаго числа лѣтъ; сравнительно рѣдкія исключенія представляютъ сѣмена, сохраняющія всхожесть въ теченіе 50 или болѣе лѣтъ. Съ чѣмъ связана эта, наступающая, въ концѣ концовъ, потеря всхожести, ближе не извѣстно; но если вспомнить, что установлена наличность постепеннаго измѣненія въ составѣ запасныхъ бѣлковыхъ веществъ въ покоящихся сѣменахъ, выражающаяся, на примѣръ, въ уменьшеніи ихъ растворимости, станетъ вполне допустимымъ, что со временемъ наступаютъ измѣненія и въ специфическихъ составныхъ матеріалахъ протоплазмы, измѣненія, приводяція къ потерѣ ими ихъ функциональныхъ свойствъ. Нужно считать, во всякомъ случаѣ, совершенно исключеннымъ предположеніе, что смерть покоящихся сѣмянъ является результатомъ полнаго израсходованія на процессы дыханія всего запаснаго матеріала.

Между тѣмъ какъ у однихъ сѣмянъ способность къ прорастанію проявляется при благоприятныхъ внѣшнихъ условіяхъ тотчасъ же послѣ ихъ созрѣванія, у другихъ необходимымъ звеномъ является наличность періода покоя.—Такъ, на примѣръ, по Киницу <sup>55)</sup> сѣмена ясени, бе-

<sup>53)</sup> Schröder 1886. Unters. Tübingen, 2, 1.

<sup>54)</sup> P. Becquerel 1906. Compt. rendus, 143, 974.

<sup>55)</sup> Kienitz 1880. Bot. Cbl. 1, 33.



реста и кедра прорастаютъ лишь на слѣдующій годъ послѣ созрѣванія <sup>56)</sup>, у другихъ сѣмянъ <sup>57)</sup> эта способность прорасти индивидуально различна для каждаго отдѣльнаго сѣмени; такъ, напримѣръ, сѣмена *Euphorbia cyparissias* прорастаютъ въ теченіе 4—7 лѣтъ. Можно считать установленнымъ, что различія эти зависятъ, до извѣстной степени, отъ неодинаковой проницаемости сѣменной кожуры для воды, такъ что у различныхъ сѣмянъ съ различной скоростью проникаетъ внутрь необходимая для жизненныхъ процессовъ вода. Съ другой стороны, однако, извѣстны и такіа сѣмена, которыя, даже и въ насыщенномъ водою состояніи прорастаютъ лишь послѣ извѣтнаго періода покоя. Примѣромъ ихъ можетъ служить омела (*Viscum album*) <sup>58)</sup>. По Фишеру <sup>59)</sup> отказываются прорасти также и сѣмена многихъ водяныхъ растений, даже и въ томъ случаѣ, когда они лежатъ непосредственно въ водѣ; нужно думать, что въ послѣднемъ случаѣ импульсъ къ прорастанію дается химическими раздраженіями, приводящими извнѣ.

Нужно сказать еще нѣсколько словъ о растеніяхъ, образующихъ помимо сѣмянъ еще различные добавочные органы размноженія, вродѣ клубней, луковицъ и т. п.; едва ли можно сомнѣваться, что специфическія условія образованія цвѣточныхъ органовъ, а, слѣдовательно, и сѣмянъ, глубоко отличаются отъ условій, приводящихъ къ образованію почекъ размноженія. Впрочемъ, въ этой области мы знаемъ сравнительно еще очень немного; до сихъ поръ удалось лишь констатировать рядъ корреляцій, опредѣляющихъ соотношенія между обоими органами размноженія. Нерѣдко бываетъ, напримѣръ, что появляясь одновременно, цвѣты и почки размноженія какъ бы вступаютъ другъ съ другомъ въ конкуренцію и сѣмена завязываются лишь въ томъ случаѣ, когда формированіе почекъ окажется задержаннымъ <sup>60)</sup>. Особенный интересъ представляютъ тѣ случаи, когда вмѣсто цвѣточныхъ органовъ появляются почки размноженія, какъ, напримѣръ, у *Rosa bulbosa* и др.; путемъ воздѣйствія различныхъ внѣшнихъ факторовъ можно, какъ оказывается, вызывать или, наоборотъ, угнетать образованіе сѣмянъ и почекъ размноженія у этого растенія <sup>61)</sup>. Такъ, напримѣръ, замѣщеніе цвѣтовъ почками размноженія особенно часто встрѣчается въ условіяхъ арктической и высокогорной полосѣ.

Остановимся еще на біологическомъ значеніи процесса размноженія. Смыслъ размноженія совершенно ясенъ въ случаѣ низшихъ организмовъ, такъ какъ выгоды, проистекающія изъ образованія подвижныхъ зооспоръ или переносимыхъ воздушными теченіями крупинъ размноженія и покою-

<sup>56)</sup> О прорастаніи сѣмянъ ясени сравни также Lakoи 1911. Naturw. Ztschr. f. Forst u. Landwirtschaft. 9, 285.

<sup>57)</sup> A. Winkler 1883. Ber. Bot. Ges. 1, 452.

<sup>58)</sup> Heinricher 1912. Sitzungsberichte Wien. Akad. (I 121, 373.

<sup>59)</sup> Fischer 1907. Ber. Bot. Ges. 25, 108.

<sup>60)</sup> Сравни Sindemuth 1896. Ber. Bot. Ges. 14, 244.

<sup>61)</sup> Hunger 1887. Ueber eine vivipare Pflanze. Diss. Rostock. Schuster 1910. Flora 100, 213.



щихся споръ очевидны сами по себѣ. Вполнѣ понятенъ также смыслъ образованія плодовъ и сѣмянъ у высшихъ растений; имѣемъ ли мы дѣло съ организмомъ, образующимъ эти органы лишь однажды въ теченіе всей своей жизни, и отмирающимъ затѣмъ, или съ организмомъ, многократно, въ теченіе ряда лѣтъ формирующимъ органы размноженія, мы стоимъ передъ заботой организма не только о сохраненіи вида, но и о возможномъ его размноженіи. Всѣмъ вообще организованнымъ существамъ свойственно стремленіе къ возможно широкому расселенію, къ завоевыванію, такъ сказать, все новыхъ и новыхъ областей; стремленіе это настолько опредѣленно и характерно, что нерѣдко можетъ казаться, что цѣль всего существованія организованнаго существа состоитъ только въ томъ, чтобы сформировать потомство, оставить новое поколѣніе. Мы говоримъ „можетъ казаться“, такъ какъ нужно быть крайне осторожнымъ съ подобными вопросами о цѣляхъ и назначеніяхъ: они быстро приводятъ къ антропоморфизму; стоитъ сдѣлать еще шагъ дальше, и передъ нами станетъ вопросъ о конечныхъ цѣляхъ организмовъ вообще, вопросъ, на который наука не можетъ дать отвѣта.

Если, такимъ образомъ, біологическое значеніе органовъ размноженія для насъ, въ общемъ и цѣломъ, и оказывается понятнымъ, сравнительно неясными, нужно сознаться, остаются причины появленія различныхъ родовъ и способовъ размноженія. Съ нашей точки зрѣнія, всѣ вообще органы размноженія выполняютъ одно и то же, общее для нихъ назначеніе и существуетъ не мало организмовъ, размножающихся исключительно однимъ какимъ либо образомъ.

Мы видѣли, такимъ образомъ, что циклъ развитія высшаго растенія оказывается, въ природныхъ условіяхъ, заключеннымъ въ сравнительно узкія границы; у каждаго отдѣльнаго вида длительность этого цикла можетъ быть крайне разнообразна. Есть растенія, вродѣ *Stellaria media*, *Senecio vulgaris* и др., которыя въ нѣсколько мѣсяцевъ проходятъ весь циклъ своего развитія, начиная съ прорастанія сѣмени и кончая созрѣваніемъ новыхъ сѣмянъ, способныхъ тотчасъ же прорасти; у нихъ возможно безостановочное появленіе другъ за другомъ ряда поколѣній въ теченіе одного календарнаго года, внѣ зависимости отъ времени года. Образовавъ опредѣленное количество сѣмянъ, растеніе отмираетъ; на новомъ формирующемся изъ сѣмянъ поколѣніи лежитъ задача дальнѣйшаго сохраненія даннаго растительнаго типа. Сравнительно близки къ этимъ растеніямъ, но уже болѣе зависимы отъ смѣны времени года многочисленныя „однолѣтники“; къ нимъ же близки и другія, образующія плоды лишь однажды въ теченіе всей своей жизни растенія (такъ называемыя монокарпическія растенія), у которыхъ образованію сѣмянъ предшествуетъ двух- или многолѣтняя стадія чисто вегетативнаго роста, расчлененнаго или нѣтъ на отдѣльные періоды промежутками относительнаго покоя. Весьма возможно, что у всѣхъ этихъ растеній образованіе плодовъ влечетъ за собой отмирание вегетативныхъ органовъ, такъ какъ удастся значительно удлинить общую продолжительность ихъ жизни, препятствуя образованію сѣмянъ. Извѣстный противовѣсъ



этимъ растеніямъ составляютъ тѣ растительные организмы, прототипомъ которыхъ являются наши деревья, которыя многократно плодоносятъ въ теченіе своей жизни и у которыхъ, слѣдовательно, индивидуальное существованіе каждаго отдѣльнаго экземпляра не прекращается вмѣстѣ съ образованіемъ сѣмянъ. У всѣхъ такихъ многолѣтнихъ типовъ, наряду съ періодичностью, связанной съ временами года, ярво выступаетъ и другая, о которой мы будемъ говорить лишь по отношенію къ нашимъ древеснымъ растеніямъ. Всякое дерево въ началѣ своего развитія оказывается въ значительно меньшей степени способнымъ къ развитію, чѣмъ какой нибудь однолѣтникъ; затѣмъ оно начинаетъ понемногу „крѣпнуть“ и ходъ его наростанія въ длину и утолщенія становятся все быстрее, увеличиваются даже размѣры элементовъ, изъ которыхъ состоитъ его древесина; съ извѣстнымъ возрастомъ достигается, наконецъ, максимумъ этихъ процессовъ, а затѣмъ съ такой же желѣзной необходимостью начинается движеніе уже по „спускающейся внизъ“ вѣтви кривой развитія, заканчивающейся, въ концѣ концовъ, смертью, послѣ того какъ многолѣтняя дѣятельность дерева обусловила путемъ образованія сѣмянъ возможность сохраненія вида. Но уже задолго до отмиранія всего индивида начинаютъ отмирать отдѣльныя его части. Такъ, сбрасываются листовые органы, функционировавшіе въ теченіе одного или нѣсколькихъ лѣтъ (сравни стр. 590). Какъ и листья, сбрасываются иногда и цѣлыя вѣтви; въ другихъ случаяхъ онѣ отмираютъ, оставаясь въ связи съ стволомъ и мало по малу разрушаются на самомъ мѣстѣ ихъ появленія. Процессъ отмиранія распространяется и на всѣ старыя части ствола: периферическія ткани коры превращаются въ корку и спадаютъ, или образуютъ защитный покровъ для остальныхъ, остающихся жизнедѣтельными, частей; въ центрѣ ствола совершается превращеніе древесины въ такъ называемое „ядро“, сопровождающееся отмираніемъ всѣхъ еще сохранившихъ жизнность элементовъ древесины. Въ концѣ концовъ, у стараго дерева остаются живыми лишь точки роста, какъ верхушечныя, такъ и промежуточныя, равно какъ и наиболѣе молодые продукты ихъ образовательной работы. Мы видимъ, такимъ образомъ, что всякая клѣтка, потерявшая свой эмбриональный характеръ, неминуемо подпадаетъ, черезъ болѣе или меньшій промежутокъ времени, смерти, если только не наступитъ превращенія ея снова въ эмбриональное состояніе подъ воздѣйствіемъ тѣхъ импульсовъ, о которыхъ была рѣчь въ XXVI главѣ. Условія сохраненія эмбриональнаго состоянія или возвращенія къ нему цѣликомъ зависятъ отъ соотношеній между данной клѣткой и всѣмъ организмомъ въ его цѣломъ или его частями; въ экономіи организма намѣчается, такимъ образомъ, сохраненіе жизнности за одними элементами и неизбѣжное отмираніе другихъ. Впрочемъ, это приложимо не ко всякому организму; тамъ, гдѣ нѣтъ дифференцировки на эмбриональныя и соматическія клѣтки, какъ у однолѣтнихъ, нѣтъ и предназначенныхъ заранѣе къ смерти клѣточныхъ индивидовъ и всѣ клѣтки остаются живыми, пока внѣшнія случайности не вызовутъ ихъ



гибели<sup>62)</sup>. Но и за эмбриональными клетками сохраняется ихъ жизнеспособность лишь постольку, поскольку онѣ жизнѣдѣтельны, пока онѣ растутъ и дѣлятся; въ условіяхъ вынужденной бездѣтельности онѣ быстрѣе, или медленнѣе, но во всякомъ случаѣ неизбежно отмираютъ. Мы видѣли уже выше, что покоящаяся плазма можетъ оставаться въ сѣменахъ и подобныхъ имъ образованіяхъ способной къ дальнѣйшему развитію въ теченіе долгихъ, но далеко не безпредѣльныхъ періодовъ времени; отмираніе активныхъ точекъ роста, задержанныхъ въ развитіи, наступаетъ уже гораздо быстрѣе; такъ, напримѣръ, кончики корня, залитые въ гипсъ, отмирали въ опытахъ Пфеффера<sup>63)</sup> уже по истеченіи 10 недѣль.

## ГЛАВА XXIX.

### Образованіе помѣсей и наследственность<sup>1)</sup>.

Въ процессѣ размноженія,—какъ половомъ, такъ и бесполомъ,—образуются новыя молодыя особи, всѣмъ своимъ обликомъ схожія съ организмами, отъ которыхъ они произошли. Обычно говорить, что они „унаследовали“ отъ родителей ихъ отличительныя свойства, иначе говори и въ мірѣ растений, какъ и въ мірѣ организмовъ признается наличность „наследственности“. Способность организмовъ передавать по наследству свои свойства является общеизвѣстнымъ фактомъ, но представленія о немъ далеко не отличаются опредѣленностью. Въ простѣйшемъ случаѣ размноженія, именно при дѣленіи клетки на двое, кажется само собою разумѣющимся, что обоимъ дочернимъ организмамъ оказываются присущими тѣ же самыя свойства, которыя принадлежали и материнской клеткѣ; при дѣленіи клетки спирогиры (*Spirogyra*), напримѣръ, можно отчетливо

<sup>62)</sup> Какъ кажется, у нѣкоторыхъ грибовъ, вродѣ *Aspergillus*, соматическія клетки обладаютъ лишь необыкновенно сокращенной продолжительностью жизни въ 4—5 дней. Наряду съ ускореніемъ отмиранія грибка въ условіяхъ недостатка кислорода и накопленія продуктовъ обмена, гибель его клетокъ идетъ быстрымъ темпомъ въ зависимости уже отъ внутреннихъ, автономныхъ отъ вѣшнихъ факторовъ, причинъ (Pantanelli 1904. *Jahrb. wiss. Bot.*, 40, 303. Köhler 1907. *Flora* 97, 216).

<sup>63)</sup> Pfeffer 1893. *Druck u. Arbeitsleistung* стр. 356 (Abb. K. Ges. Leipzig. 20).

<sup>1)</sup> Фактическій матеріалъ въ области наследственности необыкновенно возросъ со времени перваго изданія этой книги. Тѣмъ не менѣе, мы приведемъ здѣсь лишь наиболѣе важныя и любопытныя примѣры, въ виду того, что въ самыя послѣдніе годы появился рядъ великолѣпныхъ сводовъ, касающихся затронутыхъ рѣ этой главѣ вопросовъ (Coggrens 1912. *Die neueren Vererbungsgesetze*. Berlin. Корренсъ. Новые законы наследственности. Москва. Johannsen 1909. *Elemente der exakt. Erblchtheitslehre*. Jena. E. Vauq 1911. *Einführung in d. exp. Vererbungslehre*. Гольдшмидтъ. Основы ученія о наследственности, 1913. Спб.). Подробный указатель литературы интересующіеся найдутъ опять таки въ этихъ книгахъ.



установить распределеіе протоплазмы, ядра и хлоропластовъ на два отдѣльныхъ участка, разрастающихся затѣмъ вполне самостоятельно. Если бы, при этомъ, у нихъ стали появляться свойства, не присущія материнской клѣткѣ, то такой фактъ представилъ бы, безъ сомнѣнія, гораздо больше затрудненія для объясненія и былъ бы, съ перваго взгляда, гораздо болѣе неожиданнымъ, чѣмъ обычное повтореніе каждой новой клѣткой всѣхъ, до мельчайшихъ подробностей, свойствъ материнской клѣтки. Подобные случаи прямой передачи свойствъ отъ клѣтки къ клѣткѣ мы, удобства ради, совершенно устранимъ изъ нашего знакомства съ явленіями собственно наслѣдственности. Мы условимся подъ явленіями настоящей передачи по наслѣдству свойствъ понимать лишь тѣ процессы, которые развертываются у сравнительно болѣе сложныхъ растений, начиная, напримѣръ, съ шляпныхъ грибовъ или мховъ, у которыхъ формируются спеціальныя клѣтки (споры), способныя при дальнѣйшемъ развитіи проходить рядъ дифференцировокъ, приводящихъ развивающееся изъ нихъ растеніе къ полному, во всѣхъ его частяхъ, подобію съ материнскимъ. Такая же передача по наслѣдству свойствъ осуществляется, конечно, и тогда, когда изъ искусственно выдѣленной изъ слоевища печеночнаго мха обыкновенной вегетативной клѣтки формируется путемъ регенераціи новое, уже вполне цѣлостное во всѣхъ своихъ частяхъ, слоевище. У этихъ клѣтокъ, будетъ ли это споры или вегетативныя клѣтки, нѣтъ еще, конечно, всѣхъ свойствъ материнскаго растенія; имъ присуща лишь способность выявить эти свойства при наступленіи благоприятныхъ внѣшнихъ условий. Въ этихъ клѣткахъ должно присутствовать что то такое, что обуславливаетъ появленіе у развивающагося потомства признаковъ, характерныхъ для материнскаго растенія. Это „что-то“ мы называемъ зачаткомъ признака; присутствіе его обусловило появленіе этого признака у материнскаго растенія, получившаго его отъ предыдущаго поколѣнія и т. д.<sup>2)</sup>

О природѣ этихъ зачатковъ мы не знаемъ рѣшительно ничего. Въ длинномъ рядѣ изслѣдованій<sup>3)</sup> выставляется не безъ основанія утвержденіе, что всѣ эти зачатки локализованы въ клѣточномъ ядрѣ и что носителями ихъ являются, по всей вѣроятности, хромозомы. Въ нашу задачу не входитъ знакомство съ этой литературой, въ которой наряду съ широкими спекуляціями можно встрѣтить и выдающіяся экспериментальныя работы.—Еще меньше, чѣмъ о природѣ самихъ зачатковъ знаемъ мы о томъ механизмѣ, который обуславливаетъ ихъ выявленіе или, наоборотъ, препятствуетъ проявленію ихъ, о регулятивныхъ процессахъ, приводящихъ къ тому, что опредѣленныя клѣтки или органы, потенциально способные къ ряду разнообразнѣйшихъ превращеній, на самомъ дѣлѣ развиваются лишь въ одномъ вполне опредѣленномъ направленіи.

<sup>2)</sup> Coggens, 1912, цитировано въ сноску 1.

<sup>3)</sup> Сводку смотри, напримѣръ, у V. Haesker'a 1911. Allgemeine Vererbungsehre. Braunschweig.



Нѣтъ сомнѣнія, что явленія передачи по наслѣдству свойствъ еще значительно усложняются при процессѣ полового размноженія. Необходимо и здѣсь принимать наличность ряда зачатковъ, заложенныхъ въ половыхъ клѣткахъ. Можно показать, однако, съ полной очевидностью, что зачатки эти присущи не только одной яйцеклѣткѣ, но содержатся и въ мужскихъ клѣткахъ — сперматозоидахъ. Такимъ образомъ, въ оплодотворенной яйцеклѣткѣ оказываются зачатки обѣихъ половыхъ клѣтокъ, иначе говоря, двойное число зачатковъ и, тѣмъ не менѣе, изъ нея образуется одинъ лишь организмъ. Будетъ ли онъ нести на себѣ признаки отцовскаго организма, или материнскаго, или, быть можетъ, явится чѣмъ то среднимъ между обоими? Чтобы отвѣтить на этотъ вопросъ, необходимо сочетать половымъ путемъ („скрестить“) двѣ особи, рѣзко расходящіяся какимъ либо виѣшнимъ признакомъ. Однако, подобные опыты принадлежатъ къ числу далеко не легкихъ, такъ какъ индивидуальныя признака у растений обыкновенно не отличаются рѣзкостью и опредѣленностью. Поэтому приходится сдѣлать шагъ дальше и изучать скрещиваніе между различными типами (расами, разновидностями, видами), отличающимися другъ отъ друга уже легче замѣтными и опредѣленными признаками. Такимъ скрещиваніямъ посвящена обширная литература. Мы будемъ исходить отъ растительныхъ типовъ, какъ отъ опредѣленныхъ заданій, интересуясь въ настоящемъ изложеніи лишь результатами ихъ скрещиванія, приводящаго къ появленію помѣсей (гибридовъ).

Первую садовую помѣсь, насколько извѣстно, получилъ въ 1717 г. англичанинъ Тома Ферчайльдъ, опыливъ пылью турецкой гвоздики (*Dianthus barbatus*) рыльце цвѣтка гвоздики голландской (*D. Caryophyllus*). Изъ людей науки первымъ выступилъ на этомъ поприщѣ Линней, выведя впервые помѣсь изъ *Tragopogon pratensis* ♀ и *porrifolius* ♂; Кёльрейтеръ<sup>4)</sup> занимался скрещиваніемъ уже въ широкомъ масштабѣ и въ теченіе длиннаго ряда лѣтъ. Для него помѣси представляли особый интересъ, потому что въ нихъ онъ видѣлъ возможность прочно обосновать наличность половъ въ растительномъ мірѣ, подвергавшуюся въ его время нерѣдко сомнѣнію. Первая помѣсь, полученная имъ, именно *Nicotiana rustica* ♀ × *N. paniculata* ♂ дала свои первые цвѣты въ теченіе лѣта 1761 года. Съ того времени получено безчисленное количество помѣсей, цѣнныхъ съ научной или практической, садоводственной точекъ зрѣнія; немало найдено и дикорастущихъ. Все громадное количество фактическаго матеріала, сведенное воедино въ 1881 году Фокке<sup>5)</sup> не привело, однако, къ установленію какихъ либо опредѣленныхъ закономерностей, Ихъ удалось найти лишь тогда, когда, идя по пути, намѣченному Гр. Менделемъ<sup>6)</sup>, начали планомѣрную ра-

<sup>4)</sup> Koelreuter 1761—1766. Vorl. Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betr. Versuche und Beobachtungen. Leipzig. (Ostwalds Klassiker, № 41, 1893).

<sup>5)</sup> Focke 1881. Die Pflanzenmischlinge. Berlin.

<sup>6)</sup> Gregor Mendel 1866 и 1870 въ Ostwald's Klassiker № 121 (1901).



боту со скрещиваніемъ возможно близко стоящихъ другъ къ другу типовъ, подвергая статистическому обследованію все потомство скрещенныхъ индивидовъ. На почти уже совершенно забытые, обширные опыты Менделя обратили почти одновременно въ 1900 г. вниманіе Де Фризъ, Корренсъ и Чермакъ <sup>7)</sup>, блестяще подтвердивъ своими изслѣдованіями главнѣйшіе выводы этого гениальнаго ученаго. Съ того времени изученіе законовъ наследственности шло поразительно быстрымъ темпомъ. Создалась цѣлая новая наука, являющаяся соединительнымъ звеномъ между зоологіей и ботаникой. Ближайшее знакомство съ ея результатами доступно лишь узкому кругу специалистовъ и поэтому мы ограничимся общимъ очеркомъ, придерживаясь, главнымъ образомъ, тѣхъ сводокъ, которыя дали Корренсъ (1912) и Бауръ (1912).

Моногибриды. Чтобы познакомиться со скрещиваніемъ двухъ типовъ, отличающихся какимъ либо однимъ признакомъ, какъ, напримеръ, окраской вѣнчика, возьмемъ случай образованія помѣси между *Mirabilis Jalapa alba* и *rosea*. У первой разновидности цвѣты чисто бѣлые, у второй интенсивно окрашенные въ розово-красный цвѣтъ; пигментация у *rosea* не ограничивается лишь вѣнчикомъ цвѣтка, но замѣтна и на другихъ его частяхъ и даже на стеблевыхъ частяхъ растенія, между тѣмъ какъ у разновидности *alba* красного пигмента нигдѣ и никогда не бываетъ. Въ условіяхъ строгаго самоопыленія бѣлая раса даетъ исключительное бѣлое же потомство и такое однообразіе и постоянство показываетъ и потомство красной разновидности. Помѣсь же, полученная скрещиваніемъ этихъ двухъ расъ, уже обладаетъ другими признаками, именно образуетъ свѣтло-розовые цвѣты, безразлично при этомъ, въ какомъ направленіи было произведено скрещиваніе, т. е. была ли взята пыльца отъ *alba* или отъ *rosea*. Для краткости мы будемъ называть цвѣты одного изъ родителей „красными“, цвѣты же помѣси—розовыми. Вся безъ исключенія первая генерация помѣси—ее принято обозначать буквою  $F_1$  (Filialgeneration), между тѣмъ какъ родителей отмѣчаютъ буквою  $P$  (Parentalgeneration) — оказывается совершенно однообразной. Если теперь предпринять самоопыленіе цвѣтовъ этой генерации, получится богатый сборъ сѣмянъ, развивающихся въ растенія второй генерации ( $F_2$ ), уже не однообразныя по своимъ вѣшнимъ признакамъ, т. е. не розовыя, а распадающіяся на три отличныя другъ отъ друга формы: наряду съ розовоцвѣтушими экземплярами оказываются и чисто-красные и чисто-бѣлые цвѣты, свойственные исходнымъ родительскимъ формамъ.

У части особой третьяго поколѣнія выступаютъ, такимъ образомъ, свойства перваго, исходнаго; говорятъ тогда, что помѣсь расщепляется или „менделируетъ“, подчеркивая этимъ важность открытія Менделя, впервые изучившаго эти особенности гибридовъ и давашаго даже, до извѣстной степени, и объясненіе этому явленію. Ра-

<sup>7)</sup> Tschermak 1900. Zeitschr. landw. Versuchswesen in Oesterreich. de Vries 1900. Ber. Bot. Ges. 18, 83. Correns 1900. Ber. Bot. Ges. 18, 158.



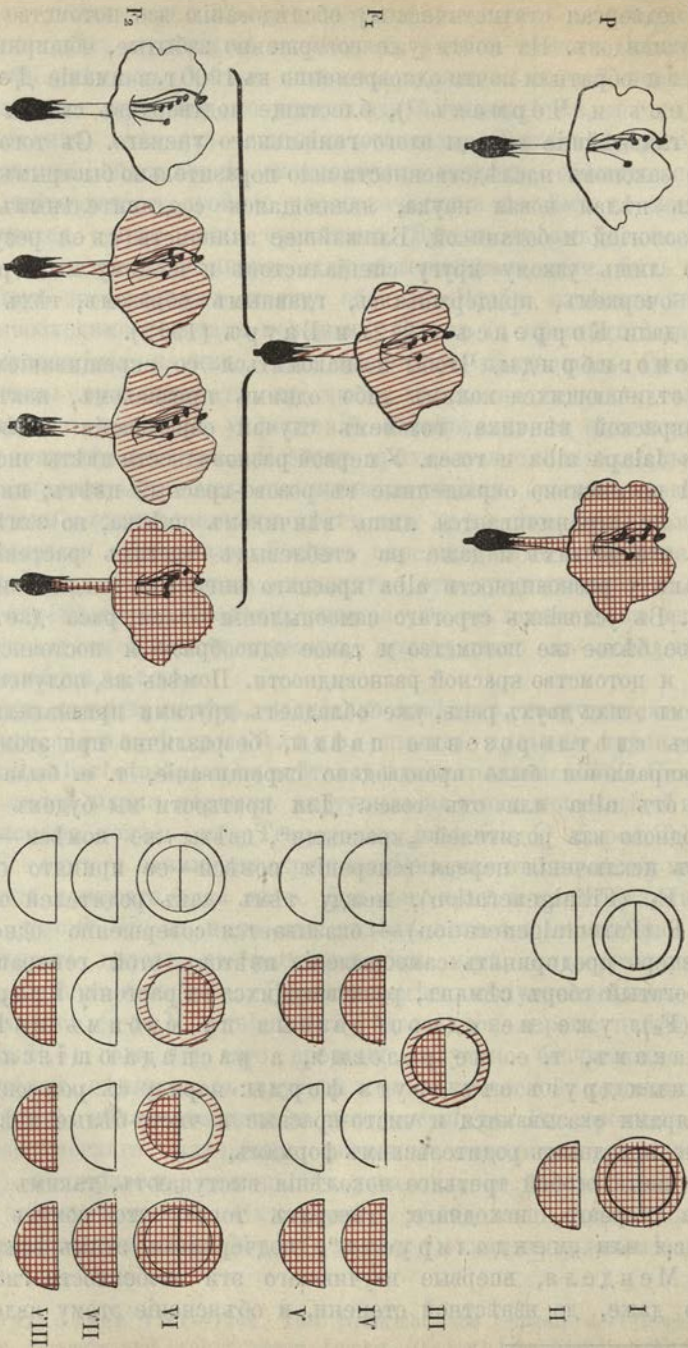


Рис. 115. Пурпурный *Mirabilis*. Схема по Корренсу.



зобратъся въ немъ онъ смогъ лишь тогда, когда перешелъ къ установленію численныхъ соотношеній, въ которыхъ получались при скрещиваніяхъ различно окрашенныя разновидности. Въ нашемъ частномъ случаѣ для гибридовъ Jalapa въ генерациі F<sub>2</sub> оказывается 50% свѣтлорозовыхъ особей, 25% бѣлыхъ и 25% темно-розовыхъ.

Если изойти изъ особей этой генерациі для полученія, путемъ строгаго самоопыленія, дальнѣйшаго поколѣнія (F<sub>3</sub>), окажется, что всѣ три типа ея даютъ безусловно различныхъ потомковъ. Особи съ бѣлыми и красными цвѣтами даютъ начало организмамъ исключительно лишь съ бѣлыми или соответственно красными цвѣтами; это значитъ, что бѣлыя и красныя формы поколѣнія F<sub>2</sub> уже не являются настоящими гибридами: при расщепленіи признаковъ на ихъ долю достались прародительскія свойства уже въ чистомъ видѣ. Въ такомъ положеніи оказывается 25 + 25 процентовъ, т. е. половина всѣхъ особей поколѣнія F<sub>2</sub>; другая же половина представляетъ собой гибридные особи и въ слѣдующемъ (F<sub>3</sub>) поколѣннн снова расщепляется, давая вновь 25% бѣлыхъ, 25% красныхъ и 50% свѣтлорозовыхъ формъ. И такъ дѣло идетъ и дальше: расщепленіе повторяется въ прежнихъ соотношеніяхъ и въ дальнѣйшихъ поколѣніяхъ. Предположимъ, что каждое растеніе дастъ начало только четыремъ потомкамъ; тогда численныя соотношенія между особями съ бѣлыми, красными и розовыми цвѣтами выразятся слѣдующей табличкой:

I поколѣніе F <sub>1</sub>	II поколѣніе F <sub>2</sub>	III поколѣніе F <sub>3</sub>	IV поколѣніе F <sub>4</sub>	V поколѣніе F <sub>5</sub>	
1 розовая особь	1 бѣлая	→ 4 бѣлыхъ	→ 16 бѣлыхъ	→ 64 бѣлыхъ	
		→ 2 бѣлыхъ	→ 8 бѣлыхъ	→ 32 бѣлыхъ	
	2 розовыхъ	→ 4 розовыхъ	→ 4 бѣлыхъ	→ 16 бѣлыхъ	→ 8 бѣлыхъ
			→ 8 розовыхъ	→ 16 розовыхъ	→ 16 розовыхъ
		→ 2 красныхъ	→ 8 красныхъ	→ 32 красныхъ	→ 8 красныхъ
1 красная	→ 4 красныхъ	→ 16 красныхъ	→ 64 красныхъ	→ 32 красныхъ	

Бросается въ глаза, что, по мѣрѣ нарастанія числа поколѣній, чистыя формы, вернувшіяся къ родительскому типу, все больше и больше начинаютъ преобладать надъ формами гибридными. Иначе говоря, при осуществленіи самоопыленія получившаяся однажды помѣсь должна будетъ въ короткое время практически исчезнуть, отойти на задній планъ, если, разумѣется, жизнеспособность помѣсей и чистыхъ формъ окажется одинаковой.

Чтобы подойти къ объясненію этихъ замѣчательныхъ явленій, необходимо принять наличность въ зародышевыхъ клѣткахъ особыхъ „зачатковъ“; тогда намъ придется предположить, что зародышевыя клѣтки *Mirabilis Jalapa rosea* обладаютъ, будутъ ли то женскія или мужскія клѣтки, исключительно лишь „красными“ зачатками, обуслслови-



вающими появленіе красной окраски цвѣтовъ, между тѣмъ какъ въ зародышевыхъ клѣткахъ бѣлой разновидности имѣются исключительно одни „бѣлые“ зачатки <sup>8)</sup>). При гибридномъ слияніи такихъ зародышевыхъ клѣтокъ получается оплодотворенная яйцеклѣтка съ обоими зачатками, опредѣляющими и красный, и бѣлый цвѣтъ вѣнчика; оба они передаются путемъ дѣленія клѣтокъ всѣмъ безъ исключенія клѣткамъ при вегетативномъ размноженіи перваго гибриднаго поколѣнія ( $F_1$ ). Вполнѣ понятно, что окраска цвѣтовъ такой помѣси не можетъ быть такой же интенсивной, какъ у краснаго его родителя, такъ какъ „красный“ зачатокъ оказывается въ клѣткахъ ея въ единственномъ числѣ, между тѣмъ какъ въ исходной формѣ *rosea* онъ былъ въ двойномъ количествѣ. При образованіи зародышевыхъ клѣтокъ у помѣси, по всей вѣроятности при редуцированномъ процессѣ дѣленія ядра, необходимо предшествующемъ, съ одной стороны, образованію яйцеклѣтокъ, а, съ другой и мужскихъ сѣменныхъ клѣтокъ, зачатки эти раздѣляются такимъ образомъ, что половина половыхъ клѣтокъ, все равно женскихъ или мужскихъ, получаетъ одни красные зачатки, а другая половина — одни бѣлые. Такимъ образомъ, половыя клѣтки уже перваго гибриднаго поколѣнія ( $F_1$ ) вернулись къ типу половыхъ клѣтокъ родительскихъ организмовъ; скрещиваніе ихъ, очевидно, можетъ привести къ двумъ различнымъ комбинаціямъ; сливаться могутъ или одинаковые по зачаткамъ, или различныя половыя клѣтки. Такъ какъ количество клѣтокъ обоихъ типовъ—краснаго и бѣлаго—образующихся на растеніи, должно быть примѣрно одинаково, вѣроятность слиянія однотипнаго будетъ столь же велика, какъ и вѣроятность разнотипнаго сочетанія половыхъ зачатковъ. Иначе говоря, во второмъ гибридномъ поколѣніи ( $F_2$ ) и нужно ожидать, какъ и было на дѣлѣ найдено Менделемъ, — 50 процентовъ гибридныхъ формъ и 50% формъ чисто однотипныхъ. Въ послѣднемъ случаѣ мы должны опять-таки предположить одинаковое вѣроятіе встрѣчи двухъ бѣлыхъ зачатковъ или двухъ красныхъ и соответственно этому и получаемъ 25% бѣлыхъ формъ и 25% формъ съ красными цвѣтами. Всѣ эти численныя соотношенія, какъ и всѣ данныя, выражающія возможность осуществленія тѣхъ или иныхъ явленій, выступаютъ достаточно рельефно лишь при достаточно большемъ числѣ опытныхъ данныхъ.

Приведемъ еще, для поясненія процесса Менделевскаго расщепленія помѣсей, схему, введенную Корренсомъ. На рис. 115 полными кружками изображены растенія *Mirabilis Jalapa*, причемъ цвѣтъ ихъ ободка указываетъ на бѣлую, красную или розовую окраску ихъ цвѣтовъ (красный цвѣтъ изображенъ перекрестной красной штриховкой, а розовый—красной же, но косою штриховкой); два полукруга внутри ободковъ представляютъ собою зародышевыя клѣтки съ зачатками исключительно лишь красной и бѣлой окрасокъ. Изъ такихъ зародышевыхъ

<sup>8)</sup> Мы не станемъ здѣсь останавливаться на теоріи такъ называемаго присутствія и отсутствія признаковъ (Presence—Absence—Theorie). Сравни, напримѣръ, Вагг. Vererbungslehre.



клеток образовалось поколение Р и на нем вновь образуются такие же зародышевые клетки. Если же, путем слияния белой зародышевой клетки с клеткой красной разновидности, образуется гибридное поколение F<sub>1</sub>,

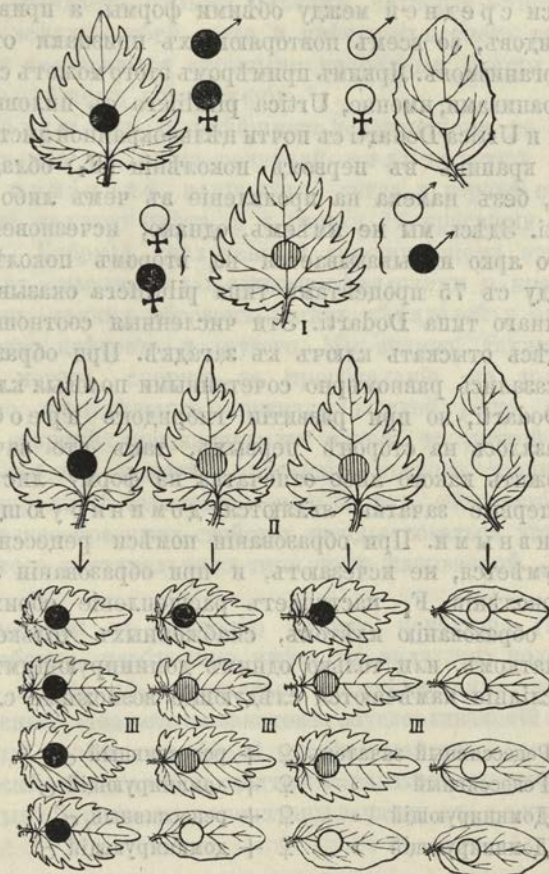


Рис. 116. Помеси *Urtica pilulifera* (наверху слева) с *Urtica Dodarti* (наверху справа). I. Первое поколение, представляющее, несмотря на смешанную природу (серый щиток) полное сходство с доминирующей *Urtica pilulifera*. Половые клетки этой помеси, расщепившись на „белая“ и „черная“, дают во втором поколении (II) на одну особь чистой и константной *pilulifera* (слева, черной щиток) одну особь чистой *Dodarti* (справа, белой щиток) и две смешанных особи. В третьем (III) поколении потомство справа и слева остается постоянным, а средние формы, представляющие собой помеси, продолжают менделировать. По опытам Корренса, схема Нолля.

в клетках его оказываются и красный, и белый зачатки, окраска же его цветка будет розовой. Это поколение образует два различных типа зародышевых клеток, представленных в рядах IV и V, из слияния которых и получают четыре различных формы второго гиб-



риднаго поколѣнія ( $F_2$  — VI рядъ). Въ слѣдующихъ двухъ рядахъ VII и VIII изображены зародышевыя кѣтки, образуемыя особями этого второго поколѣнія гибридовъ.

Въ нѣкоторыхъ случаяхъ, далеко не часто, впрочемъ, встрѣчающихся, оказывается, что сочетание различныхъ признаковъ родителей не даетъ въ помѣси средней между обѣими формы, а приводитъ къ образованію гибридовъ, во всемъ повторяющихъ признаки отцовскаго или материнскаго организмовъ. Яркимъ примѣромъ этого можетъ служить помѣсь между двумя крапивами, именно, *Urtica pilulifera* съ пиловидно зубренными листьями и *Urtica Dodarti* съ почти цѣльнокрайной листвою (рис. 116). Помѣсь этихъ крапивъ въ первомъ поколѣніи ( $F_1$ ) обладаетъ листвою типа *pilulifera*, безъ намека на проявленіе въ чемъ либо формы, отвѣчающей *Dodarti*. Здѣсь мы не имѣемъ, однако, исчезновенія зачатковъ этой формы, что ярко и выказывается на второмъ поколѣніи ( $F_2$ ), въ которомъ, наряду съ 75 процентами типа *pilulifera* оказывается 25 процентовъ первичнаго типа *Dodarti*. Эти численныя соотношенія позволяютъ намъ и здѣсь отыскать ключъ къ загадкѣ. При образованіи первой помѣси ( $F_1$ ) оказались равномерно сочетанными половыя кѣтки *pilulifera* съ кѣтками *Dodarti*, но при развитіи гибридовъ преобладающее значеніе оказалось на сторонѣ первыхъ, такъ что зачатки *Dodarti* не смогли положить какого либо отпечатка на форму листвы. Принято говорить, что первые зачатки являются доминирующими, а вторые — рецессивными. При образованіи помѣси рецессивные зачатки, само собой разумѣется, не исчезаютъ, и при образованіи зародышевыхъ кѣтокъ на поколѣніи  $F_1$  наступаетъ расщепленіе обоихъ зачатковъ, приводящее къ образованію кѣтокъ, снабженныхъ только однимъ рецессивнымъ зачаткомъ, или только однимъ доминирующимъ. При дальнѣйшемъ ихъ сліяніи намѣчаются слѣдующіе возможные случаи:

Рецессивный зачатокъ	♀	+	рецессивный	♂
Рецессивный	»	♀	+ доминирующій	♂
Доминирующій	»	♀	+ рецессивный	♂
Доминирующій	»	♀	+ доминирующій	♂

Иначе говоря, въ четверти (25%) всѣхъ возможныхъ сочетаній кѣтки съ рецессивными зачатками сочетаются съ рецессивными же; результатомъ такого сочетанія получится чистый исходный типъ, въ данномъ случаѣ *Urtica Dodarti*. Далѣе, 25% всѣхъ случаевъ падаетъ на сочетанія доминирующихъ зачатковъ съ доминирующими же, дающими чистый типъ *pilulifera*. Въ 50% всѣхъ случаевъ сочетаній образуются, какъ и для *Mirabilis Jalapa*, опять таки гибридные сочетанія, не выдающія, однако, ничѣмъ своего гибриднаго происхожденія, такъ какъ признаки, свойственныя *pilulifera*, оказываются доминирующими; лишь при дальнѣйшемъ расщепленіи въ третьемъ поколѣніи ( $F_3$ ), приводящемъ къ тѣмъ же численнымъ соотношеніямъ 25:75, становится яснымъ, что и здѣсь мы имѣемъ дѣло съ гибридомъ. Совершенно такія же соотно-



шенія, какъ при гибридизаціи между *Urtica Dodartii* и *pilulifera* наблюдаются и у полученной еще Менделемъ помъси между разновидностями гороха съ бѣлыми и красными цвѣтами. Первое гибридное поколѣніе цвѣтетъ исключительно лишь красными цвѣтами, такъ какъ красная окраска доминируетъ, но во второмъ поколѣніи ( $F_2$ ) четверть всѣхъ особей обладаетъ бѣлыми цвѣтами, четверть—чисто красными, а въ половинѣ всѣхъ особей, хотя и цвѣтущихъ опять таки чисто красными цвѣтами оказываются скрытыми гибридными формами, „менделирующія“ при дальнѣйшемъ размноженіи.

Дигибриды. Съ дальнѣйшимъ усложненіемъ въ образованіи помъсей встрѣчаемся мы, когда родители отличаются болѣе чѣмъ въ одномъ признакѣ, напримѣръ, когда у гороха съ бѣлыми цвѣтами сѣмядоли желтаго цвѣта, а у гороха съ красными цвѣтами сѣмядоли зеленныя. Гибриды, полученные скрещиваніемъ этихъ двухъ расъ обладаетъ, какъ оказывается, желтыми сѣмядолями и красными цвѣтами; онъ наследуетъ, такимъ образомъ, цвѣтъ сѣмядолей у одного изъ родителей, а окраску цвѣтовъ—у другого. Мы видимъ, такимъ образомъ, что въ гибриды могутъ спорить за преобладаніе не только одна раса съ другой, но и отдѣльные признаки каждой расы, причемъ побѣда остается на сторонѣ признаковъ то одной, то другой расы. Слѣдовательно, для каждаго признака растенія долженъ существовать обособленный въ зародышѣ зачатокъ и нельзя для объясненія передачи по наследству разнообразныхъ свойствъ довольствоваться установленіемъ для того или другого растительнаго типа такъ называемой „специфической“ структуры.

Если подойти къ изученію второго поколѣнія ( $F_2$ ) упомянутого только что гибрида, необходимо имѣть въ виду, что половыя клѣтки въ поколѣніи  $F_1$  могутъ сформироваться со слѣдующими комбинаціями зачатковъ (красный зачатокъ = зачатокъ, обуславливающий красную окраску цвѣтовъ, бѣлый = зачатокъ бѣлой окраски цвѣтовъ, зеленый = зачатокъ зеленой окраски сѣмядолей и желтый = зачатокъ желтой окраски сѣмядолей). Жирнымъ шрифтомъ напечатаны зачатки съ доминирующимъ значеніемъ):

**Красный + Зеленый**

**Красный + Желтый**

Бѣлый + Зеленый

Бѣлый + Желтый

Сочетаясь между собой, эти четыре различныхъ типа половыхъ клѣтокъ дадутъ при оплодотвореніи приведенныя въ нижеслѣдующей таблицѣ комбинаціи, которыя и выльются во второе гибридное поколѣніе  $F_2$ :



Комбинаціи зародышевыхъ клітокъ

П о к о л ѣ н і е F<sub>2</sub>.поколѣнія F<sub>1</sub>.

Внѣшній видъ.

З а ч а т к и.

Женскія.

Мужскія.

Цвѣтокъ. Сѣмядоли.

Цвѣтокъ.

Сѣмядоли.

Красный.	Зеленый.	Красный.	Зеленый.	Красный.	Зеленый.	Красный.	Красный.	Зеленый.	Зеленый.
Красный.	Зеленый.	Красный.	Желтый.	Красный.	Желтый.	Красный.	Красный.	Зеленый.	Желтый.
Красный.	Зеленый.	Бѣлый.	Зеленый.	Красный.	Зеленый.	Красный.	Бѣлый.	Зеленый.	Зеленый.
Красный.	Зеленый.	Бѣлый.	Желтый.	Красный.	Желтый.	Красный.	Бѣлый.	Зеленый.	Желтый.
Красный.	Желтый.	Красный.	Зеленый.	Красный.	Желтый.	Красный.	Красный.	Желтый.	Зеленый.
Красный.	Желтый.	Красный.	Желтый.	Красный.	Желтый.	Красный.	Красный.	Желтый.	Желтый.
Красный.	Желтый.	Бѣлый.	Зеленый.	Красный.	Желтый.	Красный.	Бѣлый.	Желтый.	Зеленый.
Красный.	Желтый.	Бѣлый.	Желтый.	Красный.	Желтый.	Красный.	Бѣлый.	Желтый.	Желтый.
Бѣлый.	Зеленый.	Красный.	Зеленый.	Красный.	Зеленый.	Бѣлый.	Красный.	Зеленый.	Зеленый.
Бѣлый.	Зеленый.	Бѣлый.	Зеленый.	Бѣлый.	Зеленый.	Бѣлый.	Бѣлый.	Зеленый.	Зеленый.
Бѣлый.	Зеленый.	Бѣлый.	Желтый.	Бѣлый.	Желтый.	Бѣлый.	Бѣлый.	Зеленый.	Желтый.
Бѣлый.	Желтый.	Красный.	Зеленый.	Красный.	Желтый.	Бѣлый.	Красный.	Желтый.	Зеленый.
Бѣлый.	Желтый.	Красный.	Желтый.	Красный.	Желтый.	Бѣлый.	Красный.	Желтый.	Желтый.
Бѣлый.	Желтый.	Бѣлый.	Зеленый.	Бѣлый.	Желтый.	Бѣлый.	Бѣлый.	Желтый.	Зеленый.
Бѣлый.	Желтый.	Бѣлый.	Желтый.	Бѣлый.	Желтый.	Бѣлый.	Бѣлый.	Желтый.	Желтый.

Подсчитавъ эту таблицу, мы получимъ, что во второмъ (F<sub>2</sub>) поколѣніи гибридовъ окажется четыре различающихся своими внѣшними признаками типа въ слѣдующихъ численныхъ соотношеніяхъ:

красный + желтый 9; красный + зеленый 3; бѣлый + желтый 3; бѣлый + зеленый 1.

Отличныхъ же по внутреннимъ своимъ признакамъ окажется уже девять типовъ, такъ какъ, если произвести учетъ зачатковъ, то

- 1) изъ 9 красно-желтыхъ оказывается способныхъ расщепиться съ образованіемъ бѣлыхъ цвѣтовъ при зеленыхъ сѣмядоляхъ . . . . . 3
- 2) изъ тѣхъ же 9 красно-желтыхъ—способныхъ дать также и бѣлые цвѣты при желтыхъ сѣмядоляхъ . . . . . 3
- 3) изъ 9 красно-желтыхъ, способныхъ дать также и красные цвѣты при зеленыхъ сѣмядоляхъ . . . . . 2
- 4) изъ 9 красно-желтыхъ, дающихъ чистое красно-желтое потомство. . . . . 1
- 5) изъ 3 красно-зеленыхъ, способныхъ дать потомство съ бѣлыми цвѣтами и зелеными сѣмядолями . . . . . 2
- 6) изъ нихъ же чистыхъ красно-зеленыхъ, съ такимъ же потомствомъ. . . . . 1
- 7) изъ 3 бѣло-желтыхъ, способныхъ дать бѣлые цвѣты съ зелеными сѣмядолями . . . . . 2
- 8) въ ихъ числѣ съ чистымъ бѣло-желтымъ потомствомъ . . . . . 1
- 9) бѣло-зеленыхъ съ чистымъ бѣло-зеленымъ потомствомъ. . . . . 1

Полигибриды. При скрещиваніи разновидностей, различающихся болѣе чѣмъ двумя признаками (три- и полигибридизація) явленіе чрезвычайно быстро усложняется. Уже при 10 различныхъ признакахъ могутъ образоваться 1024 отличныхъ другъ отъ друга зародышевыхъ



кѣттокъ, сочетаніе которыхъ возможно болѣе чѣмъ въ миллионѣ комбинацій, въ результатѣ которыхъ получится болѣе 1000 различающихся другъ отъ друга по внѣшнимъ признакамъ типовъ особей и болѣе чѣмъ 60.000 различныхъ по внутреннимъ зачаткамъ типовъ.

Приведенный опытный матеріалъ позволитъ намъ вывести слѣдующіе законы наследственности:

1) Законъ единообразія. Всѣ безъ исключенія особи перваго гибриднаго поколѣнія ( $F_1$ ), вполне схожи между собой. При этомъ оказывается совершенно безразличнымъ, отъ кого изъ родительскихъ организмовъ происходили мужскія и отъ кого женскія кѣтки.

2) Съ такой же увѣренностью, съ которой мы имѣемъ право предсказывать однообразіе всякаго перваго гибриднаго поколѣнія ( $F_1$ ), можно утверждать и то, что второе гибридное поколѣніе ( $F_2$ ) необходимо должно быть разнороднымъ, такъ какъ при образованіи его наступаетъ процессъ расщепленія признаковъ. Законъ расщепленія признаковъ прочно установленъ теперь на очень большомъ числѣ растительныхъ признаковъ. Ему подчинены не только указанные выше признаки, вродѣ цвѣта и расчлененности края листа, но и разнообразныя другія отличія въ формѣ, а также и чисто физиологическіе признаки, какъ, на примѣръ, долговѣчность, скороспѣлость, способность къ самооплодотворенію и безусловная при этомъ процессъ стерильность<sup>9)</sup>, стойкость по отношенію къ инфекціоннымъ болѣзнямъ, холодостойкость и т. п. Однако, нельзя утверждать, что законъ расщепленія признаковъ является приложимымъ ко всѣмъ безъ исключенія случаямъ гибридизаціи. Въ литературѣ есть вполне точныя данныя, указывающія на существованіе помѣсей, не расщепляющихся въ своихъ признакахъ или расщепляющихся иначе, чѣмъ можно ожидать по правилу Менделя. Такія не-менделирующія помѣси описаны, на примѣръ, Корренсомъ у одной пестролистной разновидности *Mirabilis* и Бауромъ у бѣлолистной расы *Pelargonium*. Мы не станемъ, однако, вдаваться въ обсужденіе этихъ, сравнительно очень сложныхъ случаевъ. Укажемъ лишь, какъ на несомнѣнный фактъ, что немало отступленій отъ закона расщепленія признаковъ являются лишь кажущимися. Такъ, на примѣръ, отсутствіе расщепленія у гибридовъ ястребинки (*Hieracium*) основано лишь на томъ, что образованіе новаго поколѣнія идетъ у этого растенія не путемъ самоопыленія, а чисто апогамно, благодаря развитію остающихся неоплодотворенными яйцекѣттокъ<sup>10)</sup>.

<sup>9)</sup> Correns 1912. Festschr. Naturf. Gesellsch. Münster.

<sup>10)</sup> Говоря объ явленіи расщепленія и нерасщепленія признаковъ, Корренсъ (Correns 1912, цитировано въ сноскѣ 1, стр. 69) дѣлаетъ слѣдующее замѣчаніе: Существуютъ свѣтло-зеленыя разновидности *Mirabilis*, получившія названіе „variegata“. На ихъ стебляхъ и листьяхъ постоянно появляются темно-зеленыя, мозаично расположенныя пятна, а нерѣдко и цѣлыя вѣтви оказываются окрашенными въ темно-зеленый цвѣтъ. Сѣмена, полученные съ такихъ темно-зеленыхъ вѣтвей, даютъ растенія, показывающія типичныя для гибридовъ между основной темно-зеленой формой и формой „variegata“ явленія Менделевского расщепленія, состоя на одну четверть изъ



3) Изъ наблюдений надъ образованіемъ ди- и полигибридовъ выводится, наконецъ, законъ самостоятельности признаковъ и зачатковъ. Зародышевая плазма каждой особи состоитъ изъ большого числа обособленныхъ участковъ, каждый изъ которыхъ представляетъ собой зачатокъ одного какого либо признака. При образованіи помеси участки эти могутъ комбинироваться въ совершенно иномъ порядкѣ, чѣмъ въ какомъ либо изъ произведшихъ помесь растений. Такимъ образомъ, при гибридизаціи путемъ осуществленія новыхъ комбинацій старыхъ признаковъ могутъ получаться и совершенно новыя формы. Эти вновь образовавшіяся новыя расы частью менделируютъ, вновь расщепляясь, частью же остаются вполне постоянными, стойко удерживающими новыя признаки. При образованіи дигбридовъ, напримѣръ, изъ числа 16 различныхъ типовъ второго ( $F_2$ ) поколѣнія оказывается 2 вполне новыхъ типа, представляющихъ собой уже вполне постоянныя новыя формы.

Новыя формы, полученныя путемъ скрещиванія. Новыя комбинаціи, отмѣченныя нами у ди- и полигибридовъ, понятны сами собой. На первый взглядъ, однако, остается непонятнымъ фактъ, что у гибридовъ могутъ проявляться и совершенно новыя свойства и признаки, не присущія ни одному изъ родительскихъ организмовъ. Такъ, напримѣръ, помесь между двумя расами *Mirabilis Jalapa*, изъ которыхъ у одной бѣлые, а у другой свѣтло-желтые цвѣты, даетъ свѣтло-розовые цвѣты съ интенсивно красными полосками на однородномъ фонѣ. Во второмъ поколѣніи ( $F_2$ ) оказывается уже 11 различныхъ по окраскѣ типовъ цвѣтка, представляющихъ переходы отъ бѣлага къ красному или отъ бѣлага къ желтому: окраска распределена или отдѣльными полосками по чисто бѣлому фону, или цвѣты являются равномерно окрашенными въ одинъ общій, болѣе или менѣе густой колеръ, или, наконецъ, на свѣтломъ фонѣ выдѣляются одновѣтныя съ нимъ, но болѣе темныя полоски. И эти кажущіяся новыя формы цвѣткомъ входятъ въ рамки Менделевского закона. Пояснимъ это простѣйшимъ примѣромъ, взятымъ изъ изслѣдованій Корренса. У садовой льнянки (*Linaria maroccana*) извѣстны три цвѣтныхъ расы: съ бѣлыми, розовыми и фіолетовыми цвѣтами. Помесь же отъ скрещиванія бѣлой и розовой расъ даетъ совершенно неожиданно ярко синіе цвѣты. Въ слѣдующемъ поколѣніи ( $F_2$ ) на ряду съ фіолетовыми оказываются и розовые и бѣлые цвѣты. Численныя соотношенія, по которымъ распределяются эти растенія: 9 фіолетовыхъ, 3 розовыхъ и 4 бѣлыхъ невольно

особей типа „variegata“ и на три четверти изъ темно-зеленыхъ растений. Оказывается вѣтъмъ, что изъ этихъ 75% зеленыхъ особей 25 даютъ постоянное по признакамъ потомство, а 50—расщепляются, т. е. являются помѣсями. Наоборотъ, изъ сѣмянъ типа „variegata“ получается всегда почти чистое поколѣніе типа „variegata“-же. Корренсъ пытается объяснить этотъ любопытный случай, предполагая, что расщепленіе типа „variegata“ задерживается особымъ тормозящимъ факторомъ, вывода отсюда, что расщепленіе и нерасщепленіе не представляютъ собой еще такихъ глубоко различныхъ отличій въ свойствахъ, какъ думали раньше.



заставляютъ вспомнить о томъ рядѣ, который такъ типиченъ для дигибридовъ (9 : 3 : 3 : 1). Дѣйствительно, если въ потомствѣ дигибрида два послѣднихъ класса не отличаются другъ отъ друга никакими внѣшними признаками, тогда рядъ этотъ превратится въ наблюдаемыя у *Linaria* соотношенія: 9 : 3 : 4. Тщательное изученіе этой помѣси показало, внѣ всякаго сомнѣнія, что мы имѣемъ здѣсь дѣло съ дигибридомъ, т. е. однообразный, казалось, внѣшній признакъ окраски цвѣтовъ обусловленъ на самомъ дѣлѣ двумя различными зачатками. Такимъ образомъ, простѣйшимъ объясненіемъ для явленій, наблюдаемыхъ при скрещиваніи *Linaria*, будетъ слѣдующее: у красной льнянки въ покровахъ цвѣтка заключается антоціанъ, красный подъ влияніемъ кислаго клѣточного сока и синій въ случаѣ щелочной его реакціи; растеніе и обладаетъ, на самомъ дѣлѣ, кислымъ клѣточнымъ сокомъ, а въ его половыхъ клѣткахъ заложенъ и „зачатокъ“ этого признака. У бѣлой же формы имѣется, наоборотъ, лишь бѣлый пигментъ—для краткости позволимъ себѣ подобное выраженіе; въ дѣйствительности, конечно, пигмента просто нѣтъ,—но зато клѣточный сокъ явственно щелочной реакціи. Такимъ образомъ, мы будемъ имѣть слѣдующую систему зачатковъ:

- |           |          |                |
|-----------|----------|----------------|
| 1 розовый | бѣлый    | (окраска)      |
| 2 кислый  | щелочный | (реакція сока) |

При образованіи помѣсей зачатокъ окраски привносится краснымъ родителемъ, а бѣлый даетъ доминирующій зачатокъ щелочности клѣточного сока, который и обуславливаетъ синюю окраску перваго поколѣнія ( $F_1$ ). При образованіи зародышевыхъ клѣтокъ у этого гибрида образуются уже четыре типа клѣтокъ со слѣдующими сочетаніями зачатковъ:

- |                      |                    |
|----------------------|--------------------|
| 1 розовый + щелочный | 3 бѣлый + щелочный |
| 2 розовый + кислый   | 4 бѣлый + кислый   |

Въ числѣ 16 возможныхъ комбинацій (см. стр. 644) девять разъ совпадутъ зачатки розовый и щелочной, обуславливая собой появленіе фіолетовыхъ цвѣтовъ; три раза сочетаются розовые и кислые зачатки, давая помѣси съ красными цвѣтами; три раза встрѣтятся бѣлый и щелочной и одинъ разъ бѣлый и кислый. Но такъ какъ реакція клѣточного сока не можетъ переимѣнить „бѣлага“ цвѣта, то внѣшній обликъ послѣднихъ 3 + 1 возможныхъ сочетаній оказывается совершенно одинаковымъ.

Въ дополненіе къ затронутому только что факту, что одинъ и тотъ же признакъ можетъ опредѣляться двумя самостоятельно расщепляющимися каждый самъ за себя зачатками, укажемъ вкратцѣ, что бывають случаи, когда одинъ признакъ основывается на присутствіи еще большаго числа зачатковъ. У одной пшеницы съ красными зерновками,



какъ показали Нильсонъ-Эле, эта красная окраска зависитъ отъ наличности цѣлыхъ трехъ зачатковъ, изъ которыхъ каждый уже самъ по себѣ обуславливаетъ появленіе красной окраски, лишь повышающейся въ интенсивности благодаря одновременному присутствію второго и третьяго зачатковъ. Если эту пшеницу скрестить съ обыкновенной бѣлой, у которой имѣется зачатокъ для „бѣлой“ окраски (или, что все равно, отсутствуютъ всѣ три красныхъ зачатка), получается сразу тригибридъ, у котораго уже во второмъ поколѣніи ( $F_2$ ) возможны 64 комбинаціи зародышевыхъ клѣтокъ. И въ результатъ этихъ 64 комбинацій получается лишь одно единственное растение съ бѣлыми зерновками наряду съ 63, болѣе или менѣе интенсивно покрашенными въ красный цвѣтъ. Если, поэтому, помѣсь эта будетъ получена не въ достаточно большомъ количествѣ экземпляровъ, легко можетъ случиться, что „бѣлыхъ“ индивидовъ не получится и создастся впечатлѣніе, что расщепленія и не наступило вовсе.

**Обратное скрещиваніе.** Вернемся, въ концѣ концовъ, еще разъ къ моногибридамъ *Mirabilis Jalapa rosea+alba*, съ которыхъ мы начали наше знакомство съ помѣсями. Посмотримъ теперь, что произойдетъ, если поколѣніе  $F_1$  не будетъ уже самоопыляться, а будетъ произведено „обратное“ скрещиваніе его съ родительскими типами. Мы знаемъ, что поколѣніе  $F_1$  дастъ два рода зародышевыхъ клѣтокъ, одинъ съ зачатками красного цвѣта, а другой—бѣлаго; поколѣніе Р въ своихъ зародышевыхъ клѣткахъ обладаетъ лишь однимъ типомъ зачатковъ, или бѣлымъ, или краснымъ. Поэтому при „обратномъ“ скрещиваніи окажутся возможными слѣдующія комбинаціи „зачатковъ“, приводящія къ соответственнымъ помѣсямъ:

При обратномъ скрещиваніи съ формой *rosea*:

$F_1$	Р	Помѣсь
красный	красный	красный
бѣлый	красный	розовый

При обратномъ скрещиваніи съ формою *alba*:

$F_1$	Р	Помѣсь
красный	бѣлый	розовый
бѣлый	бѣлый	бѣлый

Иначе говоря, въ отличіе отъ типичнаго процесса гибридизаціи получаютъ, вмѣсто трехъ различныхъ типовъ въ численномъ соотношеніи 1:2:1 лишь 2 типа въ соотношеніи 1:1.

Если бы мы продѣляли тотъ же опытъ съ растеніемъ, у котораго красный зачатокъ являлся бы доминирующимъ, а бѣлый рецессивнымъ, мы получили бы для обратнаго скрещиванія съ формою *rosea* только одно красное потомство, а при скрещиваніи съ формою *alba* 50% бѣлаго и 50% красного потомства.



Опредѣленіе пола. По даннымъ Корренса <sup>11)</sup> двудомныя растения представляютъ собой какъ бы два различныхъ типа или расы: женскую, вполне стойкую („чистую“) и мужскую, показывающую типичныя для помѣси признаки. Въ зародышевыхъ клѣткахъ женскихъ растений заключаются исключительно лишь зачатки, опредѣляющіе женскій полъ <sup>12)</sup>, между тѣмъ какъ у мужскихъ растений половина содержитъ мужскіе зачатки и половина—женскіе. А такъ какъ мужской зачатокъ всегда доминируетъ надъ женскимъ, и получаются слѣдующія комбинаціи зачатковъ и помѣси:

Женская клѣтка.	Мужская клѣтка.	Помѣсь.
Женскій	мужской	мужской
Женскій	женскій	женскій

Иначе говоря, особи женскаго и мужскаго пола должны появляться въ одинаковыхъ количествахъ, что, дѣйствительно, и наблюдается. Недостатокъ мѣста не позволяетъ намъ остановиться подробнѣе на рядѣ доказательствъ Корренса, получившемъ въ послѣднее время цѣлый рядъ блестящихъ подтвержденій <sup>13)</sup>.

Видовыя помѣси. Обратимся теперь въ такъ называемымъ, видовымъ помѣсямъ. Прежде чѣмъ коснуться вопроса, подчиняются ли и онѣ законамъ Менделевскаго расщепленія, скажемъ нѣсколько словъ объ условіяхъ полученія этихъ помѣсей и ихъ внѣшнемъ обликѣ.

Полученіе помѣсей возможно далеко не между всякими видами. Способность образовывать ихъ принадлежитъ лишь близко родственнымъ между собою растительнымъ формамъ; лишь сравнительно рѣдко удается скрещивать виды, относящіеся къ двумъ различнымъ родамъ, гораздо чаще получаются помѣси между видами одного рода и вообще говоря, скрещиваніе идетъ съ тѣмъ большею легкостью, чѣмъ ближе родственныя отношенія скрещиваемыхъ растений. Однако, способность къ образованию помѣсей далеко не строго параллельна систематическому родству между организмами. Это особенно отчетливо видно, напримѣръ, по тому, что въ нѣкоторыхъ случаяхъ удается получить помѣсь  $A \text{ ♀} + B \text{ ♂}$ ; но обратное сочетаніе  $B \text{ ♀} + A \text{ ♂}$  не приводитъ ни къ какимъ результатамъ; такъ, напримѣръ, *Miralis Jalapa* ♀ легко оплодотворяется *Miralis longiflora* ♂, но никому еще не удалось получить обратное

<sup>11)</sup> Correns 1907. Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes. Berlin. [Correns-Goldschmidt, 1913. Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Berlin].

<sup>12)</sup> Если на женскихъ (♀) особяхъ, въ видѣ исключенія, появляются мужскіе (♂) цвѣты, какъ иногда и наблюдается у прольски (*Mercurialis annua*) и крапивы (*Urtica dioica*), опыленные ими яйцеклѣтки даютъ начало всё безъ исключенія однимъ женскимъ растениямъ. Такимъ образомъ, и въ нѣльцѣ, т. е. во всемъ женскомъ растеніи имѣются одни лишь женскіе зачатки. Strasburger 1910. Jahrb. wiss. Bot. 47, 243.

<sup>13)</sup> Есть, впрочемъ, указанія, по которымъ правила Менделя не являются общеприложимыми въ явленіяхъ передачи по наслѣдству пола. Сравни, напримѣръ, Shull 1910. Bot. Gaz. 49, 110; 1911. 52, 329.



оплодотворение *longiflora* пыльцей с *Jalapa*. С первого взгляда фактъ этотъ кажется совершенно непонятнымъ. Но если вспомнить, что благоприятный исходъ скрещиванія зависитъ не только отъ способности къ взаимному слиянiю двухъ соответственныхъ половыхъ кѣлокъ, но, и прежде всего, отъ возможности достаточнаго сближенія этихъ двухъ кѣлокъ, станетъ ясной возможность этого оригинальнаго явленiя. Пыльцевыя трубки встрѣчаются въ столбикѣ съ субстратомъ, химизмъ котораго намъ еще почти совершенно неизвѣстенъ и который, поэтому, мы и не можемъ воспроизвести искусственно въ нашихъ опытахъ. Тѣмъ не менѣе, легко себѣ представить, что развитiе пыльцевыхъ зеренъ связано то сильнѣе, то слабѣе съ тѣми условiями, съ которыми они встрѣчаются на столбикахъ того же вида. Пыльцевыя трубки *longiflora* отлично уживаются, говоря другими словами, на столбикѣ *Jalapa*, а обратныя сочетанiя оказываются уже неблагоприятными <sup>14)</sup>.

Если гибридное оплодотворение осуществилось, получаютъ сѣмена, схожiя по формѣ, цвѣту и величинѣ съ нормальными сѣменами материнскаго растенiя; влiяние мужскаго организма не обнаруживается и на внѣшнемъ обликѣ плодовъ. Измѣненiе можетъ наступить лишь тамъ, гдѣ содержимое пыльцеваго зерна можетъ непосредственно оказать свое воздѣйствiе, точнѣе говоря тамъ, гдѣ сливаются съ кѣлками зародышеваго мѣшка обѣ мужскихъ кѣлки, т. е. съ одной стороны въ эндоспермѣ <sup>15)</sup>, и съ другой, въ зародышѣ и образующемся изъ него растенiи. Мы не станемъ, впрочемъ, касаться вопроса о гибридахъ эндоспермовъ, ограничившись знакомствомъ съ гибридами — растенiями.

Въ большинствѣ случаевъ первое гибридное поколѣние ( $F_1$ ) и у видовыхъ помѣсей представляетъ собой нѣчто среднее между обѣими родительскими формами. Такая промежуточная форма можетъ получиться или тогда, когда отдѣльные или всѣ вообще признаки являются средними между родительскими, а также и въ томъ случаѣ, когда помѣсь въ однихъ своихъ признакахъ приближается къ материнскому организму, а въ другихъ — къ отцовскому. Въ качествѣ примѣра такого промежуточнаго гибрида приведемъ отзывъ Кёльрейтера о „первомъ ботаническомъ лошацѣ“, т. е. помѣси между *Nicotiana rustica* ♀ и *Nicotiana paniculata* ♂: „Я удостовѣрился, къ величайшему своему удовольствию, что помѣсь эта занимаетъ какъ разъ середину между обоими естественными видами не только расположенiемъ своихъ вѣтвей, положенiемъ и окраской своихъ цвѣтвовъ, но что у нея и всѣ части цвѣтка, за исключенiемъ лишь тычинокъ, являются почти точно геометрически средними между обоими исходными видами“. Точно также и флористы обыкновенно руководятся, при разыскиванiи помѣсей, той точкой зрѣнiя, что онѣ должны занимать промежуточное между исходными формами положенiе. Однако, нерѣдко приходится встрѣчаться съ фактомъ полнаго

<sup>14)</sup> Jost 1907. Bot. Ztg. 65. 77.

<sup>15)</sup> Correns 1901. Bibliotheca botan. Heft. 53.



сходства помъси съ материнскимъ организмомъ <sup>16)</sup>.—Между тѣмъ какъ въ большинствѣ случаевъ совершенно безразлично, какой изъ двухъ организмовъ сыгралъ роль отца, а какой—матери, въ отдѣльныхъ случаяхъ, какъ, напримѣръ, у видовъ *Digitalis* и *Erophila*, а также и у мутантовъ энотеры (*Oenothera*) такія различно сочетанныя помъси оказываются неодинаковыми. Кромѣ того наблюдаются различія помъсей, полученныхъ отъ различныхъ индивидовъ: однѣ изъ нихъ болѣе схожи съ материнскимъ, другія съ отцовскимъ организмомъ и, наконецъ, у одного и того же гибриднаго экземпляра различныя части могутъ настолько сильно отличаться другъ отъ друга, что на однихъ ярко отражаются свойства матери, а на другихъ—отца. Въ послѣднемъ случаѣ говорятъ о мозаичныхъ гибридахъ; примѣръ ихъ былъ отмѣченъ еще Ноденомъ <sup>16a)</sup> на помъси *Datura laevis* ♀ × *D. Stramonium* ♂, у которой наряду съ плодами, занимающими по своимъ короткимъ шипамъ среднее мѣсто между длинношиповатой *D. Stramonium* и лишенной шиповъ *laevis*, развиваются и другіе, съ одной стороны покрытые шипами, а съ другой—совершенно ихъ лишенные.—Такимъ образомъ, законъ единообразія не находитъ полнаго приложенія у видовыхъ помъсей.

При скрещиваніи различныхъ видовъ у потомства могутъ иногда появляться и такіе, уже новые, признаки, которыхъ не было ни у одного изъ родителей. Такъ, напримѣръ, помъсь *Datura ferox* × *laevis* обладаетъ бурными стеблями и фіолетовыми цвѣтами, между тѣмъ какъ у обоихъ родичей ея стебли окрашены въ зеленый, а цвѣты въ бѣлый цвѣтъ. Если вспомнить, что у помъсей, слѣдующихъ правилу доминированія, нерѣдко въ поколѣніи F<sub>1</sub> какъ бы совершенно исчезаютъ нѣкоторые вышніе признаки, проявляясь снова въ дальнѣйшихъ поколѣніяхъ, естественно будетъ свести и фіолетовую окраску помъсей дурмана къ такому скрытому у родителей фактору, выступающему, становящемуся активнымъ лишь у помъси. И, дѣйствительно, многое говоритъ за то, что родоначальной формѣ дурмана присущъ факторъ фіолетовой окраски и что появленіе его у помъси является результатомъ такъ называемаго атавистическаго развитія. Иначе говоря, появленіе этой окраски не представляетъ собой ничего новаго, не является какимъ либо новообразованіемъ. (Точно также атавизмомъ объясняется и появленіе сивихъ цвѣтовъ у упомянутыхъ на стр. 646 помъсей льнянки (*Linaria*)).

Большая часть такъ называемыхъ новыхъ признаковъ, наблюдаемыхъ у помъсей, зависитъ, безъ сомнѣнія, отъ только что затронутаго принципа или отъ новыхъ комбинацій старыхъ признаковъ родителей. Однако, подчасъ трудно подвести подъ понятіе вполне опредѣленнаго, отличнаго „признака“ ту или другую характерную черту отличія помъси отъ ея родичей. Такъ, напримѣръ, помъси нерѣдко отличаются отъ чи-

<sup>16)</sup> Таковы, напримѣръ, нѣкоторыя земляники по Millardet, нѣкоторыя помъси *Cistus* по Bornet (сравни Zeitschr. f. Bot. 3, 303), помъси *Rubus* по Lidfors.

<sup>16a)</sup> Naudin 1862. Nouv. rech. sur l'hybridité. Paris.



стыхъ видовъ своей необыкновенной энергіей роста. Если помѣсь произошла отъ скрещиванія двухъ близкихъ другъ къ другу видовъ, нерѣдко „отличается она своею величиною, скороспѣlostью, быстротою роста, богатствомъ цвѣтенія, долголѣтіемъ, способностью къ избыточному размноженію, необычной величиною отдѣльныхъ органовъ и другими подобными же особенностями“<sup>17)</sup>. Энергія роста можетъ также быть значительно ослаблена, если помѣсь явилась результатомъ скрещиванія двухъ различныхъ, сравнительно далеко другъ отъ друга стоящихъ видовъ; проростаніе сѣмянъ такихъ помѣсей идетъ обыкновенно туго и молодые растенія болѣзненны и нестойки.—Если, напримѣръ, помѣсь *Datura Tatula* ♀ × *Stramonium* ♂ достигаетъ 2 метровъ высоты, между тѣмъ какъ родители не бываютъ выше 1 метра, можно, конечно, сказать, что у помѣси появился новый признакъ; измѣненіе это, однако, будетъ лишь количественнаго, а не качественного характера, т. е. будетъ принадлежать къ ряду тѣхъ, которыя могутъ быть вызваны и различными другими воздѣйствіями, вродѣ хорошаго питанія при образованіи сѣмянъ, избыточнаго удобренія во время развитія проростка и т. п. Такія измѣненія зависятъ, по всей вѣроятности, не отъ сочетанія двухъ различныхъ зачатковъ, а отъ явленій раздраженія, быть можетъ вовсе съ ними и не связанныхъ; вспомнимъ, напримѣръ, о томъ раздраженіи, которое дѣлаетъ яйцеклѣтку способной къ дальнѣйшему развитію. Такимъ раздражителемъ можетъ служить и находящееся въ растворѣ химическое вещество. Въ свое время намъ приходилось говорить о раздражителяхъ роста—различныхъ ядовитыхъ веществахъ; съ такимъ „ядовитымъ“ дѣйствіемъ мѣднаго купороса и другихъ веществъ можно, дѣйствительно, сравнить и результаты скрещиванія, тѣмъ болѣе, что въ обоихъ случаяхъ, наряду съ усиленіемъ вегетативнаго роста наступаетъ и угнетеніе воспроизводительной способности. Слабый ростъ помѣсей между далекими формами и невозможность образованія ихъ путемъ скрещиванія еще менѣе родственныхъ другъ другу организмовъ, причѣмъ пыльца одного вида, попадая на рыльце другого, вызываетъ явленія отравленія<sup>18)</sup>—все это факты, указывающіе на наличность процессовъ, аналогичныхъ дѣйствію ядовитыхъ веществъ.

Многія видовыя помѣси отличаются также своей слабой плодовитостью или даже полнымъ бесплодіемъ. Оно является, обыкновенно, слѣдствіемъ плохого качества нерѣдко вовсе неспособной къ проростанію пыльцы; рѣже оказываются недоразвитыми и сѣмяпочки. Поэтому удается получить плоды и сѣмена отъ видовыхъ помѣсей обычно лишь тогда, когда для опыленія употребляется пыльца, взятая отъ одного изъ видовъ, участвовавшихъ въ скрещеніи. На ряду съ этимъ есть, однако, и такія помѣси, которыя даютъ сѣмена и при самоопыленіи, иначе говоря обладаютъ полной плодовитостью. Крайнимъ примѣромъ бесплодія являются

<sup>17)</sup> Focke 1881. Die Pflanzenmischlinge, стр. 475. Berlin.

<sup>18)</sup> Darwin 1881. Das Variiren der Pflanzen u. Thiere II. 180. Leipzig. Deutsch von Carus.



нѣкоторыя помѣси рододендроновъ (*Rhododendron*), иванъ-чаевъ (*Epilobium*) и др., у которыхъ дѣло не доходитъ даже до образованія цвѣтковь.

Важнѣйшимъ вопросомъ для насъ является вопросъ, слѣдуютъ ли и видовыя помѣси Менделевскимъ законностямъ. Мы уже имѣли случай убѣдиться, что законъ единообразія оказывается далеко не всегда приложимымъ. Посмотримъ, имѣетъ ли силу законъ расщепленія признаковъ. Иначе говоря, каково будетъ поколѣнне  $F_2$ ? Рѣшеніе этого вопроса встрѣчается съ цѣлымъ рядомъ затрудненій; прежде всего, какъ намъ уже приходилось указывать, многія помѣси оказываются совершенно бесплодными и, слѣдовательно, полученіе поколѣннія  $F_2$  является недостижимой задачей. А затѣмъ, если поколѣнне это и можетъ быть осуществлено, мы должны уже а priori ждать въ немъ проявленій крайняго разнообразія сочетанія признаковъ, какъ уже было указано выше о полигибридахъ; найти въ этомъ хаосѣ и многообразіи тѣ закономерности, которыя характерны для правилъ Менделя, крайне трудно; для этого необходимо, прежде всего, имѣть необыкновенно обширный опытный матеріалъ, доступный изслѣдователю лишь въ рѣдкихъ случаяхъ.

Тѣмъ не менѣе, въ работахъ Баура можно найти достаточно много примѣровъ характернаго „менделированія“ признаковъ у видовыхъ помѣсей. На ряду съ ними можно привести, однако, и обратные примѣры, показывающіе съ полной отчетливостью, что расщепленіе признаковъ наступаетъ далеко не всегда. Особенно ярко видно это на помѣсяхъ нѣкоторыхъ видовъ энотерь (*Oenothera*)<sup>19)</sup>. Такковы, на примѣръ, формы, полученныя скрещиваніемъ *Oenothera Lamarckiana* и полученныхъ изъ нея путемъ мутаций (сравни главу XXX) новыхъ видовъ. Многія изъ этихъ помѣсей оказываются расщепляющимися уже въ первомъ поколѣннѣ  $F_1$ : 80% помѣси представляютъ собой *Oenothera Lamarckiana* и 20%—возвращаются къ типу мутанта. Каждая изъ этихъ формъ, сама по себѣ, оказывается въ потомствѣ вполне постоянной, не дающей расщепленія. Этотъ оригинальный случай наследственности еще ждетъ своего объясненія.

Приведемъ еще другой случай чрезвычайно своеобразной передачи свойствъ по наследству. Розенъ<sup>20)</sup> сочеталъ въ помѣси маленькіе виды крупки (*Erophila verna*); объ этихъ видахъ намъ придется еще говорить на стр. 675. Оказалось, что первое поколѣнне этой помѣси ( $F_1$ ) было вполне однороднымъ, но слѣдующее за нимъ отличалось необыкновеннымъ разнообразіемъ формъ. Вмѣстѣ съ тѣмъ, всѣ формы этого поколѣннія ( $F_2$ ), представлявшія, по сравненіи съ материнскими, нерѣдко и совершенно новые признаки, въ слѣдующемъ поколѣннѣ ( $F_3$ ) оказались уже вполне постоянными, не расщепляющимися далѣе. Быть можетъ, было бы осторожнѣе подождать проверки этого опыта; дѣло въ томъ, что такое постоянство помѣсей можетъ быть лишь кажущимся и обусло-

<sup>19)</sup> De Fries 1908. Ber. Bot. Ges. 26a, 667, 754.

<sup>20)</sup> F. Rosen. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. 10, 379.



вливается черезчуръ незначительнымъ числомъ индивидовъ, выращенныхъ для опыта <sup>21)</sup>.

Помѣси, получающіяся путемъ прививки. Уже давно ученыхъ интересовалъ вопросъ, получаютъ ли помѣси исключительно путемъ сочетанія половыхъ клѣтокъ двухъ различныхъ формъ, или же образованіе ихъ возможно и какъ слѣдствіе взаимодѣйствія двухъ вегетативныхъ клѣтокъ сочетающихся формъ. Въ особенности выдвигалась впередъ возможность получать такія помѣси путемъ прививки одной растительной формы на другой и поэтому помѣси эти и получили названіе прививочныхъ еще задолго то того, какъ было установлено съ несомнѣнностью ихъ наличие.

Выше, на стр. 566, мы уже указывали, что при сочетаніи двухъ организмовъ путемъ прививки специфическія свойства и привоя, и подвоя остаются совершенно неизмѣненными. Тѣмъ не менѣе, какъ удалось показать Винклеру <sup>22)</sup>, возможно получить, при извѣстныхъ условіяхъ, и среднія между обоими симбионтами формы; къ нимъ вполне примѣнимо особое названіе прививочныхъ помѣсей, такъ какъ, какъ мы вскорѣ увидимъ, онѣ рѣзко отличаются и по существу своему отъ настоящихъ половыхъ помѣсей.

Винклеръ работалъ слѣдующимъ образомъ: со стебля проростка обыкновеннаго томата (*Solanum Lycopersicum*) были удалены всѣ пазушныя почки вмѣстѣ съ верхушкою; съ концомъ этого стебля путемъ клиновидной прививки былъ сочетанъ затѣмъ верхушечный побѣгъ обыкновеннаго чернаго паслена (*Solanum nigrum*). Послѣ того какъ срастаніе оказывалось уже вполне завершеннымъ, т. е. по истеченіи нѣсколькихъ дней, съ прививки вновь срѣзалась верхушка и на этотъ разъ какъ разъ въ мѣстѣ срастанія, такъ что на поверхности срѣза средняя часть представляла собой ткань привитаго растенія, а обѣ боковыя части принадлежали уже подвою. Совершенно къ тѣмъ же результатамъ можно придти и обратнымъ сочетаніемъ, взявъ черный пасленъ въ качествѣ подвоя, а томать—въ видѣ прививки. На поверхности срѣза стебля этихъ пасленовъ обыкновенно появляются въ большинствѣ числѣ придаточныя почки; этотъ процессъ новообразованія побѣговъ идетъ и у сочетанныхъ прививкою растеній, послѣ того какъ окажется воспроизведеннымъ разрѣзъ. При образованіи этихъ придаточныхъ побѣговъ какъ разъ на мѣстѣ срастанія тканей двухъ различныхъ организмовъ и можно было ожидать появленія искомымъ помѣсей. Послѣ трехлѣтнихъ поисковъ, потребовавшихъ сочетаніе многихъ сотенъ прививокъ, Винклеръ получилъ среди многихъ тысячъ придаточныхъ побѣговъ хотя и не на-

<sup>21)</sup> Сравни замѣчанія Баура (Baug, Vererbungslehre, стр. 116). Correns 1912, цит. въ сноскѣ 1; стр. 71.

<sup>22)</sup> Hans Winkler 1907. Ber. Bot. Ges. 25, 568; 1908 ibidem 26a 593; 1909. Zeitsehr. f. Bot. 1, 315; 1910, ibidem 2, 1.; 1910. Ber. Bot. Ges. 28, 110; 1911. Verh. Gesellsch. d. Naturforscher.



стоящая „помъси“, но чрезвычайно любопытныя и до тѣхъ поръ неизвѣстныя сочетанія обоихъ симбионтовъ. Получился побѣгъ, состоящій изъ двухъ различныхъ половинъ, изъ которыхъ одна принадлежала, несомнѣнно, томату, а другая—черному паслену. Побѣгъ этотъ, отдѣленный отъ мѣста прививки, укоренился и выросъ въ большое растение, сохранившее цѣликомъ указанный только что характеръ. При этомъ пограничная линія между тканями обоихъ видовъ перерывалась нерѣдко пополамъ листь, боковой побѣгъ, цвѣтокъ и т. п., такъ что наряду съ нормальными для томата и черного паслена листьями и побѣгами попадались и такіе листья, цвѣты и плоды, которые на половину напоминали томатъ, а другой своей половиной принадлежали несомнѣнно паслену. Винклеръ назвалъ такія помъси химерами. Образование ихъ не возбуждаетъ особенныхъ сомнѣній. Придаточные побѣги образуются путемъ разрастанія цѣлыхъ группъ клѣтокъ; въ мѣстѣ срастанія симбионтовъ вполне возможно допустить сочетание клѣтокъ обоихъ растений въ одинъ общій придаточный побѣгъ. Чрезвычайно любопытнымъ является, въ данномъ случаѣ, вполне однообразный совмѣстный ростъ этихъ двухъ половинъ химеры.

Продолжая свои опыты въ томъ же направленіи, Винклеръ получилъ впоследствии (1908) и такіе побѣги, внѣшній видъ которыхъ заставлялъ предполагать о наличности настоящей помъси между томатомъ и чернымъ пасленомъ, иначе говоря такія образования, которыя являлись промежуточными между обоими видами. Такихъ формъ было получено нѣсколько (отъ шести до восьми) и первая изъ нихъ была названа *Solanum tubingense*. Изъ рис. 117 ясно, что строеніе листа, напр., этой помъси дѣйствительно является промежуточнымъ между строеніемъ и формою листьевъ родительскихъ формъ; то же можно сказать и объ остальныхъ органахъ растенія, напр. о цвѣтахъ. Вообще же говоря, этотъ новый *Solanum* стоитъ нѣсколько ближе къ черному паслену, чѣмъ къ томату; другая же полученная Винклеромъ форма, названная имъ *Solanum proteus*, оказалось болѣе близкой къ томату.

Послѣ того какъ было доказано чисто экспериментальнымъ путемъ существованіе настоящихъ прививочныхъ помъсей, стало очевиднымъ, что и два другихъ растенія, встрѣчающихся въ садовой культурѣ, представляютъ такія же помъси. Впрочемъ, предположенія объ этомъ высказывались уже давно, но точнаго доказательства этому не удавалось привести, пока не осуществилось въ рукахъ Винклера искусственное сочетаніе его химеръ. Растеніями этими являются *Cytisus Adami* и *Crataegomespilus*.

*Cytisus Adami* <sup>23)</sup> представляетъ собой помъсь между *Cytisus La-*

<sup>23)</sup> О *Cytisus Adami*: A. Braun 1849. Ersch. d. Verjüngung in d. Natur. Freiburg. Beijerinck 1901. Bot. Ztg. 59, 113. 1908. Ber. Bot. Ges. 26a, 137. Darwin 1861. Das Variiren d. Pflanzen u. Tiere. Deutsch von Carus. Buder 1911. Zeitsar. f. Abstammungslehre 5, 209. Janssonius 1911. Anat. Bau v. *Cytisus Adami*. Rec. tr. néerl. 8, 333, цитировано по Zeitschr. f. Bot., 4, 537. Изображеніе въ „Lehrbuch d. Bot. f. Hochschulen“, 12 Aufl., рис. 219.



burnum и *Cytisus purpureus*. На промежуточное положеніе его между обѣими формами указываютъ въ особенности его цвѣты, окрашенные въ мясо-красный цвѣтъ, средній между желтой окраской цвѣтовъ *Laburnum* и красной—*purpureus*. По даннымъ садовника Адама, открывшаго эту помѣсь, она получилась въ 1826 году въ видѣ придаточнаго побѣга въ мѣстѣ сростанія *Cytisus purpureus*, привитаго на *C. Laburnum*. Такъ какъ мы знаемъ теперь, что у пасленовыхъ, чрезвычайно легко образующихъ подобныя придаточныя побѣги, среди тысячъ нормальныхъ попадаются лишь одиночныя химеры, понятно, почему до сихъ поръ не удалось, несмотря на длинный рядъ попытокъ, получить вновь такой же *Cytisus Adami*. Въ мѣстѣ сростанія двухъ *Cytisus*’овъ образуются лишь сравнительно рѣдко придаточныя побѣги и образованіе химеры было, очевидно, дѣломъ счастливаго случая.—Лѣтъ 12 тому назадъ въ одномъ саду въ мѣстности Brouveaux около Меца появились вблизи мѣста сростанія старинной, болѣе чѣмъ столѣтней прививки мушмулы на боярышникѣ придаточныя побѣги, представлявшіе собой нѣчто среднее между *Crataegus* и *Mespilus* и получившіе, поэтому, названіе *Crataegomespilus* <sup>24)</sup>. Они были изолированы и размножены вегетативнымъ путемъ. Въ этомъ случаѣ получились сразу три различныя формы, что, впрочемъ, также не представляетъ ничего удивительнаго послѣ того, что мы знаемъ о *Solanum*.

Чрезвычайно любопытно, что у этихъ *Crataegomespili* нерѣдко наблюдаются возвраты къ родительскимъ формамъ, такъ что отдѣльныя вѣтви пріобрѣтаютъ характеръ настоящей мушмулы или боярышника, оставаясь затѣмъ уже совершенно стойкой, чистой формой. Такіе возвраты извѣстны уже давно и у *Cytisus Adami*; ихъ нерѣдко можно наблюдать (особенно въ сторону *Laburnum*) у размножаемыхъ въ нашихъ садахъ экземпляровъ. Нерѣдко, напримѣръ, случаи, когда возвратъ касается не всей вѣтки цѣликомъ, а лишь одной его продольной половины и какой либо другой долею части. Этимъ путемъ получаютъ образованія, поразительно напоминающія химеры Винклера.—Точно также нерѣдко наблюдаются возвраты къ родительскимъ формамъ и у Винклеровскихъ помѣсей.

Подобныя возвраты къ исходнымъ формамъ, получающіеся при чисто вегетативномъ разростаніи, встрѣчаются иногда и у полученныхъ половымъ путемъ помѣсей <sup>25)</sup>; во всякомъ случаѣ они далеко не такъ часты у нихъ, какъ у прививочныхъ помѣсей. Уже это одно должно служить намъ указаніемъ на то, что происхожденіе послѣднихъ совершенно иное, чѣмъ помѣсей половыхъ. И, дѣйствительно, помѣси, образующіяся путемъ прививки не являются результатомъ сліянія двухъ вегетативныхъ клѣтокъ, а представляютъ сложныя образованія,

<sup>24)</sup> О *Crataegomespilus*: Koehne 1901. *Gartenflora* 50, 628. No 11, 1905. *Sitzungsb. Niederrhein. Ges.* Изображеніе у Baur 1911. *Einführung in die Vererbungslehre*, табл. 8.

<sup>25)</sup> *Strasburger. Jahrb. wiss. Bot.* 45, 552.



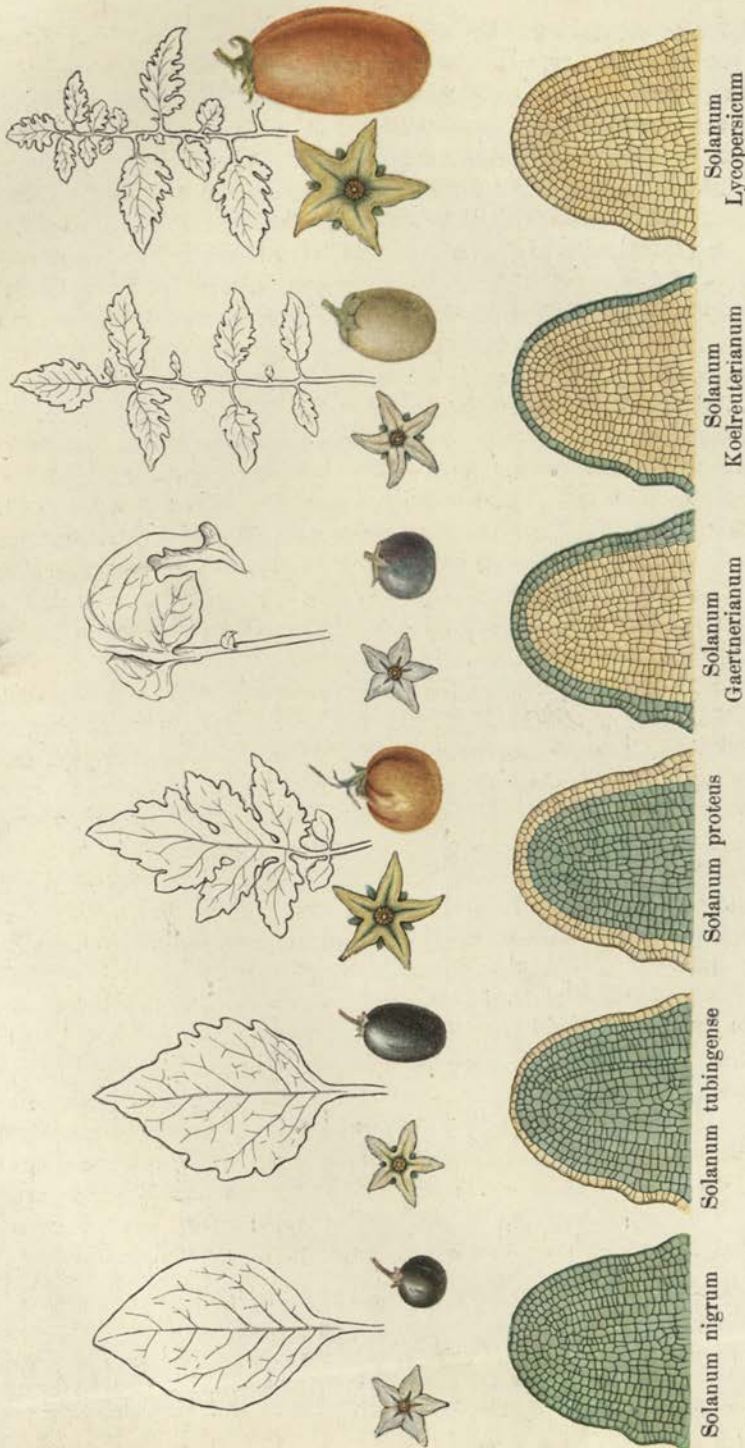


Рис. 117. Химеры, получившіяся при соєтані прививки двух пасленов: чорнаго (*Solanum nigrum*) и обыкновеннаго томата (*Solanum Lycopersicum*) [по бокамъ]. Ориг. рисунокъ Винклера. Для каждаго растенія изображены: листь, цвѣтокъ, плодъ и схема продольнаго разрѣза точки роста. На разрѣзахъ словъ, по происхожденію своему принадлежащія черному паслену, окрашены въ зеленый, томату, въ желтый цвѣтъ.







состоящая въ центральной части точки роста побѣга (плеромѣ и части периблемы) изъ клѣтокъ одного вида, а въ периферическихъ слояхъ (дерматогенѣ, а иногда и нѣсколькихъ слояхъ периблемы)—изъ клѣтокъ другого вида. Иначе говоря, и здѣсь мы имѣемъ химеры, состоящія не изъ сросшихся вдоль компонентовъ, а изъ сочетанія ихъ въ видѣ внутренняго ядра и внѣшней обложки. Этимъ помѣсямъ даютъ названіе *периклиналильных химеръ*.

Истолкованіе прививочныхъ помѣсей въ смыслѣ периклиналильных химеръ было предложено Бауромъ <sup>26)</sup>; Винклеръ же обосновалъ его опытнымъ путемъ. Къ такому толкованію Баура привели наблюденія его надъ пеларгоніями (*Pelargonium*), точка роста которыхъ построена слѣдующимъ образомъ: два внѣшнихъ клѣточныхъ слоя у нея совершенно безцвѣтны, облекая собою внутреннее зеленое ядро. И у этихъ пеларгоній наблюдаются, какъ и у прививочныхъ помѣсей, возвраты къ каждому изъ компонентовъ, приводящіе къ образованію чисто зеленыхъ или чисто бѣлыхъ боковыхъ побѣговъ. Бѣлые побѣги образуются, очевидно, въ томъ случаѣ, когда побѣгъ формируется исключительно изъ элементовъ двухъ внѣшнихъ клѣточныхъ слоевъ; если же образуются чисто зеленые побѣги, нужно предполагать осуществляющееся такъ или иначе исчезаніе безцвѣтныхъ коровыхъ слоевъ и замѣну ихъ тканью, произошедшей изъ центрального зеленого ядра.

Доказательства того, что прививочныя помѣси представляютъ такое же строеніе, какъ эти химеры пеларгоній, дали Винклеру изслѣдованія цитологическаго характера. Такъ какъ въ ядрахъ обоихъ симбіонтовъ—чернаго паслена и томата—оказывается различное число хромозомъ, можно, наблюдая клѣтку въ моментъ ея дѣленія, сказать, къ какому изъ этихъ двухъ видовъ она принадлежитъ. Этимъ путемъ Винклеру удалось установить, что у *Solanum tubingense* эпидермисъ принадлежитъ томату, а вся остальная внутренняя ткань—черному паслену, между тѣмъ какъ у *Solanum Koelreuterianum* соотношенія оказываются какъ разъ обратными. У *Solanum proteus* два внѣшнихъ слоя заимствованы у томата, а у *Solanum Gaertnerianum* эти слои, повидимому, взяты у чернаго паслена (сравни рис. 117). Анатомическое изслѣдованіе *Crataegomespilii* и *Cytisus Adami* привело опять таки къ результатамъ, указывающимъ, что и здѣсь мы имѣемъ дѣло съ периклиналильными химерами. Оказывается при этомъ, что анатомическое строеніе cadaго изъ периклиналильныхъ компонентовъ оставалось совершенно неизмѣненнымъ, не смотря на такой тѣсный симбіозъ. Тѣмъ любопытнѣе становится еще не вполне выясненный фактъ формированія у прививочныхъ помѣсей морфологически промежуточныхъ между родительскими листовыхъ формъ.

Еще раньше, чѣмъ была выяснена дѣйствительная природа прививочныхъ помѣсей, Страсбургеръ показалъ, что происхожденіе ихъ не можетъ быть приписано полному слиянію клѣточныхъ индивидовъ.

<sup>26)</sup> Baug 1909. Ber. Bot. Ges. 27, 603. 1910. Biol. Cbl. 30, 497.



Однако, по данным Винклера, существует и такая помесь (*Solanum Darwinianum*), у которой по крайней мере некоторые слои образовались путем полного слияния клеток различных особей. Слои эти являются уже вполне аналогичными настоящим помесям, полученным половым путем. Если бы наблюдения Винклера оказались и здесь совершенно точными, не трудно было бы освободить *Solanum Darwinianum* от всех тех слоев, которым присущ характер исходной, родительской особи и получить, таким образом, необыкновенно интересную помесь. Ее отличие от помесей половых состояла бы лишь в том, что все ее клетки заключали бы общее для обоих родителей число хромосом, а не половину их, как обычные помеси, произошедшие половым путем. Чрезвычайно интересно было бы проследить, в какие формы вылилось бы ее потомство. У всех остальных прививочных помесей можно без затруднения получить семена; но они всегда дают совершенно однообразное поколение типа одного из родителей, что и следовало ожидать, так как и смяпочки, и пыльцевые зерна образуются всегда из одного и того же клеточного слоя.

### ГЛАВА XXX.

#### Измѣнчивость и видообразование <sup>1)</sup>.

Подъ „измѣнчивостью“ въ физиологій разумѣютъ фактъ уклоненія потомства отъ того комплекса признаковъ и свойствъ, который присущъ родительскимъ организмамъ.

Всѣ извѣстныя до сихъ поръ явленія измѣнчивости можно разбить на три основныя группы, именно такъ называемыхъ модификацій, комбинацій и мутаций.

**Модификаціи.** Мы познакомились уже въ главахъ XXIV, XXV, XXVII и XXVIII съ различными измѣненіями, вносимыми во внѣшній обликъ того или другого растительнаго вида условіями его существованія. Если взять два совершенно одинаковыхъ семени, заключающихъ совершенно одинаковыя зачатки, и культивировать ихъ въ различныхъ условіяхъ освѣщенія, температуры, влажности и т. д., зачатки эти разовьются въ два совершенно различныхъ по внѣшнему облику растенія. Къ тому же придемъ мы, если разрѣзать пополамъ корневище многолѣтника и поставить эти куски въ рѣзко другъ отъ друга отличающіяся условія развитія; уже черезъ короткій

<sup>1)</sup> И въ этой главѣ литературныя указанія сведены до минимума. Подробности интересующіеся найдутъ у Ваггера 1911. *Einführung in die experimentelle Vererbungslehre*. Berlin, и Johanssen 1909. *Elemente der exakten Erblichkeitslehre*. Jena, а также и въ указанныхъ на стр. 679 сводахъ, излагающихъ теорію наследственности.



промежутокъ времени станутъ замѣтными глубокія расхожденія въ ходѣ развитія этихъ растений. Принято считать нормальной ту внѣшнюю форму растительнаго организма, которая привычна намъ, какъ отвѣчающая повседневнымъ, обыкновенно въ природѣ осуществляющимся комбинаціямъ внѣшнихъ воздѣйствій. Необходимо, однако, имѣть въ виду, что и всѣ иныя возможные формы столь же закономерно осуществляются растеніемъ въ зависимости отъ иныхъ условий и что, такимъ образомъ, и эти формы являются „нормальными“ для соответствующихъ условий. Слѣдовательно, то расхожденіе, которое намъ приходится отмѣчать между двумя растительными индивидуумами, можетъ быть и не связано съ различіемъ зачатковъ этихъ организмовъ; оно можетъ быть обусловлено и при совершенно одинаковыхъ зачаткахъ различіемъ въ совокупности внѣшнихъ условий. При этомъ появленіе того или иного внѣшняго признака не позволяетъ еще намъ судить, какой группой факторовъ оказывается оно обусловленнымъ. Поясимъ это на примѣрѣ, взятомъ у Баура <sup>1)</sup>. Китайскій первоцвѣтъ (*Primula chinensis*) извѣстенъ въ цѣломъ рядѣ различныхъ расъ, различающихся другъ отъ друга окраской цвѣтовъ и оказывающихся вполне стойкими въ своихъ признакахъ. Такъ, напримеръ, мы знаемъ форму съ красными цвѣтами и другую—съ бѣлыми, *alba* и *rubra*.

Если культивировать форму *rubra* при 30°, она станетъ давать исключительно бѣлые цвѣты, вновь начиная образовывать красные вѣнчики, какъ только температура будетъ понижена до 20°. Форма же *alba* формируетъ свои бѣлые цвѣты совершенно независимо отъ того, при какой температурѣ идетъ культура растенія, при 20 или 30°. Такимъ образомъ, обѣ эти расы легко отличимы другъ отъ друга при нормальныхъ условіяхъ культуры, но становятся совершенно неотличимыми при 30°. А, слѣдовательно, если мы говорили, какъ дѣлали это въ предыдущей главѣ, что при наслѣдованіи растеніями отъ предковъ красной окраски цвѣтовъ у потомковъ оказывается „зачатокъ красного цвѣта“, мы допускали въ этомъ выраженіи существенную неточность. Точнѣе было бы сказать, что нашъ первоцвѣтъ наслѣдуетъ способность отвѣчать на температуру въ 20° образованіемъ красныхъ, а на температуру въ 30°—бѣлыхъ цвѣтовъ. Это ограниченіе имѣетъ силу и для всѣхъ зачатковъ, поддающихся воздѣйствію внѣшнихъ условий при развертываніи ихъ въ соответствующіе имъ морфологическіе признаки; едва ли можно, вмѣстѣ съ тѣмъ, предполагать, что какой либо изъ зачатковъ вообще могъ бы избѣжать воздѣйствія внѣшнихъ факторовъ. Иначе говоря, по наслѣдству передается лишь опредѣленная способность реагировать на тѣ или иныя внѣшнія условія. Тотъ внѣшній обликъ, который представляетъ намъ готовый организмъ, является результатомъ ряда реакцій на внѣшнія условія, подъ вліяніемъ которыхъ шло его развитіе.

Эти, вызываемыя рядомъ внѣшнихъ факторовъ измѣненія обозначаются терминомъ модификаціи. Ясно, такимъ образомъ, что моди-



фикаціи не представляют собою чего либо постоянного и длительного, но исчезаютъ, уступая мѣсто другимъ модификаціямъ, какъ только въ комплексѣ внѣшнихъ условій намѣтится измѣненіе. Если бы удалось выкультивировать нѣсколько индивидовъ одинаковаго происхожденія при совершенно одинаковыхъ внѣшнихъ условіяхъ, мы должны были бы получить совершенно идентичныя по формѣ растенія. Къ сожалѣнію, это совершенно недостижимо. Даже при величайшей тщательности въ постановкѣ опытовъ нельзя избѣжать небольшихъ различій въ количествѣ свѣта, питательныхъ солей, влаги, получаемыхъ отдѣльными растеніями и поэтому потомство самаго чистаго и ограниченного самыми узкими рамками рода необходимо должно представлять широкое разнообразіе формъ, являясь многообразной смѣсью различныхъ модификацій.

Переходя къ знакомству съ законностями, выражающимися въ зависимости модификацій отъ внѣшнихъ факторовъ, воспользуемся изложеніемъ этого вопроса Бауромъ <sup>1)</sup>, отличающимся своей исключительной ясностью и простотой. Посмотримъ, какъ распредѣляются по величинѣ сѣмена фасоли (*Phaseolus multiflorus*), входяція въ составъ обычнаго продажнаго посѣвнаго матеріала. Оказывается, что наименьшая длина ихъ колеблется между 17 и 18 mm., а наибольшая—между 32 и 33 mm. Если сопоставить рядъ измѣреній, сдѣланныхъ надъ этими сѣменами, окажется, что они распредѣляются слѣдующимъ образомъ: изъ измѣренныхъ 558 сѣмянъ между

	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	mm.
было	3	7	21	23	53	69	85	75	72	56	39	25	21	4	4	1		сѣмянъ.

Такимъ образомъ, самыя крупныя и самыя мелкія сѣмена, крайнія въ рядѣ, оказываются наиболѣе рѣдкими; но чѣмъ ближе подвигаемся мы къ нѣкоторой средней величинѣ, тѣмъ многочисленнѣе становятся представители соответствующихъ классовъ. Отчего же зависитъ такое распредѣленіе? Вполнѣ допустимо предположеніе, что величина сѣмянъ зависитъ прежде всего отъ процессовъ питанія ихъ, въ особенности же отъ количества находящихся въ распоряженіи органическихъ пластическихъ веществъ. А оно, въ свою очередь, зависитъ отъ цѣлаго ряда разнообразныхъ условій, какъ, на примѣръ, отъ числа сѣмянъ, развивающихся въ бобѣ, отъ числа бобовъ, завязывающихся на вѣтви растенія, отъ числа участвующихъ въ синтезѣ питательныхъ матеріаловъ листьевъ, отъ ихъ величины и, наконецъ, отъ условій освѣщенія. Чтобы упростить нашу задачу, ограничимся лишь этими пятью факторами—ясно, конечно, что число ихъ можетъ быть легко значительно увеличено—и сдѣлаемъ при этомъ еще болѣе упрощающее вопросъ допущеніе, что каждый изъ этихъ факторовъ дѣйствуетъ только въ двухъ направленіяхъ, вызывая или увеличеніе величины сѣмени, или ея уменьшеніе. Примемъ точно также, что такой импульсъ къ уменьшенію или увеличенію движется въ вполнѣ опредѣленныхъ границахъ; представимъ себѣ, что каждый факторъ, вызывающій увеличеніе размѣровъ сѣмени, прибавляетъ къ



длинѣ его 0.1 мм. и, наоборотъ, каждый факторъ, уменьшающій эту величину, снимаетъ также 0.1 мм.

Каждое сѣмя будетъ развиваться у насъ въ вполне опредѣленныхъ условіяхъ, которыя мы можемъ выразить сравнительно просто, обозначивъ перечисленные выше пять факторовъ цифрами I—V съ добавленіемъ къ нимъ плюса или минуса, въ зависимости отъ того, въ какую сторону направляется воздѣйствіе того или иного фактора. Такъ, напримѣръ, формулой + I, — II, + III, + IV, — V мы бы обозначили, что въ каждомъ бобѣ сравнительно мало сѣмянъ, но что на вѣткѣ завязалось много бобовъ, что питаніе обеспечивается ассимиляціонной работой большого числа крупныхъ листьевъ, но что условія освѣщенія сравнительно неблагоприятны. Такихъ комбинацій факторовъ (сочетаній условій развитія) мыслимо всего 32, и каждая изъ нихъ одинаково возможна и вѣроятна. Слѣдовательно, если мы будемъ изслѣдовать большое число сѣмянъ фасоли, мы въ правѣ ожидать, что каждая  $\frac{1}{32}$  часть изъ нихъ окажется развившейся подъ воздѣйствіемъ одной изъ этихъ возможныхъ комбинацій. Попробуемъ сопоставить между собой всѣ эти 32 комбинаціи и вычислить, къ какимъ результатамъ приведутъ вызываемыя ими увеличенія и уменьшенія размѣровъ сѣмянъ.

Комбинаціи.					Ихъ резуль- татъ.	Комбинаціи.					Ихъ резуль- татъ.	
I	II	III	IV	V		I	II	III	IV	V		
1	+	+	+	+	+ 5	17	+	-	-	-	-	- 3
2	+	+	+	+	+ 3	18	-	-	-	-	+	- 3
3	+	+	+	-	+ 3	19	-	-	-	+	-	- 3
4	+	+	-	+	+ 3	20	-	-	+	-	-	- 3
5	+	-	+	+	+ 3	21	-	+	-	-	-	- 3
6	-	+	+	+	+ 3	22	-	-	-	-	-	- 5
7	+	+	+	-	+ 1	23	+	+	-	+	-	+ 1
8	+	+	-	-	+ 1	24	+	-	+	-	+	+ 1
9	+	-	-	+	+ 1	25	-	+	-	+	-	- 1
10	-	-	+	+	+ 1	26	+	-	+	-	-	- 1
11	-	+	+	+	+ 1	27	+	-	+	+	-	+ 1
12	+	+	-	-	- 1	28	-	+	+	-	+	+ 1
13	+	-	-	-	- 1	29	+	+	-	+	-	+ 1
14	-	-	-	+	- 1	30	+	-	+	-	-	- 1
15	-	-	+	+	- 1	31	-	+	-	-	+	- 1
16	-	+	+	-	- 1	32	+	-	-	+	-	- 1

Такимъ образомъ, комбинацій съ результатомъ + 5 = увеличенію

въ размѣрахъ на 0.5 мм. оказывается 1

комбинацій съ результатомъ + 3 = увеличенію на 0.3 мм. 5

„ „ „ + 1 = „ „ 0.1 мм. 10

„ „ „ - 1 = уменьшенію „ 0.1 мм. 10

„ „ „ - 3 = „ „ 0.3 мм. 5

„ „ „ - 5 = „ „ 0.5 мм. 1

Эти численныя соотношенія могутъ быть изображены въ видѣ кривой, видъ которой будетъ близокъ къ кривой на рисункѣ 118. Оказывается, слѣдовательно, что наиболѣе благоприятныя и наименѣе бла-



гоприятныя сочетанія условий осуществляются лишь по одному разу, между тѣмъ какъ тѣ сочетанія, въ которыхъ благоприятствующіе и неблагоприятствующіе факторы взаимно уравновѣшиваются (+ 1, — 1), осуществились по 10 разъ каждое.

Если продѣлать такой же расчетъ для 6 или большого количества факторовъ, получатся ряды вродѣ слѣдующихъ:

1            6            15            20            15            6            1.  
1        7        21        35        35        21        7        1,

причемъ каждый изъ этихъ рядовъ отвѣчаетъ значеніямъ бинома  $(a + b)^n$ ; приведенный выше соответствуетъ биному  $(a + b)^5$ , а оба только что упомянутые—биномамъ  $(a + b)^6$  и  $(a + b)^7$ , при условіи, что  $a = b$ , а оба эти члена порознь равны единицѣ. Кривыя, слѣдующія закону бинома, возникаютъ всегда, когда изъ двухъ возможныхъ случаевъ можетъ осуществиться лишь одинъ, между тѣмъ какъ вѣроятность осуществленія одинаково велика для обоихъ. Если, на примѣръ, мы стали бы бросать монету, „орла“ которой обозначимъ +, а „рѣшетку“ —, то, сочетавъ въ группы каждыя 5 бросаній, мы получили бы какъ разъ тѣ 32 комбинаціи, къ которымъ мы пришли на примѣрѣ размѣровъ сѣмянъ фасоли. И если мы опредѣлимъ число осуществленій значеній + 5 (5 разъ орелъ), + 3 (4 разъ орелъ и 1 разъ рѣшетка) и т. д., мы получимъ прежнюю кривую

1        5        10        10        5        1.

Эта кривая носитъ названіе кривой Гальтона или кривой случайностей.

Статистическія изслѣдованія, касающіяся количественныхъ различій между отдѣльными индивидами, устанавливаемыхъ путемъ измѣренія, счета или вѣса, чрезвычайно часто слѣдуютъ въ большей или меньшей степени приближенія теоретической кривой случайностей. Приведемъ нѣсколько примѣровъ.

Число лучей въ женскомъ зонтикѣ *Marchantia* <sup>2)</sup>.

Число членовъ . . . . .	7	8	9	10	11	12	13	
Частота появленій . . . . .	1	14	307	152	44	3	1	всего 522

Число лепестковъ у *Linaria spuria* <sup>3)</sup>.

Число членовъ . . . . .	2	3	4	5	6	7	8	9
Частота появленій (актином. цвѣты) . . . . .	1	2	43	810	52	2	1	1
„ „ (зигоморфи. цвѣты) . . . . .	—	4	240	60250	169	7	1	—
								всего 60671

Содержаніе сахара въ 40,000 свекловицъ изъ Наардена (Голландія) <sup>4)</sup>.

Процентъ сахара . . . . .	12	12½	13	13½	14	14½	15	15½
Частота . . . . .	340	635	1192	2205	3597	5561	7178	7829
Процентъ сахара . . . . .	16	16½	17	17½	18	18½	19	—
Частота . . . . .	6925	4458	2233	692	133	14	5	—

<sup>2)</sup> Ludwig 1900. Bot. Cbl. Beih. 9, 89.

<sup>3)</sup> Voechting 1898. Jahrb. wiss. Bot. 31, 391.

<sup>4)</sup> de Vries 1901. Die Mutationstheorie, стр. 74. Leipzig.



Цифры, касающіяся распредѣленія корней съ различнымъ содержаніемъ сахара у свекловицы переданы на рис. 118 въ видѣ кривой.

Наряду съ этой кривой, которая является наиболѣе обычной, нерѣдки также и другія кривыя модификаціи. Такъ, на примѣръ, возможны случаи, когда тотъ или иной признакъ варьируетъ только въ одномъ направленіи, обуславливая этимъ одностороннюю кривую Гальтона; бывають также кривыя съ двумя или нѣсколькими вершинами. Многовершинность кривыхъ обуславливается обычно тѣмъ, что матеріалъ, подвергнутый изслѣдованію, не былъ однороднымъ, т. е., на примѣръ, состоялъ изъ смѣси двухъ различныхъ формъ, расходящихся своими средними значеніями, но укладывающихся въ общія границы въ своихъ крайнихъ проявленіяхъ (такъ называемыя трансгрессивныя кривыя). Не слѣдуетъ, однако, думать, что наличность одновершинной кривой вариации указываетъ на полную однородность матеріала; такія одновершинныя Гальтоновскія кривыя получаются иногда и для смѣси многихъ различныхъ формъ (рис. 119).

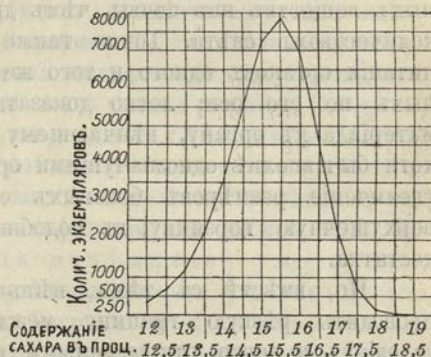


Рис. 118. Содержание сахара въ 4000 экземпляровъ сахарной свеклы, въ графическомъ изображеніи. По Де-Фризу.

Появленіе одностороннихъ кривыхъ Гальтона можетъ быть объяснено слѣдующимъ образомъ. Правильный ходъ типической кривой случайностей связанъ съ тѣмъ, что измѣнчивые факторы внѣшней среды сами слѣдуютъ кривой случайностей и закономерно колеблются въ одну или другую сторону около нѣкотораго средняго значенія; эти соотношенія осуществляются цѣликомъ лишь тогда, когда реакціи растенія на внѣшнія воздѣйствія являются прямо пропорціональными величинѣ всей ихъ совокупности. Но представимъ себѣ, что при достиженіи опредѣленной величины или числа реакція достигаетъ своего максимальнаго размѣра; тогда дальнѣйшее увеличеніе воздѣйствій извнѣ уже не приведетъ ни къ какому повышенію отвѣта со стороны организма. И если этотъ максимумъ достигается уже при нѣкоторомъ среднемъ значеніи внѣшнихъ импульсовъ, то въ природѣ данный признакъ и можетъ варіировать только въ одномъ направленіи отъ этого средняго значенія. Въ результатѣ и получаются одностороннія Гальтоновскія кривыя. Приведемъ примѣръ обратнаго случая, въ которомъ минимумъ признака наступаетъ уже при среднемъ значеніи внѣшнихъ факторовъ.

Калужница (*Caltha palustris*, по Бауру <sup>2</sup>).

Число лепестковъ . . . . .	4	5	6	7	8	9	10
Число цвѣтовъ . . . . .	0	233	45	6	4	3	0



Съ возрастаніемъ благопріятствующихъ факторовъ осуществляется и умноженіе числа лепестковъ цвѣтка, но зато съ наростаніемъ факторовъ угнетающихъ число лепестковъ не спускается ниже 5.

Наличность отклоненій отъ нѣкоторой средней точки, наблюдаемыхъ у признаковъ вида, находящагося при кажущихся одинаковыхъ внѣшнихъ условіяхъ, источникомъ своимъ имѣетъ, безъ сомнѣнія, тѣ неизбежныя неравномѣрности въ условіяхъ развитія (питанія въ широкомъ смыслѣ слова), которыя наступаютъ при самой тщательной обстановкѣ культурныхъ опытовъ. Безусловно немыслимо избѣжать, чтобы отдѣльные растительные экземпляры не поглощали больше влаги, солевыхъ веществъ изъ почвы, чѣмъ другіе, или не пользовались большимъ количествомъ свѣта. Точно также необходимо наступаетъ различіе въ питаніи органовъ одного и того же растенія, разнообразно распределенныхъ по его оси; легко доказать различіе въ притокѣ питательнаго матеріала къ органу, вѣнчающему стебель, сравнительно съ боковыми, хотя бы и вполне однозначущими органами. Можно вызвать значительное увеличеніе размѣровъ боковыхъ соцвѣтій подсолнечника, если удалить верхушечную корзинку; въ подобныхъ примѣрахъ не можетъ быть недостатка.

Но, вмѣстѣ съ тѣмъ, нѣтъ никакого основанія къ тому, чтобы проводить рѣзкую границу между наблюдаемыми въ естественныхъ условіяхъ и легко открываемыми статистическимъ методомъ модификаціями количественныхъ признаковъ и тѣми экспериментальными измѣненіями, о которыхъ мы говорили въ главахъ XXIV и XXV. Въ одномъ случаѣ модификаціи обуславливаются общею суммою факторовъ, соединенныхъ нами подъ общимъ обозначеніемъ питательныхъ, въ другомъ—смѣною отдѣльныхъ факторовъ. А такъ какъ въ условіяхъ опыта внѣшніе факторы нерѣдко гораздо сильнѣе отклоняются отъ своего средняго значенія, чѣмъ въ природѣ, естественно, что и тѣ морфологическія измѣненія, которыя наблюдаются при этомъ, оказываются значительно болѣе рѣзкими, чѣмъ у организмовъ въ естественныхъ условіяхъ ихъ существованія; различіе здѣсь можетъ даже и не ограничиваться чисто количественными рамками, а выливаться уже и въ качественныя отклоненія. Припомнимъ, какія глубокія измѣненія вызываются интенсивнымъ свѣтомъ, съ одной стороны, и полною темнотою, съ другой, или культурною организма въ водной средѣ и на сушѣ, въ насыщенномъ влагою воздухѣ или въ совершенно сухой атмосферѣ и т. д. И, вмѣстѣ съ тѣмъ, нѣтъ никакихъ основаній отграничивать эти отклоненія отъ „нормальной“ формы отъ тѣхъ „статистическихъ“ измѣненій, которыя наступаютъ при вполне однородныхъ, повидимому, условіяхъ. Нужно, однако, имѣть въ виду, что статистическій методъ далеко не можетъ дать представленія объ измѣнчивости того или другого растенія <sup>5)</sup>. Способность организма къ отклоненіямъ отъ нормаль-

<sup>5)</sup> Klebs 1903. Willkühliche Entwicklungsänderungen. Jena.



ной формы, величина размаха его измѣнчивости можетъ быть установлена лишь путемъ культивирования его во всѣхъ возможныхъ комбинаціяхъ внѣшнихъ факторовъ; статистическій методъ можетъ лишь дать понятіе о ширинѣ измѣнчивости организма въ зависимости отъ обычныхъ условій его существованія.

Если въ появленіи и исчезаніи всѣхъ вообще модификацій обнаруживаются тѣ же соотношенія, съ которыми мы познакомились на измѣненіи окраски цвѣтовъ *Primula chinensis* высокой температурой, ясно, само собой, что модификаціи эти могутъ существовать лишь постольку, поскольку оказываются налицо вызывающія ихъ условія существованія. Измѣненіе этихъ условій будетъ вызывать исчезаніе несоотвѣствующихъ новымъ факторамъ модификацій, съ одинаковой опредѣленностью и быстротой, была ли данная модификація длительной, или время ея существованія было ограничено очень узкими рамками. Иначе говоря, модификаціи не могутъ передаваться по наслѣдству. Если бы было не такъ, и у потомства самопроизвольно, безъ соотношеній къ внѣшнимъ условіямъ, появлялись измѣненія, появившіяся у родителей въ качествѣ модификацій, мы должны были бы признать, что у даннаго поколѣнія измѣнилась уже и способность реагировать, т. е. имѣются налицо уже не модификаціи, а совершенно инныя формы измѣнчивости. И дѣйствительно, цѣлый рядъ изслѣдованій показываетъ намъ, что такія внѣшнія воздѣйствія не даютъ передающихся по наслѣдству измѣненій. Клебсъ указываетъ, что сапролегнія (*Saprolegnia*), развивавшаяся въ теченіе нѣсколькихъ лѣтъ исключительно вегетативнымъ порядкомъ, образуетъ органы размноженія съ такою же легкостью, какъ и обычный, взятый изъ природы грибокъ съ типичнымъ цикломъ развитія, лишь только окажутся налицо необходимыя для развитія этихъ органовъ условія. Тоже самое можно сказать и о дрожжахъ, не теряющихъ, несмотря на длительное размноженіе исключительно вегетативнымъ способомъ, способности къ образованію аскоспоръ. Укажемъ также и на альпійскія растения, обитающія уже въ теченіе тысячелѣтій въ условіяхъ альпійскихъ луговъ и принявшихъ тамъ чрезвычайно своеобразный обликъ и строеніе; перенесенныя для культуры внизъ, въ условія долинъ, они тотчасъ же теряютъ свой „альпійскій“ *habitus*. Наоборотъ, если перенести въ высокогорныя условія долинныя формы, онѣ тотчасъ же, какъ показалъ Боннье <sup>6)</sup>, принимаютъ своеобразный альпійскій обликъ, тотчасъ же теряя его, какъ только будетъ осуществлена новая перемѣна мѣста.

Однако, въ специальной литературѣ по растеніеводству имѣется рядъ данныхъ, на основаніи которыхъ можно вывести заключеніе о возможности передачи по наслѣдству, если и не всѣхъ, то во всякомъ случаѣ, извѣстной части модификацій. Оказывается, что удается укрѣ-

<sup>6)</sup> Bonnier 1895. Ann. Sc. nat. (7) 20, 217.



пить и выдвинуть на первый планъ намѣченный признакъ при помощи тщательнаго отбора особей и дальнѣйшей селекціи полученнаго отъ нихъ потомства. Такъ, на примѣръ, въ культурѣ сахарной свекловицы путемъ послѣдовательнаго примѣненія въ качествѣ посѣвнаго матеріала сѣмянъ, полученныхъ отъ наиболѣе богатыхъ сахаромъ корней свекловицы оказалось возможнымъ значительно повысить среднее содержаніе сахара: 50 лѣтъ тому назадъ сахара было 7—8%, теперь же среднее содержаніе доходитъ до 15%. Совершенно также, путемъ строго проведенной селекціи, удастся выкультивировать и у другихъ растений новыя расы, отличающіяся особенно крупными цвѣтами или плодами, особеннымъ вкусомъ, мясистостью и т. п. При этомъ, однако, насколько мы можемъ судить, не возникаютъ новые признаки, а усиливаются или отходятъ на задній планъ уже раньше существовавшіе. вмѣстѣ съ тѣмъ уже черезъ нѣсколько поколѣній (3—5) обычно оказывается достигнутымъ возможный предѣлъ измѣненія и дальнѣйшая селекція ведетъ лишь къ поддержанію полученной расы. Такая постоянная селекція оказывается безусловно необходимой, такъ какъ достигнутый отборомъ результатъ можетъ исчезнуть съ тою же быстротой, съ какою онъ былъ полученъ; если прервать селекцію и предоставить размноженіе организма самому себѣ, уже черезъ нѣсколько поколѣній онъ возвратится къ своему исходному состоянію.

Объясненіе вліянія селекціи было дано Іогансеномъ <sup>7)</sup>. Онъ показалъ, что можно путемъ селекціи, на примѣръ, наиболѣе крупныхъ сѣмянъ быстро поднять средній вѣсъ сѣмянъ кажущагося совершенно однороднымъ сорта фасоли. Но когда онъ перешелъ къ опытамъ не съ потомствомъ растений цѣлаго поля, или, какъ онъ говоритъ, не съ „населеніемъ“ (Population), а съ потомками одного, размножающагося путемъ самооплодотворенія индивида, онъ сталъ получать всегда одни и тѣ же среднія числа, безразлично, бралъ ли онъ одни крупныя или одни мелкія сѣмена. Изъ своихъ опытовъ онъ дѣлаетъ общій выводъ, что въ каждой по внѣшнему виду чистой расѣ заключается рядъ болѣе мелкихъ расъ (подрасъ), получившихъ отъ Іогансена названіе „чистыхъ линій“; эти подрасы стойко отличаются другъ отъ друга въ среднемъ вѣсѣ сѣмянъ. На рис. 119 ясно видно, что кривыя вѣса сѣмянъ отдѣльныхъ „линій“ заходятъ другъ за друга. Если изъ смѣси такихъ „чистыхъ линій“ взять для дальнѣйшей культуры особенно крупныя сѣмена, они могутъ оказаться принадлежащими, въ качествѣ крайнихъ формъ, и мелкосѣмяннымъ линіямъ, хотя, конечно, больше вѣроятія за принадлежность ихъ къ крупносѣмяннымъ линіямъ. Если провести такую же селекцію въ теченіе двухъ или трехъ поколѣній, мы и получимъ отборъ наиболѣе крупносѣменныхъ линій <sup>7a)</sup>.

<sup>7)</sup> Johansson 1903. Erbllichkeit in Populationen. Jena.

<sup>7a)</sup> Объясненіе это не можетъ считаться вполнѣ исчерпывающимъ, такъ какъ имъ не освѣщается фактъ быстрого возврата къ прежнему типу въ случаѣ прекращенія селекціи.



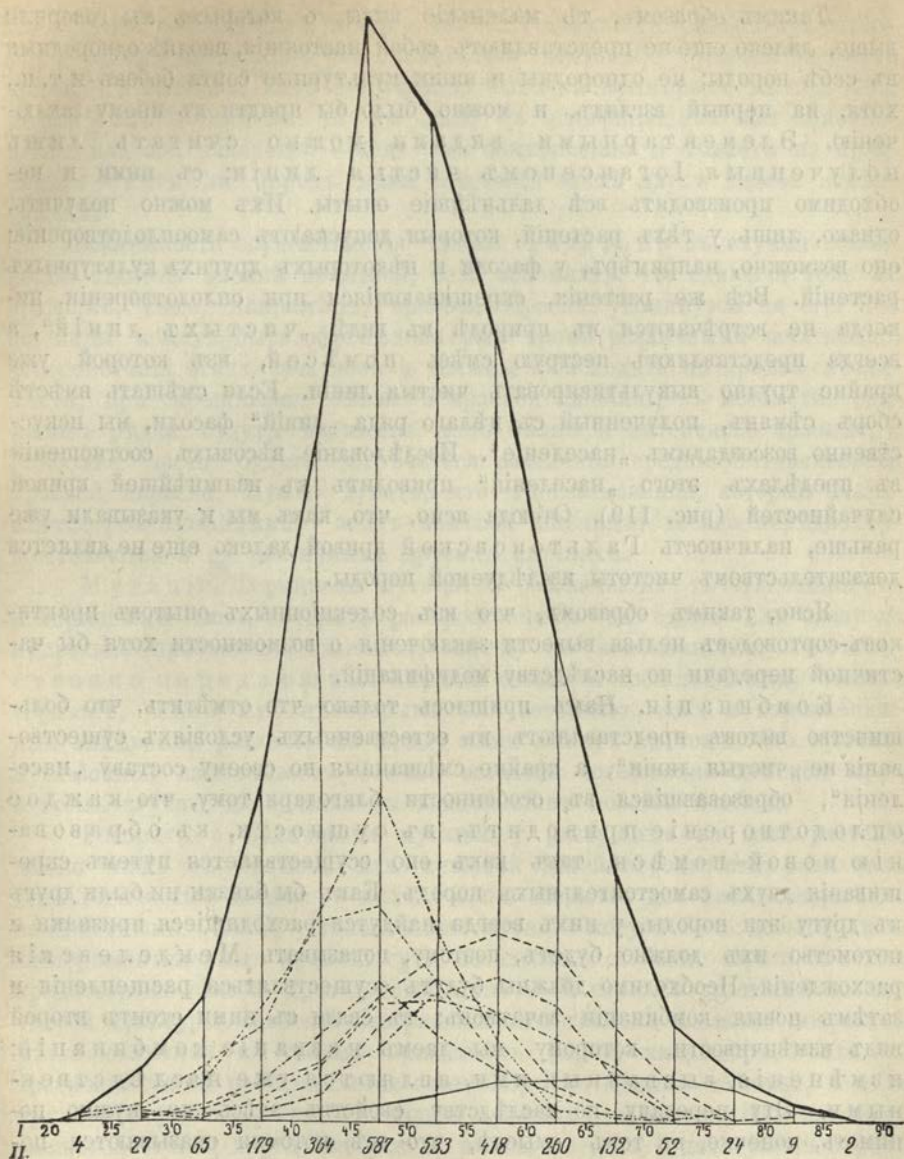


Рис. 119. Кривыя веса 8 чистыхъ линий бобовъ и исходнаго материала. (вѣншая кривая). ———— Линія А; ———— Линія В; ———— Линія С; ———— D; ———— Линія Е; ———— Линія F; ———— Линія G; ———— Линія H. На абсциссахъ отложены (I) классы по весу въ сантиграмахъ, на ординатахъ—количество индивидовъ каждаго класса [второй рядъ цифръ (II) передаетъ эти численныя соотношенія для всего материала цѣликомъ]. По Бауру <sup>1)</sup>.

Совершенно также и въ случаѣ другихъ селекцій достигается въ концѣ концовъ не изолированіе появляющихся вариантовъ, а выдѣленіе уже раньше преуспѣвавшихъ породъ изъ пестрой ихъ смѣси.



Такимъ образомъ, тѣ маленькіе виды, о которыхъ мы говорили выше, далеко еще не представляютъ собой настоящія, вполне однородныя въ себѣ породы; не однородны и наши культурные сорта бобовъ и т. п., хотя, на первый взглядъ, и можно было бы придти къ иному заключенію. Элементарными видами можно считать лишь полученныя Иогансеномъ чистыя линіи; съ ними и необходимо производить всѣ дальнѣйшіе опыты. Ихъ можно получить, однако, лишь у тѣхъ растений, которыя допускаютъ самооплодотвореніе; оно возможно, напримѣръ, у фасоли и нѣкоторыхъ другихъ культурныхъ растений. Всѣ же растенія, скрещивающіяся при оплодотвореніи, никогда не встрѣчаются въ природѣ въ видѣ „чистыхъ линій“, а всегда представляютъ пеструю смѣсь помѣсей, изъ которой уже крайне трудно выкультивировать чистыя линіи. Если смѣшать вмѣстѣ сборъ сѣмянъ, полученный съ цѣлаго ряда „линій“ фасоли, мы искусственно воссоздадимъ „населеніе“. Изслѣдованіе вѣсовыхъ соотношеній въ предѣлахъ этого „населенія“ приводитъ къ изящнѣйшей кривой случайностей (рис. 119). Отсюда ясно, что, какъ мы и указывали уже раньше, наличность Гальтоновской кривой далеко еще не является доказательствомъ чистоты изслѣдуемой породы.

Ясно, такимъ образомъ, что изъ селекціонныхъ опытовъ практиковъ-сортводовъ нельзя вывести заключенія о возможности хотя бы частичной передачи по наслѣдству модификацій.

Комбинаціи. Намъ пришлось только что отмѣтить, что большинство видовъ представляютъ въ естественныхъ условіяхъ существованія не „чистыя линіи“, а крайне смѣшанныя по своему составу „населенія“, образовавшіяся въ особенности благодаря тому, что каждое оплодотвореніе приводитъ, въ сущности, къ образованію новой помѣси, такъ какъ оно осуществляется путемъ скрещиванія двухъ самостоятельныхъ породъ. Какъ бы близки ни были другъ къ другу эти породы, у нихъ всегда найдутся расходящіеся признаки и потомство ихъ должно будетъ, поэтому, показывать Менделевскія расхожденія. Необходимо должны будутъ осуществляться расщепленія и затѣмъ новыя комбинаціи зачатковъ; въ связи съ ними стоитъ второй видъ измѣнчивости, которому мы даемъ названіе комбинацій; измѣненія, вызванныя ими, являются уже наслѣственными ми. Эту передачу по наслѣдству свойствъ здѣсь не нужно понимать, конечно, въ томъ смыслѣ, что всѣ потомки оказываются похожими на родителей; фиксированіе по наслѣдству признаковъ выражается въ томъ, что разъ проявившіеся зачатки и связанные съ нимъ признаки уже не могутъ безслѣдно исчезнуть въ потомствѣ.

Въ этомъ глубокое различіе между комбинаціями и модификаціями. Было бы, однако, серьезнымъ заблужденіемъ думать, что эти два вида варіацій легко могутъ быть отличимы другъ отъ друга уже по внѣшнимъ своимъ признакамъ. Это недостижимо уже и потому, что и комбинаціи нерѣдко получаютъ согласно тѣмъ законностямъ, которыя приводятъ къ кривой случайностей. Поэтому, если у какого либо растенія съ



неизвѣстной генеалогіей и взятаго изъ естественныхъ условій существованія рядомъ подсчетовъ устанавливается измѣненіе признака согласно кривой Гальтона, какъ это указано было въ примѣрахъ на стр. 662, нельзя сказать, имѣемъ ли мы дѣло съ модификаціями или комбинаціями, или же, наконецъ, — какъ это обыкновенно и бываетъ на практикѣ, — нѣтъ ли передъ нами сочетанія этихъ двухъ видовъ измѣнчивости.

Возможность осуществленія кривой Гальтона въ случаѣ комбинацій станетъ вполне понятной, если вспомнить, что одинъ и тотъ же признакъ, какъ, напримѣръ, красная окраска упомянутой на стр. 648 пшеницы можетъ быть обусловлена сразу тремя различными зачатками и что сочетанія этихъ зачатковъ и должны происходить по кривой случайности; при скрещиваніи бѣлой и красной пшеницы въ потомствѣ одинаково рѣдки будутъ индивиды чисто бѣлые и интенсивно красные, а наиболѣе часто будутъ встрѣчаться различныя среднія интенсивности красной окраски. Нужно думать, что тѣ соотношенія, которыя оказываются реализованными у этихъ помѣсей пшеницы, весьма нерѣдко осуществляются и въ различныхъ другихъ случаяхъ.

Мутации. Терминомъ мутаций <sup>8)</sup> обозначаются тѣ отклоненія отъ материнскаго типа, которыя, распространяясь на одинъ или сразу на нѣсколько признаковъ, являются, наряду съ комбинаціями, наследственно передающимися; онѣ остаются свойственными, такимъ образомъ, всѣмъ или нѣкоторымъ изъ потомковъ, какъ и комбинаціонныя измѣненія, различіе же между ними лежитъ въ томъ, что причина мутационной измѣнчивости обычно остается совершенно неясной и, во всякомъ случаѣ, не связана съ образованіемъ половой помѣси.

Говорить о наличности мутаций у растущихъ на волѣ растений можно лишь съ большей или меньшей долей вѣроятности, такъ какъ генеалогическія данныя о нихъ обычно остаются для насъ совершенно неизвѣстными. Точно установленныя мутации могутъ быть добыты лишь экспериментальнымъ путемъ; тутъ необходимъ особенно строго, со всѣми предосторожностями проведенный опытъ. И если въ условіяхъ вполне чистой культуры самооплодотворяющагося организма внезапно получится рѣзко отличная по своимъ признакамъ форма, напримѣръ, если въ красноцвѣтущей расѣ окажется экземпляръ съ бѣлыми цвѣтами, и если при этомъ условія развитія остались прежними, а появившійся признакъ окажется стойко передающимся по наследству, мы будемъ имѣть передъ собой типичную мутацию. Однако, различіе между материнской и мутационными формами далеко не всегда бываетъ настолько крупнымъ. Мутация можетъ также вызывать лишь перемѣщеніе положенія средняго значенія того или другого признака. Такія мелкія мутации, очевидно, могутъ быть замѣчены лишь при весьма тщательномъ наблюденіи. Но,

<sup>8)</sup> De Vries 1901. Die Mutationstheorie I и II. Leipzig; 1906. Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Berlin. Korschinski 1901, Flora, 89, 240. Коржинскій. Гетерогенезъ и эволюція. Записки Имп. Академіи Наукъ 1899.



вмѣстѣ съ тѣмъ, онѣ то и представляютъ особенный интересъ и значеніе, показывая, что сущностью мутаций является не величина или внѣшній видъ, а исключительно лишь ихъ наследственное постоянство. <sup>9)</sup>

Большинство точно изученныхъ случаевъ мутаций объясняется тѣмъ, что „мутантъ“ утерялъ одинъ изъ зачатковъ, свойственныхъ материнскому растенію и не обладаетъ тѣми признаками, которые обуславливаются этимъ зачаткомъ. Такимъ образомъ появляются, напримѣръ, узколистныя или разсѣченнолистныя формы или форма съ бѣлыми цвѣтами среди пестроцвѣтущихъ формъ. Приведемъ здѣсь нѣсколько примѣровъ измѣнчивости, главнымъ образомъ, культурныхъ растеній, исторія появления которыхъ, впрочемъ, не является точно установленной, а, слѣдовательно, не вполне ясной и ихъ мутационная природа. Наибольше старымъ примѣромъ является *Chelidonium laciniatum*, внезапно появившееся въ 1590 году близъ Гейдельберга видоизмѣненіе обычнаго чистотѣла (*Chelidonium majus*), отличающееся разсѣченными листьями и лепестками и сохранившее свои признаки и до нашихъ дней при размноженіи сѣменами. Въ 1763 году было отмѣчено появленіе земляники, отличающейся отъ обыкновенной формы съ тройчатыми листьями своимъ простымъ одиночнымъ листомъ; эта форма культивируется и понынѣ въ ботаническихъ садахъ. Путемъ мутации произошли и махровые цвѣты многихъ растеній, а также и разнообразныя утолщенія осей („фасциации“), въ особенно характерномъ и общеизвестномъ видѣ встрѣчающіяся у обычнаго въ садахъ пѣтушьяго гребня (*Celosia cristata*). Типичными примѣрами мутаций могутъ служить также нѣкоторыя сложноцвѣтныя, потерявшія язычковые цвѣты (напр., *Matricaria discoidea*); затѣмъ лишенные шиповъ видоизмѣненія растеній, обычно ими снабженныхъ (*Ranunculus arvensis inermis*, *Datura Tatula*), наконецъ, любопытная *Capsella Heegeri*, найденная въ дикомъ состояніи у Ландау и представляющая, по всей вѣроятности, мутацию обыкновенной патушей сумки (*Capsella bursa pastoris*).

У многихъ изъ этихъ мутантовъ расхожденіе съ исходной формой ограничивается лишь однимъ какимъ либо признакомъ. Гораздо болѣе рѣзкими и важными являются мутации энотеры Ламарка (*Oenothera Lamarckiana*), знакомствомъ съ которыми мы обязаны Гуго Де Фризу <sup>8)</sup>. Растеніе это было найдено Де Фризомъ въ одичавшемъ состояніи недалеко отъ Амстердама и взято оттуда въ культуру. Получая сѣмена путемъ безусловно чистаго самооплодотворенія, онъ подмѣтилъ среди многихъ тысячъ сѣянцевъ нѣсколько единичныхъ формъ, явственно отличавшихся отъ материнской и сохранявшихъ свои отличительные признаки и въ послѣдующихъ поколѣніяхъ. Нѣкоторыя изъ этихъ формъ появлялись изъ материнской неоднократно. Де-Фризь обозначилъ эти мутанты особыми названіями.

Одна изъ полученныхъ формъ, именно *Oenothera brevistylis* близка къ указаннымъ выше мутантамъ, отличаясь отъ материнской формы

<sup>9)</sup> Сравни Lehmann 1909. Z. f. Abstammungslehre 2, 145.



только въ одномъ признакѣ, именно короткостолбчатостью; она даетъ съ исходной формой правильно по Менделю расщепляющіяся помѣси.

Другія формы, наоборотъ, отличаются отъ *Oenothera Lamarckiana* уже въ нѣсколькихъ или даже всѣхъ признакахъ. Приведемъ описаніе *Oenothera gigas*, даваемое Де-Фризомъ<sup>10)</sup>.

„Форма эта достигаетъ той же вышины, какъ и материнская, но стебель ея значительно толще, листья на немъ сидятъ гуще и верхушка его увѣнчана болѣе крупною кистью широко раскрытыхъ цвѣ-



Рис. 120. А. *Oenothera Lamarckiana*. Верхушка начинающаго цвѣсти стебля; *d*—завяшій цвѣтокъ, лежащій на поверхности прицвѣтника. В.—*Oenothera gigas*, выведенная въ 1895 году отъ *Oe. Lamarckiana*. Верхушка стебля въ началѣ цвѣтенія. При *a* одинъ изъ лепестковъ удаленъ; *b*—увядающій цвѣтокъ. По Де-Фризу.

товъ и значительно болѣе толстыхъ цвѣточныхъ почекъ (сравни рис. 120); плоды ея наполовину короче и заключаютъ, поэтому, меньше сѣмянъ; но зато сѣмена гораздо полнѣе, болѣе округлы и тяжелы. Типъ этотъ появился въ моихъ культурахъ въ 1895 году въ одномъ единственномъ экземплярѣ среди 14.000 сѣянцевъ“. Съ этого растенія были собраны въ 1896 году сѣмена, причемъ особенное вниманіе было обращено на устраненіе перекрестнаго опыленія. „Сѣмена были высѣяны на слѣдующую весну (1897 года). Какъ только ростки стали выгонять третій и четвертый листья, стало замѣтнымъ яркое отличіе отъ типической формы. Всѣ молодыя растенія

<sup>10)</sup> De Fries 1901. Die Mutation und die Mutationsperioden. Leipzig.



несли иную, чѣмъ у материнской формы, листву, болѣе крупную, съ болѣе широкими пластинками, значительно темнѣе окрашенную. Всѣхъ сѣянцевъ было нѣсколько сотъ, но всѣ они принадлежали несомнѣнно къ одному типу. И по мѣрѣ того, какъ въ теченіе лѣта сформировывалась стеблевая ихъ часть, достигали полнаго развитія листья, завязывались бутоны, распускались цвѣты и, наконецъ, созрѣвали плоды, шагъ за шагомъ росла увѣренность въ томъ, что передъ нами имѣется совершенно новый, вполне стойкій въ своихъ признакахъ видъ“. „Проявившись въ одномъ единственномъ экземплярѣ, видъ *Oenothera gigas* оказался вполне чистымъ и стойкимъ при размноженіи сѣменами; онъ образовался изъ материнскаго типа путемъ какъ бы скачкообразнаго измѣненія, ставши сразу вполне законченнымъ видомъ“. „Совершенно точно также происходило появленіе и всѣхъ остальныхъ моихъ видовъ, путемъ внезапнаго измѣненія, безъ признака какихъ либо переходныхъ формъ“.

Цитологическія изслѣдованія привели нѣсколько лѣтъ тому назадъ къ установленію поразительнаго факта, бросающаго свѣтъ на причины появленія новой формы <sup>11)</sup>. Оказалось, что у *Oenothera gigas* во всѣхъ клѣткахъ имѣется вдвое болѣе хромозомъ, чѣмъ у *Lamarckiana*. Мы не знаемъ, какимъ образомъ совершилось это умноженіе, но съ новымъ основаніемъ можемъ искать въ немъ причины типичныхъ отличій, свойственныхъ этому мутанту. Другія новыя формы, которыхъ мы не станемъ перечислять каждую въ отдѣльности, не связаны съ такими же измѣненіями въ составѣ клѣтки. У преобладающаго числа мутантовъ потомство оказалось вполне константнымъ, только у одной *Oenothera scintillans* при самоопыленіи 75% сѣмянъ дали материнскую форму — *Lamarckiana* и 25% — *scintillans*; это любопытное расщепленіе повторяется въ тѣхъ же пропорціяхъ и въ слѣдующихъ поколѣніяхъ.

Установленные, такимъ образомъ, факты мутацій, а съ ними и цѣлый рядъ сопутствующихъ наблюденій <sup>12)</sup>, касающихся, съ одной стороны, образованія мутантами помѣсей, а съ другой выясняющихъ строеніе и составъ ядеръ новыхъ формъ, не оставляютъ почти никакого сомнѣнія въ томъ, что въ мутаціяхъ мы имѣемъ совершенно инныя проявленія измѣнчивости, чѣмъ въ двухъ предыдущихъ. Правда, что все чаще и чаще высказываются соображенія, что *Oenothera Lamarckiana* не является чистымъ видомъ, а представляетъ собой расщепляющуюся помѣсь. Де-Фризу попались подѣру и были имъ выдѣлены въ видѣ мутацій нѣкоторые особенно рѣзко выдѣляющіеся продукты расщепленія. Однако, возрѣніе это далеко еще не является

<sup>11)</sup> Hoving 1910. Z. f. Abstammungsl. 4, 227. Сравни также Digly Annals of Bot. 26, 357.

<sup>12)</sup> De Fries 1908. Ber. Bot. Ges. 26a, 667; 1909. Bot. Gaz. 47, 1; 1911. Biol. Cbl. 31, 97; 1912. Die Mutationen in der Erblchkeitslehre. Berlin. Nilson 1912. Z. f. Abstammungsl. 8, 89. Gates 1910, ibidem 4, 337, 6, 285. Stomps 1912. Biol. Cbl. 32, 521. Leclerc 1910. Rev. gén. 22, 266. Tischler 1911. Z. f. Abstammungslehre 5, 324.



вполнѣ обоснованнымъ; имъ не объясняются также и необыкновенныя свойства нѣкоторыхъ помѣсей, о которыхъ мы упоминали на стр. 652. Во всякомъ случаѣ, необходимо признать, что энотеры Де-Фриза потеряли теперь свою когда то центральную, основную роль при изслѣдованіи процессовъ мутаціи. Поэтому мы и считаемъ совершенно излишнимъ ближе вдаваться въ знакомство съ этимъ крайне запутаннымъ и ежедневно мѣняющимся подѣ влияніемъ новыхъ и новыхъ изслѣдованій вопросомъ.

Мутаціи наблюдаются не только при половомъ способѣ размноженія. Ихъ можно встрѣтить, повидимому, и у низшихъ, не обладающихъ половымъ процессомъ растительныхъ формъ, какъ, напримѣръ, у бактерий <sup>13)</sup>; отмѣчены онѣ и у аспергилла (*Aspergillus*) <sup>14)</sup>, а въ особенности у высшихъ растений; у этихъ организмовъ весьма часто отдѣльныя вѣтви стебля чрезвычайно замѣтно отличаются отъ материнской формы <sup>15)</sup> и, отдѣленные отъ нея, остаются вполнѣ константными при дальнѣйшемъ размноженіи сѣменами. Впрочемъ, во многихъ подобныхъ случаяхъ нельзя придти къ какому либо опредѣленному выводу. Дѣло въ томъ, что если образующее мутаціи растеніе представляетъ само по себѣ помѣсь, то такое видоизмѣненіе одной изъ вѣтвей можетъ зависѣть отъ чисто вегетативнаго расщепленія, возможность котораго установлена вполнѣ точно. Иначе приходится толковать происхождение мутаціи, если она проявляется при развитіи почекъ въ „чистой линіи“ <sup>16)</sup>, какъ это, дѣйствительно, и удалось подмѣтить Иогансену <sup>16)</sup> на фасоли (*Phaseolus*).

Причины мутаціи еще сравнительно темны. Было сдѣлано немало попытокъ вызвать появленіе ихъ искусственнымъ путемъ <sup>17)</sup>. Тѣ измѣненія, которыя вызываются вспрыскиваніемъ въ завязь ядовитыхъ веществъ, не являются, повидимому, мутаціями <sup>18)</sup>. Точно также совершенно еще неустановлено, возможно ли получать мутацію путемъ пораненій <sup>19)</sup>.

Видообразование. Подавляющая масса наблюдений изъ зоологической, ботанической и палеонтологической областей привела биологовъ къ выводу, что тѣ виды, которые въ настоящее время заселяютъ поверхность земли, произошли отъ другихъ, ранѣе существовавшихъ и что, слѣдовательно, въ теченіе прошлыхъ вѣковъ осуществились глубокія и всеобъемлющія измѣненія видовыхъ признаковъ организмовъ. Выводъ этотъ извѣстенъ подѣ общимъ названіемъ теоріи происхожденія

<sup>13)</sup> Wolf 1909. Z. f. ind. Abstammungsl. 2, 90. [Baerthlein 1912. Arb. a. d. k. Gesundheitsamt 40, 433; Beijerinck 1912. Folia microbiologica 1].

<sup>14)</sup> Schieman 1912. Z. f. Abstammungslehre 8, 1.

<sup>15)</sup> Cramer 1907. Bot. Cbl. 108, 115 (Реш.).

<sup>16)</sup> Johansen 1908. Z. f. Abstammungsl. 1, 1.

<sup>17)</sup> Klebs 1909. Sitzungsber. Heidelberg. Akad.; сравни также Z. f. Abst. 3, 342.

<sup>18)</sup> Macdougell. Bot. Gaz. 51, 241. Humbert, Z. f. Abstamm. 4, 161.

<sup>19)</sup> Blaringhem 1911. Les transformations brusques des êtres vivants. Paris (Bibl. de Phil. scient.).



видовъ; общепризнанной стала она послѣ безсмертныхъ трудовъ Чарльза Дарвина <sup>20)</sup>, имѣвшаго, впрочемъ, рядъ менѣе счастливыхъ предшественниковъ. Факты, на которыхъ основывается теорія происхожденія видовъ, относятся, главнымъ образомъ, къ области морфологіи и систематики; крупную роль сыграли при этомъ и наблюденія практиковъ-садовниковъ и сельскихъ хозяевъ. Въ физиологіи растений проблемой этой занимались лишь въ видѣ исключенія; лишь въ сравнительно недавнее время все болѣе и болѣе укореняется мысль, что именно физиологическія изслѣдованія могутъ сказать въ области происхожденія видовъ свое рѣшающее слово; къ даннымъ, полученнымъ опытнымъ путемъ, начинаютъ обращаться, чтобы освѣтить коренные вопросы въ этой области, чтобы отвѣтить на вопросы, какъ формируются виды, и почему осуществляется измѣнчивость видовыхъ формъ. Само собой разумѣется, путемъ эксперимента нельзя выяснитъ вопроса о происхожденіи уже существующаго міра растительныхъ организмовъ; вопросъ этотъ всегда сохранить свой историческій характеръ и рѣшеніе его едва ли выйдетъ за предѣлы общихъ положеній, такъ какъ необходимыя для этого историческія документы дошли до насъ въ видѣ отдѣльныхъ обрывковъ. Задачей физиолога можетъ быть лишь установленіе, какія изъ варіацій, наблюдаемыхъ и нынѣ на современныхъ намъ растеніяхъ, могли сыграть роль въ процессѣ видообразования. Вполнѣ допустимо, конечно, дѣлать выводы изъ наблюдаемыхъ и въ настоящее время фактовъ, примѣняя ихъ къ выясненію процессовъ давно прошедшихъ эпохъ.

Прежде чѣмъ перейти къ затронутымъ вопросамъ, необходимо вкратцѣ обрисовать, что мы связываемъ съ понятіемъ „видъ“. Необходимо помнить, что понятіе это, съ какой бы точки зрѣнія мы къ нему не подходили, является абстрактнымъ. Въ природѣ нѣтъ видовъ, есть только отдѣльные организмы, особи. Подъ групповымъ понятіемъ вида мы соединяемъ всѣ тѣ особи, которыя при размноженіи вегетативнымъ путемъ или при самооплодотвореніи сохраняютъ свои признаки въ рядѣ слѣдующихъ другъ за другомъ поколѣній. Въ природѣ, однако, намъ уже нельзя уловить точныхъ соотношеній въ потомствѣ отдѣльныхъ растительныхъ особей и понятіе вида приходится, поэтому, распространять уже на всю совокупность растений, обладающихъ, при возможно однообразныхъ внѣшнихъ условіяхъ, одними и тѣми же важнѣйшими признаками. А такъ какъ различные изслѣдователи, конечно, могутъ составлять себѣ различныя представленія, что считать важнымъ, а что не важнымъ признакомъ, ясно, что въ пониманіи и обозначеніи видовыхъ группировокъ могутъ быть весьма существенныя расхожденія. Разногласія эти увеличиваются еще благодаря неодинаковой точности въ наблюденіи, а также въ зависимости отъ стремленій авторовъ или подчеркнуть съ особенной рѣзкостью общія многимъ особямъ черты, или же, наоборотъ, выдѣлить возможно больше

<sup>20)</sup> Ch. Darwin 1860. Die Entstehung der Arten.



индивидуальныхъ различій. Одни изслѣдователи стремятся, такимъ образомъ, расширить понятіе вида, другіе, наоборотъ, сѣзуть его; виды, установленные Линнеемъ, могутъ служить, вообще говоря, примѣромъ перваго, обобщающаго стремленія, виды же Жордана—примѣромъ втораго, сѣзуживающаго метода. Съ точки зрѣнія Линнея виды Жордана можно назвать элементарными видами, подвидами или маленькими видами (*petites espèces*), а иногда и разновидностями; по Жордану же виды Линнея представляютъ собой сложныя, сборныя виды. Смотра по цѣли, преслѣдуемой изслѣдователемъ, можетъ оказаться болѣе подходящимъ то болѣе узкое, то болѣе широкое ограниченіе понятія вида. Для насъ, безъ сомнѣнія, будетъ болѣе цѣлесообразнымъ исходить отъ возможно болѣе сѣзуженныхъ группировокъ, иначе говоря отъ такъ называемыхъ элементарныхъ видовъ; если бы удалось бросить свѣтъ на ихъ возникновеніе, тогда не было бы никакихъ принципиальныхъ затрудненій для примѣненій теоріи происхожденія и на болѣе крупныя единицы, вродѣ сборныхъ видовъ, родовъ, семействъ и т. п.

Въ видѣ примѣра элементарныхъ видовъ познакомимся съ изученными Жорданомъ, Де Бари и Розеномъ<sup>21)</sup> многообразными формами, на которыя распадается Линнеевскій видъ *Draba* (*Erophila*) *verna*. Жорданъ выдѣлилъ изъ него болѣе чѣмъ 200 самостоятельныхъ формъ, сохраняющихъ въ полномъ постоянствѣ свои отличительныя признаки въ рядѣ слѣдующихъ другъ за другомъ поколѣній. Едва ли можно сомнѣваться, что дальнѣйшія, еще болѣе тщательныя изслѣдованія приведутъ къ дальнѣйшему, можетъ быть очень существенному увеличенію числа этихъ формъ. Посмотримъ, чѣмъ же отличаются другъ отъ друга эти самостоятельныя *petites espèces* сборнаго вида *Erophila verna*. Наряду съ трудно поддающимися анализу отличіями въ общемъ обликѣ руководящими при установленіи элементарныхъ видовъ признаками служить прежде всего форма (общія очертанія и разсѣченность) листьевъ прикорневой розетки, форма и количество волосковъ, развитіе лепестковъ цвѣтка и плодиковъ. Въмѣсто того, чтобы приводить подробныя описанія, отошлемъ къ рис. 121, передающему характерныя отличія *petites espèces* по Розену.

Но, устанавливая существованіе такихъ вполне стойкихъ элементарныхъ видовъ, мы еще не доходимъ до предѣла возможныхъ разграниченій. Иогансенъ показалъ (сравни стр. 666), что маленькіе виды состоятъ еще изъ ряда формъ, названныхъ имъ „чистыми линіями“. Каждая изъ такихъ линій остается еще вполне константной въ своихъ индивидуальныхъ признакахъ лишь при условіи строгаго самооплодотворенія. Изъ сказаннаго не слѣдуетъ, конечно, что и эти чистыя линіи, выведенныя въ искусственной культурѣ, окажутся состоящими изъ совер-

<sup>21)</sup> Jordan 1875. Rem. sur le fait de l'existence en Société à l'état sauvage des espèces végétales affines. Lyon. Rosen 1889. Bot. Ztg. 47, 565.



ленно однообразных особей; изменчивость проявляется и в пределах этих наиболее узких группировок. В природе же изменчивость должна достигать еще большего размаха, так как здесь уже постоянно осуществляется широкое скрещивание представителей чистых линий.

Посмотрим теперь, какие из видов изменчивости, затронутые нами выше, могут осуществляться в этих чистых линиях или элементарных видах и какие из них могут играть роль в процессе видообразования.

Начнем с модификаций, т. е. тех изменений, которые вызываются внешними воздействиями. Этим внешним импульсам приписывалась особенно выдающаяся роль в образовании новых видов Ламарком и его последователями. В основу их представлений

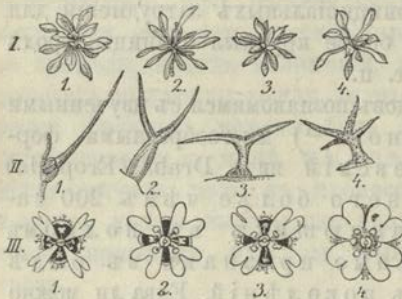


Рис. 121. *Erophila verna* по Розену. I листовая розетка: 1—*Erophila* spec., 2—*E. graminifolia*, 3—*E. subtilis*, 4—*E. prosergula* — II волоски: 1—*E. oblongata*, 2—*E. prosergula*, 3—*E. graminea*, 4—*E. obconica*. — III цветы: 1—*E. violacea*, 2—*E. subnitens*, 3—*E. scabra*, 4—*E. majuscula*.

были положены следующие соображения: мы видим, что растение приспособляется к определенному климату и к определенному местобитанию, т. е. оказывается построенным так, что ему оказывается возможным использовать все благоприятные стороны всего сложного комплекса внешних факторов и избегать, в то же самое время, тех опасных сторон, которые в нем скрываются. Мы знаем, например, ряд ксерофитных растений с ярко выраженным приспособлением к защите от испарения, ряд водяных растений с их приспособлениями к жизни в водной среде и т. д. Наряду с ними есть и растения, уже не приспособленные к какому либо узко отграниченному местобитанию, а преуспевающие в самых разнообразных условиях существования и способности, вместе с тем, выливаться в совершенно различные формы, смотря по условиям обитания; иначе говоря, растения эти не являются приспособленными, а способными к активному приспособлению. — Ламаркисты откровенно точкой ставят положение, что способность к приспособлению является основным, характерным свойством всех организмов вообще; они считают вполне доказанным, что каждый организм уже по существу своему должен вполне целесообразно реагировать на каждое изменение во внешней среде. Для ламаркистов является далее само собою разумеющимся, что каждое такое приспособление оставляет след на протоплазме, выражающийся, например, в том, что в следующем поколении организм уже легче, скорее отвечает приспособлением на уже испытанное раньше раздражение. Иначе говоря,



ламаркисты считаютъ, что такія реакціи организма на воздѣйствія извнѣ передаются по наслѣдству и, воспроизведенныя организмомъ достаточное количество разъ, фиксируются уже въ видѣ постоянныхъ признаковъ. Такимъ путемъ изъ растенія, ведшаго земноводную жизнь, т. е. вегетировавшаго то на сушѣ, то въ водѣ, можетъ выработаться типичный сухопутный организмъ, можетъ быть даже ксерофитъ, если только рядъ поколѣній его окажется приуроченнымъ къ сухопутнымъ мѣстообитаніямъ; и наоборотъ, другіе особи того же первоначальнаго вида, въ рядѣ поколѣній развивавшіяся въ условіяхъ водной среды, дадутъ, въ концѣ концовъ, типичныя водяныя формы.

Мы видѣли однако, что нѣтъ ни одного факта, который позволялъ бы намъ предполагать наличность передачи по наслѣдству модификацій. Существованіе модификацій связано во времени съ тѣми раздраженіями, которыя вызываютъ ихъ появленіе. А вмѣстѣ съ этимъ у ламаркизма уходитъ подъ ногами почва, тѣмъ болѣе, что тѣ факты, на которыхъ онъ основывается, могутъ получить совершенно иное, и, вмѣстѣ съ тѣмъ, болѣе простое и подходящее объясненіе. Кромѣ того необходимо имѣть въ виду, что фактъ цѣлесообразнаго реагирования растеній на каждое внѣшнее раздраженіе вовсе не является дѣйствительно установленнымъ,—наоборотъ, извѣстно немало въ высшей степени нецѣлесообразныхъ реакцій даже и на такія раздраженія, съ которыми растенію никогда не приходится встрѣчаться въ естественныхъ условіяхъ существованія. Допустимо, быть можетъ, предположеніе, что наряду съ растеніями, реагирующими вполне цѣлесообразно, появляются и неспособныя къ этому особи. Согласно ученію Дарвина объ естественномъ отборѣ такія особи должны исчезать, какъ наименѣе устойчивыя въ борьбѣ за существованіе. Такимъ образомъ, въ современномъ намъ растительномъ мірѣ должны были сохраниться лишь приспособленныя къ постоянно повторяющимся внѣшнимъ воздѣйствіямъ растенія. Нельзя, вмѣстѣ съ тѣмъ, дѣлить растенія на приспособленныя и способныя приспособляться; послѣднія являются точно также приспособленными, но уже не къ какимъ либо исключительнымъ условіямъ внѣшней среды; ихъ приспособленіе состоитъ въ томъ, что они оказываются способными въ различныхъ условіяхъ развиваться различнымъ образомъ <sup>22)</sup>.

Короче говоря, въ модификаціяхъ, не передающихся по наслѣдству, нельзя искать источника процесса видообразования.

Перейдемъ къ мутациямъ. Эти измѣненія уже наслѣдственны и, поэтому, могутъ участвовать въ процессѣ образованія новыхъ видовъ. И дѣйствительно, пока открытыя Де-Фризомъ измѣненія въ формахъ *Oenothera Lamarckiana* считались настоящими мутациями, въ нихъ видѣли основной источникъ всякаго видообразовательнаго процесса. Пред-

<sup>22)</sup> Сравни Detto 1904. Die Theorie der direkten Anpassung. Jena. Goebel 1904. Biol. Cbl. 24, 673.



полагали, что путемъ мутацій возникаютъ „элементарные виды“, маленькіе виды, отличающіеся отъ материнской формы сразу цѣлымъ рядомъ признаковъ. Но такъ какъ теперь у насъ есть уже не мало оснований сомнѣваться, дѣйствительно ли мутантами являются эти разновидности *Oenothera*, намъ приходится въ соображеніяхъ своихъ основываться лишь на другихъ примѣрахъ мутацій, о которыхъ вообще можно сказать, что они едва ли пригодны для того, чтобы освѣтить процессъ видообразования. Историческое развитіе организмовъ связано съ постояннымъ усложненіемъ организаціи, между тѣмъ у обычныхъ мутантовъ красною нитью проходитъ лишь потеря ими какого либо признака.

Мы приходимъ, такимъ образомъ, къ тому, что согласно съ современнымъ состояніемъ нашего знанія, мутаціи не могутъ считаться участвующими въ процессѣ видообразования; необходимо перейти къ третьей формѣ измѣчивости, т. е. комбинаціямъ.

На громадное значеніе образования помѣсей для разбираемаго нами вопроса указываетъ въ особенности Кернеръ<sup>23)</sup>. Конечно, нельзя утверждать, что образование помѣсей само по себѣ могло привести къ образованию всѣхъ видовъ; предпосылкой для возможности осуществленія комбинацій является уже существованіе достаточнаго числа видовъ, способныхъ къ взаимному скрещиванію. Въмѣстѣ съ тѣмъ и у размножающихся безполымъ путемъ организмовъ мы встрѣчаемся съ многообразіемъ видовъ. Несмотря, однако, на эти противорѣчія, въ послѣднее время болѣе чѣмъ когда либо стали приписывать особенное значеніе въ процессѣ видообразования именно комбинаціямъ, съ одной стороны потому, что они представляютъ единственный возможный путь, а съ другой, потому что новообразование формъ было дѣйствительно доказано именно путемъ скрещиванія; элементарные же виды во всякомъ случаѣ крайне близки къ такимъ формамъ или даже и являются настоящими помѣсями. Припомнимъ сказанное на стр. 653 о помѣсяхъ *Erophila*, изученныхъ Розеномъ; въ поколѣніи  $F_1$  они давали однообразную среднюю между родителями форму, распадавшуюся въ поколѣніи  $F_2$  на безчисленное количество совершенно новыхъ формъ, рѣзко отличавшихся своими признаками отъ родительскихъ формъ; въ поколѣніи  $F_3$  формы эти казались уже стойко повторяющимися признаками поколѣній  $F_2$ . Если бы высказанныя на стр. 654, въ сноску 21 сомнѣнія не оправдались и это поколѣніе  $F_2$  оказалось бы дѣйствительно постояннымъ въ своихъ признакахъ, мы имѣли бы передъ собой искомое появленіе новыхъ элементарныхъ видовъ.

Оглядываясь назадъ, придется сознаться, что современныя познанія наши о процессахъ варіаціи далеко недостаточны, чтобы дать исчерпывающее объясненіе процессу видообразования.

Но разъ въ зависимости отъ тѣхъ или иныхъ процессовъ совершилось видообразование, уже не трудно будетъ представить себѣ, какимъ

<sup>23)</sup> Kerner, 1891. Pflanzenleben. 2, 570.



образомъ между отдѣльными направлѣніями развитія сформировались крупныя промежутки, обусловливающіе возможность подраздѣленія организмовъ на виды, роды и семейства. Руководящими здѣсь должны быть идеи, развитыя съ такимъ блескомъ Чарльзомъ Дарвиномъ: условия существованія не отвѣчаютъ числу все вновь и вновь умножающихся организмовъ; вслѣдствіе этого „въ борьбѣ за существованіе“ постоянно погибаютъ всѣ тѣ формы, которыя оказываются менѣе приспособленными.—Болѣе подробное изложеніе теоріи Дарвина, думается намъ, будетъ здѣсь едва ли умѣстно, тѣмъ болѣе, что по вопросамъ о происхожденіи видовъ существуетъ обширная литература <sup>24)</sup>.

<sup>24)</sup> Errera. 1904. Une leçon élém. sur le Darwinisme. Bruxelles. Klebahn 1904. Die wirtswechselnden Rostpilze. Berlin. Lotsy 1906. Vorlesungen über Deszendenztheorien f. Jena. Plate 1903. Ueber die Bedeutung des Darwinischen Selektionprinzip. Reinke 1901. Einleitung in die theoretische Biologie. Berlin. Solms-Laubach 1905. Die leitenden Gesichtspunkte der Pflanzengeographie. Leipzig De Fries 1901—03. Die Mutationstheorie. Leipzig; 1906. Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Wallace 1891. Der Darwinismus. Weismann. 1902. Vorträge über Deszendenztheorie. Jena. Wettstein 1903. Der Neu-Lamarckismus. Jena.



### III часть.

## Явленія движенія.

### ГЛАВА XXXI.

#### Гигроскопическія движенія.

Стоитъ только внимательно присмотрѣться, чтобы замѣтить широкое распространеніе явленій движенія въ растительномъ царствѣ; но далеко не всѣ они одинаково интересны для фізіолога. Растенія нашего климата сбрасываютъ, обыкновенно, къ осени свои листья, а иногда и цѣлыя участки своихъ стеблевыхъ органовъ и эти отчлененныя отъ цѣлаго части, обреченныя гибели, разносятся вѣтромъ и водой нерѣдко на далекія разстоянія. Съ такимъ же явленіемъ встрѣчаемся мы и при сбрасываніи плодовъ и сѣмянъ, съ тѣмъ лишь различіемъ, что растенія черпаютъ несомнѣнную выгоду изъ разсѣиванія этихъ органовъ, всячески облегчая его разнообразными приспособленіями, формируя, на примѣръ, летучки для разнесенія сѣмянъ по вѣтру, развивая оригинальные плавательные органы у плодовъ, переносимыхъ водяными теченіями и снабжая ихъ, наконецъ, прицѣпками, служащими цѣлямъ переноса животными. Всѣ эти передвиженія совершаются, однако, безъ затратъ механической энергіи со стороны растенія, совершенно пассивно; какъ бы ни были важны эти пассивныя движенія съ точки зрѣнія біологическихъ приспособленій, къ области фізіологіи собственно они не могутъ быть отнесены. Другая группа пассивныхъ передвиженій представляетъ уже значительно больше фізіологическаго интереса. Таковы, на примѣръ, изгибы вѣтвей, валяющихся къ землѣ подъ дѣйствіемъ собственной тяжести или такіе же, но въ противоположномъ направленіи, изгибы всплывающихъ вверхъ вѣтвей подводныхъ растеній. Точно также и въ самыхъ клѣткахъ нерѣдко приходится наблюдать чисто пассивное увлеченіе хлоропластовъ во вращательное движеніе протоплазмы, какъ, на примѣръ, у валлиснеріи (*Vallisneria*); да и въ другихъ случаяхъ хлоропласты перемѣщаются совершенно пассивно, благодаря движеніямъ плазмы, принимая, въ концѣ концовъ, характерное въ клѣткѣ располо-



женіе. Клітчныя включенія съ удѣльнымъ вѣсомъ большимъ, чѣмъ протоплазма, вродѣ нѣкоторыхъ крахмальныхъ зеренъ и кристалловъ, собираются при этомъ, слѣдя силѣ тяжести, въ нижнемъ концѣ клітки (Сравни главу XXXIII).

Намъ придется, конечно, обратить наше преимущественное вниманіе на такъ называемыя активныя движенія; однако, нельзя будетъ обойти и оставить совершенно безъ рассмотрѣнія и рядъ пассивныхъ передвиженій. Между ними, впрочемъ, и нельзя провести сколько нибудь рѣзкой границы. Возьмемъ для примѣра явленіе изгиба, воспроизводимого приведеннымъ въ горизонтальное положеніе побѣгомъ; такой побѣгъ, выведенный изъ нормальнаго вертикальнаго положенія, возвращается къ нему путемъ дугообразнаго искривленія своей верхушечной части. Движеніе это вполне заслуживаетъ названія активнаго, такъ какъ растительнымъ организмомъ совершается при этомъ работа; но въ этой активной работѣ изгиба участвуетъ только опредѣленный участокъ стебля, а сама верхушка побѣга оказывается передвинутой уже совершенно пассивно.

Всѣ активныя движенія могутъ быть разбиты на двѣ главныхъ категоріи явленій: 1) свободное перемѣщеніе въ пространствѣ всего организма цѣликомъ, наблюдающееся лишь у низшихъ растений и 2) движеніе частей высшаго, неподвижно прикрѣпленнаго къ мѣсту растенія. Обѣ эти категоріи не могутъ быть, однако, противопоставлены другъ другу, такъ какъ въ кліткахъ высшихъ растений наблюдаются, въ сущности говоря, совершенно такія же явленія движенія протоплазмы, какъ при передвиженіи амевъ или слизевиковъ (*Muchomycetes*), а у многихъ водорослей и грибовъ содержимое клітокъ въ опредѣленныхъ случаяхъ выходитъ наружу изъ кліточной оболочки и начинаетъ передвигаться въ окружающей водной средѣ совершенно такъ же, какъ это свойственно кліткамъ флагеллатъ въ теченіе всей ихъ жизни. И помимо этого между обѣими главными категоріями явленій движенія имѣется длинный рядъ аналогій, показывающихъ намъ съ полной несомнѣнностью, что, устанавливая это подраздѣленіе, мы не констатируемъ какого либо принципиальнаго между группами явленій различія, а преслѣдуемъ чисто дидактическія цѣли.

Намъ уже приходилось встрѣчаться съ движеніями, выполняемыми органами высшихъ, прикрѣпленныхъ къ мѣсту растеній. Такъ, на примѣръ, совершается передвиженіе растительнаго органа, когда процессы роста приводятъ къ перемѣщенію въ пространствѣ кончика корня или верхушки стебля. Такія прямолинейныя передвиженія обыкновенно не принимаются въ расчетъ, когда говорятъ объ явленіяхъ движенія растительныхъ организмовъ, хотя ихъ, конечно, нельзя выдѣлять въ какую либо особую группу. Обычно, говоря о движеніяхъ, подразумѣваютъ лишь явленія изгиба, т. е. искривленіе прежде прямого органа или измѣненіе направленія изгиба, если органъ до того уже не былъ прямымъ. Съ формою этихъ изгибовъ и причинами ихъ появленія намъ и предстоитъ познакомиться.



Измѣненія внѣшняго вида, испытываемыя, при этомъ, органомъ могутъ быть сведены къ тремъ основнымъ формамъ: собственно изгибъ получается тогда, когда прямой органъ, искривляясь, остается своею осью въ одной плоскости; скручиваніе наблюдается въ томъ случаѣ, когда ось органа сохраняетъ свое прежнее положеніе, но вначалѣ прямыя внѣшнія грани стебля принимаютъ винтообразное теченіе и, наконецъ, мы говоримъ объ завиваніи стебля, когда весь органъ перемѣщается въ пространствѣ, воспроизводя винтообразныя движенія. На рис. 122 изображены всѣ эти типы движеній на четырехгранной призмѣ, представляющей собой хотя бы стебель растенія.

Начнемъ съ движеній, наблюдающихся на созрѣвающихъ плодахъ и, вообще говоря, на различныхъ высыхающихъ частяхъ растеній, т. е.

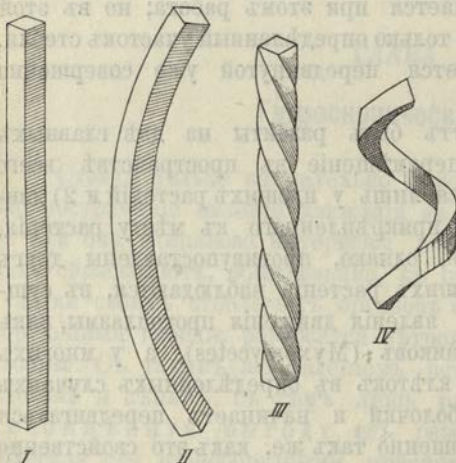


Рис. 122. Четырехгранная призма. I—въ прямомъ, II—въ изогнутомъ, III—въ скрученномъ, и IV—въ извитомъ состояніи.

съ такъ называемыхъ гигроскопическихъ движеній. У этихъ органовъ измѣненіе формы вызывается деформациями при потерѣ воды высыханіемъ; это ясно уже изъ того, что при помощи смачиванія ихъ можно вернуть къ первоначальной формѣ и вызывать по желанію повтореніе гигроскопическихъ движеній, связанныхъ съ измѣненіемъ формы, путемъ произвольно часто примѣняемаго увлаженія и высушиванія. Способность воспринимать влагу чрезвычайно широко распространена въ растительномъ мірѣ; она основывается или на осмотическихъ свойствахъ клѣточного сока, или на способности составныхъ частей клѣтки разбухать. Большая часть гигроскопическихъ движеній осуществляется благодаря процессамъ разбуханія; основой ихъ являются измѣненія въ содержаніи воды въ веществѣ клѣточныхъ оболочекъ, что явствуетъ уже изъ того, что гигроскопическія движенія нерѣдки и у такихъ растительныхъ органовъ, которые совершенно лишены живого содержимаго и сведены, такимъ образомъ, на однѣ неживыя оболочки. Намъ приходилось уже и выше сталкиваться съ явленіями разбуханія; здѣсь необходимо будетъ познакомиться съ ними нѣсколько ближе.

Посмотримъ прежде всего, въ чемъ состоитъ сущность разбуханія. Способныя къ разбуханію тѣла поглощаютъ воду, увеличиваясь при этомъ въ объемѣ; важно отмѣтить, что такое воспріятіе жидкости ограничено извѣстнымъ предѣломъ и отражается, по большей части, на кон-



систенці разбухающаго тѣла. Растительные органы способны разбухать только въ водѣ; въ ней могутъ разбухать и различныя другія тѣла, не встрѣчающіяся въ растеніяхъ. Если взять, на примѣръ, кусокъ желатины или клей и положить его, предварительно взвѣсивъ, въ воду обыкновенной комнатной температуры, воспріятіе воды тотчасъ же дѣлается замѣтнымъ по увеличенію объема, а взвѣшиваніе покажетъ намъ, что начавшееся воспріятіе воды мало по малу замедляется и, въ концѣ концовъ, совершенно останавливается. Если нѣсколько подогрѣть воду, процессъ воспріятія ея желатиной снова пойдетъ впередъ; иначе говоря, способность къ воспріятію воды желатиной зависитъ отъ температуры. При извѣстной температурѣ, наконецъ, воспріятіе воды можетъ идти безгранично далеко и процессъ разбуханія переходитъ уже въ процессъ растворенія желатины въ водѣ. Аравійское гумми (*Gummi arabicum*) растворяется въ водѣ уже при обыкновенной температурѣ; у этого вещества воспріятіе воды, вначалѣ обладающее всѣми чертами разбуханія, идетъ, какъ оказывается, все дальше и дальше, не будучи ограничено какимъ либо предѣломъ. Изъ этого примѣра явствуетъ, что разбуханіе можетъ постепенно перейти въ раствореніе; не нужно, однако, думать, что всѣ вообще способны къ разбуханію тѣла въ концѣ концовъ переходятъ въ растворимое состояніе, лишь бы оказалось достаточной для этого температура. Клѣточная оболочка, на примѣръ, на которой намъ придется теперь остановить наше вниманіе, сохраняетъ свойства твердаго тѣла и въ моментъ наибольшаго разбуханія. Поэтому намъ было бы совершенно излишнимъ ближе знакомиться съ тѣми измѣненіями, которымъ подвергается желатина при полномъ ея раствореніи.

Чтобы получить болѣе ясное представленіе о томъ, какъ распредѣляется вода въ разбухающихъ оболочкахъ, сравнимъ способное къ разбуханію тѣло, вродѣ клѣточной оболочки или куска желатины съ какимъ либо пористымъ матеріаломъ, на примѣръ, пластинкой, вылитой изъ гипса и высохшей затѣмъ на воздухѣ. Если такую гипсовую пластинку положить въ воду, она всосетъ нѣкоторое количество воды и будетъ стойко ее удерживать и вынутая изъ воды. Поглощаемая пластинкой вода распредѣляется по полостямъ, уже и ранѣе существовавшимъ въ пластинкѣ; въ этомъ убѣждаетъ насъ, между прочимъ, появленіе пузырьковъ воздуха, выходящихъ изъ гипса при насыщаніи имъ воды. Прониканіе воды въ гипсъ идетъ капиллярнымъ путемъ и связано съ вытѣсненіемъ находившагося въ капиллярахъ воздуха. А между тѣмъ такихъ капилляровъ, такихъ узкихъ щелей, наполненныхъ воздухомъ, не удается найти ни при какихъ увеличеніяхъ, ни въ обыкновенной желатинѣ, ни въ толщѣ клѣточной оболочки. Конечно, это не есть еще доказательство ихъ отсутствія. Не можетъ служить аргументомъ противъ существованія крайне тонкихъ капилляровъ въ этихъ средахъ и ихъ прозрачность; это свойство среды, на которое нерѣдко указываютъ, какъ на доказательство полной ея гомогенности, вполне совмѣстимо съ присутствіемъ ультрамикроскопическихъ промежутковъ и



щелей <sup>1)</sup>). Однако основное различіе между пористыми и способными къ разбуханію тѣлами покоится не только на величинѣ внутреннихъ промежутковъ; гипсовая пластинка, насыщаясь водой, не увеличивается въ размѣрахъ, какъ это типично бываетъ съ разбухающими тѣлами; у послѣднихъ вода не только распредѣляется по существовавшимъ ранѣе полостямъ, но и значительно ихъ увеличиваетъ, раздвигая другъ отъ друга мельчайшія частички вещества; этого явленія, конечно, не наблюдается у твердаго и неспособнаго къ разбуханію тѣла. Наоборотъ, иногда удается наблюдать даже уменьшеніе объема неразбухающихъ тѣлъ подъ вліяніемъ капиллярнаго прониканія въ ихъ массу воды, какъ указалъ, напримѣръ, Аскенази <sup>2)</sup> на примѣрѣ столбика покровныхъ стеколъ.—Мы приходимъ, такимъ образомъ, къ выводу, что разбухающія тѣла должны имѣть особую молекулярную структуру, недоступную непосредственному наблюденію; представленіе о ней можетъ быть создано лишь путемъ гипотезъ.

Среди нихъ наиболее глубокой слѣдъ въ ботанической доктринѣ оставила гипотеза молекулярнаго строенія Негели, построенная какъ разъ для объясненія явленій разбуханія; еще и теперь она не потеряла своего значенія. Мы не станемъ излагать ея во всѣхъ подробностяхъ, тѣмъ болѣе, что въ отдѣльныхъ своихъ частяхъ она оказалась несостоятельной; для нашей цѣли намъ достаточно будетъ остановиться на нѣсколькихъ отдѣльныхъ, необходимыхъ для насъ, пунктахъ. Негели <sup>3)</sup> представляетъ себѣ способное къ разбуханію тѣло состоящимъ изъ мельчайшихъ частицъ, большихъ, однако, по размѣрамъ, чѣмъ химическія молекулы; онъ называетъ эти частицы мицеллами. Въ высушенномъ тѣлѣ мицеллы его лежатъ плотно другъ около друга, безъ какихъ либо воздушныхъ между ними промежутковъ; форма ихъ полиэдрическая. Взаимное притяженіе мицеллъ обуславливаетъ механическую прочность всего ихъ комплекса. Но кромѣ этого притяженія мицеллъ другъ къ другу существуетъ и опредѣленная сила притяженія къ нимъ воды, стремящаяся образовать вокругъ каждой мицеллы водяную обложку. Это оказывается возможнымъ, конечно, лишь въ томъ случаѣ, когда сила притяженія къ водѣ превышаетъ силу взаимнаго притяженія мицеллъ между собою. Притягивая воду, онѣ удаляются другъ отъ друга, и это расхожденіе мицеллъ и объясняетъ само собой увеличеніе объема разбухающаго тѣла. Если это разбуханіе ограничено извѣстными предѣлами, необходимо думать, что съ дальнѣйшимъ выѣдреніемъ воды все скорѣе и скорѣе возрастаетъ сопротивленіе, противодѣйствующее раздвиженію мицеллъ. Негели дѣлаетъ предположеніе, что сила притяженія между водой и мицеллами падаетъ скорѣе, чѣмъ взаимное притяженіе мицеллъ между собой, и что, слѣдовательно, первая изъ нихъ обратно пропорціональна болѣе высокой степени разстоянія, чѣмъ по-

<sup>1)</sup> Сравни Bütschli 1900. Verh. d. Naturhist. Vereins Heidelberg. (N. F.) 6, 287.

<sup>2)</sup> Askenasy, 1900. Ibidem (N. F.), 6.

<sup>3)</sup> Nägeli 1838. Pflanzenphys. Untersuchungen, 3 (Die Stärkekörner).



слѣдняя. Благодаря этому при разбуханіи рано или поздно должна быть достигнута стадія, когда вода уже не можетъ быть удержана разбухшимъ тѣломъ. Всего прочіе удерживаются ближайшія къ поверхности мицеллы частицы воды; чѣмъ дальше отъ ихъ поверхности, тѣмъ подвижнѣе становятся частицы воды; можно даже думать, что далеко не вся воспринятая при разбуханіи вода находится подъ воздѣйствіемъ аттракціонныхъ силъ мицеллиальныхъ сферъ, часть ея можетъ оказаться и капиллярно удерживаемой въ микроскопически мелкихъ полостяхъ, образующихся при разбуханіи <sup>4)</sup>. Опыты Рейнке <sup>5)</sup> показали, дѣйствительно, что при разбуханіи ламинарии (*Laminaria*) вода удерживается съ весьма различною силой <sup>6)</sup>. Кусокъ слоевища этой водоросли, воспринявшій 1.026 гр. воды и оставленный для высыханія на воздухѣ, испарялъ въ теченіе ряда часовъ все меньшія и меньшія количества воды, а именно: 148, 115, 105, 91, 84, 74, 68, 57, 51, 51 и т. д. Выѣсть съ тѣмъ изъ вполне насосавшагося водой куска слоевища ламинарии можно было сравнительно незначительнымъ давленіемъ выдавить нѣкоторое количество воды, между тѣмъ какъ для механическаго обезвоживанія подсухшихъ кусковъ ламинарии необходимы уже очень крупныя давленія. Такъ, напримѣръ, при содержаніи въ ламинарии 75% воды и 25% сухого вещества, удавалось выдавить воду при помощи давленія въ 2 атмосферы, но если содержаніе воды спускалось до 43%, при 57% сухаго остатка, необходимое для выдавливанія воды давленіе должно быть поднято уже до 40 атмосферъ. При помощи достаточно сильнаго давленія можно воспрепятствовать процессу разбуханія; такимъ путемъ можно непосредственно измѣрить ту весьма значительную работу, которая можетъ быть выполнена разбухающимъ матеріаломъ.

Родевальдъ <sup>7)</sup> показалъ, напримѣръ, что одинъ граммъ сухого крахмала, разбухая, оказывается способнымъ развить давленіе въ 2500 атмосферъ. При помощи процессовъ разбуханія можно, такимъ образомъ, достигать поразительныхъ механическихъ эффектовъ; набухаю-

<sup>4)</sup> Если теорія строенія разбухающихъ тѣлъ, данная Негели, въ цѣломъ рядѣ пунктовъ и является устарѣлой, нельзя, всетаки, не отмѣтить, что представленія его о комплексахъ частицъ (т. е. мицеллахъ) почти совершенно совпадаютъ съ тѣми предположеніями, которыми пользуются теперь для выясненія строенія такъ называемыхъ „гелей“. На основаніи современныхъ воззрѣній (P o s n j a k, 1912. *Kolloidchem. Beih.* 3, 12) процессъ разбуханія получаетъ слѣдующее толкованіе. Разбуханіе является или процессомъ растворенія, или же процессомъ капиллярнаго воспріятія воды. И въ томъ, и въ другомъ случаѣ способное разбухать тѣло состоитъ изъ ультрамикроскопическихъ, аморфныхъ твердыхъ частичекъ (мицеллы или глобулитовъ). Насыщеніе воды совершается или путемъ адсорбціи на поверхности глобулитовъ или же благодаря выполненію капиллярныхъ пространствъ, причемъ сами глобулиты или остаются совершенно неизмѣненными, или же растворяютъ въ себѣ нѣкоторое количество воды.

<sup>5)</sup> Reinke 1879. *Untersuchungen über Quellung* (Hansteins bot. Abhandlungen 4).

<sup>6)</sup> Въ этихъ опытахъ нужно учитывать, конечно, и возможность капиллярнаго наполненія водой сравнительно крупныхъ пространствъ, именно полостей клеточныхъ индивидовъ.

<sup>7)</sup> Rodewald 1893. *Versuchsstationen* 45, 201.



щій въ водѣ кусокъ дерева разрываетъ на части камень, насыпанный въ пустой черепъ сухой горохъ при смачиваніи заставляетъ его разойтись на отдѣльныя входящія въ его составъ кости. Естественно, поэтому, что въ воздушно-сухихъ способныхъ къ разбуханію тѣлахъ всегда удерживаются вполне ощутимыя количества воды; вполне понятна также и ихъ способность конденсировать водяной паръ изъ влажнаго воздуха.

По мѣрѣ воспріятія воды идетъ и глубокое измѣненіе механическихъ свойствъ разбухающаго тѣла. Хрупкое и нерастяжимое въ сухомъ состояніи, оно становится послѣ набуханія гибкимъ и легко растяжимымъ; эластическія же его свойства и его прочность (по отношенію къ изгибу и давленію) значительно уменьшаются. Крайне любопытно, однако, что нѣкоторыя тѣла способны поглощать громадныя количества воды, не теряя свойствъ твердаго тѣла. По Негели въ студенистой оболочкѣ клѣтокъ нѣкоторыхъ низшихъ водорослей на 100 частей воды приходится всего  $\frac{1}{2}$  вѣсовой части сухого вещества; но и эта величина далеко не является предѣльной, такъ какъ по Ванъ Герихтену <sup>8)</sup> апининъ, одинъ изъ глюкозидовъ петрушки, теряетъ способность образовывать студень лишь въ томъ случаѣ, когда на 1 вѣсовую его часть приходится болѣе чѣмъ 8000 частей воды.

Не вполне ясно, какимъ образомъ могутъ сохраняться свойства твердаго тѣла при громадномъ удаленіи другъ отъ друга отдѣльныхъ молекулярныхъ комплексовъ, превышающемъ, напримѣръ, въ упомянутыхъ выше оболочкахъ водорослей, въ нѣсколько разъ поперечные размѣры самихъ мицеллъ; невольно возникаетъ мысль, что строеніе разбухающихъ тѣлъ на самомъ дѣлѣ совершенно иное, чѣмъ то, схему котораго мы намѣтили выше. Необходимо представить себѣ такую структуру, которая оказывалась бы достаточно прочной, несмотря на громадныя количества воспріятой воды. Такая структура получилась бы, напримѣръ, тогда, когда способная разбухать масса оказалась бы пронизанной рядомъ каналовъ, такъ что всѣ ея мельчайшія составныя частички были бы связаны другъ съ другомъ по всѣмъ направленіямъ пространства, вродѣ ячей сѣти или, еще ближе, вродѣ ячей въ мыльной пѣнѣ, гдѣ стѣнки этихъ ячей состояли бы изъ разбухающаго вещества, а содержимое ячей—изъ воды. Наличие такихъ ячей была доказана Бючли <sup>9)</sup> во всѣхъ почти способныхъ разбухать тѣлахъ, въ клѣточной оболочкѣ и въ протоплазмѣ (сравни, однако, стр. 13). Онъ отмѣчаетъ, что величина этихъ ячей повсюду одинакова и близка къ 1  $\mu$ . Въ протоплазмѣ эти мельчайшія изъ видимыхъ ячей связаны всѣми возможными переходами съ самыми крупными вакуолями. Бючли предполагаетъ, что въ содержимомъ ячей находится слабый растворъ разбухающаго вещества, концентрирующійся при потерѣ воды и приобретающій при этомъ высокія осмотическія свойства. Благодаря этому возможно, по его мнѣнію, предположеніе, что стѣнки ячей оказываются напряженными чисто осмотическими силами. Однако предположеніе это едва ли приемлемо, такъ какъ противъ него говоритъ, наряду съ цѣлымъ рядомъ разнообразныхъ соображеній, и то обстоятельство, что едва ли можно говорить о растворѣ целлюлозы въ водѣ. Бючли не ограничивается однако пріятіемъ, что стѣнки ячей оказываются напряженными исключительно лишь давленіемъ содержимаго ихъ; онъ подчеркиваетъ также и возможность набуханія и самого вещества этихъ стѣнокъ, характерно

<sup>8)</sup> Van Gerichten 1876. Ber. d. D. Chem. Gesellschaft, 9, 1121.

<sup>9)</sup> Bütschli 1892. Untersuch. über die mikroskop. Schäume und das Protoplasma. Leipzig; 1896, Abh. Kgl. Ges. d. Wiss. Göttingen; 1898, Unters. über Strukturen, etc. (Сравни также сводъ у Schubert, Zool. Chl. 1900, 7).



отличающаго способное разбухать тѣло отъ тѣла, разбухать не способнаго; нужно имѣть въ виду, что ячеистая структура можетъ быть обнаружена и у неорганическихъ, неспособныхъ къ разбуханію веществъ. Бючли смотрятъ на процессъ воспріятія воды стѣнками ячей, какъ на чисто химическій, проводя аналогію между нимъ и процессомъ гидратации, полагая, что воспріятая при этомъ вода уже не можетъ быть выжата прямымъ давленіемъ и что, слѣдовательно, та вода, которую выдавливалъ Рейнке въ приведенныхъ выше опытахъ, представляла собой содержимое самихъ ячей или же, быть можетъ, какихъ либо еще болѣе крупныхъ полостей объекта. Нетрудно, однако, примѣнить и чисто физическія представленія Негели къ процессу воспріятія воды стѣнками Бючлевскихъ ячей, скомбинировавъ, такимъ образомъ, обѣ теоріи. Укажемъ, между прочимъ, что еще Негели<sup>10)</sup> говорилъ о существованіи межмицеллярныхъ пространствъ, соответствующихъ ячеямъ Бючли (сравни стр. 685).

Каковъ бы ни былъ ближайшій ходъ этого процесса, во всякомъ случаѣ всякая стѣнка ячей должна будетъ растянуться при набуханіи, и въ полости ячей помѣстится еще болѣе воды, уже не находящейся въ сферѣ притяженія отдѣльныхъ мицеллъ. Въ связи съ этимъ приобретаетъ особенную важность наблюденіе Бючли, указывающаго, что при высыханіи разбухшаго тѣла стѣнки ячей его начинаютъ спадаться и облипаются вплоть до полного исчезновенія полости ячей. Полное представленіе о процессахъ исчезновенія ячей при высыханіи и возстановленія ихъ при набуханіи можетъ быть получено нами лишь нѣсколько позднеѣ, когда мы разберемся въ явленіяхъ сдѣленія частицъ оболочки. (Стр. 702).

Измѣненія объема, связанныя съ разбуханіемъ и противоположнымъ ему процессомъ высыханія, обуславливаютъ возможность воспроизведенія при помощи способныхъ къ набуханію тѣлъ движеній; этимъ путемъ и осуществляются разнообразныя гигроскопическія движенія, къ разсмотрѣнію которыхъ намъ и придется вернуться. Если, при этомъ, способность тѣла набухать одинакова во всѣхъ направленіяхъ, оно можетъ обусловить, разбухая само цѣликомъ или въ своихъ отдѣльныхъ частяхъ, лишь прямолинейныя движенія, на которыхъ мы не будемъ здѣсь останавливаться. Разнообразныя изгибы, извивы и скручиванія гигроскопическихъ органовъ могутъ осуществляться, само собой разумѣется, лишь тогда, когда способность ихъ къ разбуханію не одинакова въ различныхъ направленіяхъ и когда, благодаря этому, во взаимный антагонизмъ вступаютъ слои, неодинаково воспринимающіе извнѣ воду. Тѣ слои, которые сильнѣе всего сокращаются при высыханіи, получаютъ названіе „динамическихъ“ слоевъ или слоевъ, вызывающихъ сокращеніе; тѣ же слои, которые сокращаются слабѣе всего, играютъ роль пассивнаго сопротивленія. Различіе въ набуханіи можетъ быть обусловлено, прежде всего, различіемъ въ свойствахъ разбухающихъ веществъ, въ данномъ случаѣ клѣточной оболочки; естественно будетъ предположеніе о различіи чисто химическаго характера; укажемъ, что Негели сводилъ различія въ набухаемости также и къ чисто физическимъ факторамъ, вродѣ различной величины его мицеллъ. Съ другой стороны, неодинаковость въ набуханіи по различнымъ направленіямъ въ пространствѣ можетъ быть обусловлена и подробностями строенія оболочки. Объясненія такого неравномѣрнаго набуханія могутъ быть одинаково даны и съ точки зрѣнія Негелевской теоріи мицеллъ и

<sup>10)</sup> Nägeli 1858. Pflanzenphysiologische Untersuchungen 3, 342.



на почвѣ ячеистаго строенія оболочки по Бючли. Ограничимся, однако чисто фактическими данными, не пускаясь въ теоретическое ихъ обсужденіе; общимъ для ряда наблюденій выводомъ является, неодинаковая разбухаемость въ трехъ направленіяхъ пространства, присущая оболочкамъ отклоняющихся отъ изодіаметрической формы клѣтокъ.—У вытянутыхъ въ длину клѣтокъ наибольшая способность къ набуханію обнаруживается въ радіальномъ направленіи, иначе говоря въ направленіи перпендикулярномъ къ отдѣльнымъ входящимъ въ составъ оболочки концентрическимъ слоямъ; значительно слабѣе обнаруживается разбуханіе въ тангентально-поперечномъ направленіи и еще слабѣе разбухаетъ оболочка въ продольномъ направленіи. При высыханіи явленія сокращенія распределяются, само собой разумѣется, въ совершенно такомъ же порядкѣ, а если мы представимъ себѣ шаровую поверхность, выдѣленную въ толщѣ набухшей клѣточной оболочки, то при высыханіи ея она должна будетъ обратиться въ эллипсоидъ, такъ называемый „эллипсоидъ сжатія“, наиболѣе короткая ось котораго окажется перпендикулярной слоистости, а обѣ остальныхъ лежать въ тангентальной плоскости. Однако наибольшая ось этого эллипсоида совпадаетъ далеко не всегда съ продольною осью самой клѣтки; иногда она ложится въ косомъ и даже поперечномъ направленіи. Нерѣдко весьма трудно опредѣлить положеніе осей сжатія непосредственно по даннымъ измѣренія при высыханіи разбухшихъ оболочекъ; чрезвычайно важно, поэтому, имѣть въ виду, что опредѣленія эти возможны и на основаніи ряда непрямыхъ методовъ. Укажемъ прежде всего на изученіе хода поляризованныхъ лучей, приводящее къ установленію эллипсоида оптической упругости; данныя опыта показываютъ, что этотъ эллипсоидъ почти всегда совпадаетъ положеніемъ своихъ осей съ эллипсоидомъ сжатія. Необходимо затѣмъ считаться съ направленіемъ утолщеній, полосатости, а также и щелей поровыхъ каналовъ, такъ какъ направленіе ихъ совпадаетъ съ положеніемъ наибольшей оси эллипсоида, т. е. съ тѣмъ направленіемъ, въ которомъ при высыханіи наступаетъ наименьшее сокращеніе. Положеніе этой наибольшей оси можетъ быть совершенно различно въ различныхъ стѣнкахъ одной и той же клѣтки; такъ, на примѣръ, во внѣшней ея стѣнкѣ она можетъ занимать вертикальное положеніе, а во внутренней—горизонтальное; положеніе ея можетъ мѣняться даже въ толщѣ одной и той же стѣнки, отъ одного ея слоя до другого.

Нашей задачей не является подробное и всестороннее изученіе гигроскопическихъ движеній; это было бы, при томъ, и не легкимъ дѣломъ, такъ какъ далеко не всѣ авторы согласны въ толкованіи наиболѣе сложныхъ примѣровъ такихъ движеній. Мы остановимся въ нашемъ изложеніи лишь на нѣсколькихъ отдѣльныхъ примѣрахъ, могущихъ служить иллюстраціей основныхъ типовъ гигроскопическихъ движеній <sup>11)</sup>.

<sup>11)</sup> Старая литература: Kraus 1866. Jahrb. wiss. Bot. 5, 83. Hildebrand 1873. Jahrb. wiss. Bot. 9, 233.



Начнемъ съ простѣйшихъ изгибовъ, характерныхъ, напримѣръ, для *Anastatica hierochuntica* или такъ называемой Іерихонской розы, небольшого крестоцвѣтнаго растеньица изъ степныхъ пространствъ юго-восточной части средиземно-морской области. Послѣ созрѣванія сѣмянъ этого растенія его многочисленныя, лучисто расходящіяся вѣтви засыхаютъ, укорачиваясь, при этомъ, на верхней своей поверхности значительно сильнѣе, чѣмъ на нижней; благодаря этому онѣ всѣ загибаются внутрь, образуя шарообразный комокъ. При смачиваніи водой онѣ быстро разгибаются, чтобы вновь загнуться при высыханіи; такимъ образомъ можно повторенно отжившимъ мертвымъ растеніемъ. Нетрудно показать, что изгибъ обусловливается исключительно лишь древесинной частью растенія, а анатомическое изученіе вѣтви показываетъ, что она состоитъ, главныхъ образомъ, изъ древесинныхъ волоконъ, расположенныхъ типично эксцентрично<sup>12)</sup>: на болѣе развитой нижней сторонѣ (выпуклой) волокна эти оказываются гораздо сильнѣе одревесѣвшими, чѣмъ на слабѣе развитой верхней сторонѣ вѣтви. До послѣдняго времени господствовало убѣжденіе, что преобладающее сокращеніе верхней стороны вѣтвей Іерихонской розы и связано съ этими химическими различіями въ составѣ оболочекъ. Однако, по даннымъ Штейнбринка и Шинца<sup>13)</sup> дѣло здѣсь, — какъ и во всѣхъ слѣдующихъ ниже приспособленіяхъ — въ чисто физическихъ различіяхъ между верхней и нижней сторонами вѣтви. До сихъ поръ не удалось вполне точно установить примѣра неодинаковой разбухаемости, обусловливаемой причинами химическаго характера.

Явленія движенія, вызываемыя сокращеніемъ при высыханіи, особенно часто служатъ для вскрыванія высохшихъ коробчатыхъ плодовъ<sup>14)</sup>. Часть стѣнки плода стремится отогнуться наружу и развивающіяся при этомъ напряженія приводятъ къ образованію разрыва въ мѣстахъ наименьшаго сопротивленія, нерѣдко уже и заранѣе отмѣченныхъ анатомически въ видѣ характерныхъ разграничительныхъ линій. Причины напряженій обусловливаются различнымъ расположеніемъ оси эллипсоидовъ сжатія, обнаруживающихся въ распредѣленіи кѣлокъ въ ткани органа, въ направленіи полосатости ихъ стѣнокъ или въ распредѣленіи слоистости.

Въ видѣ иллюстраціи приведемъ нѣсколько примѣровъ.

#### 1. Различное расположеніе кѣлокъ-антагонистовъ.

У сирени (*Syringa*) въ толщѣ зубчиковъ коробочки заложены слой толстостѣнныхъ кѣлокъ, обусловливающихъ ихъ изгибы; онѣ состоятъ

<sup>12)</sup> Volkens 1884. Jahrb. d. Berliner. Bot. Gartens. 3, 6.

<sup>13)</sup> Steinbrinck und Schinz 1908. Flora 98, 471.

<sup>14)</sup> Сравни Weberbauer 1901. Bot. Cbl. Beih. 10, 393. Steinbrinck 1906 Biol. Cbl. 26. 657.



изъ шести рядовъ удлиненныхъ, чрезвычайно толстостѣнныхъ элементовъ, расположенныхъ во внутреннихъ рядахъ продольно, а во внѣшнихъ— въ косомъ или поперечномъ направленіяхъ. Даже при полномъ однообразіи въ строеніи всѣхъ этихъ клѣтокъ, иначе говоря, при одинаковой способности ихъ къ разбуханію, уже одно различіе въ ихъ положеніи можетъ быть причиной появленія искривленій органа, вызываемыхъ высыханіемъ. При этомъ клѣтки эти сокращаются въ продольномъ направленіи значительно слабѣе, чѣмъ въ поперечномъ; слѣдовательно, внѣшняя сторона зубчика должна будетъ сократиться въ длину значительно больше, чѣмъ внутренняя и зубчикъ приметъ вогнутую снаружи форму. Для воспроизведенія подобнаго движенія однако вовсе не необходимо, чтобы оба слоя-антагониста состояли, какъ у сирени, изъ вытянутыхъ въ длину и перекрещивающихся подъ прямымъ угломъ клѣтокъ; достаточно, чтобы одинъ изъ слоевъ состоялъ изъ волоконъ, а другой—его механической противникъ—былъ бы построенъ изъ изодіаметрическихъ клѣтокъ. Такъ, на примѣръ, въ стѣнкѣ плода вероники (*Veronica*) мы встрѣчаемся на внутренней его сторонѣ съ эпидермисомъ, сформированнымъ въ видѣ прочныхъ, толстостѣнныхъ волоконъ, между тѣмъ какъ далѣе снаружи располагаются паренхиматическіе слои, своимъ равномернымъ по всѣмъ направленіямъ сокращеніемъ оказывающіе противовѣсъ внутренней механической обложкѣ<sup>15)</sup>. Различіе въ силѣ сокращенія этихъ паренхиматическихъ слоевъ и внутреннего эпидермиса особенно велико въ направленіи продольной оси элементовъ этой послѣдней ткани, благодаря чему и осуществляется изгибъ части створки коробочки снаружи, подъ прямымъ угломъ къ общему направленію въ расположеніи эпидермальныхъ волоконъ.

## 2. Различія въ распредѣленіи слоевъ клѣточной оболочки.

Примѣромъ послужать намъ зубчики коробочки обыкновенной льнянки (*Linaria*)<sup>16)</sup>. На рис. 123,1 изображенъ участокъ срединнаго продольнаго разрѣза черезъ принимающія участіе въ воспроизведеніи движеній зубчиковъ ткани, т.-е. эпидермисъ внутренней стороны коробочки и прилегающій къ нему слой механическихъ клѣтокъ. Изображенныя на рисункѣ клѣтки не являются, правда, изодіаметрическими, но, тѣмъ не менѣе, руководящую роль въ движеніи играетъ уже не расположеніе ихъ, а характеръ слоистости ихъ стѣнокъ. Оба клѣточныхъ слоя рѣзко отличаются другъ отъ друга расположеніемъ слоевъ утолщенія въ оболочкѣ. У клѣтокъ внутреннего эпидермиса эти слои расположены почти всегда параллельно продольной оси зубчика коробочки; совершенно такое же расположеніе присуще и внутренней сторонѣ клѣтокъ механическаго слоя. Можно было бы думать,

<sup>15)</sup> Steinbrinck 1878. Bot. Ztg. 36, 561.

<sup>16)</sup> Steinbrinck 1891. Flora 74, 193.



что и остальные оболочки механическихъ клетокъ утолщены по обычному типу односторонняго утолщенія, т. е., что и у нихъ вторичные слои лежатъ параллельно внѣшней части оболочки, какъ видно, напримѣръ, на рис. 123,2; на самомъ же дѣлѣ всѣ эти слои, какъ нетрудно убѣдиться по рис. 123,1 располагаются иначе, оказываясь параллельными горизонтальнымъ стѣнкамъ элементовъ клеточнаго слоя. При наступленіи наибольшаго сжатія въ направленіи, перпендикулярномъ расположенію слоевъ оболочки, большая часть механическаго клеточнаго слоя сократится значительно сильнѣе въ продольномъ по отношенію къ зубцу коробочки направленіи, чѣмъ прилегающій къ нему эпидермисъ внутренней стороны и внутреннія стѣнки самого сокращающагося слоя. И дѣйствительно, непосредственныя измѣренія показали, что при высыханіи изолированныхъ клеточныхъ слоевъ сокращеніе достигаетъ въ первомъ случаѣ до 10%, а во второмъ почти неизмѣримо.



Рис. 123. 1. Продольный разрѣзъ зубчика коробочки льнянки (*Linaria vulgaris*). *i*—внутренній эпидермисъ, *h*—твердый механическийъ слой. Увел. около 300 разъ. 2—клетка наружнаго эпидермиса *Diapylis prolifer* въ поперечномъ разрѣзѣ. Увел. около 150 разъ. По Штейнбрику<sup>16)</sup>.

### 3. Различія въ полосатости клеточныхъ оболочекъ.

Механизмъ гигроскопическихъ движеній у зубцовъ коробочки льнянки (*Linaria*) можетъ служить примѣромъ использования различія между короткой и длинной осями эллипсоида сжатія. Ему можно противопоставить случаи, когда движеніе осуществляется благодаря различію между длинной и средней по величинѣ осями этого эллипсоида; изгибъ тогда стоитъ въ непосредственной зависимости отъ полосатости оболочки.

Приведемъ нѣсколько примѣровъ. а) Коробочки колокольчика (*Campanula*)<sup>17)</sup> вскрываются совершенно также, какъ и плоды льнянки, при помощи отгибающихся зубчиковъ. Однако, оба эти растенія рѣзко отличаются другъ отъ друга и строеніемъ гигроскопическаго аппарата, и механизмомъ его дѣйствія. У колокольчика мы уже не найдемъ склеренхимныхъ слоевъ и весь изгибъ воспроизводится исключительно одной паренхимой, частью обуславливаясь уже самою формою клетокъ; внѣшніе слои клетокъ сравнительно коротки, длина ихъ возрастаетъ по направленію конутри и у внутреннихъ слоевъ достигаетъ наибольшей величины. Уже это должно обезнечить, какъ мы установили выше, выгибаніе зубчика кнаружи. Движенію этому способствуетъ и полосатость оболочки клеточныхъ элементовъ, ясно отмѣченная въ расположеніи поровыхъ щелей: у внѣшнихъ рядовъ клетокъ щели поръ

<sup>17)</sup> Steinbrinck 1895. *Dodonaea Bot. Jaarboek*, 7. Grundzüge der Oeffnungsmechanik von Blütenstaub—und einigen Sporenbehältern.



располагаются горизонтально, а далѣе конутри онѣ сначала принимаютъ косое положеніе, а затѣмъ понемногу переходятъ и къ опредѣленно вертикальному. А такъ какъ длинная ось эллипсоида сжатія располагается въ направленіи поровыхъ щелей, въ динамически используемыхъ внѣшнихъ клѣткахъ работаетъ уже средняя по величинѣ ось, преодолевая сопротивленіе наиболѣе длинной оси эллипсоида въ слѣдъ антагониста, т. е. во внутреннихъ клѣткахъ.—b) Измѣненія въ направленіи слоистости могутъ осуществляться и въ толщѣ оболочки отдѣльныхъ клѣтокъ; у мыльнянки (*Saponaria*) мы встрѣчаемся, напримѣръ, со случаемъ, когда вскрываніе коробочки совершается, главнымъ образомъ, благодаря работѣ наружнаго эпидермальнаго слоя, чрезвычайно утолщенные наружные слои котораго представляютъ собственно сокращающійся слой, между тѣмъ какъ радіальныя и внутреннія стѣнки играютъ роль противовѣса. Въ этомъ случаѣ различныя стѣнки отличаются не расположеніемъ поръ, какъ можно было бы ожидать, а уже другими признаками. По Штейнбринку<sup>16)</sup> внутреннія стѣнки этихъ клѣтокъ испещрены большимъ числомъ рѣзко обозначенныхъ, узко-эллиптическихъ поперечныхъ поръ; на внѣшнихъ же стѣнкахъ поровые каналы уже гораздо менѣе замѣтны, сравнительно малочисленны и менѣе вытянуты, а въ мѣстахъ, дающихъ наибольшій изгибъ, они превращаются въ узкія темныя полосы, перечерчивающія оболочку отъ одной радіальной стѣнки до другой, чередуясь съ болѣе свѣтлыми полосами. Нетрудно понять, что такое строеніе обезпечиваетъ достаточное различіе въ сжатіи между наружными и внутренними стѣнками; внутренняя стѣнка съ короткими поперечными щелями поровыхъ каналовъ сокращается значительно слабѣе, чѣмъ внѣшнія стѣнки клѣтокъ. Укажемъ, что наиболѣе яркое выраженіе описаннаго только что механическаго принципа отмѣчено Штейнбринкомъ у гвоздики (*Dianthus prolifer*); у этого растенія динамическое усиліе воспроизводится внѣшними слоями наружной оболочки эпидермальныхъ клѣтокъ, между тѣмъ какъ внутренніе слои ея являются противовѣсомъ; иначе говоря, оба механическихъ антагониста представляютъ собой части одной и той же оболочки.

Изложеніе наше могло бы привести къ предположенію, что во всѣхъ безъ исключенія случаяхъ гигроскопическихъ движеній дѣло сводится всегда къ одному изъ трехъ намѣченныхъ нами типовъ (качественныя различія въ разбуханіи клѣточной оболочки, различія въ слоистости и различія въ полосатости). На самомъ дѣлѣ это не такъ; обычно наблюдаются болѣе или менѣе сложныя комбинаціи этихъ первичныхъ типовъ. Мы не останавливались на нихъ въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ лишь въ интересахъ краткости изложенія.

Перейдемъ теперъ отъ изгибовъ въ одной плоскости къ гораздо болѣе сложнымъ явленіямъ завиванія и скручиванія<sup>18)</sup>.

<sup>16)</sup> Сравни, напримѣръ, Nägeli und Schwendener 1877. Das Mikroskop. 2 Aufl. Leipzig. Стр. 414 и далѣе.



И здѣсь возможны тѣ же самыя строительныя принципы, какъ и выше; намъ, однако, придется отказаться отъ попытки прослѣдить ихъ примѣненіе столь же подробно, какъ это мы сдѣлали для описанныхъ выше случаевъ простыхъ изгибовъ. Примѣромъ чрезвычайно типичнаго винтообразнаго скручиванія можетъ служить вскрываніе боба большинства бобовыхъ растений, расщепляющагося на двѣ отдѣльныхъ створки. Скручиваніе это изображено на рис. 124; внутренняя сторона створокъ остается при этомъ обращенной вовнутрь. Микроскопическое изслѣдованіе показываетъ, что къ эпидермису внутренней стороны прилегаютъ слой механическихъ клѣтокъ, своимъ сокращеніемъ и обусловливающихъ скручиваніе всего органа <sup>19)</sup>.

Всѣ вообще клѣтки этого слоя вытянуты въ длину, но способность сокращаться присуща лишь внутреннимъ (до 15%), тѣ же, которыя лежатъ ближе къ наружной поверхности створки, совершенно не способны сокращаться. Между этими волокнами можно, конечно, отыскать различія и чисто анатомическаго характера, но, по всей вѣроятности, движеніе обусловливается не ими, а еще не вполне выясненными различіями химическаго свойства. Если бы эти волокна располагались вполне



Рис. 124. Бобъ сочевичника (*Orobus vernus*). По Кернеру.

параллельно длинной оси створки боба, гигроскопическое сокращеніе должно было бы

привести лишь къ простому изгибу кнаружи; на самомъ же дѣлѣ волокна располагаются подъ острымъ угломъ къ продольной оси створки, обуславливая этимъ распределеніе по длинѣ створки косо направленныхъ изгибовъ. Модель этого можно легко построить изъ обыкновенной писчей бумаги. Этотъ матеріалъ характеренъ различной способностью сокращенія въ продольномъ и поперечномъ направленіяхъ; на линованной бумагѣ направленія эти отмѣчены линейками. Если вырѣзать два одинаковыхъ прямоугольника параллельно линейкамъ и подъ прямымъ угломъ къ нимъ (рис. 125 а и б) и склеить ихъ вмѣстѣ, предварительно смочивъ ихъ, то при высыхиваніи склеенная полоска изогнется на себя такъ, какъ изображено на рис. 125 с. Не если склеить двѣ прямоугольныхъ полоски бумаги такъ чтобы у нихъ линейки перекрещивались подъ острымъ угломъ

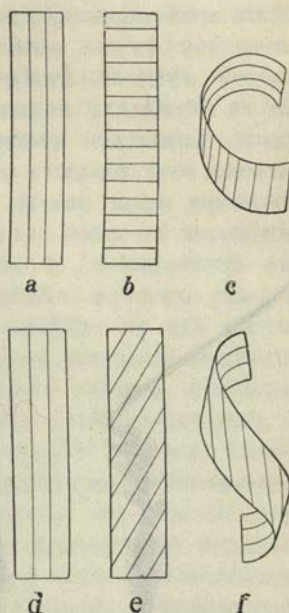


Рис. 125. Объясненіе въ текстѣ.

<sup>19)</sup> Zimmermann 1881. Jahrb. wiss. Bot. 12, 342.



(рис. 125, d, e), то послѣ высыхания получится уже винтообразно извитая форма<sup>20)</sup> (рис. 125 f).—Исслѣдованія Циммерманна установили съ несомнѣнностью, что гигроскопическихъ свойствъ механическаго слоя въ створкахъ бобовыхъ совершенно достаточно, чтобы вызвать скручиваніе створки; можно думать, однако, что нѣкоторое участіе въ движеніи принимаетъ, какъ указываетъ Штейнбринкъ<sup>21)</sup>, и наружный эпидермисъ органа. Эти эпидермальныя клѣтки сильно вытянуты въ длину и расположены, вмѣстѣ съ тѣмъ, крестъ на крестъ съ волокнистымъ

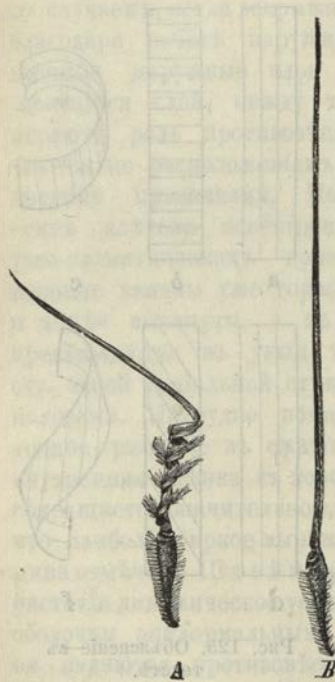


Рис. 126. Плодики аистника (*Erodium*). А—въ сухомъ состояніи. В—въ влажномъ состояніи, съ выпрямленной остью. Изъ „Учебника для В. У. Заведеній“.

слоемъ, благодаря чему и осуществляется, какъ мы уже знаемъ, различіе въ сокращеніи этихъ обоихъ слоевъ. Необходимо отмѣтить, что скручиваніе органа могло бы осуществиться и тогда, когда группа волоконъ не показываетъ открытыхъ Циммерманномъ отличій и всѣ входящія въ составъ ея элементы совершенно одинаковы.

Еще любопытнѣе явленія закручиванія, наблюдаемыя на нижней части остей плодовъ аистника (*Erodium*, рис. 126 А), такъ какъ скручиваніе происходитъ здѣсь въ косомъ по отношеніи къ продольной оси органа направленіи, т. е. въ косомъ направленіи по отношеніи къ волокнамъ, изъ которыхъ состоитъ ость (на эпидермисѣ и паренхиматическихъ тканяхъ мы останавливаться не станемъ, такъ какъ онѣ не принимаютъ никакого участія въ гигроскопическомъ движеніи органа). Въ распредѣленіи этихъ толстостѣнныхъ волоконъ можно отмѣтить, идя снаружи вовнутрь, четыре зоны, связанные между собой постепенными переходами<sup>17)</sup>.

Зона I: она состоитъ изъ волоконъ съ поперечно ориентированными щелями поровыхъ каналовъ; при высыханіи слой этотъ, будучи изолированъ изъ связи съ другими, лишь сравнительно незначительно выгибается наружу.

Зона II: волокна, входящія въ ея составъ, несутъ на своей внѣшней стѣнкѣ горизонтальныя или слегка восходящія направо поровыя щели, на внутренней же—гораздо болѣе круто ориентированныя, косо влѣво восходящія поры. Вся эта зона волоконъ цѣликѣмъ, а также каждый вхо-

<sup>20)</sup> Steinbrinck 1906. Biol. Cbl. 26, 657.

<sup>21)</sup> Steinbrinck 1873. Unters. über die anatom. Ursachen des Aufspringens der Früchte. ctp. 17. Diss. Bonn.



дядій въ ея составъ элементъ въ изолированномъ видѣ скручивается при высыханіи въ томъ же самомъ направленіи, какъ и вся ость.

Зона III: ее образуютъ волокна съ поровыми каналами на стѣнкахъ, поры которыхъ направлены параллельно оси волоконъ; при высыханіи они остаются прямыми.

Зона IV: волокна съ крутымъ завивомъ вещества стѣнки вправо. Вся эта группа элементовъ въ изолированномъ видѣ скручивается при высыханіи вправо, т. е. въ обратномъ движенію всего органа на направленіи.

Ясно, такимъ образомъ, что скручиваніе ости обуславливается одной лишь второй зоной, или, вѣрнѣе, взаимодействіемъ ея съ антагонистами—элементами другихъ зонъ. Мы видѣли, вмѣстѣ съ тѣмъ, что въ этой зонѣ способность скручиваться присуща каждой входящей въ ея составъ клѣткѣ. Сравнительно нетрудно подыскать объясненіе этому явленію: стоитъ лишь сопоставить эти волокна со створкою боба мотыльковыхъ. Горизонтальныя или слегка восходящія вправо щели поровыхъ каналовъ на внѣшней стѣнкѣ волоконъ указываютъ намъ на положеніе длинной оси эллипсоида сжатія; оно совпадаетъ съ положеніемъ ея, обуславливающимъ распредѣленіемъ эпидермальныхъ клѣтокъ створки (стр. 693). Въ толщѣ же внутренней стѣнки волоконъ ось эта оказывается, совершенно также, какъ и у створки, расположенной накрестъ по отношенію къ внѣшней стѣнкѣ.—Изъ стремленія каждой отдѣльной клѣтки къ скручиванію слѣдуетъ, какъ нетрудно себѣ представить, и общее гигроскопическое движеніе второй зоны; вполне понятно, также, что прилегающія къ ней I и III зоны лишь подкрѣпляютъ, усиливаютъ это движеніе. И на самомъ дѣлѣ нетрудно убѣдиться, что зона II, сочетанная съ зоной I или III, или сразу съ обѣими, показываетъ нормальныя явленія скручиванія; въ элементахъ четвертой зоны преобладающее стремленіе къ скручиванію находитъ своего антагониста, сопротивленіе котораго и оказывается превзойденнымъ.

Въ послѣдней, четвертой зонѣ стремленіе къ скручиванію обуславливается, впрочемъ, совершенно иными соотношеніями, чѣмъ въ предыдущихъ. Первые три (I—III) зоны закручивались подъ вліяніемъ взаимодействія двухъ крестъ-на-крестъ расположенныхъ механическихъ слоевъ, вѣрнѣе говоря, двухъ слоевъ оболочки, оси сжатія которыхъ являются перекрещенными<sup>22)</sup>. Эти механически дѣятельные слои могутъ быть различно распредѣлены: а) или они располагаются въ передней и задней стѣнкахъ одной и той же клѣтки; б) или же они входятъ въ составъ оболочекъ разныхъ клѣтокъ; в) или, наконецъ, оказываются сочетанными оба этихъ типа. Во всякомъ случаѣ, радіальныя стѣнки клѣтокъ всегда несутъ на себѣ горизонтально ориентированныя поры и не могутъ играть, поэтому, никакой роли въ явленіяхъ закручиванія. У элементовъ же, составляющихъ у

<sup>22)</sup> Steinbrinck 1888. Ber. Bot. Ges. 6, 385.



аистника четвертую (IV) зону, поры располагаются по стѣнкамъ въ видѣ непрерывной винтообразной линіи, бѣгущей слѣва направо съ передней стѣнки клѣтки, черезъ боковую ея стѣнку на заднюю и т. д. Въ этихъ элементахъ нѣтъ, такимъ образомъ, двухъ перекрещенныхъ подъ прямымъ угломъ слоевъ; строеніе ихъ стѣнокъ сводится къ винтообразному распредѣленію волоконцевъ. Каждая такая клѣтка, какъ показалъ Циммерманнъ, закручивается уже сама по себѣ, даже при условіи совершенно равномернаго поглощенія воды всею толщею ея оболочки. „Нетрудно, вмѣстѣ съ тѣмъ, демонстрировать опытнымъ путемъ, какимъ образомъ можетъ отзываться на закручиваніи цѣлаго органа группа такихъ самозакручивающихся клѣтокъ. На прямую полоску бумаги уложимъ, параллельно ея длинѣ, рядъ отрѣзковъ скручивающейся ости ковыля (*Stipa*), соединимъ ихъ между собой и бумагой при помощи клея и оставимъ высохнуть на воздухѣ; эта сложная модель, высыхая, образуетъ крутые завивы нѣтъ, съ бумагой кнаружи“<sup>23)</sup>.

Изъ приведеннаго только что примѣра ясно, что между явленіями закручиванія органовъ и собственно скручиваніемъ существуетъ непосредственная, близкая связь. Мы уже видѣли, что отдѣльныя клѣтки неминуемо скручиваются при высыханіи, если стѣнки ихъ несутъ поры, расположенныя винтообразно. Подъ вліяніемъ равномернаго скручиванія отдѣльныхъ элементовъ можетъ скручиваться и цѣлый растительный органъ. Дарвинъ<sup>24)</sup> пробовалъ сочетать въ одинъ сплошной пучекъ влажныя ости ковыля (*Stipa*), и, оставляя ихъ высыхать, наблюдалъ характерныя явленія скручиванія; впрочемъ, какъ кажется, принципъ этотъ не находитъ ближайшаго примѣненія въ природѣ<sup>25)</sup>. Гораздо чаще, во всякомъ случаѣ, наблюдается скручиваніе цѣлаго органа подъ воздѣйствіемъ стремленія къ закручиванію отдѣльныхъ элементовъ, расположенныхъ концентрическими рядами. Всякое скручиваніе въ существѣ своемъ основано на избыточномъ удлиненіи периферическихъ слоевъ, сравнительно съ центральной частью. Если скручивать пучекъ прямыхъ волоконъ, всѣ они, за исключеніемъ лишь центральныхъ, окажутся винтообразно изогнутыми; и обратно, при закручиваніи винтомъ отдѣльныхъ элементовъ можетъ получиться скручиваніе цѣлаго органа. И на самомъ дѣлѣ, при скручиваніи остей ковыля,—примѣръ, которымъ мы и ограничимся—главную роль играютъ закручивающіяся клѣтки того же самого строенія, какъ и элементъ четвертой зоны аистника (*Erodium*), съ тѣмъ только немаловажнымъ, впрочемъ, различіемъ, что у этихъ волоконъ способность къ долевному разбуханію увеличивается по мѣрѣ приближенія къ центру, и, слѣдовательно, при высыханіи центральные элементы органа сокращаются значительно сильнѣе, чѣмъ периферическіе.

Скажемъ еще нѣсколько словъ о биологическомъ значеніи описанныхъ нами гигроскопическихъ движеній. Всѣ они, почти безъ исклю-

<sup>23)</sup> Steinbrinck 1888, цитировано въ сноскѣ 22; стр. 392.

<sup>24)</sup> Darwin 1876. *Transact. Lin. Soc. II. Ser 1, 149.*

<sup>25)</sup> Eichholz 1885. *Jahrb. wiss. Bot. 17, 554.*



ченія, связаны такъ или иначе съ процессомъ распространенія сѣмянъ. Въ громадномъ большинствѣ случаевъ плоды растений открываются при высыханіи: опредѣленные участки плодовой оболочки отклеиваются и чрезъ образовавшіеся отверстія высыпаются сѣмена. Но, наряду съ этимъ, есть и такія растения, у которыхъ плоды оказываются въ сухую погоду замкнутыми, а открываются, наоборотъ, лишь во влажной атмосферѣ; таковы, на примѣръ, упомянутая выше іерихонская роза (*Anastatica*), *Mesembryanthemum* и нѣкоторыя другія. Болѣе сложны и совершенны приспособленія, позволяющія растенію разбрасывать заключающіяся въ его плодахъ сѣмена; примѣромъ можетъ служить обыкновенная полевая герань (*Geranium*) и бобы мотыльковыхъ со скручивающимися створками. Тѣ плоды или сѣмена, у которыхъ имѣются длинныя, способныя скручиваться, ости, вродѣ плодовъ ковыля (*Stipa*) и аистника (*Erodium*), многихъ злаковъ и анемонъ, могутъ при помощи попеременныхъ движеній скручиванія и раскручиванія какъ бы ввинчиваться въ почву, самозарываясь въ нее.

Подобныя же гигроскопическія механизмы встрѣчаются и въ цѣломъ рядѣ другихъ органовъ; таковы, на примѣръ, зубчики перистомы у листовыхъ мховъ <sup>26)</sup> и, по всей вѣроятности, также и тѣ приспособленія, которыя обуславливаютъ вскрываніе перидія дождевика (*Geaster*). Ихъ можно встрѣтить, повидимому, и у живыхъ тканей. Такъ, на примѣръ, у вѣтвей <sup>27)</sup> и вѣчнозеленыхъ листьевъ <sup>28)</sup> нашихъ деревьевъ нерѣдко наблюдаются изгибы, вызываемые неравномерной потерей воды оболочками клѣтокъ, испытываемой ими при замерзаніи зимою; Штейнбринкъ <sup>29)</sup> указываетъ также на возможность потери живыми, содержащими активную протоплазму клѣтками мховъ и селлагинеллъ значительныхъ количествъ пропитывающей ихъ оболочки воды, благодаря чему и получаютъ характерныя гигроскопическія изгибы.

Познакомимся теперь съ другою группою гигроскопическихъ движеній, характерныхъ, на примѣръ, для пыльниковъ и спорангіевъ папоротниковъ; движенія эти имѣютъ цѣлью высыпаніе, а иногда и активное выбрасываніе зеренъ пыльцы или споръ и еще недавно рассматривались какъ явленія сжатія при высыханіи. Начнемъ со спорангіевъ папоротниковъ, выбравъ для этого сем. *Polypodiaceae*. Спорангіи ихъ представляютъ собой сидящія на ножкѣ чечевицеобразныя тѣла. съ однослойной стѣнкой, охватывающей находящіяся внутри споры. Клѣточные элементы стѣнки тонкостѣнны, многогранны и сравнительно низки; среди нихъ рѣзко выдѣляется идущее по краю „чечевицы“ болѣе или менѣе сплошное клѣточное кольцо, начинающееся отъ ножки спорангія (*annulus*) и состоящее изъ оригинально, подковообразно утолщенныхъ элементовъ (рис. 127 а). У этихъ клѣтокъ сильно утолщенными

<sup>26)</sup> Steinbrinck 1906. *Biol. Cbl.* 26, 527.

<sup>27)</sup> Ganong 1904. *Annals Bot.* 18, 631. (Сравни также *Bot. Ztg.* 1905. 63, II, 12).

<sup>28)</sup> Hannig 1908. *Ber. Bot. Ges.* 26a, 151.

<sup>29)</sup> Steinbrinck 1910 и 1911. *Ber. Bot. Ges.* 28, 549; 29, 334.



являются внутреннія тангентальныя стѣнки, между тѣмъ какъ наружныя остаются совершенно неутолщенными; на радиальныхъ стѣнкахъ утолщеніе постепенно сходитъ на нѣтъ по направленію отъ центра къ периферіи. Въ томъ мѣстѣ, гдѣ кольцо прерывается или гдѣ, точнѣ говоря, оно состоитъ уже изъ обыкновенныхъ, неутолщенныхъ клѣтокъ (рис. 127 1, st) при созрѣваніи спорангія образуется разрывъ, вызываемый сокращеніемъ кольца; спорангій вскрывается, принимая форму, изображенную на рис. 127,2 и заключенныя въ немъ споры выпадаютъ. Сокращеніе кольца, обусловленное, вѣ сомнѣнія, потерей воды, мало по малу нарастаетъ и, въ концѣ концовъ, становится настолько сильнымъ, что оно вновь можетъ замкнуться, причемъ прежнія внутреннія стѣнки его клѣтокъ окажутся обращенными уже кнаружи. Въ этотъ моментъ наступаетъ новое своеобразное явленіе: внезапно сокращаясь, кольцо быстро возвращается къ своему первоначальному положенію и виду.

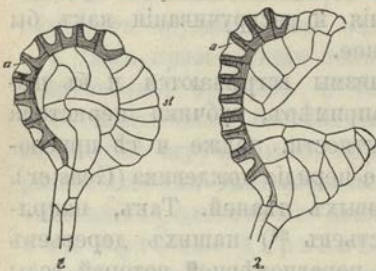


Рис. 127. Спорангій папоротника изъ рода *Polypodium*. st — стоній, a — кольцо (annulus). 1—въ замкнутомъ, 2—въ открытомъ видѣ.

При этомъ получается энергичный ударъ объ ножку спорангія, отрывающій и подбрасывающій спорангій на нѣсколько сантиметровъ въ воздухъ; понятно, что споры, еще не успѣвшія высыпаться или приставшія къ спорангію, оказываются при этомъ высѣянными. Если пристально слѣдить за клѣтками кольца спорангія во время его открыванія, нѣтрудно подмѣтить рядъ глубокихъ деформаций, протекающихъ въ нихъ. Сначала испаряется заключенная въ ихъ полостяхъ вода, и полость ихъ становится меньше благодаря тому, что внѣшняя тонкая оболочка втягивается внутрь, а боковыя стѣнки сближаются своими концами. Такимъ образомъ и происходитъ постепенное сокращеніе внѣшнихъ очертаній кольца, легко объясняющее его первоначальной изгибъ. Но уже втягиваніе внѣшнихъ стѣнокъ отдѣльныхъ элементовъ кольца и присутствіе въ ихъ полостяхъ воды говоритъ за то, что мы имѣемъ здѣсь дѣло далеко не съ явлениями гигроскопическаго сжатія.

Причиной деформации клѣтокъ кольца, приводящей, въ концѣ концовъ, къ тому, что наружныя ихъ стѣнки приближаются къ внутреннимъ, а радиальныя почти касаются другъ друга своими внѣшними концами, нужно считать силу сдѣвленія частицъ выполняющей клѣтки воды между собою и частицами оболочки<sup>30)</sup>. Говоря о передвиженіи воды въ растеніи, мы имѣли уже случай указывать на значительную величину силы сдѣвленія воды; сила притяженія воды къ оболочкѣ относится къ тому же ряду величинъ, и, для того чтобы разорвать водяные столбики или оторвать ихъ отъ клѣточной оболочки, необходимо употре-

<sup>30)</sup> Steinbrinck 1898. Ber. Bot. Ges. 16, 97; 1903, ibidem 21 217.



бить усиліе въ нѣсколько, даже во много атмосферъ. Какъ только начинается испареніе, создается напряженное состояніе воды въ полостяхъ клѣтокъ кольца спорангія; подъ вліяніемъ его и осуществляется описанная выше деформация клѣтки. Если бы стѣнки клѣтки сопротивлялись деформации, вскорѣ долженъ былъ бы наступить разрывъ въ напряженной тягой водѣ и въ полостяхъ клѣтокъ появились бы сначала пустоты, заполняющіяся затѣмъ воздухомъ. Прежде думали, что такія движенія, характерныя для кольца спорангіевъ папоротниковъ, и обозначаемыя въ отличіе отъ гигроскопическихъ движеній, вызываемыхъ разбуханіемъ или сжатіемъ при высыханіи именемъ движеній сдѣпленія, могутъ осуществляться лишь въ томъ случаѣ, когда оболочки ихъ непроницаемы для воздуха. Эти условія дѣлали бы такія приспособленія чрезвычайно рѣдкими и, во всякомъ случаѣ, мы не имѣли бы его у спорангіевъ папоротниковъ, такъ какъ наружныя стѣнки клѣтокъ ихъ *annulus* овъ вполне проницаемы для воздуха. Нужно думать, однако, что проникновеніе воды внутрь полостей клѣтокъ невозможно уже потому, что при появленіи каждаго мельчайшаго воздушнаго пузырька должны были бы быть преодоляемы весьма значительныя силы притяженія воды къ оболочкѣ клѣтки.

Такимъ образомъ, вода, выполняющая полости клѣтокъ кольца, обусловливаетъ при испареніи могучую механическую тягу, вызывающую эластическое напряженіе оболочекъ. Это напряженіе, въ концѣ концовъ, достигаетъ такой величины, что сила сдѣпленія воды оказывается побѣжденной; столбики воды въ полостяхъ клѣтокъ разрываются и клѣточные оболочки возвращаются къ своему первоначальному положенію: кольцо спорангія внезапнымъ движеніемъ выгибается назадъ, принимая свое прежнее положеніе. Клѣтки его кажутся теперь темными: въ полостяхъ ихъ остается лишь немного распределенной по стѣнкамъ воды, а все остальное пространство занято воздухомъ. Впрочемъ, прониканіе воздуха внутрь полостей клѣтокъ не является необходимымъ условіемъ „скачка“; это рѣзкое обратное движеніе получается и тогда, когда спорангіи высыхаютъ въ сильно разрѣженномъ пространствѣ <sup>31)</sup>; въ этомъ случаѣ въ полостяхъ клѣтокъ кольца образуются, очевидно, пустыя, безвоздушныя пространства.

Способъ вскрыванія гнѣздъ пыльниковъ у явнотрачныхъ въ главныхъ чертахъ совпадаетъ, по изслѣдованіямъ Штейнбринка и Ганнига <sup>32)</sup>, съ процессами, наблюдаемыми на спорангіяхъ папоротниковъ. Каждое изъ четырехъ гнѣздъ пыльника, содержащихъ пыльцевыя зерна, ограничено отъ периферіи стѣнкой, состоящей ко времени созрѣванія нерѣдко лишь изъ двухъ клѣточныхъ слоевъ. Высыпаніе пыльцы осуществляется благодаря дугообразному изгибанію этой стѣнки. Въ этомъ процессѣ внѣшній слой клѣтки стѣнки не играетъ никакой роли; активныя динамическія

<sup>31)</sup> Schrödt 1897. Ber. Bot. Ges. 15, 104.

<sup>32)</sup> Steinbrinck 1898, цитировано въ сноскѣ 30; 1899. Festschrift f. Schwendener, стр. 163. Berlin. Hannig 1909. Jahrb. wiss. Bot. 47, 186.



элементы распределены исключительно лишь во внутреннемъ слое, въ такъ называемомъ фиброзномъ или волокнистомъ слое. Кѣтки эти чрезвычайно характерны своими оригинально расположенными утолщеніями оболочки (рис. 128). Въ видѣ отдѣльныхъ параллельныхъ перекладныхъ они покрываютъ боковыя стѣнки и, сходясь въ звѣздчатую фигуру на внутренней стѣнкѣ кѣтки, покрываютъ здѣсь большую или меньшую часть неутолщенной оболочки; внѣшняя часть оболочки остается при этомъ совершенно неутолщенной. Сходство съ кѣтками кольца папоротниковъ ясно уже само по себѣ. Отличіе отъ нихъ состоитъ лишь въ неравнобѣрности утолщенія боковыхъ стѣнокъ кѣтокъ; слѣдствіемъ его являются и нѣсколько иныя явленія сокращенія кѣтокъ волокнистаго слоя. При высыханіи кѣтки эти теряютъ часть выполняющей ихъ воды и деформируются при этомъ.

Деформація эта состоитъ опять таки въ томъ, что поперечникъ кѣтки у наружной стороны пыльника становится меньше, между тѣмъ какъ внутренняя оболочка не сокращается, будучи какъ бы распертой радіально расходящимися утолщеніями. Измѣненіе формы кѣтокъ не связано здѣсь, однако, съ влечиваніемъ внутрь наружныхъ стѣнокъ, а обуславливается лишь значительнымъ сокращеніемъ радіальныхъ ихъ стѣнокъ въ направленіи, перпендикулярномъ утолщеніямъ, такъ что утолщенные мѣста оказываются значительно сближенными (рис. 128 IV). Укорачиваніе этихъ стѣнокъ можетъ достигать 50, 60 и даже 70%<sup>33)</sup>. Если бы такое сокращеніе было результатомъ простаго сжатія при высыханіи, мы имѣли бы передъ собой примѣръ исключительнаго гигроскопическаго укорачиванія, не наблюдающагося болѣе нигдѣ. А между тѣмъ сокращеніе это наступаетъ еще тогда, когда полость кѣтки содержитъ воду, иначе говоря, оно не имѣетъ ничего общаго съ обычными гигроскопическими движеніями высыхающихъ органовъ.

И на самомъ дѣлѣ, все теченіе процесса совершенно иное. Подъ воздѣйствіемъ тяги, вызываемой водой, выполняющей полости кѣтокъ, тонкія мѣста радіальныхъ оболочекъ, расположенныя между волоконцами утолщеній, складываются въ складки, слѣдую за уменьшеніемъ объема кѣтокъ. Образованіе этихъ складокъ нетрудно прослѣдить на хорошемъ тангентальномъ разрѣзѣ пыльника; кромѣ нихъ, характернымъ отличіемъ отъ спорангіальнаго кольца является отсутствіе рѣзкаго обратнаго движенія. Дѣйствительно, въ ту минуту, когда эластическое напряженіе волоконцевъ преодолеваетъ силу сдѣвленія воды, иначе говоря когда въ полости кѣтки появляется пузырекъ воздуха, не наблюдается скачка обратнаго движенія, какъ у *annulus*'а, а стѣнки пыльника остаются, какъ и были, въ своемъ выгнутомъ наружу положеніи. Явленіе это зависитъ, по всей вѣроятности, оттого, что тонкія складки оболочки плотно складываются другъ съ другомъ и могутъ быть разглажены лишь

<sup>33)</sup> Schwendener 1899. Sitzungsber. Berlin. стр. 101. Steinbrinck 1901. Ber. Bot. Ges. 19, 554.



при выполненіи полости клітокъ водой. Въ послѣднемъ случаѣ наступаетъ обратное закрываніе гнѣздъ пыльника.

Данныя Камерлинга и Штейнбринка <sup>34)</sup> не оставляютъ сомнѣнія въ томъ, что и въ длинномъ рядѣ другихъ случаевъ активную роль въ воспроизведеніи движеній играетъ не явленіе разбуханія оболочки, а сила сѣвпленія; укажемъ на спорангіи многихъ папоротникообразныхъ (Pteridophyta), на спорангіи и элатеры печеночныхъ мховъ, на свертывающіеся и складывающіеся листья злаковъ и мховъ, на разнообразныя водоносныя ткани и хохолки нѣкоторыхъ сложноцвѣтныхъ (Compositae). Мы не можемъ задаваться задачей познакомиться со всѣми этими примѣрами въ отдѣльности; остановимся лишь на одномъ изъ нихъ, уже отчасти намъ знакомомъ. Мы видѣли (стр. 57), что нѣкоторыя растенія изъ семейства бромеліевыхъ поглощаютъ воду при помощи своеобразныхъ волосковъ, сидящихъ на поверхности листьевъ. Эти волоски представляютъ собой многоклетчныя щитовидныя образованія, покрывающія

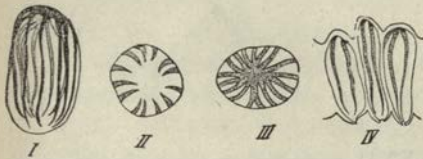


Рис. 128. *Lilium candidum*, тычинка. I, Изолированныя волокнисто утолщенныя клітки, въ влажномъ состояніи. II, Видъ ихъ снаружи. III, Видъ ихъ совнутри. IV, Тѣ же самыя клітки у высохшаго пыльника. По Штейнбринку <sup>34)</sup>. Увел. 150.

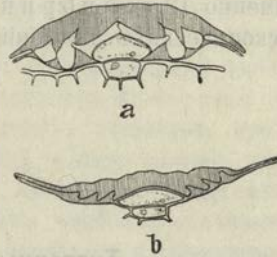


Рис. 129. Волосокъ *Tillandsia usneoides*. По Мецу. a—въ переполненномъ водою состояніи, b—сухой.

собою эпидермисъ листа. На поперечномъ разрѣзѣ (рис. 129 a) ясно видны двѣ богатыхъ протоплазмой клітки, образующихъ ножку волоска и сидящія на нихъ кліточные элементы, образующіе щитовидную головку <sup>35)</sup>. Полости этихъ клітокъ на рис. 129a изображены наполненными водою. Если же вода будетъ удалена изъ ихъ полостей, на примѣръ, путемъ всасыванія со стороны клітокъ ножки, отдающихъ ее затѣмъ глубже расположенной водоносной ткани, тонкія оболочки клітокъ спадаются подъ вліяніемъ силы сѣвпленія воды до такой степени, что полость клітки исчезаетъ совершенно (рис. 129 b). При новомъ смачиваніи оболочки вновь набухаютъ, полости клітки восстанавливаются, насыщая воду на подобіе маленькихъ насосовъ.

Укажемъ, въ концѣ концовъ, что сила сѣвпленія выполняющей клітки воды можетъ, по всей вѣроятности, играть извѣстную роль и въ

<sup>34)</sup> Kamerling 1898. Bot. Cbl. 73, 369. Steinbrinck 1899 и дальн.; Ber. Bot. Ges. 17, 170; ibidem 26a, 399; 27, 169; 28, 1 и 19.

<sup>35)</sup> Mez. 1904. Jahrb. wiss. Bot. 40, 157.



процессахъ разбуханія, такъ что между движеніями, обусловливаемыми набуханіемъ съ одной стороны и сдѣвленіемъ съ другой не слѣдовало бы, пожалуй, проводить столь рѣзкой, какъ кажется на первый взглядъ, границы. Вернемся по этому поводу къ факту, который мы смогли выше (стр. 687) затронуть лишь мимоходомъ. Мы видѣли, что по Бючли разбухающія тѣла обладаютъ ячеистой структурой и что ячеи ихъ въ разбухшемъ состояніи переполнены водой, при высыханіи же спадаются до полного уничтоженія полостей. Не трудно представить себѣ, что тѣ силы, которыя вызываютъ деформацию стѣнокъ ячей Бючли, обусловливаются силою сдѣвленія жидкости, выполняющей полости ячей набухшей оболочки и выходящей изъ нихъ при испареніи. Такимъ образомъ, можно до извѣстной степени провести аналогію между каждой отдѣльной ячейкой Бючли и клѣтками волокнистаго слоя пыльника.

Разобранныя въ этой главѣ явленія подробно изложены Штейнбриномъ<sup>36)</sup> въ двухъ сводныхъ статьяхъ. Мы и отошлемъ къ нимъ всѣхъ ближе интересующихся вопросомъ, съ тѣмъ большимъ правомъ, что именно Штейнбрику мы обязаны выясненіемъ сущности ряда гигроскопическихъ движеній.

## ГЛАВА XXXII.

### Тургорныя и ростовыя движенія.

Въ воспроизведеніи движеній, знакомству съ которыми была посвящена предыдущая глава, присутствіе или отсутствіе протоплазмы не играетъ никакой роли; всѣ эти движенія могутъ одинаково хорошо быть воспроизведены какъ мертвыми, такъ и живыми органами. Однако уже первое высыханіе тканей приводитъ обыкновенно къ отмиранію протоплазмы и многократное повтореніе прижизненныхъ гигроскопическихъ движеній возможно лишь у растений, выносящихъ высыханіе, не отмирая. Примеромъ такихъ организмовъ могутъ служить различные мхи, а среди болѣе высоко организованныхъ растений *Selaginella lepidophylla*, своими движеніями разительно напоминающая названную выше іерихонскую розу (*Anastatica*).

Начиная съ настоящей главы, мы займемся движеніями, осуществляющимися исключительно лишь въ живыхъ клѣткахъ; въ воспроизведеніи ихъ не играютъ роли ни разбуханіе, ни сжатіе при высыханіи оболочекъ, не вызываются они и тягой испаряющейся воды, переполняющей полости клѣтокъ; причина ихъ лежитъ, если исключить передвиженіе организмовъ съ мѣста на мѣсто (глава XII и

<sup>36)</sup> Steinbrinck. 1906. *Biol. Cbl.* 26, 657; 1911. *Naturwiss. Rundschau* 26, 197.



XLI), уже въ такихъ измѣненіяхъ клѣтокъ, въ которыхъ принимаетъ участіе одинаково и оболочка, и живое клѣточное содержимое, измѣненіяхъ, которыя непосредственно связаны съ осмотическимъ давленіемъ или процессомъ роста клѣтки. Съ этими двумя явленіями мы уже до извѣстной степени знакомы. Воспользуемся случаемъ, чтобы нѣсколько углубить наши свѣдѣнія въ этомъ направленіи.

Мы останавливались уже достаточно подробно на вопросѣ о происхожденіи осмотическаго давленія и познакомились со способомъ опредѣленія его величины путемъ плазмолиза, способомъ, особенно удобнымъ потому, что для его примѣненія вовсе не нужно знать, какія именно вещества вызываютъ давленіе клѣточного сока. Намъ остается здѣсь сказать лишь нѣсколько словъ о величинѣ, которой можетъ достигать осмотическое давленіе, и о тѣхъ явленіяхъ, которыя связаны съ воздѣйствіемъ этого давленія на оболочку. Начнемъ со случая, когда оболочка не испытываетъ никакихъ напряженій со стороны содержимаго; очевидно, что концентрація раствора, вызывающаго такое начальное состояніе плазмолиза, будетъ соотвѣтствовать концентраціи клѣточного сока. Иначе говоря, если начало плазмолиза вызывается 2% растворомъ селитры, мы вправѣ сказать, что осмотическая концентрація клѣточного сока, выраженная въ селитрѣ, равна 2%, причемъ этотъ сокъ можетъ представлять собой смѣсь самыхъ разнообразныхъ веществъ, вродѣ различныхъ сахаровъ и органическихъ кислотъ. Строго говоря, плазмолитическій методъ приводитъ насъ всегда къ нѣсколько преувеличеннымъ цифрамъ, такъ какъ для того чтобы вызвать замѣтное отставаніе протопласта отъ оболочки клѣтки, необходимо примѣнить плазмолизирующую жидкость съ нѣсколько болѣе высокой осмотической концентраціей, чѣмъ концентрація клѣточного сока. Но разъ мы опредѣлили осмотическое значеніе клѣточного сока, выразивъ его въ селитрѣ, уже не трудно рассчитать и абсолютную величину давленія, такъ какъ извѣстно, что 1% растворъ селитры (=0.1 Mol) вызываетъ осмотическое давленіе близкое къ 4.5 атмосферамъ <sup>1)</sup>. Пользуясь изосмотическими коэффициентами можно съ легкостью вычислить давленіе, обусловливаемое и всякимъ другимъ растворомъ. Впрочемъ, для плазмолитическихъ опредѣленій считается особенно пригодной именно селитра <sup>2)</sup>, съ растворами которой и добыто чрезвычайно много опытныхъ данныхъ.

Приведемъ небольшую табличку, въ которой собраны данныя осмотическаго давленія въ нѣкоторыхъ растительныхъ органахъ.

<sup>1)</sup> Объ опредѣленіи этой величины путемъ электролитическихъ приѣмовъ или при помощи опредѣленія упругости пара смотри P a n t a n e l l i, 1904. Jahrb. wiss. Bot. 40, 308. Прежде принимали для 1% раствора селитры значительно болѣе низкія цифры давленія, именно 3.0 или 3.6 атмосферъ.

<sup>2)</sup> Необходимо имѣть въ виду, что непроницаемость протоплазмы для селитры не можетъ считаться безусловной; иначе говоря, полученныя при помощи этой соли плазмолитическія данныя несомнѣнно всеъ черзчуръ высоки. См. L e p e s c h k i n 1908. Ber. Bot. Ges. 26a, 213.



		Число въ селитрѣ.	Давленіе въ атмосферахъ.
Черешокъ листа <i>Gunnera scabra</i>	(Де-Фризь <sup>2а</sup> )	0.12—0.16	5.3—7.2
Черешокъ листа <i>Rheum hybridum</i>	(Де-Фризь, тамъ-же)	0.18	8.1
Стебли ворсянки ( <i>Dipsacus fullonum</i> )	(Де-Фризь, тамъ-же)	0.20	9.0
Верхушки стебля <i>Helianthus tuberosus</i>	(Де-Фризь, тамъ-же)	0.23	10.3
Молодые ягоды рябины ( <i>Sorbus aucuparia</i> )	(Де-Фризь, тамъ-же)	0.30	13.5
Сочлененіе листа фасоли ( <i>Phaseolus</i> )	(Гильбургъ <sup>2а</sup> )	0.45	20.25
Камбiальные клѣтки сосны ( <i>Pinus</i> )	(Вилеръ <sup>2а</sup> )	—	18—24
Клѣтки сердцевинныхъ лучей сосны ( <i>Pinus</i> )	(Вилеръ, тамъ-же)	—	24—30

Вообще говоря, въ обыкновенныхъ растительныхъ клѣткахъ осмотическое давленіе достигаетъ 5—10 атмосферъ; нерѣдки, впрочемъ, отклоненія отъ этихъ среднихъ величинъ въ обѣ стороны, и къверху, и книзу. Впрочемъ, ниже 4.5 атмосферъ давленіе обычно не спускается у обыкновенныхъ паренхиматическихъ клѣтокъ даже и тогда, когда онѣ находятся въ стадіи крайняго голоданія <sup>3</sup>); даже въ клѣткахъ пожелтѣвшихъ, спадающихъ съ растенія листьевъ удается всегда констатировать все еще значительныя величины осмотического давленія <sup>4</sup>). На ряду съ помѣщенными въ концѣ таблицы растительными органами можно привести и еще нѣсколько иныхъ примѣровъ высокихъ осмотическихъ давленій; таковы, напримѣръ, богатая глюкозой или сахарозой вмѣстѣ лица запасныхъ веществъ у лука и рѣпы, съ осмотическими давленіями въ 22—26 атмосферъ, а также клѣтки стеблевыхъ узловъ злаковъ, въ которыхъ, по опредѣленіямъ Пфеффера <sup>5</sup>), осмотическое давленіе достигаетъ 50 атмосферъ. Предѣльныя величины осмотического давленія въ 100 атмосферъ были отмѣчены Фиттингомъ <sup>6</sup>) у нѣкоторыхъ растеній пустынь. Ниже намъ придется говорить о давленіяхъ, превышающихъ даже и эти предѣльныя величины; мы увидимъ, что осуществленіе ихъ связано съ совершенно особыми условіями.

Намъ уже приходилось указывать, что осмотическое давленіе въ одной и той же клѣткѣ далеко не является неизмѣнной величиной. Оно оказывается подверженнымъ постояннымъ измѣненіямъ подъ вліяніемъ регулировочныхъ процессовъ. При увеличеніи размѣровъ клѣтки при ростѣ, связанномъ съ воспріятіемъ извнѣ воды, должно наступать уменьшеніе концентраціи клѣточного сока, а, слѣдовательно, и спаданіе осмотического давленія: на самомъ дѣлѣ, спаданія этого обычно не удается установить, во всякомъ случаѣ, сколько нибудь длительного, благодаря

<sup>2а</sup>) De Vries. *Jahrb. wiss. Bot.* 14, 356. Hilburg. *Unters.* Tübingen 1, 27. Wierl. *Jahrb. wiss. Bot.* 18, 82.

<sup>3</sup>) Stange 1892. *Bot. Ztg.* 50, 253.

<sup>4</sup>) Весьма желательно было бы проверить данныя Фишера (H. Fischer 1898. *Cohn's Beitr. zur Biologie* 8, 53) и Копеланда (Copeland 1896. *Einfluss der Temperatur und des Lichtes auf den Turgor*. Diss. Halle), утверждающихъ, что въ клубняхъ земляной груши (*Helianthus tuberosus*) тургоръ значительно ниже, чѣмъ въ остальныхъ клѣткахъ растенія.

<sup>5</sup>) Pfeffer 1893. *Druck- und Arbeitsleistung*. *Abh. Kgl. Ges. d. Wiss.* Leipzig. 20.

<sup>6</sup>) Fitting 1911. *Zeitschr. f. Bot.* 3, 209.



тому, что въ клеткѣ постоянно идетъ новообразованіе осмотически дѣятельныхъ веществъ, быстро возстановляющихъ исходное напряженное состояніе. Еще типичнѣе регулированіе давленія, наступающее при культурѣ растительныхъ клеточекъ въ концентрированныхъ питательныхъ растворахъ; у высшихъ растений способность приспособленія къ повышеннымъ концентраціямъ субстрата сравнительно очень ограничена, зато у плѣсневыхъ грибовъ она необычайно велика. Эшенгагенъ <sup>7)</sup> показалъ, что грибки, вроде *Aspergillus niger*, *Penicillium glaucum* и *Botrytis cinerea* могутъ развиваться на растворахъ глюкозы, содержащихъ 51—55% этого вещества, на 37—43% глицерина и на 12—18% растворахъ поваренной соли. Въ опытахъ Рациборскаго <sup>8)</sup> *Aspergillus glaucus* разрастался даже на совершенно насыщенныхъ растворахъ поваренной соли, а одинъ видъ *Torula* оказался способнымъ выносить осмотическія условія концентрированного раствора хлористаго литія. Такъ какъ осмотическое давленіе клеточнаго сока должно, во всякомъ случаѣ, превышать осмотическія условія окружающей среды, очевидно, что величины давленій въ клеткахъ этихъ плѣсневыхъ грибовъ достигали 300 и даже болѣе атмосферъ. Наличие такихъ давленій въ нѣкоторыхъ случаяхъ можетъ объясняться прониканіемъ въ полость клеточекъ осмотически сильныхъ веществъ извиѣ; сравнительно легкой проницаемостью плазмы отличаются, напримѣръ, бактеріальныя клетки и синезеленыя водоросли. Въ большинствѣ же случаевъ регулировка осмотическаго давленія идетъ за счетъ образованія осмотическаго матеріала въ самой клеткѣ. Что за вещества образуются при этомъ, остается еще совершенно неяснымъ <sup>9)</sup>. Громадныя величины внутренняго осмотическаго давленія возможны, конечно, лишь тогда, когда и окружающая клетку среда обладаетъ высокимъ осмотическимъ давленіемъ; если же перенести, напримѣръ, въ чистую воду растительную клетку, приспособившуюся къ жизни въ концентрированномъ растворѣ сахара, то подъ влияніемъ уже неуравновѣшиваемаго встрѣчнымъ внутренняго давленія оболочка клетки лопнетъ и клетка погибнетъ. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ, какъ мы и увидимъ ниже, такой разрывъ оболочки подъ воздействием осмотическаго давленія входитъ въ циклъ развитія организма, какъ вполне нормальное явленіе; вообще же говоря, внутренняя регулировка осмотическихъ силъ приводитъ къ тому, что оболочка оказывается растянутой въ предѣлахъ своей упругости.

Остановимся теперь на значеніи въ жизни растения осмотическаго напряженія клеточнаго сока. Во многихъ случаяхъ, какъ, напримѣръ, у свеклы и лука, крупныя величины осмотическаго давленія являются лишь слѣдствіемъ накопленія большихъ количествъ растворенныхъ за-

<sup>7)</sup> Eschenhagen 1889. Einfluss von Lösungen verschiedener Konzentration auf Schimmelpilze. Diss. Leipzig.

<sup>8)</sup> Raciborski 1905. Bull. Acad. Crac., стр. 461.

<sup>9)</sup> Heinsius von Mayenburg 1901. Jahrb. wiss. Bot. 36, 381. Pantanelli 1904. Jahrb. wiss. Bot. 40, 303. Raciborski 1905, цитир. въ сноскѣ 8.



пасныхъ веществъ; весьма вѣроятно, что такое побочное слѣдствіе накопленія запасовъ оказывается въ высшей степени неблагоприятнымъ для жизнѣдѣтельности клѣтокъ: мы знаемъ, дѣйствительно, что у большей части вмѣстилищъ запасныхъ веществъ намѣчается вполне ясное стремленіе свести на нѣтъ осмотическое дѣйствіе содержаемаго, путемъ перевода его въ крупномолекулярныя или даже нерастворимыя соединенія, вродѣ крахмала. Несомнѣнно, однако, что въ цѣломъ рядѣ другихъ случаевъ растеніе извлекаетъ существенную пользу изъ высокихъ величинъ осмотическаго давленія. Не говоря уже о томъ, что лишь при воздѣйствіи осмотическаго давленія возможенъ, какъ нужно думать, процессъ роста клѣтки, важная роль этого фактора ясна уже изъ того, что молодыя клѣтки лишь тургору обязаны созданіемъ всей своей прочности. Нетрудно понять, какъ осуществляется эта задача. Тонкія оболочки клѣтки являются напряженными развивающимися при насасываніи воды давленіемъ, извѣстнымъ подъ названіемъ тургорнаго (сравни стр. 29). Оболочки растягиваются, пока эластическое сопротивленіе ихъ не сравняется съ силою тургорнаго давленія и такія напряженныя давленіемъ изнутри оболочки уже значительно сильнѣе могутъ сопротивляться дальнѣйшимъ деформирующимъ импульсамъ, иначе говоря, оказываются уже значительно болѣе прочными. Возрастаніе прочности по мѣрѣ напряженія можетъ быть хорошо иллюстрировано на примѣрѣ тонкостѣннаго каучуковаго шара, стойко сохраняющаго форму въ надутомъ состояніи, но легко поддающагося деформациямъ въ спавшемся видѣ. Область примѣненія этой тургорной прочности въ растительномъ мірѣ оказывается, однако, ограниченной; ей пользуются разнообразныя низшіе организмы, живущіе въ водѣ или приспособленные къ существованію во влажной атмосферѣ; у высшихъ же растеній тургоръ играетъ механическую роль, главнымъ образомъ, въ молодыхъ, еще нарастающихъ частяхъ, между тѣмъ какъ въ болѣе взрослыхъ функціи укрѣпленія организма переходятъ уже къ утолщающимся клѣточнымъ стѣнкамъ. Типичныя механическіе элементы растеній отличаются, такимъ образомъ, своими толстыми оболочками; возможенъ, однако, и случай сравнительной ихъ тонкостѣнности, если съ такими, способными эластически растягиваться оболочками сочетается наличность высокаго осмотическаго давленія; такъ, на примѣрѣ, Корренсъ<sup>10)</sup> показалъ, что волоски кирказона (*Aristolochia*) приобрѣтаютъ значительную прочность въ своихъ тонкостѣнныхъ сочленовныхъ клѣткахъ лишь благодаря громадному внутреннему давленію (свыше 30 атмосферъ). Присутствіе тонкихъ, растянутыхъ внутреннимъ напряженіемъ оболочекъ, замѣщающихъ въ растущихъ частяхъ растенія

<sup>10)</sup> Корренсъ (Correns 1891. Jahrb. wiss. Bot. 22, 161) даетъ цифру въ 22 атмосферы. Въ эту величину, однако, надо внести двойную поправку: ее нужно увеличить, соответственно новѣйшимъ даннымъ для осмотическаго давленія, вызываемаго 1% растворомъ селитры (4.5 атмосферы), а, съ другой стороны, и уменьшить, такъ какъ клѣтки эти при плазмолизѣ сокращаются въ размѣрахъ на цѣлыя 25% (См. стр. 703).



толстоѣбныя, неспособныя къ напряженію образованія, объясняется тѣмъ, что элементы съ утолщенными оболочками являются, въ большинствѣ случаевъ, уже неспособными къ дальнѣйшему росту. Само собой разумѣется, что и примѣненіе тургора въ качествѣ механическаго принципа для созданія прочности молодыхъ частей растенія имѣетъ свои опасныя стороны: каждый жаркій лѣтній день можетъ вызвать ихъ увяданіе, такъ какъ наличность чрезчуръ энергичнаго испаренія и связанной съ нимъ потери воды обусловить и уничтоженіе ихъ механической прочности.

Весьма интересенъ вопросъ, до какой степени можетъ ити осмотическое растяженіе клѣточныхъ стѣнокъ у растительныхъ организмовъ. Сравнительно нетрудно установить степень растяженія оболочки, измѣряя сокращеніе, наступающее при уничтоженіи въ клѣткахъ тургора. Достигнуть этого можно, заставляя органъ увядать, убивая его горячей водой или, наконецъ, плазмолизируя его. Во всѣхъ этихъ случаяхъ оказывается, что всѣ растущія оболочки растительныхъ клѣтокъ значительно растянуты внутреннимъ давленіемъ: при уничтоженіи тургора наблюдаются обычно сокращенія, достигающія 3—20%, въ среднемъ около 10%<sup>11)</sup>. Особенно рѣзкія сокращенія, достигающія до 40%, характерны для ножекъ плодовыхъ тѣлъ *Sorghum*<sup>12)</sup>. Если оболочку плазмолизированной клѣтки растянуть при помощи какого либо груза до той же самой длины, которой она достигала при тургорѣ, мы получимъ возможность опредѣлить осмотическое давленіе въ клѣткѣ уже независимо отъ плазмолитическихъ методовъ и тѣхъ данныхъ осмотическаго давленія, которыя устанавливаются для тростниковаго сахара въ соответственной физической аппаратурѣ<sup>13)</sup>. Способъ этотъ, однако, далеко не точенъ.

У вполне взрослыхъ клѣтокъ оболочки обыкновенно настолько мало растяжимы, что при плазмолизѣ ихъ почти и не наблюдается сколько нибудь замѣтнаго сокращенія. Конечно, есть и исключенія изъ этого общаго правила; встрѣчаются и такіе взрослые клѣточные индивиды, которые выдѣляются необычайно высокой степенью растяжимости своихъ оболочекъ. Мы встрѣтимся съ такими клѣтками, на примѣръ, въ листовыхъ сочлененіяхъ и увидимъ, какую существенную роль играютъ

<sup>11)</sup> De-Vries 1877. Unters. über die mech. Ursachen d. Zellstreckung. Leipzig. Schwendener und Krabbe 1893. Jahrb. wiss. Bot. 25, 323.

<sup>12)</sup> Knoll 1909. Sitz. Wien. Akad. 118. 1, 576.

<sup>13)</sup> De-Vries 1894. Jahrb. wiss. Bot. 14, 530. Если помѣщать клѣтки въ растворы солей различной крѣпости, можно найти такую концентрацію, въ которой клѣтки уже не укорачиваются. Къ помощи этого или близкаго къ нему метода Де-Фризъ прибѣгалъ наряду съ другими съ цѣлью опредѣлить осмотическое давленіе клѣточного сока; очевидно, что оба критерія — начало укорачиванія и начало плазмолиза очень близки другъ къ другу. Зато другой методъ, хотя и указанный тѣмъ же Де-Фризомъ (см. Jahrb. 14, 529) несомнѣнно невѣренъ. По Колю (цитированъ въ сноскѣ 12; стр. 582) величина тургора можетъ быть опредѣлена „путемъ нахождения концентраціи селитрянаго раствора, при которой становится замѣтнымъ нѣкоторое укорачиваніе первоначальной длины изслѣдуемой тканевой полоски“.



онѣ въ явленіяхъ движенія цѣлаго ряда листовыхъ органовъ. Теперь же мы ограничимся лишь тѣмъ, что укажемъ на присутствіе подобныхъ клѣтокъ въ тычиночныхъ нитяхъ нѣкоторыхъ растений, въ особенности изъ группы цикоріевыхъ (*Cynagoga*); эти клѣтки принадлежатъ, по всей вѣроятности, къ наиболѣе растяжимымъ среди всѣхъ вообще растительныхъ элементовъ, такъ какъ Пфефферу<sup>14)</sup> удалось показать, что при плазмолизѣ онѣ сокращаются на половину своей первоначальной длины. Громадной растяжимостью отличаются и упомянутыя уже выше клѣтки сочлененій волосковъ кирказона (*Aristolochia*)<sup>15)</sup>; благодаря осмотическому напряженію клѣтокъ онѣ оказываются растянутыми до 30% своей длины и могутъ быть вытянуты еще на 30%, причемъ предѣлъ упругости еще не оказывается превзойденнымъ и не наступаетъ еще, поэтому, какая либо длительная деформация.

Воспользуемся случаемъ указать, что опредѣленіе осмотического давленія въ такихъ клѣткахъ, которыя растянуты такъ же сильно, какъ клѣтки тычиночныхъ нитей *Cynagoga*, уже не осуществимо путемъ плазмолиза. Методъ этотъ даетъ намъ величину осмотического давленія въ клѣткѣ, уже въ половину болѣе короткой, чѣмъ тургесцирующая, т. е. въ такой, въ которой количество осмотически дѣятельнаго вещества въ процентномъ отношеніи является уже двойнымъ. Иначе говоря, полученную при такомъ опредѣленіи величину осмотического давленія необходимо будетъ раздѣлить ровно на два. Ясно, такимъ образомъ, что и при менѣе значительныхъ сокращеніяхъ клѣтокъ, достигающихъ всего 10 — 20%, уже необходимы весьма существенныя поправки въ опредѣленныхъ путемъ плазмолитического метода величинахъ осмотического давленія; введеніе ихъ возможно путемъ точнаго опредѣленія сокращенія объема плазмолизируемой клѣтки.

Нетрудно видѣть, что на дѣйстви осмотического давленія на оболочку клѣтки можетъ основываться воспроизведеніе ряда разнообразныхъ движеній. Наростаніе осмотического давленія, съ одной стороны, или повышеніе растяжимости клѣточной оболочки, съ другой — одинаково приводятъ къ удлиненію каждой отдѣльной клѣтки, т. е. къ воспроизведенію ею прямолинейнаго движенія. Тѣ же явленія наблюдаются и при паденіи осмотического давленія или уменьшеніи растяжимости оболочки: клѣтка сокращается, производя опять таки прямолинейное движеніе. Но если клѣточная оболочка построена въ различныхъ своихъ частяхъ неравнобѣрно, непремѣннымъ слѣдствіемъ измѣненія осмотического давленія будетъ и измѣненіе внѣшнихъ очертаній клѣточного индивида. Наиболѣе извѣстнымъ примѣромъ этого явленія могутъ служить движенія клѣтокъ, замыкающихъ устьица, уже разсмотрѣнные нами выше. Бѣглый взглядъ на рис. 9 (стр. 68) достаточенъ, чтобы возстановить въ нашей памяти характерныя различія въ строеніи оболочекъ на наружной-выпуклой сторонѣ замыкающихъ клѣтокъ и внутренней-во-

<sup>14)</sup> Pfeffer 1892. *Energetik*. (Abb. Kgl. Ges. d. Wiss. Leipzig. 18. 166).

<sup>15)</sup> Correns 1891. *Jahrb. wiss. Bot.* 22, 166.



гнутой: первыя сравнительно тонки и поэтому растяжимы, послѣднія же гораздо болѣе толсты. Благодаря этому, при повышеніи тургора въ клѣткахъ нарастаютъ намѣченный уже и ранѣе ихъ изгибы. Нетрудно представить себѣ, что въ случаѣ соотвѣтственнаго распредѣленія въ оболочкѣ цилиндрической клѣтки отдѣльных неподатливыхъ участковъ могли бы осуществиться, съ измѣненіемъ внутренняго давленія, не только различныя изгибы, но и сложныя скручиванія и завиванія, вродѣ тѣхъ, которыя изображены на рис. 122 (стр. 682); отмѣтимъ, однако, что встрѣчающіеся въ природѣ скрученные или извитые клѣточные индивиды строеніемъ своимъ обязаны не осмотическому давленію, а различному ходу процессовъ роста.

Движенія, обусловленныя измѣненіями тургора значительно чаще воспроизводятся многоклѣтными образованіями, чѣмъ отдѣльными или одиночными клѣтками. При неравномѣрномъ осмотическомъ напряженіи въ различныхъ группахъ клѣточныхъ элементовъ становятся возможными разнообразныя, весьма широко распространенныя натяженія въ тканяхъ, о которыхъ мы говорили еще въ главѣ XXIII (стр. 482). Намъ приходилось указывать на стеблевые части или, вообще говоря, на органы со стремящейся раздаться, сравнительно съ окружающей тканью центральной частью; въ результатѣ этихъ взаимныхъ напряженій периферическая ткань органа оказывалась растянутой, а срединный цилиндръ—сдавленнымъ, а длина всего органа опредѣлялась равновѣсіемъ между этими двумя взаимно-противоположными импульсами.

Если оба антагонистически напряженныхъ участка тканей распредѣляются такъ, какъ въ обычно нарастающемъ стеблѣ, всякое измѣненіе въ величинѣ и распредѣленіи тургора можетъ привести лишь къ измѣненію размѣровъ длины всего органа, но не въ состояніи вызвать его изгиба, скручиванія и т. п. Главный смыслъ подобныхъ напряженій, встрѣчающихся въ растительныхъ органахъ на каждомъ шагу, — въ ихъ механическомъ значеніи: напряженная тургорнымъ давленіемъ, каждая отдѣльная клѣтка становится способной оказывать механическое сопротивление; совершенно точно также и стебель пріобрѣтаетъ особую прочность подъ вліяніемъ временнаго напряженія различныхъ группъ тканей.

Такимъ образомъ, въ типически построенномъ стеблѣ и подобныхъ ему органахъ сокращающіеся послѣ изолированія участки ткани расположены правильнымъ ободкомъ вокругъ напряженной сжатіемъ центральной части. Понятно, что слѣдствіемъ всякаго нарушенія этой правильности расположенія будетъ наступленіе того или другаго изгиба. Весьма нерѣдко осуществляются они въ природѣ, когда въ одной изъ долевыхъ половинокъ того или другаго органа начинаетъ нарастать или падать тургорное давленіе. На опытѣ крайне легко воспроизвести подобные изгибы, вызываемые неравномѣрнымъ напряженіемъ тканей; стоитъ лишь разрѣзать вдоль какой либо растущій стеблевой органъ (напримѣръ, цвѣтоножку обыкновеннаго одуванчика (*Tagetes*)); сравни стр. 482, рис. 90): внутреннія ткани быстро распрямляются,



принимая выпуклый видъ, вѣшнія же собираются, становясь вогнутыми кнаружи.

Если то или иное движеніе обусловлено тургоромъ, очевидно, что оно можетъ быть воспроизведено въ обратномъ направленіи, въ случаѣ обратнаго начальному распредѣленія тургора; не нужно забывать, что оболочки клѣтокъ напряжены упруго. Подобныя движенія называютъ поэтому перемѣнными или варіаціонными движеніями, въ отличіе отъ движеній ростовыхъ или нутаціонныхъ. И ростовыя движенія начинаются, впрочемъ, съ осмотического растаженія оболочекъ и могутъ быть, на первыхъ стадіяхъ, сведены опять таки къ нулю путемъ плазмолиза; но черезъ нѣсколько времени послѣ начала роста эта осмотически растянутая оболочка оказывается уже выросшей, т. е. получившей уже стойкое удлинненіе и ростовое движеніе становится фиксированнымъ. Движеніе путемъ роста можетъ приводить, какъ и въ случаѣ тургора, къ явленію прямолинейнаго движенія, изгибу, скручиванію и т. п. Едва ли цѣлесообразно посвящать этимъ случаямъ роста особое вниманіе, такъ какъ между ними и варіаціонными движеніями лежитъ полная аналогія (О явленіяхъ роста собственно см. главу XX). Намъ придется остановиться лишь на нѣсколькихъ замѣчаніяхъ общаго характера.

При всякомъ движеніи, вызывается ли оно явленіями роста или исключительно лишь тургорнымъ напряженіемъ, необходимо оказывается затратить нѣкоторое количество силы на преодоленіе вѣшнихъ и внутреннихъ сопротивленій. Сопротивленія внутренняго характера изучены еще сравнительно очень слабо; гораздо лучше знакомы мы, благодаря подробнѣйшимъ изслѣдованіемъ Пфеффера<sup>5)</sup>, съ вѣшними противодействіями процессамъ движенія. Величина ихъ можетъ быть крайне незначительна, если растеніе разрастается вполне прямолинейно въ воздушной или водной средѣ, но можетъ достигать и очень крупныхъ размѣровъ, когда корень зарывается, напримѣръ, въ землю, раздвигая частички почвы, а подчасъ сдвигая съ мѣста и цѣлыя скалы. Значительная работа сопровождается нерѣдко и воспроизведеніе изгибовъ; величина ея растетъ по мѣрѣ приближенія зоны изгиба къ основанію органа, такъ какъ вмѣстѣ съ этимъ нарастаетъ и общая тяжесть всего концеваго побѣга, принимающаго, благодаря движенію, вертикальное положеніе.

Не можетъ быть сомнѣнія, что всѣ силы, необходимыя для воспроизведенія подобныхъ варіаціонныхъ движеній, доставляются исключительно лишь однимъ осмотическимъ давленіемъ. Но такъ какъ при ростѣ оболочекъ въ поверхности развиваются, какъ мы уже указывали выше, несравнимо болѣе крупныя силы молекулярнаго притяженія, можно было бы думать, что онѣ и играютъ существенную, а можетъ быть и преобладающую, сравнительно съ осмотическимъ давленіемъ, роль въ процессахъ вѣшней работы у растущихъ частей растений. Однако, согласно даннымъ Пфеффера, вся вѣшняя работа вы-



полняется исключительно однимъ лишь тургорнымъ напряженіемъ, но зато вся сила этого напряженія цѣликомъ можетъ быть направлена растеніемъ на преодоленіе наружнаго сопротивленія.

Не входя въ подробности, укажемъ только, что въ опытахъ Пфеффера ростовому движенію органа растенія противопоставалось, путемъ его загибыванія, плотно со всѣхъ сторонъ облегающее его сопротивление; при помощи особаго аппарата было возможно опредѣлять усиліе, необходимое для уравновѣшиванія давленія, развиваемаго растеніемъ. Оказалось, что величина внѣшняго давленія, развиваемаго растеніемъ, достигаетъ нерѣдко громадныхъ величинъ въ 12 и болѣе атмосферъ.

Покамысль кѣтка не встрѣчаетъ сопротивленія извнѣ своему внутреннему напряженію, вся эта сила идетъ на растяженіе кѣточной оболочки. Въ залитыхъ гипсомъ частяхъ оболочки эти вскорѣ перестаютъ быть, благодаря разрастанію, напряженными и, по мѣрѣ того, какъ теряется напряженіе кѣточныхъ оболочекъ, нарастаетъ давленіе, направленное непосредственно на гипсовую заливку. Когда оболочки кѣтокъ теряютъ все свое первоначальное напряженіе, на внѣшнюю работу можетъ быть направлено уже все внутреннее давленіе цѣликомъ; во многихъ случаяхъ къ потерѣ оболочками кѣтокъ ихъ напряженности присоединяется и нарастаніе осмотическаго давленія выше его нормальной величины, наступающее шагъ за шагомъ наряду съ возрастаніемъ сопротивленія извнѣ.

---

Познакомимся прежде всего съ группою такъ называемыхъ метательныхъ движеній, воспроизводимыхъ нѣкоторыми достигающими зрѣлости плодами, вмѣстилищами споръ и т. п. Характерной чертой этихъ движеній является ихъ внезапность, обусловленная тѣмъ, что въ группахъ кѣтокъ, въ отдѣльныхъ кѣткахъ или даже частяхъ кѣтки создаются состоянія высокаго напряженія, выравнивающиеся въ теченіе очень короткаго промежутка времени. Съ подобными же явленіями мы имѣли случай познакомиться и на примѣрѣ гигроскопическихъ движеній, при которыхъ на ряду съ медленными колебательными въ обѣ стороны движеніями, зависящими отъ воспріятія или отдачи воды, наступаютъ иногда и внезапныя толчкообразныя движенія. Вскрываніе высыхающей коробочки начинается обыкновенно внезапнымъ выравниваніемъ напряженій ея стѣнокъ, причемъ этимъ внезапнымъ движеніемъ нерѣдко далеко разбрасываются части плодовой оболочки или сѣмена. Тургорныя метательныя движенія въ биологическомъ отношеніи вполне аналогичны этимъ движеніямъ высыхающихъ плодовъ. Они близки къ нимъ и съ точки зрѣнія механизма, ихъ воспроизводящаго; различіе лишь въ томъ, что въ рассмотрѣнныхъ выше слу-



чаяхъ напряженія осуществлялись благодаря набуханію оболочекъ или силамъ сдѣлѣнія выполняющей полости воды, между тѣмъ какъ въ данномъ случаѣ активной силой является осмотическое давленіе.

Начнемъ со случаевъ, когда напряженное состояніе наступаетъ въ одной единственной клѣткѣ; таковы, напримѣръ, сумки или аски аскомицетныхъ грибовъ (*Ascomycetes*)<sup>16)</sup>, въ качествѣ представителя которыхъ рассмотримъ видъ *Ascobolus*. Его аски (рис. 130, I) представляютъ собой удлиненныя клѣтки, сформировавшія изъ своего содержимаго по восемь дочернихъ клѣтокъ или споръ, но заключающія кромѣ нихъ и нормальныя для клѣтки составныя части: по стѣнкамъ ихъ располагается нерѣдко лишь очень тонкій слой протоплазмы, внутренность же выполнена активнымъ въ осмотическомъ отношеніи клѣточнымъ сокомъ. Аски сочетаны тысячами въ сплошной клѣточный слой (гименій), въ перемѣшку съ особыми, остающимися стерильными, тонкими клѣт-



Рис. 130. *Ascobolus furfugaceus*. I—Молодой аскъ. II—Зрѣлый аскъ. III—Опло-  
роженный аскъ. Увел. 150.  
По Де-Б а р и.

ками, такъ называемыми парафизами. При созрѣваніи аска наступаетъ, по всей вѣроятности, значительное нарастаніе осмотическаго давленія его сока, приводящее къ увеличенію размѣровъ клѣтки вдвое и болѣе, по сравненію съ начальными (рис. 130, II). Если въ этотъ моментъ аскъ вырѣзать и подвергнуть его плазмолизу, онъ сократится до прежней своей величины; мы имѣемъ, такимъ образомъ, ясное доказательство того, что увеличеніе въ размѣрахъ аска не имѣетъ ничего общаго съ процессомъ роста. При нормальномъ развитіи аска наступаетъ, въ концѣ концовъ, моментъ, когда лежащій на верхушкѣ аска округлый участокъ уже не выдерживаетъ напора содержимаго аска и разрывается (рис. 130 III). Черезъ образующееся при этомъ отверстіе выбрасывается въ воздухъ подъ напоромъ эластически сокращающейся оболочки все содержимое клѣтки, достигая въ своемъ полетѣ высоты въ 7 и болѣе сантиметровъ для асковъ *Ascobolus*, а у *Sordaria fimiseda* даже и 15 сант.; остатки разорванной клѣточной оболочки съеживаются до первоначальной своей величины. У *Ascobolus* обыкновенно лопаются сразу большое число асковъ; такое массовое выбрасываніе споръ происходитъ обычно днемъ, между часомъ и тремя; съ вечера же начинается растягиваніе новыхъ асковъ и выступаніе ихъ поверхъ гименіальнаго слоя. Удастся вызывать выбрасываніе споръ при помощи легкихъ сотрясеній, приводящихъ, по всей вѣроятности, къ небольшимъ искривленіямъ или изгибамъ асковъ и повышающимъ, поэтому, напряженіе оболочки за предѣлы прочности верхушечнаго участка. Едва ли можно сомнѣваться, что выбрасываніе споръ можетъ осуществиться и при полномъ отсутствіи какихъ либо сотрясеній.—Х а р а к т е р н а я п е р и о д и ч н о с т ь в ь в ы б р а -

<sup>16)</sup> Сравни de Bary 1884. Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig.



сываніи споръ, повторяющаяся у одного и того же гименія въ теченіе ряда дней стоитъ въ несомнѣнной зависимости отъ дневного свѣта; на ней мы сейчасъ останавливаться не будемъ. Точно также не будемъ входить въ подробности механизма вскрыванія асковъ; укажемъ лишь, что аски вскрываются далеко не всегда такъ, какъ у *Ascobolus*, т. е. верхушечной крышечкой.

Не лишены большого интереса тѣ аски, у которыхъ споры выбрасываются поодиночкѣ, одна за другой. Это наблюдается, напримѣръ, у нѣкоторыхъ пиреномицетныхъ грибовъ (*Purpenomyces*), родѣ *Sphaeria Scirpi*<sup>17)</sup>. Передъ началомъ выбрасыванія споръ у этого грибка наблюдается внезапное удлиненіе аска до тройной по сравненію съ первоначальной длины; движеніе это обуславливается тѣмъ, что внѣшній слой оболочки аска оказывается разорваннымъ и быстро сокращается, между тѣмъ какъ внутренній слой энергично растягивается (рис. 131); такимъ образомъ обнаруживается взаимно-напряженное состояніе двухъ неотличимыхъ вначалѣ слоевъ одной и той же оболочки. При растяженіи аска всѣ заключающіяся въ немъ многокѣлѣтные споры сгущаются у верхушки и вскорѣ одна изъ нихъ выталкивается черезъ образовавшееся на верхушкѣ отверстіе. Наступающее при этомъ сжатіе приводитъ лишь къ сравнительно незначительному укорачиванію аска, такъ какъ ближайшая за вытолкнутой спора быстро замыкаетъ образовавшееся отверстіе и ставитъ предѣлъ дальнѣйшему выходу содержимаго кѣлѣтки. Вновь наступаетъ повышеніе давленія внутри аска, влекущее за собой выталкиваніе второй споры чрезъ узкое верхушечное отверстіе и т. д., и т. д. Только уже послѣ окончательнаго опоражнванія аскъ рѣзко сокращается, и пустая оболочка его оказывается явственно разбухшей; не лишено, поэтому, вѣроятности предположеніе, что выбрасываніе споръ воспроизводится здѣсь не при помощи осмотическихъ силъ или, по крайней мѣрѣ, не исключительно при ихъ помощи, а что извѣстную роль въ этомъ процессѣ играетъ и разбуханіе самой кѣлѣчной оболочки. У многихъ другихъ низшихъ организмовъ споры выталкиваются изъ образовавшей ихъ материнской кѣлѣтки вслѣдствіе избыточнаго разбуханія опредѣленныхъ частей кѣлѣчной оболочки.

Несомнѣнно участіе осмотическихъ силъ въ процессѣ отбрасыванія споръ *Emprusa* и близкихъ къ этому грибку видовъ; нарастаніемъ тургора объясняется и отбрасываніе спорангіевъ *Pilobolus*. Остановимся нѣсколько на явленіяхъ, характерныхъ для грибка *Pilobolus crystallinus*<sup>16)</sup>. Спорангій его сидитъ въ ножкѣ (т. рис. 132), сильно вздутой и своимъ



Рис. 131. *Sphaeria Scirpi*.  
I—Вытянувшійся аскъ; внѣшній слой оболочки прорванъ. II—Аскъ, выбросившій всѣ споры, за исключеніемъ одной послѣдней. III—Опустѣвшій аскъ.  
По Пфефферу.

<sup>17)</sup> Pringsheim 1858. Jahrb. wiss. Bot. 1, 189.



выпуклымъ верхнимъ концомъ вдающейся въ спорангій (sp). При достиженіи осмотическимъ давленіемъ содержимаго ножки опредѣленной высоты, оболочка ея разрывается круговою щелью у *r* и содержимое ея выбрасывается наружу благодаря внезапному сокращенію оболочки совершенно точно такъ же, какъ и у аска *Ascobolus*. Выпрыскиваемая жидкость подхватываетъ съ собой спорангій и отбрасываетъ его нерѣдко на растояніи, достигающія цѣлаго метра.



Рис. 132. *Pilobolus*. Схематическій продольный разрезъ спорангиеносца. *t* — верхняя часть спорангиеносца, *r* — мѣсто разрыва, *sp* — спорангій.  
По Де-Барри<sup>16)</sup>.

Иллюстрируемъ метательныя движенія рядомъ дальнѣйшихъ примѣровъ, въ которыхъ необходимыя для осуществленія движенія напряженія создаются уже не въ одной одиночной клѣткѣ, а въ многоклѣтномъ комплексѣ. — Механизмъ, приводящій къ выбрасыванію содержимаго плодовъ бѣшеного огурца (*Ecballium Elaterium*)<sup>18)</sup>, является, въ сущности, вполне аналогичнымъ тѣмъ приспособленіямъ, съ которыми мы познакомились у *Ascobolus*. Удлиненно-яйцевидный плодъ этого растенія (рис. 133) обращенъ, благодаря изгибу плодоножки, своимъ основаніемъ къверху. Въ составъ его входятъ кора, состоящая изъ ряда клѣточныхъ слоевъ, и содержащаяся въ ней слизистая масса, облекающая сѣмена. При созрѣваніи плода, становящемся замѣтнымъ по начинающемуся желтѣнію его оболочки, пограничныя съ плодоножкой части плодовой кожурѣ разрываются, и при малѣйшемъ прикосновеніи, а въ концѣ концовъ и безъ всякаго импульса извнѣ весь плодъ отрывается и отбрасывается отъ плодоножки, вылетающей изъ него,

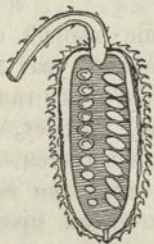


Рис. 133. Плодъ бѣшеного огурца (*Ecballium Elaterium*) въ продольномъ разрезѣ.

какъ пробка изъ бутылки шампанскаго. Одновременно съ этимъ выбрасывается наружу и все слизистое содержимое плода вмѣстѣ съ сѣменами, выпрыскиваемыми съ значительной силой и отлетающими на далекія разстоянія. Сокращеніе плодовой кожурѣ, наступающее при этомъ, замѣтно уже невооруженному глазу; непосредственное подтвержденіе этому даютъ и измѣренія. Такъ, напримѣръ, у одного еще не вполне зрѣлаго плода удалось наблюдать сокращеніе продольнаго діаметра со 100 на 86, а поперечнаго со 100 на 84 единицы; по всей вѣроятности, у вполне зрѣлыхъ плодовъ сокращенія оказались бы еще болѣе рѣзкими, но производство измѣреній на этихъ, въ высшей степени легко отрывающихся образованіяхъ крайне затруднительно. Очевидно, такимъ образомъ, что плодовая оболочка вначалѣ была значительно напряжена. Къ сожалѣнію, изъ произведенныхъ надъ этимъ

<sup>18)</sup> Hildebrand 1873. Jahrb. wiss. Bot. 9, 235.



объектомъ изслѣдованій не удастся вывести вполне опредѣленнаго заключенія, за счетъ какихъ силъ создается это напряженное состояніе: играетъ ли здѣсь роль, какъ у *Ascobolus*, осмотическое давленіе, или же все явленіе основано на процессѣ разбуханія содержимаго плода. Во всякомъ случаѣ, какъ намъ кажется, едва ли можно предполагать, что давленіе вызывается оболочкою плода, какъ думаетъ Гильдебрандъ. По Гильдебранду внѣшніе слои плодовой кожуры, состоящіе изъ крупныхъ, наполненныхъ водянистымъ сокомъ тонкостѣнныхъ клѣтокъ стремятся раздаться въ большей степени, чѣмъ лежащіи далѣе ко внутри слои; благодаря этому получается „давленіе на внутреннія части плода“, вызывающее, въ концѣ концовъ, его разрывъ и опоразниваніе. Однако, какъ показали еще наблюденія Дютроше <sup>19)</sup>, при сокращеніи плодовой кожуры укорачиваются, вмѣстѣ съ остальными, и самыя наружныя слои.

Впрочемъ, необходимое напряженіе въ большинствѣ случаевъ осуществляется именно такъ, какъ предполагалъ Гильдебрандъ для бѣшенаго огурца (*Escballium*), т. е. путемъ неравномѣрнаго распредѣленія способности къ растяженію въ различныхъ клѣточныхъ комплексахъ, короче говоря путемъ созданія напряженія между тканями. Отличнымъ примѣромъ можетъ служить плодъ недотроги (*Impatiens*) <sup>20)</sup>. Завязь этого растенія пятигнѣзна и сѣмена сидятъ на центральной плацентѣ. При созрѣваніи плода всѣ пять тонкихъ перегородочекъ отрываются и отъ центральнаго столбчика, и отъ боковыхъ стѣнокъ плода, въ свою очередь распадающихся на пять створокъ, отвѣчающихъ каждая прежнему гнѣзду. Достаточно лишь слегка коснуться вполне зрѣлаго плода, чтобы тотчасъ же вызвать отдѣленіе другъ отъ друга этихъ пяти створокъ, тотчасъ же скручивающихся, начиная съ нижняго конца, на подобіе часовой пружины и этимъ внезапнымъ движеніемъ разбрасывающихся сѣмена. Попытка развернуть скрутившуюся на себя створку приводитъ къ ея поперечному излому; если же такую створку подвергнуть плазмолизу, ее уже совершенно свободно удастся разогнуть до начальной формы. Ясно, поэтому, что мы имѣемъ здѣсь дѣло съ явленіемъ осмотическаго характера; ближайшее изслѣдованіе показываетъ, что напрягающимся слоемъ является рядъ паренхиматическихъ клѣтокъ, лежащихъ непосредственно подъ внѣшнимъ эпидермисомъ, между тѣмъ какъ опорой для него служатъ расположенныя ближе конутри клѣточные слои. Въ неповрежденномъ плодѣ этотъ осмотически активный слой оказывается сильно напряженнымъ положительнымъ давленіемъ, стремясь удлиниться; стремленіе это легко осуществляется при отдѣленіи створокъ, такъ какъ клѣтки этого слоя обладаютъ чрезвычайно растяжимыми оболочками и высокимъ осмотическимъ давленіемъ (7,5 атмосферъ).

<sup>19)</sup> Dutrochet 1837. Mém. pour servir à l'histoire des végétaux etc. Paris. 1, 431.

<sup>20)</sup> Eichholz 1885. Jahrb. wiss. Bot. 17, 543. Близокъ къ недотрогѣ и механизмъ вскрыванія плодовъ *Lathraea* (Heinricher 1892. Sitzungsber. Wien. Akad. 101, (1), 423).



Отличаются ли внутренние слои оболочки от активного слоя величиною тургора или лишь различной растяжимостью оболочки, повидимому еще не установлено; для воспроизведения движения достаточно было бы одного различия въ растяжимости клеточныхъ стѣнокъ.

Совершенно иначе по внѣшнему виду, но вполне аналогично недотрогѣ по механизму движения вскрывается плодъ *Cyclanthera explosans* <sup>21)</sup>. Завязъ этого растенія состоитъ изъ трехъ плодolistиковъ; однако лишь на одномъ изъ пловъ образуется плацента, на которой двумя рядами располагаются сѣмена. Нетрудно уже снаружи опредѣлить мѣсто расположенія плаценты у явственно ассиметрическаго плода (рис. 134, I), такъ какъ на ея сторонѣ онъ оказывается слабѣе выпуклымъ и лишеннымъ крупныхъ шиповатыхъ отростковъ, густо покрывающихъ противоположную выпуклую сторону. При созрѣваніи стѣнки

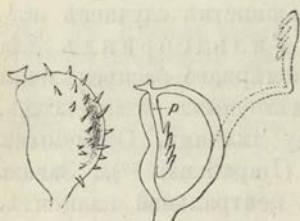


Рис. 134. Плодъ *Cyclanthera explosans*. I—Общій видъ. II—Продольный разрѣзъ съ обозначеніемъ механизма вскрыванія. *p*—плацента.

По Гильдебранду <sup>22)</sup>.

При созрѣваніи стѣнки плода, отдѣляясь другъ отъ друга на верхушкѣ, распадаются на двѣ продольныя створки, отгибающіяся кнаружи благодаря такимъ же напряженіямъ тканей, какъ и у недотроги: внутренней активно-осмотической слои оказывается здѣсь напряженнымъ по отношенію къ гиподермальнымъ слоямъ колленхимы. Выбрасываніе сѣмянъ производится затѣмъ чрезвычайно оригинальными приспособленіями во внутреннихъ слояхъ плода. Плацента отклеивается отъ одной изъ половинокъ плода, съ которой она срослась, но остается соединенной съ верхушкой другой, вздутой половинки; внезапное искривленіе

кзади этой половинки вызываетъ быстрое движеніе плаценты, описывающей въ воздухѣ большую дугу (рис. 134, II); при этомъ съ нея спадаютъ сѣмена и съ силою разбрасываются вокругъ. Такія же напряженія, обуславливающія наличность движеній, присущи не только плодамъ, но различнымъ инымъ частямъ растеній; особенно часто можно встрѣтить ихъ въ цвѣточныхъ органахъ. Напомнимъ, напримѣръ, что тычинки нѣкоторыхъ бобовыхъ (вродѣ *Spartium*) оказываются въ напряженномъ состояніи внутри лодочки цвѣтка и при посѣщеніи цвѣтка насекомымъ раскручиваются, осыпая посѣтителя своею пылью. Въ этомъ случаѣ, впрочемъ, мы имѣемъ дѣло съ напряженіями, зафиксированными процессомъ роста, такъ что движеніе уже не можетъ быть предотвращено погруженіемъ органа въ концентрированный солевой растворъ <sup>22)</sup>. Нѣсколько иначе развертываются явленія у тычинокъ крапивныхъ (*Urticaceae*). Органы эти оказываются во вполне открытомъ цвѣткѣ растенія настолько сильно загнутыми внутрь,

<sup>21)</sup> Hildebrand 1873, цитировано въ сноскѣ 18. Jost Vorlesungen, 1 Aufl. 1904. Guttenberg 1910. Sitzungsber. Wien. Akad. 119, 1, 289.

<sup>22)</sup> Mönch 1911. Beih. Bot. Cbl. 27, 83.



что пыльники касаются основанія тычиночных нитей. Вогнутая сторона нити напряжена, такимъ образомъ, давленіемъ и, въ своемъ стремленіи расправиться встрѣчаетъ, очевидно, какія то сопротивленія. Съ перваго взгляда можно было бы думать, что тычинкѣ мѣшають развертываться съ одной стороны чашечка, а съ другой — завязь цвѣтка, зажимающія между собой, какъ въ тискахъ, пыльники тычинокъ. Однако, возможно, какъ указалъ Аскенаси<sup>23)</sup>, вынуть тычинку изъ цвѣтка, не вызывая этимъ развертыванія тычиночной нити. Оказывается, что пыльникъ плотно склеивается съ основаніемъ тычиночной нити и только лишь послѣ преодоленія этого препятствія вогнутая сторона нити расправляется, и получающимся при этомъ толчкомъ вскрывается пыльникъ, разбрасывающій вокругъ плодотворную пыльцу. Можно ускорить наступленіе движенія помощью прикосновенія или нагрѣванія, но для осуществленія его достаточно, въ сущности, одного лишь подходящаго надавливанія. При плазмолизированіи тычинки напряженное состояніе ея исчезаетъ; ясно, такимъ образомъ, что оно основано цѣликомъ на осмотическихъ явленіяхъ. Необходимо, однако, отмѣтить, что и плазмолизированныя тычиночныя нити до извѣстной степени сопротивляются попыткѣ ихъ разогнуть, по всей вѣроятности, вслѣдствіе нѣсколько большаго разрастанія выпуклой ихъ стороны, сравнительно съ вогнутой; при развертываніи тычинки внутренней, сдавленной сторонѣ приходится, такимъ образомъ, преодолевать и это прибавочное сопротивленіе болѣе длинной наружной стороны.

Намъ уже не разъ приходилось указывать, при описаніи подробностей метательныхъ движеній, что производящія ихъ выравниваніе напряженія тканей наступаютъ обычно въ отвѣтъ на незначительныя по своей силѣ прикосновенія, сотрясенія и т. п., но могутъ вмѣстѣ съ тѣмъ осуществляться, въ концѣ концовъ, по всей вѣроятности, и безъ всякихъ внѣшнихъ импульсовъ, въ зависимости лишь отъ достиженія тканевымъ напряженіемъ опредѣленной предѣльной величины. Прямое подтвержденіе предположенія этого, конечно, чрезвычайно затруднительно, такъ какъ для вскрыванія все болѣе и болѣе зрѣлыхъ органовъ оказываются достаточными все болѣе и болѣе незначительныя механическія воздѣйствія, избѣжать которыхъ уже и не удастся въ теченіе наблюденія. Остановимся нѣсколько на значеніи этихъ внѣшнихъ воздѣйствій.

Мы уже не разъ говорили о внѣшнихъ „импульсахъ“, отмѣчая ихъ обычную для организма роль освободителей накопленной въ его тканяхъ энергіи; мы выражали эти соотношенія, говоря, что импульсъ является освобождающей причиной, функционируетъ въ качествѣ раздражителя. Знакомясь съ формообразовательнымъ процессомъ у растений, мы отмѣтили значеніе для него, въ качествѣ такого же фактора, прикосновенія извнѣ, а ниже, въ главѣ XXXVII мы пересмотримъ цѣлый рядъ явленій движенія, вызываемыхъ у растительныхъ объектовъ прикосновеніемъ твердаго тѣла. Естествененъ вопросъ, слѣдуетъ ли отнести описываемыя

<sup>23)</sup> Askenasy 1879. Verh. naturw. Verein. Heidelberg (N. F.) 2.



нами метательныя движенія къ ряду явленій раздраженія, или, быть можетъ, они входятъ цѣликомъ въ другую категорію движеній растительныхъ органовъ, извѣстныхъ подъ названіемъ движеній „автономныхъ“? Подъ „автономными“ движеніями разумѣютъ процессы не связанные, во всякомъ случаѣ внѣшнимъ образомъ, съ какимъ либо воздѣйствующимъ извнѣ факторомъ (раздраженіемъ); такія движенія обуславливаются, такимъ образомъ, лишь совокупностью внутреннихъ состояній органа (глава XI). Факты, изложенные выше, съ несомнѣнностью указываютъ намъ, что процессы выбрасыванія споръ и сѣмянъ изъ сочныхъ вмѣстилецъ могутъ совершаться и совершенно автономнымъ порядкомъ. Если же они и наступаютъ обычно въ отвѣтъ на прикосновеніе, то это, по всей вѣроятности, зависитъ отъ вызываемаго имъ мѣстнаго нарастанія напряженія, осуществляющагося и само по себѣ при дальнѣйшемъ развитіи органа.

Несомнѣнно, что механическое прикосновеніе къ органу не приноситъ съ собою энергіи, необходимой для воспроизведенія движенія, а лишь вызываетъ выравниваніе накопившихся уже ранѣе напряженій. Намъ приходилось уже говорить о процессахъ освобожденія энергіи въ организмѣ, обозначаемаыхъ именемъ раздраженій. Необходимо, поэтому, рѣшить вопросъ, связаны ли описанныя нами метательныя движенія, въ тѣхъ случаяхъ, напримѣръ, когда они воспроизводятся въ отвѣтъ на прикосновеніе, съ явленіями раздраженія. По нашему мнѣнію, на этотъ вопросъ необходимо отвѣтить отрицательно, такъ какъ въ каждомъ настоящемъ процессѣ раздраженія существенную роль играетъ всегда живая протоплазма кѣтки, между тѣмъ какъ въ описанныхъ случаяхъ о ней не приходится и говорить<sup>24</sup>). Отмѣтимъ, однако, что существуютъ и такія метательныя движенія, которыя сводятся къ типу настоящихъ движеній раздраженія; чтобы подчеркнуть характерное различіе между ними и описанными выше явленіями, познакоимся тотчасъ же съ однимъ примѣромъ такого движенія; это тѣмъ болѣе естественно, что движеніе это не можетъ быть включено ни въ одинъ изъ типовъ процессовъ, съ которыми намъ придется знакомиться позднѣе.

Такое метательное движеніе воспроизводится цвѣткомъ орхиднаго растенія *Catasetum*, строеніе котораго изображено на рис. 135<sup>25</sup>). Подъ римской цифрою I приведено изображеніе частей цвѣтка, остающихся послѣ удаленія пяти членовъ околоцвѣтника; осталась на мѣстѣ лишь одна крупная губа (1) (*labellum*). Въ серединѣ цвѣтка возвышается колонка, по бокамъ которой выдаются два крупныхъ роговидныхъ при-

<sup>24</sup>) Протоплазма, конечно, играетъ существенную роль въ осуществленіи напряженнаго состоянія тканей. Само воспроизведеніе движенія зависитъ, однако, по всей вѣроятности, отъ чисто механическихъ причинъ; оно должно было бы осуществляться, напримѣръ, и въ томъ случаѣ, если бы удалось привести весь метательный организмъ незадолго до разрыва въ состояніе оцѣпененія отъ холода, не измѣняя при этомъ напряженія его тканей, и затѣмъ прикосновеніемъ нарушить его равновѣсіе.

<sup>25</sup>) Darwin 1877. Die Befruchtung der Orchideen.



датка, такъ называемыя щупальца или антенны (an). Если смотрѣть на колонку спереди (рис. 135, II), щупальца эти окажутся сидящими непосредственно подъ основаніемъ крупной, заканчивающей собой колонку единственной тычинки (a); пыльцевыя зерна, заключенныя въ гнѣздахъ пыльника, связаны между собой, какъ и у остальныхъ орхидей, въ связныя массы и каждый изъ такихъ „поллиневъ“ особой ножкой (st) сочтанъ съ клейкимъ кружкомъ к (рис. 135, III). Взаимное расположеніе всѣхъ этихъ частей явствуется изъ рис. 135, IV, представляющаго продольный разрѣзъ черезъ колонку. Нетрудно видѣть, что тычинка, сидящая на длинной нити (f), перегнута книзу; ясно замѣтно также, что ножка поллинія (st), связывающая пыльцевую массу (p) съ клейкой пластинкой (k), круто изогнута по выпуклой поверхности маленькаго бугорка, носящаго названіе носочка (rostellum, r); точнѣе, ножка представляетъ собой отчленившіеся отъ внутреннихъ слоевъ ростеллума внѣшніе клеточные слои. Клейкая пластинка является точно также частью ростеллума; клейкимъ выдѣленіемъ покрыта лишь ея направленная къзади поверхность.

Если осторожно прикоснуться кистью или кусочкомъ дерева къ одной изъ антеннъ, то, при благопріятныхъ условіяхъ существованія цвѣтка, къ которымъ прежде всего необходимо отнести температурныя факторы, наступаютъ характерныя явленія движенія: ножка поллинія и клейкая пластинка отклеиваются отъ ростеллума, ножка выпрямляется и съ силою отбрасываетъ клейкую пластинку впередъ; движеніе это настолько сильно, что весь поллиній цѣликомъ оказывается выброшеннымъ изъ цвѣтка и летитъ, какъ метательный снарядъ, направленный клейкой пластинкой впередъ. Встрѣчая при этомъ какое либо препятствіе, онъ приклеивается къ нему своимъ обращеннымъ уже наружу клейкимъ слоемъ.—Биологическій смыслъ этого метательнаго движенія совершенно ясенъ: оно представляетъ собой одно изъ многочисленныхъ

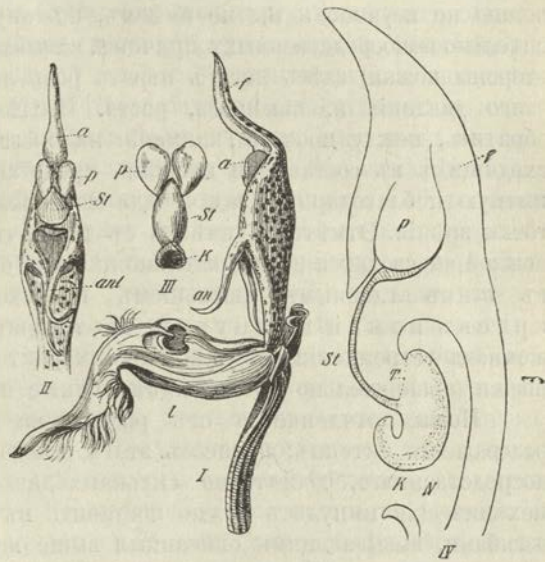


Рис. 135. I—III *Catasetum saccatum* по Дарвину. I—цвѣтокъ послѣ удаленія 5 лепестковъ околоцвѣтника. II—Колонка спереди. III—поллиній и клейкая пластинка. IV—Продольный разрѣзъ колонки *Catasetum*. a—пыльникъ, an—щупальца, f—нить, k—клейкая пластинка, st—столбочекъ, p—поллиній, r—мѣсто разрыва клейкой пластинки отъ ростеллума, N—углубленіе рыльца, l—губа.



въ высшей степени интересныхъ приспособленийъ, выработавшихся у орхидей для обслуживанія процесса переноса пыльцы насекомыми. Мы не станемъ здѣсь входить въ подробности біологическаго характера; насущный интересъ представляетъ для насъ, съ одной стороны, происхождение напряженнаго состоянія въ тканяхъ ножки полинія, являющагося несомнѣнной механической причиной всего движенія, а съ другой—значеніе во всемъ этомъ процессѣ прикосновенія къ антеннѣ.

Къ сожалѣнію, явленіе напряженнаго состоянія ножки еще совершенно не изучено и мы не имѣемъ, поэтому, никакихъ данныхъ относительно непосредственныхъ причинъ, вызывающихъ удлинненіе внутренней стороны ножки; здѣсь могутъ играть роль явленія разбуханія, осмотическаго давленія и, наконецъ, роста. Изслѣдуя ножку, намъ пришлось обратить, между прочимъ, вниманіе на чрезвычайно своеобразную форму входящихъ въ составъ ея клѣтокъ, представляющую, несомнѣнно, любопытную и благодарную задачу для изученія съ фізіолого-анатомической точки зрѣнія. Отмѣтимъ, вмѣстѣ съ тѣмъ, что движенія, воспроизводимыя ножкой, не сводятся исключительно лишь къ ея выпрямленію: одновременно съ этимъ главнымъ движеніемъ происходитъ и заворачиваніе краевъ ножки во внутрь, что говоритъ намъ о болѣе рѣзко выраженномъ стремленіи къ удлинненію, характерному для краевыхъ частей ножки, сравнительно съ лежащими ближе конутри.

Ножка отчленяется отъ ростеллума не только подъ вліяніемъ раздраженія антеннъ; процессъ этотъ можно осуществить и путемъ непосредственнаго, достаточно сильнаго давленія на саму ножку. Такой механической импульсъ можно поставить въ аналогію съ сотрясеніями и изгибами, вызывающими описанныя выше метательныя движенія; результатомъ его является, по всей вѣроятности, наростаніе тканеваго напряженія, приближающаго моментъ взрыва, т. е. нарушенія равновѣсія. Совсѣмъ иное значеніе имѣетъ прикосновеніе къ антеннамъ. Здѣсь мы имѣемъ дѣло съ настоящимъ раздраженіемъ, воспринимаемымъ сравнительно далеко отъ того мѣста, гдѣ расположенъ механизмъ, воспроизводящій движеніе. Дѣйствительно, совершенно исключается возможность предположенія о механической деформациі въ ножкѣ при дотрагиваніи кистью до конца антенны; нельзя думать, что этимъ путемъ вызывается измѣненія въ напряженности ея тканей. Сущность протекающихъ при этомъ процессовъ, ихъ распространеніе и передача по тканямъ, ихъ выявленіе въ метательномъ движеніи—вся эта серія крайне интересныхъ вопросовъ остается еще совершенно не ясною <sup>26)</sup>.

<sup>26)</sup> Въ основу изложенія положены изслѣдованія Дарвина и мои собственныя наблюденія надъ многочисленными видами *Catasetum* въ Страсбургскомъ Ботаническомъ Саду. Несогласныя съ этимъ данныя о вліяніи прикосновенія къ антеннамъ, опубликованныя Гартонъ (*Hart Bot. Gaz.* 22, 505), несомнѣнно ошибочны. Является ли чувствительность антеннъ аналогичной чувствительности усиковъ (глава XXXVII) или ближе къ явленіямъ, характернымъ для мимозъ (глава XXXIX), трудно сказать. Въ опытахъ, поставленныхъ мною уже много лѣтъ тому назадъ, пыльникъ не отдѣлялся съ своего мѣста, въ случаѣ рѣзкаго удара водяной струей объ антенну. Впрочемъ, опыты были не достаточно многочисленны.



У всѣхъ описанныхъ до сихъ поръ явленій движенія есть одна общая сторона, на которой мы останавливались еще, быть можетъ, черезчуръ мало. Мы имѣемъ въ виду характерное явленіе разрыва сплошности между частями одной клѣтки, между отдѣльными клѣтками, или, наконецъ, между цѣлыми тканевыми комплексами. Нерѣдко, безъ сомнѣнія, разрывы осуществляются и на отгѣченныхъ заранѣе мѣстахъ, по-просту тамъ, гдѣ лежитъ область наименьшаго сопротивленія (у многихъ гигроскопическихкихъ механизмовъ, *Pilobolus*, *Cyclanthera*); въ другихъ случаяхъ, однако, въ механизмѣ, воспроизводящемъ движеніе, уже заранѣе намѣчается вполне опредѣленный отдѣляющій слой съ ослизняющимися межкѣлочными пластинками, или даже съ раствореніемъ цѣлыхъ кѣлочныхъ индивидуальныхъ.—Частности процесса, къ сожалѣнію, изучены еще очень поверхностно. По формированію такихъ отдѣляющихъ слоевъ<sup>27)</sup> рассматриваемыя явленія примыкаютъ къ другимъ процессамъ отпнуровыванія и сбрасыванія органовъ, объединенныхъ въ последнее время Фиттингомъ подъ общимъ названіемъ „хоризмовъ“. Общеизвѣстно, конечно, явленіе сбрасыванія растительными организмами участковъ вѣтвей, листьевъ, почечныхъ чешуй, лепестковъ, тычинокъ, столбиковъ и т. п. Спаданіе отчлененной части осуществляется обычно уже тогда, когда отдѣляющій слой окажется вполне заложенымъ и образованнымъ; формированіе его протекаетъ, безъ сомнѣнія, подъ глубокимъ воздѣйствіемъ многообразныхъ внѣшнихъ факторовъ. Фиттингу<sup>28)</sup> удалось, вмѣстѣ съ тѣмъ, показать на примѣрѣ нѣкоторыхъ цвѣточныхъ покроволистиковъ, главнымъ образомъ лепестковъ герани (*Geranium*), что возможно вызвать и преждевременное сбрасываніе ихъ даже, напримѣръ, и на не вполне еще развитыхъ органахъ. Описанный имъ примѣръ представляетъ такое близкое сходство съ движеніями, воспроизводимыми растеніемъ подъ вліяніемъ раздраженій, что необходимо смотрѣть на подобные хоризмы, какъ на типичныя проявленія раздражительности. Оказывается, напримѣръ, что всѣ эти явленія связаны тѣснѣйшимъ образомъ съ извѣстнымъ состояніемъ протоплазмы, что наступленіе хоризма можетъ обуславливаться внѣшними импульсами самаго разнообразнаго характера, химическими, механическими, травматическими, термическими и т. п.; процессъ можетъ быть вызванъ и суммированіемъ нѣсколькихъ недѣятельныхъ каждый въ отдѣльности раздражителей, совершенно такъ же, какъ это мы увидимъ нѣсколько позднѣе при изученіи процессовъ раздражимости и вызываемыхъ ими движеній. Мы не сомнѣваемся, что между изученными Фиттингомъ хоризмами и способомъ вскрыванія нѣкоторыхъ плодовъ (*Impatiens*), а можетъ быть и первыми шагами растрескиванія пыльниковъ (но не дальнѣйшимъ процессомъ ихъ вскрыванія) имѣется такое глубокое и внутреннее сходство, что эти, вначалѣ какъ будто совершенно различныя

<sup>27)</sup> Hannig 1913. Zeitschr. f. Bot. 5, 417.

<sup>28)</sup> Fitting 1912. Jahrb. wiss. Bot. 49, 187.



процессы при ближайшемъ съ ними знакомствѣ войдутъ въ одну общую группу явленій.

Въ дальнѣйшемъ изложеніи намъ придется заниматься преимущественно лишь такими явленіями движеній, которыя являются отвѣтомъ со стороны живого растенія на тотъ или иной внѣшній импульсъ <sup>29)</sup>. Такое раздраженіе можетъ быть вызвано свѣтомъ, тепломъ, электричествомъ, силой тяжести, механическими и химическими воздѣйствіями. Всѣ эти факторы могутъ быть разбиты на двѣ категоріи, именно раздражителей общихъ и раздражителей частныхъ, специальныхъ. Общие раздражители или такъ называемыя формальныя условія жизни обуславливаютъ общую способность растительнаго организма отвѣчать на раздраженія, обеспечивая возможность роста и движенія, а, слѣдовательно, и возможность отвѣта движеніями на разнообразныя, спеціальныя въ каждомъ данномъ случаѣ раздраженія. Къ числу общихъ раздражителей необходимо отнести, прежде всего, извѣстное количество тепла, опредѣленный запасъ кислорода и всѣхъ тѣхъ веществъ, съ которыми мы познакомились подъ именемъ питательныхъ матеріаловъ. Раздражители частные отличаются въ воздѣйствіи своимъ нерѣдко тѣмъ, что ими съ различной интенсивностью возбуждаются различныя части растенія или также тѣмъ, что интенсивность эта рѣзко мѣняется во времени. Каждый раздражитель вліяетъ, какъ намъ уже приходилось указывать, лишь въ качествѣ освобождающей причины. Являются ли настоящими раздражителями и „формальныя условія“ (т. е. общія условія жизнеспособности), не можетъ считаться вполне выясненнымъ. Въ большинствѣ случаевъ, однако, на нихъ нельзя смотрѣть съ какой-либо иной точки зрѣнія, а иногда воздѣйствія ихъ чрезвычайно трудно разграничить съ сферой воздѣйствій настоящихъ, специальныхъ раздражителей.

Въ рамкахъ совокупности общихъ раздражителей воздѣйствіе раздражителей специальныхъ приводитъ къ ряду внутреннихъ процессовъ, съ которыми намъ предстоитъ въ ближайшемъ будущемъ познакомиться; рядъ этотъ выливается, въ концѣ концовъ, въ то или иное движеніе. Эту конечную, видимую фазу въ цѣпи раздраженій мы и называемъ реакціей на раздраженіе. Мы говоримъ, что раздраженіе вызываетъ, индуцируетъ опредѣленный процессъ движенія; само явленіе движенія получаетъ, поэтому, названіе индуцированнаго или паратоническаго; нерѣдко приходится встрѣчаться и съ такими движеніями, которыя, не отличаясь ничѣмъ внѣшнимъ отъ движеній паратоническихъ, не связаны однако, ни съ какой внѣшне замѣтной индукціей; такія движенія соединяютъ въ особую группу явленій подъ названіемъ движеній автономныхъ.

Для того, чтобы удобнѣе разобраться въ явленіяхъ двигательнаго отвѣта растительныхъ организмовъ на раздраженія, необходимо такъ или

<sup>29)</sup> Сравни, между прочимъ: Pringsheim 1912. Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin.



иначе сгруппировать эти явленія. Классификація ихъ возможна или по источнику раздраженія; тогда намъ пришлось бы знакомиться съ процессами, вызываемыми тепломъ, свѣтомъ и т. д.; или же можно въ качествѣ руководящаго признака выбрать характеръ реакціи или, наконецъ, біологическое значеніе этой реакціи для организма. Мы выставимъ на первый планъ способъ реагированія организма на раздраженіе, разграничивъ, такимъ образомъ, реагированіе свободнопередвигающихся организмовъ, которымъ и посвятимъ послѣднія двѣ главы, отъ реагированій прикрѣпленныхъ къ мѣсту растений. У послѣднихъ возможны или измѣненіе длины органовъ, или разнообразныя изгибы, скручиванія, завиванія и т. п., представленныя на стр. 682 (рис. 122). Благодаря такимъ измѣненіямъ формы происходитъ передвиженіе съ мѣста на мѣсто по крайней мѣрѣ части деформирующагося органа. Если въ новомъ положеніи органа можно найти опредѣленную связь съ направлениемъ дѣйствія раздражающей силы (тяжести, свѣта и т. п.), мы говоримъ о тропизмахъ, если же въ воздѣйствіи раздражителя нельзя отмѣтить какого-либо преобладающаго направленія, или если ориентировка получающагося изгиба не стоитъ въ какомъ либо соотношеніи съ направлениемъ индуцирующей силы, а опредѣляется причинами, заложенными въ самомъ растеніи, мы имѣемъ передъ собою насти. Разсмотрѣніе ориентировочныхъ движеній (тропизмовъ) мы предпошлемъ изученію самостоятельныхъ изгибовъ (настій), обращая въ каждомъ случаѣ особенное вниманіе на то, какимъ образомъ въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ осуществляется движеніе, путемъ ли роста или измѣненіемъ тургорнаго напряженія.

## ГЛАВА XXXIII.

### Геотропизмъ I <sup>1)</sup>.

Общеизвѣстнымъ фактомъ, для констатированія котораго не нужно никакихъ специальныхъ свѣдѣній, является способность растительныхъ органовъ принимать опредѣленную ориентировку въ пространствѣ. Стволы елей въ лѣсу располагаются всѣ какъ бы по отвѣсу и всѣ, поэтому, параллельны между собой; въ расположеніи ихъ сучьевъ и вѣтвей также можно подмѣтить опредѣленную закономерность, но она выражается уже не однимъ только угломъ, подъ которымъ они пересѣкаютъ отвѣсную линію; очевидно, что въ этомъ простѣйшемъ видѣ не могутъ быть выра-

<sup>1)</sup> О тропизмахъ вообще см. Pfeffer Physiologie 2. Leipzig. Fitting въ Handwörterbuch d. Naturwiss. 8, 234. Jena. Pringsheim. 1912. Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin.



жены соотношенія между боковыми органами и ихъ центральною осью. Если вмѣсто взрослого дерева разсматривать небольшой проростокъ, задача, повидимому, будетъ значительно упрощена, такъ какъ у молодого растеньица, во всякомъ случаѣ на первыхъ шагахъ его развитія, имѣются лишь ориентирующіеся въ отвѣсной плоскости органы. Вмѣстѣ съ тѣмъ на проросткѣ легче, чѣмъ на взросломъ деревѣ, отмѣтить радикально различное отношеніе къ ориентировкѣ въ пространствѣ корневой и стеблевой осей. Оба эти органа располагаются въ вертикальномъ направленіи, но стебель стремится разрастаться кверху, корень же растетъ книзу. Если вывести проростокъ изъ занятаго имъ нормального положенія, на примѣръ, если положить его горизонтально, каждый изъ органовъ начнетъ воспроизводить изгибъ: корень изгибается книзу, а стеблевой побѣгъ подымается кверху (рис. 136). Изгибы эти воспроизводятся не на томъ мѣстѣ, гдѣ сходятся стебель съ корнемъ, а ближе къ верхушкѣ каждаго изъ органовъ; благодаря этому въ горизонтальномъ положеніи остается нѣкоторая, большая или меньшая по размѣрамъ часть оси и лишь оба конца осей приводятся изгибами въ нормальныя для нихъ положенія, въ которыхъ они и разрастаются дальше уже безъ всякихъ изгибовъ. А такъ какъ почти у каждаго органа растенія имѣется присущее ему положеніе равновѣсія, сочетанное со стремле-

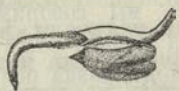


Рис. 136. Проростокъ кукурузы, положенный горизонтально, и воспроизводящій геотропическіе изгибы.

ніемъ возвращаться къ нему, если органъ былъ выведенъ изъ него вѣтромъ, дождемъ, снѣгомъ, животными и т. п., необходимо признать за растеніями способность ориентироваться въ пространствѣ; разнообразные изгибы, нерѣдко весьма сложные и переходящіе въ скручиванія и завиванія, служащія цѣлямъ приданія частямъ растенія правильнаго и, вообще говоря, цѣлесообразнаго въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ положенія, носятъ названіе ориентировочныхъ движеній органовъ.

Само собой разумѣется, должны быть на лицо тѣ разнообразные факторы, вродѣ свѣта, влаги и т. п., по которымъ растеніе воспроизводитъ свою ориентировку, а у реагирующаго организма необходимо предполагать наличность тѣхъ или иныхъ „органовъ чувствъ“, при помощи которыхъ онъ оказывается способнымъ воспринимать импульсы отъ этихъ внѣшнихъ факторовъ <sup>1а)</sup>.

Ориентировка органовъ зависитъ нерѣдко отъ одновременнаго воздѣйствія нѣсколькихъ факторовъ; въ простѣйшихъ случаяхъ, однако, какъ въ томъ, изъ котораго мы изошли, т. е. въ случаѣ изгиба книзу корня и кверху стеблевого побѣга, вызывающей изгибъ силой является одинъ лишь факторъ или, во всякомъ случаѣ, можетъ быть замѣшанъ

<sup>1а)</sup> Выраженіе, вродѣ „органы чувствъ“ и т. п., употребляемая въ приложеніи къ психическимъ свойствамъ челоуѣка, не должны вызывать предположенія о существованіи у растений какой-либо „души“ (ср. главу XI).



только одинъ изъ разнообразныхъ внѣшнихъ факторовъ, именно сила тяжести. Непосредственная связь отвѣснаго роста главной стеблевой и корневой осей съ направлениемъ силы тяжести ясна уже изъ непосредственнаго наблюденія, показывающаго, что органы эти у растений, разсѣянныхъ на поверхности земного шара, всегда ориентированы по направлению земного радіуса, даже и тогда, когда растенія вырастаютъ на крутыхъ горныхъ обрывахъ и откосахъ; вѣдь помимо силы тяжести мы не знаемъ никакой другой, столь же повсемѣстной силы, дѣйствующей въ направленіи земного радіуса. Однако фактъ этотъ вошелъ въ научное сознаніе не благодаря такому логическому сопоставленію, а на чисто опытной почвѣ, подготовленной изслѣдованіями Найта и Сакса<sup>2)</sup>).

Въ основѣ опытовъ Найта лежитъ слѣдующее предположеніе: очевидно, что сила тяжести способна вызывать ростъ корня книзу, а ростъ стебля кверху лишь въ томъ случаѣ, если сѣмя находится въ покоѣ и не выводится изъ одного и того же положенія по отношенію къ направленію силы земного притяженія; поэтому то Найтъ и предполагаетъ, что „такое воздѣйствіе силы тяжести можетъ быть устранено путемъ непрерывной и быстрой смѣны въ положеніи прорастающаго сѣмени и что возможно даже создать при помощи центробѣжной силы опредѣленный противовѣсъ силѣ земного притяженія“.

Для доказательства своей мысли Найтъ укрѣпилъ на краю колеса нѣсколько прорастающихъ сѣмянъ въ самыхъ разнообразныхъ положеніяхъ, такъ что корни проростка оказались направленными то наружу, то внутрь колеса, то должны были расти по направленію касательной къ кругу, и привелъ это колесо въ вращательное движеніе вокругъ горизонтальной оси. При этомъ онъ придалъ своему колесу значительную скорость, такъ что оказалось устраненнымъ не только одностороннее дѣйствіе силы тяжести, но развилась одновременно и весьма значительная центробѣжная сила, вліяніе которой и отразилось на ходѣ роста проростковъ.

„Къ своему величайшему удовольствію, пишетъ Найтъ, мнѣ удалось вскорѣ замѣтить, что корешки проростковъ, въ какомъ бы направленіи они ни были ориентированы при распредѣленіи сѣмянъ на окружности колеса, обращали свои кончики къ периферіи и при дальнѣйшемъ разрастаніи становились подъ прямымъ угломъ къ оси колеса. Молодые стебельки росли уже въ противоположномъ направленіи и черезъ нѣсколько дней встрѣтились своими верхушками въ центрѣ колеса“. Сила тяжести была замѣнена въ этомъ опытѣ центробѣжной силой, давшей при воздѣйствіи на разрастаніе проростковъ вполнѣ аналогичные первой результаты.

Въ другомъ опытѣ Найта сила тяжести и центробѣжная сила дѣйствовали на проростки одновременно, но въ различныхъ

<sup>2)</sup> Knight 1806. Ostwald's Klassiker N<sup>o</sup> 62. Leipzig 1895. Sachs 1874. Arb. Würzburg 1, 384.



направленіяхъ. Растеньица были укрѣплены на горизонтальномъ кругу, вращавшемся вокругъ вертикальной оси; ихъ осевыя части оказались ориентированными по нѣкоторой слагаемой изъ направленія силы тяжести и центробѣжной силы; въ случаѣ небольшой скорости вращенія они почти не отклонялись отъ обычнаго вертикальнаго положенія, а по мѣрѣ возрастанія быстроты движенія все больше и больше приближались къ горизонтали. Непосредственное доказательство того, что направленіе осевыхъ частей растенія точно совпадаетъ со слагаемой изъ двухъ дѣйствующихъ на него силъ, было дано лишь значительно позднѣе Джилъте<sup>3)</sup>. Опытами этого ученаго было впервые дано дѣйствительное доказательство тому факту, что изгибъ растенія вызывается воздѣйствіемъ лишь этихъ двухъ силъ, способныхъ замѣщать другъ друга безъ того чтобы растеніе могло почувствовать такую замѣну. И дѣйствительно, основнымъ свойствомъ этихъ обѣихъ силъ является ихъ способность сообщать тѣламъ ускореніе массы.

Существенными дополненіями къ основнымъ изслѣдованіямъ Найта явились уже гораздо болѣе поздніе опыты Сакса.

Изслѣдователь этотъ заставлялъ растенія вращаться, какъ и въ первомъ Найтовскомъ опытѣ, вокругъ горизонтальной оси, но скорость вращенія была выбрана сравнительно очень небольшой, такъ что полный оборотъ вокругъ оси совершался лишь въ 10—20 минутъ. Эта скорость вращенія настолько мала, что не можетъ обусловить развитія ощутимой центробѣжной силы; но такъ какъ при постоянномъ вращеніи вокругъ оси проростковъ всѣ смѣняющія другъ друга одностороннія воздѣйствія центробѣжной силы уравниваются другъ друга, и корень, и стебель продолжаютъ расти въ томъ случайномъ направленіи, которое придано было имъ въ началѣ опыта. Основываясь на томъ, что построенный имъ аппаратъ устраняетъ появленіе искривленій (*κλίνας*) у растеній, Саксъ<sup>4)</sup> и назвалъ его клиностабомъ. На рис. 137 изображенъ этотъ аппаратъ въ томъ видѣ, который былъ приданъ ему Пфефферомъ<sup>5)</sup>. Часовой механизмъ приводитъ въ движеніе горизонтальную ось, къ которой прикрѣплено растеніе; мы не станемъ здѣсь останавливаться на приспособленіяхъ, при помощи которыхъ возможно измѣнять скорость вращенія оси клиностаба.

Ориентировочныя движенія растеній называются также „тропизмами“ (сравни стр. 723); смотря по вызывающей ихъ внѣшней силѣ, различаютъ тропизмы, вызываемые свѣтомъ, силой тяжести и т. д., или фототропизмъ, геотропизмъ и т. д. Разсмотримъ прежде всего явленія геотропизма, отмѣтивъ, на основаніи знакомыхъ уже намъ данныхъ, наличность двухъ различныхъ видовъ геотропизма. По-

<sup>3)</sup> Giltaу 1910. Z. f. Bot. 2, 302.

<sup>4)</sup> Sachs 1879. Arb. Würzburg 2, 209.

<sup>5)</sup> Pfeffer 1887. Bot. Ztg. 45, 27. О другихъ конструкціяхъ см. Wortmann 1886 Ber. bot. Ges. 4, 245 (сравни также Z. f. Bot. 4, 231); Wiesner 1879. Denkschr. Akad. d. Wiss. Wien. 39, 195; Sperlich 1912. Jahrb. Wiss. Bot. 50, 309. Harrevelд 1912. Rec. trav. bot. néerl. 9, 110.



ложительно геотропичными являются корни и всё иные органы, ростъ которыхъ силой тяжести направляется къ центру земли, отрицательно геотропичны стебли и тѣ органы растенія, которые стремятся расти въ противоположномъ первомъ направленіи, т. е. слѣдуютъ земному радіусу, удаляясь отъ центра земли. Корни и стебли обычныхъ растеній представляютъ собой характерные типы обѣихъ формъ геотропизма; было бы, однако, глубокой ошибкой предположеніе, что ходъ геотропической реакціи зависитъ отъ морфологической природы органа. Направленіе геотропической чувствительности можетъ измѣняться, смотря по потребностямъ растенія; такъ, на примѣръ, извѣстны примѣры корней, отрицательно геотропичныхъ и вырастающихъ изъ почвы вертикально кверху (дыхательные корни пальмъ

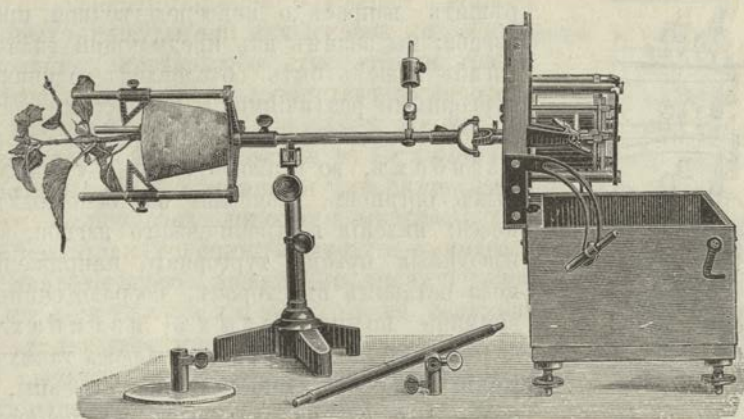


Рис. 137. Клиностагъ по Пфефферу. Работа механика Альбрехта въ Тюбингенѣ.

и др.), <sup>6)</sup> а съ другой стороны и положительно геотропичные побѣги, зарывающіеся въ почву или растущіе, по крайней мѣрѣ, книзу (корневища *Yucca*, *Cordyline*, подсѣмядольныя колѣна у многихъ двудольныхъ и сѣмядоли у однодольныхъ <sup>7)</sup>, нѣкоторыя цвѣтоножки и т. п.). Тотъ или иной видъ геотропизма не является, при этомъ, зафиксированнымъ для данного органа разъ навсегда; намъ придется ниже встрѣчаться со случаями измѣненія положительнаго геотропизма органа въ геотропизмъ отрицательный или въ другіе виды геотропизма, о которыхъ мы еще не имѣли случая говорить. Геотропическая чувствительность, вообще говоря, чрезвычайно широко распространена въ растительномъ мірѣ; она присуща не только высшимъ растеніямъ, но и мхамъ, водорослямъ и грибокѣмъ; она связана не только съ многокѣлочной структурой, но проявляется и у однокѣлочныхъ органовъ (междоузлій *Nitella*, корневыхъ волосковъ *Chara*). Немало, однако, есть и растеній, не обладающихъ

<sup>6)</sup> Karsten 1890. Ber. Bot. Ges. 8, 55.

<sup>7)</sup> Sperlich 1912. Jahrb. wiss. Bot. 50, 509.



геотропическимъ чувствомъ; укажемъ хотя бы на омелу (*Viscum*) и цѣлый рядъ разнообразныхъ водорослей. Геотропическую реакцію можно иногда констатировать даже на отдѣльныхъ частяхъ клѣтки, между тѣмъ какъ остальные части остаются совершенно неподвижными; такъ, напримѣръ, у мукоровыхъ грибовъ (*Mucogineae*) спорангиеносцы характерно отрицательно геотропичны, между тѣмъ какъ весь остальной мицелій совершенно не реагируетъ на воздѣйствіе силы тяжести.

Ближайшей своей задачей мы поставимъ прослѣживаніе въ его подробностяхъ процесса геотропической реакціи. Само собой разумѣется, что геотропическій изгибъ является обусловленнымъ различной длиною двухъ антагонистически дѣйствующихъ сторонъ органа; не такъ легко рѣшить вопросъ о непосредственной причинѣ изгиба: мы знаемъ изъ предыдущей главы, что изгибъ можетъ быть обусловленъ одинаково и тургорными различіями, и процессами роста. И на самомъ дѣлѣ, при геотропическихъ изгибахъ, во всякомъ случаѣ у многоклеточныхъ органовъ, возможны оба основныхъ процесса; явленія геотропическаго изгиба, воспроизводимыя путемъ тургорнаго напряженія, мы пока оставимъ въ сторонѣ, сосредоточивъ свое вниманіе на ростовыхъ изгибахъ. Въ качествѣ характерныхъ примѣровъ такихъ движеній выберемъ многоклеточные органы, тѣмъ болѣе что случаи ростовыхъ геотропическихъ изгибовъ у одноклеточныхъ растений или органовъ изучены еще очень не полно. Впрочемъ, нѣтъ никакого основанія предполагать наличность какихъ бы то ни было различій въ ходѣ геотропическихъ явленій у одноклеточныхъ и многоклеточныхъ органовъ.

Начнемъ съ геотропическихъ изгибовъ главнаго корня, который представимъ себѣ расположеннымъ, какъ вообще и все остальные органы, подлежащія нашему разсмотрѣнію въ дальнѣйшемъ, въ горизонтальной плоскости. На рис. 138 изображены различныя стадіи изгибовъ, воспроизводимыхъ кончикомъ корня русскихъ бобовъ (*Vicia Faba*), растущихъ при 20°C въ очень рыхлой землѣ за прозрачной стѣнкой изъ слюды. Растущая зона (сравни стр. 466) раздѣлена, начиная съ верхушки, на пять участковъ, каждый по 2 миллиметра длиною; обозначимъ ихъ номерами I (между 0 и 1), II, III, IV и V; маленький бумажный треугольникъ своей верхушкой указываетъ на первоначальное положеніе нулевой мѣтки (А). Черезъ часъ (В) корень остается еще,

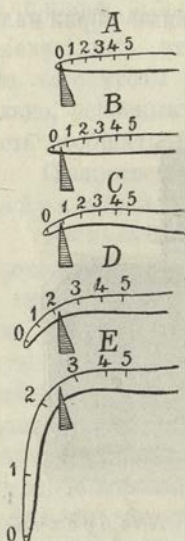


Рис. 138. Геотропическій изгибъ корня. По С а к с у<sup>2)</sup>.

<sup>2)</sup> Sachs 1873. Arb. Würzburg 1, 383.



повидимому, совершенно прямымъ <sup>9)</sup>, но успѣваетъ уже вырости почти на 1,6 mm. какъ отчетливо видно по передвиженію нулевой точки; черезъ два часа (С) корень оказывается еще болѣе удлинившимся и уже явственно искривленнымъ; изгибъ имѣетъ теперь форму дуги съ радіусомъ около 15 mm или близокъ къ ней. Подъ буквой D мы находимъ тотъ же корень черезъ 7 часовъ послѣ начала опыта; мѣтки 1 и 2 уже продвинулись дальше острія указателя и весь корень выросъ болѣе чѣмъ на четыре миллиметра; приросты каждаго участка, измѣренные на выпуклой сторонѣ, оказываются равными:

№№ участковъ . . .	(Основаніе).			(Верхушка).		Всего.
	V	IV	III	II	I	
Приростъ въ mm.	0.4	1.0	1.8	0.8	0.2	4.2

Изгибъ становится теперь уже болѣе рѣзкимъ и радіусъ изгиба съ выпуклой стороны органа, достигавшій при С до 15 mm, теперь (D) уже равенъ лишь 10 mm; весь изгибъ и теперь представляетъ собой почти правильную дугу, охватывающую всю растущую зону вплоть до мѣтки 5; впрочемъ, участки II и III изогнуты, по всей вѣроятности, уже сильнѣе, чѣмъ остальные. Подъ E изображенъ видъ того же корня черезъ 23 часа; въ изгибѣ замѣчаются теперь два характерныхъ измѣненія: онъ не представляетъ уже болѣе правильной дуги, такъ какъ кривизна изгиба между мѣтками 2 и 3 явственно превышаетъ кривизну въ другихъ его частяхъ; кромѣ того, радіусъ дуги между мѣтками 2 и 3 сталъ еще меньше, достигая лишь 8 mm. На стадіи D кончикъ корня былъ наклоненъ къ горизонту примѣрно на 45°, теперь же онъ находится въ отвѣсной плоскости; ясно замѣтно, что приведеніе участковъ корня, отмѣченныхъ цифрами I и II, въ вертикальное положеніе оказалось обусловленнымъ, если не цѣликомъ, то, во всякомъ случаѣ, преимущественно разрастаніемъ участка III (между мѣтками 2 и 3). Въ участкѣ II замѣтенъ еще небольшой изгибъ, уменьшающійся по направленію къ мѣткѣ 1, участокъ же, обозначенный № I, остался почти совершенно неискривленнымъ. Начиная съ мѣтки 3 до конца корень представляетъ собой параболу, съ верхушкой, лежащей примѣрно у мѣтки 3 <sup>10)</sup>.

Чтобы отвѣтить на вопросъ, почему изгибъ, намѣтившійся на стадіи D во всей растущей зонѣ, не развивается далѣе совершенно одинаково и равномѣрно во всѣхъ участкахъ, необходимо не только изучить различную интенсивность роста, присущую отдѣльнымъ участкамъ, какъ это и сдѣлалъ Саксъ <sup>11)</sup>, но обратить вниманіе и на такъ называемый автотропизмъ. Этимъ терминомъ обозначаютъ стремленіе растенія исправлять всякое отклоненіе отъ первоначальной формы, вызванное раздраженіемъ или чисто механическимъ путемъ. Такая отвѣтная

<sup>9)</sup> Обычно удается подмѣтить начало искривленія въ самомъ кончикѣ органа.

<sup>10)</sup> Sachs 1873. Arb. Würzburg 1, 440.

<sup>11)</sup> Sachs. Цитировано въ сноскѣ 10; стр. 453.



регулировка геотропическаго изгиба у корня <sup>12)</sup> наступает и при длительномъ дѣйствіи силы тяжести, и при устраненіи ея при помощи клиностата. Оказывается при этомъ, что необходимо отличать первичное выравниваніе изгиба, осуществляющееся путемъ неравнобѣрнаго роста, отъ выравниванія вторичнаго, обусловленнаго неодинаковымъ сокращеніемъ сторонъ органа (сравни стр. 478).

Изъ фактовъ, изложенныхъ нами, можно сдѣлать заключеніе, что геотропическій изгибъ корня ограничивается дѣликомъ зоною роста; изъ нихъ нельзя, однако, почерпнуть никакихъ болѣе близкихъ данныхъ о самомъ ходѣ роста. Возможно представить себѣ слѣдующія основныя соотношенія:

1. Скорость роста остается неизмѣнной на одной изъ сторонъ органа:

а) если это—вогнутая сторона, то на противоположной выпуклой должно наступить ускореніе роста.

б) если это—выпуклая сторона, то на вогнутой наступаетъ замедленіе роста.

2) Скорость роста мѣняется сразу на обѣихъ сторонахъ, уменьшаясь на вогнутой и увеличиваясь на выпуклой.

Во второмъ случаѣ можетъ быть, на примѣръ, такой случай, что замедленіе роста на одной сторонѣ окажется равнымъ ускоренію его на другой; тогда въ осевой линіи корня, лежащей на одинаковомъ разстояніи отъ выпуклой и вогнутой сторонъ корня, скорость роста останется неизмѣнной; въ первомъ же случаѣ скорость роста этой срединной линіи должна будетъ измѣниться въ сторону ускоренія для а и въ сторону замедленія для б. Вопросъ этотъ не является еще окончательно рѣшеннымъ; по всей вѣроятности, мы имѣемъ дѣло со вторымъ случаемъ, и скорость роста срединной оси корня остается при изгибѣ неизмѣнной.

Процессъ изгиба переведеннаго въ горизонтальную плоскость отрицательно геотропическаго органа былъ изученъ съ достаточной точностью Трендле <sup>13)</sup> на колеоптиляхъ овса. На поверхности ихъ были нанесены расположенныя на 2 mm другъ отъ друга тушевыя мѣтки; оказывается, что уже по истеченіи первыхъ 8 минутъ можно замѣтить у перваго штриха наличность реакціи, равнобѣрно распространяющейся по направленію къ основанію органа, такъ что черезъ 16 минутъ, на примѣръ, начинается искривленіе конца втораго участка и т. д. Зона наибольшаго прироста удалена отъ конца органа на 6—10 mm; такимъ образомъ, первые намеки на искривленіе обнаруживаются сначала въ сравнительно слабо разрастающихся частяхъ. Дальнѣйшее распространеніе изгиба совершается со вполне равнобѣрною скоростью; такъ, на примѣръ, величина угла, подъ которымъ самый верх-

<sup>12)</sup> Simon 1912. Jahrb. wiss. Bot. 51, 81.

<sup>13)</sup> Tröndle 1913. Jahrb. wiss. Bot. 52, 186. Maillefer 1913. Bull. Soc. Vaudoise sc. nat. 48, 411.



ній участокъ граничить со слѣдующимъ, увеличивается въ теченіе первыхъ двухъ часовъ на  $1.3^{\circ}$  въ каждыя 20 минутъ.

Воспроизведеніе стеблемъ отрицательнаго геотропическаго изгиба изображено на рис. 139. Способная къ росту зона достигаетъ здѣсь около 50 сант. длины; тушью нанесены на ней мѣтки, разграничивающія пять участковъ; въ четырехъ нижнихъ (5—2) по 100 мм., а въ верхнемъ (1) только 50 мм. Ровно въ 12 часовъ стебель былъ положенъ горизонтально (а); черезъ  $3\frac{1}{4}$  часа (б) во всѣхъ участкахъ явственно замѣтно искривленіе; наиболѣе рѣзко оно (съ радіусомъ = 16 ст.) у особенно быстро растущаго перваго участка, и всего слабѣе у медленно растущаго участка 5. Черезъ  $5\frac{1}{2}$  часовъ (с) изгибъ сталъ особенно силенъ въ участкахъ 3 и 4, между тѣмъ какъ участокъ, уже перегнувшійся за линію отвѣса, начинаетъ понемногу выпрямляться. Черезъ 22 часа, наконецъ, участки 1—3 оказываются почти совершенно выпрямленными и мѣсто главнаго изгиба съ радіусомъ въ 7 ст. лежитъ у основанія четвертаго и верхней части пятаго участковъ. — Обращаютъ на себя вниманіе двѣ характерныя стороны этого явленія. Съ одной стороны, наблюдается передвиженіе зоны наибольшаго изгиба съ верхушки стебля, гдѣ она намѣчается на первыхъ порахъ, по направленію къ послѣднимъ еще растущимъ участкамъ далѣе къ основанію стебля, а съ другой чрезвычайно любопытно перегибаніе верхушки побѣга за отвѣсную линію, обусловливаемое, наряду съ послѣдствіемъ геотропическаго раздраженія, и продолженіемъ изгиба въ основныхъ частяхъ органа. Перегибаніе это иногда оказывается еще болѣе разительнымъ, какъ видно на рис. 140; получающійся при немъ избыточный изгибъ вскорѣ выравнивается, такъ какъ, подъ влияніемъ новаго геотропическаго раздраженія, стебель начинаетъ изгибаться въ противоположную сторону. Всякій геотропическій изгибъ легко выравнивается, вмѣстѣ съ тѣмъ, въ условіяхъ роста на оси клиноста. Фѣхтингу <sup>15)</sup> удалось доказать, что явленіе это зависитъ отъ наличности автотропизма, съ которымъ мы встрѣтились уже у корней. Вслѣдъ за каждыиъ ростовымъ

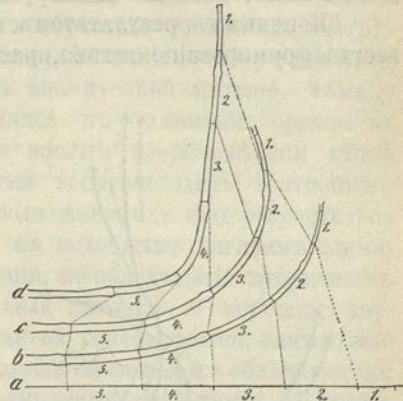


Рис. 139. *Cephalaria procera*. а—стебель, положенный горизонтально, съ нанесенными на поверхности его мѣтками; зоны 5, 4, 3 и 2 равны 10 сантиметрамъ каждая, зона 1—лишь 5 сантиметрамъ. б—тотъ же стебель черезъ  $3\frac{1}{4}$  часа. с—онъ же еще черезъ  $2\frac{1}{4}$  часа. д—онъ же еще черезъ 16 часовъ. По Сакасу <sup>14)</sup>. Сильно уменьшено; около  $\frac{1}{10}$  ест. вел.

<sup>14)</sup> Sachs 1888. Arb. Würzburg. 3. Таблицы.

<sup>15)</sup> Voelchting 1882. Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn.



изгибомъ, а также и насильственнымъ механическимъ искривленіемъ, вступаетъ въ свои права это свойство организма, выражающееся въ томъ, что вогнутая сторона органа начинаетъ энергично разрастаться, приводя къ полному его выпрямленію, если только, конечно, явленія роста не были закончены въ теченіе начальнаго изгиба. Выпрямляющее автотропическое искривленіе наступаетъ, однако, не только въ томъ случаѣ, когда геотропическое раздраженіе устранено вращеніемъ вокругъ горизонтальной оси клиноста; оно осуществляется и при продолжающемся воздѣйствіи силы тяжести; въ послѣднемъ случаѣ воздѣйствіе автотропизма приводитъ лишь къ нѣкоторому распрямленію образующейся дуги изгиба, а не къ полному выпрямленію органа <sup>16)</sup>.

Конечнымъ результатомъ геотропическаго изгиба стебля является всегда формированіе изгиба, расположеннаго на значительномъ разстояніи

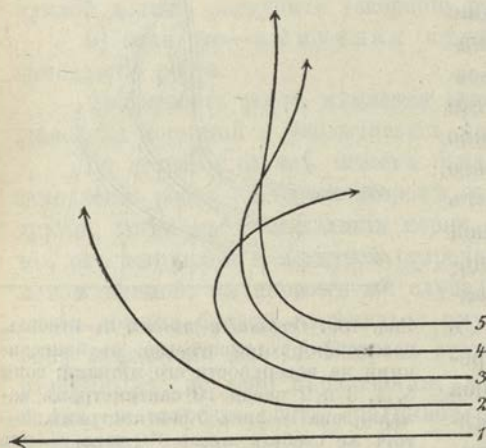


Рис. 140. Геотропическіе изгибы *Allium atropurpureum* на рядѣ стадій (1—5). По Саксу.

отъ верхушки органа, на границѣ между окончательно переставшими расти и еще растущими участками; вся верхушка стебля оказывается при этомъ совершенно выпрямленной.

Согласно измѣреніямъ графа Люксбурга <sup>17)</sup>, геотропическій изгибъ и у стеблевыхъ частей обуславливается усиленіемъ роста на выпуклой части и уменьшеніемъ его на вогнутой, безъ нарушенія скорости роста срединной линіи органа. Впрочемъ, это нельзя считать правиломъ, не терпящимъ исключенія: такъ, напримѣръ,

при геотропическихъ изгибахъ сочленовныхъ вздутій, не рѣдкихъ для стеблей и основаній листьевъ нѣкоторыхъ растений <sup>18)</sup> (*Tradescantia*, *Dianthus*, злаки) намѣчается, наоборотъ, весьма существенное ускореніе роста срединной линіи органа; бываетъ иногда, въ особенности часто у злаковъ, что сочлененія эти подъ вліяніемъ геотропическаго раздраженія начинаютъ вновь разрастаться въ длину, хотя бы, казалось, ростъ ихъ былъ уже совершенно законченъ. Геотропическій изгибъ стеблевого узла злака связанъ съ значительнымъ удлиненіемъ нижней его стороны; въ сравнительно короткій промежутокъ времени разрастается она вдвое и даже впятеро противъ первоначальной величины, между тѣмъ

<sup>16)</sup> Сравни также Baranetzki 1901. Flora 89, 138.

<sup>17)</sup> Graf H. Luxburg 1905. Jahrb. wiss. Bot. 41, 399.

<sup>18)</sup> Barth 1894. Geotr. Wachstumskrümmungen der Knoten. Diss. Leipzig. Kerstan 1907. Beitr. z. Biologie 9. Sept.—Abdr., стр. 10.



какъ верхняя сторона оказывается сжатой съ большою силой, складываясь подъ вліяніемъ этого сжатія въ замѣтныя уже съ поверхности складки. Приведемъ нѣсколько цифръ для иллюстраціи сказаннаго <sup>19)</sup>:

Кукуруза Чинквантино.						
Длина узловъ въ мм.	Сверху.	Снизу.	Сверху.	Снизу.	Сверху.	Снизу.
а) передъ изгибомъ . . . . .	4.3	4.1	4.0	5.0	5.0	5.0
б) послѣ изгиба . . . . .	2.0	9.0	3.0	11.0	4.5	12.5
Разница. . . . .	-1.8	+4.9	-1.0	+6.0	-0.5	+7.5

Въ полную параллель съ листовыми узлами злаковъ необходимо поставить и разнообразныя другія подушкообразныя утолщенія, встречающіяся у основанія или у верхушекъ листовыхъ черешковъ; способность къ росту сохраняется у нихъ значительно дольше, чѣмъ у сосѣднихъ стеблевыхъ частей, проявляясь въ удлиненіи органа въ отвѣтъ на раздраженіе извнѣ <sup>20)</sup>. Даже и вполне одеревѣвшія вѣтви нашихъ деревьевъ оказываются способными воспроизводить геотропическіе изгибы въ уже многолѣтнихъ, но продолжающихъ еще разрастаться путемъ вторичнаго утолщенія участкахъ; къ подобнымъ изгибамъ одинаково, повидимому, неспособны какъ растенія, не обладающія вторичнымъ утолщеніемъ, вродѣ пальмъ, такъ и молодыя вѣточки и корешки двудольныхъ <sup>21)</sup>. Изгибы одеревѣвшихъ частей основываются, какъ нужно думать, на томъ, что продукты дѣленія камбія оказываются обладающими на обѣихъ сторонахъ органа далеко неодинаковой величиной. Ближайшихъ изслѣдованій этого вопроса, однако, еще нѣтъ <sup>22)</sup>.

Во всѣхъ, достаточно изученныхъ, случаяхъ ближайшей причиной изгиба является различіе въ разрастаніи двухъ противоположныхъ сторонъ органа. Какъ и всегда, и здѣсь росту оболочекъ въ поверхности предшествуетъ растяженіе ихъ путемъ тургорнаго давленія, закрѣпляемое затѣмъ мало-по-малу явленіями собственно роста. Если, поэтому, подвергнуть плазмолизу растущій органъ въ начальныхъ стадіяхъ воспроизводимаго имъ геотропическаго изгиба, онъ совершенно выпрямится; на болѣе позднихъ стадіяхъ искривленіе становится уже постояннымъ. Растяженіе, вызываемое тургоромъ, далеко неодинаково на обѣихъ сторонахъ—антагонистахъ. Различіе это могло бы обуславливаться прежде всего тѣмъ, что величина осмотическаго давленія повышается на выпуклой и падаетъ на вогнутой сторонахъ; на самомъ дѣлѣ это не такъ: на вогнутой сторонѣ давленіе обычно остается безъ

<sup>19)</sup> Sachs 1872. Arb. Würzburg 1, 206.

<sup>20)</sup> Moebius 1899. Festschrift f. Schwendener, стр. 37. Berlin. Sperlich 1910. Untersuch. an Blattgelenken. Jena; 1911, Sitzungsber. Wien. Akad. 120, 1, 349. Ficker 1911. Dauer der Orientierungsvermögens der Laubblätter. Diss. Leipzig.

<sup>21)</sup> Сравни Noll 1893. Flora 81, 36.

<sup>22)</sup> Сравни Meischke 1899. Jahrb. wiss. Bot. 33. 363, прим. 1. Hartig 1901. Holzuntersuchungen. Berlin. Jost 1901. Bot. Ztg. 59. 1. Baranetzki 1901. Flora 89, 138.



переменны, на выпуклой же падаетъ. Явленіе это не представляетъ собой, впрочемъ, ничего особеннаго, такъ какъ скорость роста клѣточной оболочки не стоитъ въ какой либо прямой зависимости отъ величины осмотическаго давленія, а, наоборотъ, нерѣдко величина тургора измѣняется съ увеличеніемъ объема клѣточного индивида.

Такимъ образомъ, неодинаковое растяженіе, вызываемое тургоромъ на обѣихъ сторонахъ органа должно зависѣть уже отъ измѣненій растяжимости самихъ клѣточныхъ оболочекъ: на выпуклой сторонѣ оболочки становятся растяжимѣе. Въ случаѣ одноклѣтныхъ органовъ (напр. спорангіеносцевъ мукоровыхъ грибовъ) наступленіе искривленія можетъ быть объяснено, вообще говоря, исключительно лишь измѣненіемъ свойствъ оболочки. Выше мы уже указывали, что свѣдѣнія наши въ этой области, какъ и вообще въ области механики роста клѣточной оболочки, крайне недостаточны. Поэтому мы здѣсь и не станемъ останавливаться на этихъ спорныхъ вопросахъ, хотя явленія геотропическихъ изгибовъ нерѣдко и служили отправнымъ пунктомъ для различныхъ спекуляцій по вопросу о механизмѣ роста оболочки клѣтки. Къ сожалѣнію, на основаніи измѣреній воспроизводящихъ изгибы органовъ далеко не всегда удастся установить съ полной опредѣленностью, какая изъ сторонъ органа, верхняя или нижняя, или обѣ вмѣстѣ, принимаютъ активное участіе въ процессѣ изгиба. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ, напримѣръ, тогда, когда вогнутая сторона непосредственно укорачивается, едва ли можно сомнѣваться въ ея чисто пассивномъ отношеніи: изгибъ вызывается тогда благодаря энергичному растягиванію выпуклой стороны органа и сопротивленію этому растяженію со стороны центральной части. Это пассивное отношеніе становится ясно замѣтнымъ уже извнѣ, если вогнутая сторона органа, какъ у сочлененій злаковъ, собирается при изгибѣ въ складки. Однако, нужно думать, что такое чисто пассивное отношеніе одной изъ сторонъ не является непремѣннымъ условіемъ изгиба.

Установивъ, что геотропическій изгибъ, вообще говоря, зависитъ отъ неодинаковаго разрастанія двухъ противоположныхъ сторонъ органа, что, въ частности, въ случаѣ положительнаго геотропизма задержанной въ ростѣ является нижняя сторона, между тѣмъ такъ у верхней скорость роста оказывается повышенной, и что при отрицательномъ геотропизмѣ наблюдается совершенно обратное распредѣленіе роста, перейдемъ къ необходимо вытекающему изъ всѣхъ этихъ положеній вопросу: „съ чѣмъ связана способность силы тяжести оказывать подобныя воздѣйствія на явленія роста и чѣмъ обусловливается необыкновенная ея способность воздѣйствовать на различные органы въ совершенно различныхъ направленіяхъ“? Въ сущности говоря, мы уже дали общій отвѣтъ на эти вопросы, отнеся явленія геотропизма къ числу двигательныхъ реакцій на раздраженіе; весь смыслъ этого выраженія лежитъ въ предположеніи, что сила тяжести играетъ при геотропическомъ изгибѣ лишь роль освобождающей причины, внѣ всякаго соотношенія съ ея чисто механическими воздѣйствіями. Къ этому, дѣйствительно, и сводятся наши пред-



ставленія въ этой области, что, впрочемъ, и станетъ понятнымъ само собой, если имѣть въ виду діаметрально противоположныя воздѣйствія одной и той же внѣшней силы на различно воспринимающіе — отрицательно и положительно геотропичные органы. Исторія этого вопроса <sup>23)</sup> показываетъ, однако, что взглядъ этотъ созданъ лишь въ результатѣ громаднаго количества работы и вначалѣ вовсе не считался самъ собой разумѣющимся. Такъ, еще въ шестидесятыхъ годахъ прошлаго столѣтія такой ученый, какъ Гофмейстеръ <sup>24)</sup> стремился объяснить воздѣйствія силы тяжести чисто механическимъ путемъ. Онъ приписывалъ изгибающейся зонѣ корня особое „пластическое“ состояніе, предполагая, что весь изгибъ является результатомъ перевѣсиванія кончика корня. Мы не станемъ останавливаться на представленіяхъ Гофмейстера, касающихся отрицательно геотропичныхъ изгибовъ, какъ имѣющихъ исключительно лишь историческій интересъ. Теорія о „мягко-пластическомъ“ состояніи кончика корня не имѣетъ теперь, конечно, никакого другого значенія, кромѣ чисто историческаго; однако, это не мѣшаетъ ей быть чрезвычайно поучительной, съ точки зрѣнія властности предвзятаго мнѣнія, толкающаго даже и наиболѣе выдающихся людей науки противъ яркой очевидности; она подчеркиваетъ еще разъ, какъ высоко нужно цѣнить сами факты, придавая теоріямъ лишь то значеніе, которое они могутъ заслуживать, какъ постоянно смѣняющееся выраженіе „сконцентрированнаго опыта“. Если бы Гофмейстеръ не былъ ослѣпленъ своимъ предвзятымъ мнѣніемъ, онъ съ легкостью констатировалъ бы на каждомъ корешкѣ, что кончикъ его по консистенціи своей похожъ скорѣе на очень хрупкую стеклянную вещь, чѣмъ на разогрѣтый сургучъ. Да еще и ранѣе Гофмейстера опытами Джонсона было установлено, что можно уравновѣсить тяжесть кончика корня соответственнымъ противовѣсомъ, не устраняя этимъ наступленіе геотропическаго искривленія. (Опыты эти были повторены во исполнѣ точной постановкѣ Джильте <sup>25)</sup> въ 1910 году; онъ нашелъ, что кончикъ корня *Vicia Faba*, надавливая на одну чашку вѣсовъ, оказывается способнымъ поднять на другой грузъ, превышающій его собственный вѣсъ въ 50—500 разъ).

Еще въ 1829 году Пино указалъ, что кончикъ корня, выполняя геотропическій изгибъ, оказывается способнымъ погружаться въ ртуть, т. е. преодолевать сравнительно очень крупное противодѣйствіе извнѣ. Эти старые опыты <sup>25)</sup> не были, однако, приняты въ расчетъ Гофмейстеромъ и лишь Франку <sup>26)</sup> удалось устранить изъ науки невѣрное представленіе о пассивномъ свѣшиваніи кончика корня и замѣнить его

<sup>23)</sup> Сравни Schöber 1899. Anschauungen über den Geotropismus seit Knight. Hamburg.

<sup>24)</sup> Hofmeister 1863. Jahrb. wiss. Bot. 3, 77.

<sup>25)</sup> Johnson 1828. Сравни Linnaea 5, 145. Pinot 1829. Ann. sc. nat. (1) 17 94. Сравни также проверку этихъ наблюденій Nagrevelde 1903. Kon. Akad. Amsterd. Proceedings и Giltay 1910. Z. f. Bot. 2, 305.

<sup>26)</sup> Frank 1868. Beitr. zur Pflanzenphysiologie. Leipzig.



вполнѣ правильными, въ общихъ чертахъ, понятіями, говоря, что въ явленіяхъ геотропизма замѣшана „своеобразная активная сила, наличность которой обнаруживается въ тѣлѣ растенія лишь подъ воздѣйствіемъ силы тяжести“. Вполнѣ послѣдовательно проведено было представленіе о воздѣйствіи силы тяжести, какъ силы освобождающей, лишь Пфефферомъ<sup>27)</sup> и Саксомъ. Отмѣтимъ, что еще въ 1824 году Дютроше<sup>28)</sup> говорилъ объ освобождающей причинѣ; позднѣе, впрочемъ, онъ перешелъ къ инымъ представленіямъ въ этой области.

Мы видѣли выше, что изгибъ корня книзу можетъ быть связанъ съ весьма значительной работой; необходимость такой активной работы уже совершенно неизбежна, когда растительный органъ воспроизводитъ изгибъ кверху: всякій отрицательный геотропическій изгибъ ведетъ къ поднятію груза, расположеннаго, приэтомъ, на концѣ гораздо болѣе длиннаго рычага, чѣмъ у корня. Сравнительно лишь недавно Пфефферомъ<sup>29)</sup> были изучены геотропическіе изгибы узловъ злаковыхъ соломинъ съ точки зрѣнія затрачиваемой на эти процессы силы; въ томъ же направленіи работалъ и Мейшке<sup>30)</sup>. Оказалось, что совершаемая приэтомъ работа достигаетъ именно тѣхъ величинъ, которыхъ можно было бы ожидать на основаніи приведенныхъ на стр. 711 данныхъ о движущихъ силахъ роста. Удалось, кромѣ того, показать, что въ процессѣ выпрямленія горизонтально положенной соломины злака количество энергіи, находящейся въ распоряженіи растенія, примѣрно сходится съ механическими затребованиями процесса, но что въ другихъ случаяхъ геотропическихъ изгибовъ обыкновенно имѣется на лицо громадный избытокъ силы, позволяющій произвести геотропическое выпрямленіе стебля даже и при значительномъ перегруженіи верхушки побѣга. Не пускаясь въ подробности, подчеркнемъ лишь то важное обстоятельство, что воспроизводимая при геотропическомъ изгибѣ работа не находится ни въ какомъ соотношеніи къ величинѣ той живой силы, которую представляетъ сила земнаго притяженія. Необходимая для движенія сила доставляется самими растущими частями растенія, а сила тяжести играетъ лишь роль освобождающей причины.

Если бы воздѣйствіе силы тяжести сводилось исключительно лишь къ созданію опредѣленнаго груза изъ передвигающихся при изгибѣ частей, можно было бы вычислять на основаніи данныхъ механики и конечные результаты этого воздѣйствія, т. е. величину и родъ изгиба. Но если сила тяжести является лишь раздражителемъ, намъ необходимо уже чисто опытнымъ путемъ подойти къ рѣшенію вопроса, на-

<sup>27)</sup> Pfeffer 1875. Periodische Bewegungen. Leipzig; 1893. Die Reizbarkeit der Pflanzen (Verh. Ges. d. Naturf.).

<sup>28)</sup> Dutrochet 1824. Phys. Unters. über die Beweglichkeit der Pflanzen und Tiere. Ostwald's Klassiker 154, Leipzig. 1906.

<sup>29)</sup> Pfeffer 1893. Druck und Arbeitsleistung. Abh. Kgl. Ges. Leipzig. 20.

<sup>30)</sup> Meischke 1899. Jahrb. wiss. Bot. 33, 337.



сколько осуществленіе изгиба зависитъ отъ продолжительности дѣйствія, интенсивности и направленія этой силы. Нетрудно замѣтить, что при опытахъ даже съ наиболѣе легко и быстро реагирующими объектами всегда долженъ протечь нѣкоторый, вполне измѣримый промежутокъ времени, въ среднемъ 10—80 минутъ, прежде чѣмъ на горизонтально расположенномъ органѣ можно будетъ замѣтить намеки на искривленіе; это, въ широкихъ предѣлахъ зависимое отъ внѣшнихъ условій „время реакціи“ у другихъ объектовъ (напр., узлы злаковъ) значительно больше и достигаетъ нѣсколькихъ часовъ. Оказывается, однако, что нѣтъ никакой необходимости подвергать растенія воздѣйствію раздражающей силы вплоть до начала видимой реакціи; для того, чтобы растеніе воспроизвело опредѣленную реакцію, необходимымъ оказывается лишь сравнительно краткій періодъ раздраженія. Если по истеченіи этого, сравнительно короткаго, промежутка времени растеніе снова помѣстить въ вертикальной плоскости или заставить его вращаться вокругъ горизонтальной оси клиностата, т. е. изъять дѣйствіе силы тяжести, черезъ нѣсколько времени всетаки обнаружатся признаки геотропическаго изгиба. Такимъ образомъ, „п о с л ѣ д ѣ й с т в і е“ геотропическаго раздраженія обнаруживается не только тогда, когда органъ, воспроизводя изгибъ, переходитъ за положеніе равновѣсія (стр. 731), но также и тогда, когда, задолго еще до появленія видимыхъ послѣдствій раздраженія, устраняется сама вызывающая его сила. Тотъ наименьшій промежутокъ времени, въ теченіе котораго растеніе должно быть подвергнуто воздѣйствію геотропическаго раздраженія, чтобы путемъ послѣдствія получился замѣтное невооруженному глазу <sup>31)</sup> искривленіе, носитъ название времени воспріятія (Präsentationszeit) геотропическаго раздраженія. Въ „нормальныхъ“ условіяхъ существованія промежутокъ этотъ равенъ для цвѣтоносныхъ побѣговъ пастушьей сумки (Carpella) двумъ минутамъ, для побѣговъ *Sisymbrium*, *Plantago* и подсѣмядольныхъ колѣнъ подсолнечника (*Helianthus*)—тремъ минутамъ, а у другихъ объектовъ (проростки *Phaseolus*, *Vicia*, *Cucurbita*, злаковъ) достигаетъ отъ четырехъ до двѣнадцати минутъ; рѣже мы встрѣчаемся съ болѣе крупными цифрами, до 20—25 минутъ, какъ, напримѣръ, въ подсѣмядольныхъ колѣнахъ люпина (*Lupinus albus*). Для наступленія реакціи въ большинствѣ случаевъ совершенно безразлично, дѣйствуетъ ли раздраженіе безъ перерыва вплоть до проявленія реакціи, или раздраженіе продолжается лишь въ теченіе того періода, который необходимъ для воспріятія: время реакціи остается неизмѣннымъ; иначе говоря, въ этихъ случаяхъ (есть и исключенія) при воздѣйствіи геотропическаго раздраженія въ теченіе „времени воспріятія“

<sup>31)</sup> Помощь микроскопа позволяетъ открыть изгибъ нѣсколько раньше, чѣмъ невооруженнымъ глазомъ; методъ этотъ, однако, несетъ съ собой много неудобствъ. Сравни Moisescu 1905. *Ber. Bot. Ges.* 23, 364. Polowzow 1909. *Unters. über Reizerscheinungen bei d. Pflanzen.* Jena. Maillefer 1910. *Bull. Soc. Vaudoise sc. nat.* 46, 235. Fitting 1913. *Handwörterbuch d. Naturw.* 8, 237.



оказывается уже вполне достигнутымъ возможный минимумъ „времени реакціи“<sup>32)</sup>.

Вполнѣ возможно предположеніе, что и при болѣе короткомъ періодѣ раздраженія, меньшемъ, чѣмъ „время воспріятія“ для данного объекта, на растеніи все-таки останется слѣдъ раздражающаго импульса, не приводящій лишь, быть можетъ, къ ясно замѣтному искривленію. И, дѣйствительно, есть данныя, подтверждающія это предположеніе; они основаны на изученіи прерывистыхъ раздраженій. Такое прерывистое раздраженіе органа можно вызвать простѣйшимъ путемъ, располагая его сначала въ горизонтальной плоскости, потомъ ставя его вертикально и повторяя эти перемѣщенія черезъ опредѣленные промежутки времени. Для той же цѣли можно примѣнить и клиностабъ. Устройство такого клиностаба было намѣчено прежде всего Дарвиномъ, а затѣмъ Фиттингомъ и Книпомъ<sup>33)</sup>. Эти аппараты позволяютъ устанавливать любыя соотношенія продолжительности времени раздраженія и времени покоя и допускаютъ также не только помѣщеніе объекта попеременно въ вертикальной и горизонтальной плоскостяхъ, но и комбинацію двухъ произвольныхъ положеній въ пространствѣ; къ возможности этой мы еще возвратимся ниже (стр. 741).

Такого же результата можно достигнуть и при помощи обыкновеннаго клиностаба, если расположить на немъ растеніе такъ, чтобы ось его составляла съ осью клиностаба уголъ въ  $45^\circ$ , а сама ось клиностаба была бы наклонена къ горизонтальной плоскости подъ тѣмъ же угломъ въ  $45^\circ$  (рис. 141). При вращеніи оси клиностаба растеніе будетъ описывать поверхность конуса и въ двухъ противоположныхъ положеніяхъ окажется то въ вертикальномъ, то въ горизонтальномъ положеніяхъ. Какую бы, приэтомъ, мы ни взяли скорость вращенія клиностаба вплоть до самой большой, если только не наступитъ отклоненій вслѣдствіе развитія центробѣжной силы, всегда удастся замѣтить появленіе геотропическихъ изгибовъ.

<sup>32)</sup> Bach 1907. Jahrb. wiss. Bot. 44, 57. Rutgers (1912, Rec. trav. bot. néer. 9, 63) отмѣчаетъ у овса укорачиваніе «времени реакціи», если раздраженіе длилось долѣ «времени воспріятія».

<sup>33)</sup> Fr. Darwin 1892. Annals Bot. 6. 245. Fitting 1903. Jahrb. wiss. Bot. 41, 221 и 331. Kniep 1910. Jahrb. wiss. Bot. 48, 1.



По Фиттингу, напримѣръ, они наступаютъ при скорости вращения, равной одному обороту въ секунду; въ его случаѣ каждое отдѣльное раздраженіе силой тяжести продолжалось лишь доли секунды. Можно ли, въ концѣ концовъ, прійти къ такимъ короткимъ промежуткамъ воздѣйствія силы тяжести на растеніе, чтобъ не получилось уже никакого эффекта, т. е. чтобы при суммированіи отдѣльныхъ раздраженій не было бы реакціи,—остается неустановленнымъ.

Тотъ фактъ, что, суммируя отдѣльныя раздраженія, не способныя сами по себѣ вызвать реакцію, удается получить геотропическій изгибъ, можетъ быть примѣненъ для провѣрки высказаннаго выше предположенія, что сила тяжести и центробѣжная сила для растенія неразличимы. И, дѣйствительно, Руттенъ-Пекельгарингъ<sup>34)</sup> показали, что раздраженія, получаемыя растеніемъ попеременно отъ силы тяжести и центробѣжной силы и неспособныя по своей мимолетности дать каждое въ отдѣльности ощутимый эффектъ, суммируясь, приводятъ къ типичной реакціи. Фактъ суммированія подобныхъ, лежащихъ ниже порога воспріятія раздраженій, можетъ быть понятъ лишь съ той точки зрѣнія, что каждое отдѣльное раздраженіе вызываетъ въ растеніи нѣкоторое измѣненіе живого субстрата, сохраняющееся извѣстный промежутокъ времени и упрочивающееся каждымъ слѣдующимъ привходящимъ раздраженіемъ. Представленіе это получаетъ существенную опору въ изслѣдованіяхъ Фиттинга надъ примѣненіями прерывистыхъ раздраженій. Оказывается, прежде всего, что если періоды раздраженія и покоя по своей продолжительности равны другъ другу, то для достиженія геотропическаго изгиба необходимо продолжать раздраженіе, пока сумма продолжительностей отдѣльныхъ періодовъ раздраженія не станетъ равна необходимому для даннаго объекта „времени воспріятія“. Если періоды покоя удлиннить по сравненію съ періодами раздраженія, доведя ихъ продолжительность до пятерной величины, мы будемъ имѣть все тѣ же результаты, и реакція осуществится по истеченіи того же промежутка времени, какъ и при постоянномъ раздраженіи. При этомъ никакого значенія не имѣетъ абсолютная величина каждаго отдѣльнаго періода раздраженія. Дальнѣйшее удлинненіе періодовъ покоя оказывается однако уже неосуществимымъ, такъ какъ одиночныя раздраженія начинаютъ понемногу теряться. Такія соотношенія наступаютъ, когда періодъ покоя въ двадцать разъ длиннѣе періода раздраженія (данныя Фиттинга); у другихъ объектовъ (опыты Зелинскаго)<sup>35)</sup> они должны быть еще длиннѣе (20—50 разъ). Но уже и до этого становится замѣтнымъ вліяніе черезчуръ длинныхъ періодовъ покоя, отражаясь на увеличеніи „времени воспріятія“; оно возрастаетъ, напримѣръ, до 12—15 минутъ (при 6—7 нормальныхъ), когда отношенія продолжительности раздраженія и покоя равны 1:11. Само собой понятно, что въ случаѣ такихъ длинныхъ періодовъ покоя необходимо должно замедлиться по-

<sup>34)</sup> Rutten-Pekelharig 1910. Rec. trav. bot. néerl. 7.

<sup>35)</sup> Zielinski 1911. Z. f. Bot. 3, 81.



явление изгиба, т. е. должно возрасти время реакции. — То „измѣненіе“, которое вызывается въ растительномъ организмѣ каждымъ отдѣльнымъ раздраженіемъ, получило названіе „возбужденія“. Возбужденіе это должно, очевидно, достигнуть извѣстной высоты, чтобы привести къ видимой реакціи организма на раздраженіе. Въ чемъ состоитъ возбужденіе, остается совершенно неизвѣстнымъ.

Наряду съ продолжительностью воздѣйствія силы тяжести на растеніе разсмотримъ и значеніе интенсивности этого фактора. Такъ какъ силу тяжести нельзя измѣнять по желанію, для опытовъ въ этой области необходимо воспользоваться центробѣжной силой; при помощи нея и были изучены зависимости между временемъ реакціи и воспріятія съ одной стороны и величиною вызывающей раздраженіе силы. Связь продолжительности времени воспріятія съ величиной раздраженія ярко выступаетъ въ цифрахъ, полученныхъ Руттенъ-Пекельгарингъ <sup>34)</sup> на проросткахъ овса (*Avena*):

Величина центробѣжной силы.	Время воспріятія въ секундахъ.	Время $\times$ силу.
46 g	7	322
24 "	12	287
4,84 "	60	290
0,76 "	415	315
0,25 "	1300	325
0,14 "	2230	312
0,08 "	3900	312
0,04 "	7800	312

Мы видимъ, такимъ образомъ, что время воспріятія обратно пропорціонально дѣйствующей силѣ; при небольшихъ величинахъ центробѣжной силы оно чрезвычайно велико и становится все короче и короче по мѣрѣ возрастанія интенсивности центробѣжной силы. Зависимость эта и получаетъ выраженіе въ томъ, что произведеніе изъ интенсивности раздраженія на время раздраженія является постоянной величиной. Иначе говоря, растеніе должно получить опредѣленную „сумму“ раздраженій, безразлично, при этомъ, будетъ ли эта сумма осуществлена путемъ высокой интенсивности въ теченіе короткаго времени или путемъ низкой интенсивности въ теченіе сравнительно долгаго промежутка времени. Законъ этотъ, въ примѣненіи своемъ ограниченный, безъ сомнѣнія, опредѣленными границами, носить названіе закона произведеній (*Produktgesetz*) или закона количества раздраженія; онъ былъ впервые формулированъ Блаувоомъ и Фрешелемъ для явленій фототропизма (сравни стр. 795); примѣнимость его къ интересующему насъ въ настоящую минуту геотропизму была доказана Пекельгарингъ; его можно было бы вывести, впрочемъ, уже изъ болѣе раннихъ наблюденій Баха <sup>32)</sup>.

Далеко не такъ просты соотношенія между величиною раздраженія и временемъ реакціи. Въ прилагаемой табличкѣ сведены вели-



чины, полученные Бахомъ для *Vicia Faba*; въ верхнемъ ряду помѣщены величины центробѣжной силы въ  $g$ , а въ нижнемъ — время реакціи въ минутахъ:

0.014	0.056	0.99	0.2	0.3	1.25	6—10	40—50	50—60	100—110
277	206	180	125	115	87	72.5	70.4	63	68.7

Съ возрастаніемъ центробѣжной силы, какъ мы видимъ, уменьшается время реакціи, но уменьшеніе это идетъ далеко не пропорціонально силѣ раздраженія, а значительно отстаетъ отъ нея. Такъ, напри- мѣръ, время реакціи, отвѣчающее раздраженію отъ силы тяжести, уже не можетъ быть сокращено сколько нибудь значительно повышеніемъ силы раздраженія въ 100 и болѣе разъ.—Ясно, такимъ образомъ, что при чрезчуръ длительномъ воздѣйствіи раздражителей законъ произведе- нія оказывается уже не приложимымъ. На причинахъ этого мы не станемъ здѣсь останавливаться<sup>36</sup>). Позднѣе мы укажемъ на возможное объясненіе этого факта и отмѣтимъ, что при значительномъ возрастаніи центробѣжной силы можетъ наступить даже и увеличеніе времени реакціи.

Съ ярко выраженными правильностями, характерными для закона количества раздраженія, придется намъ вновь повстрѣчаться, если мы обратимся къ изученію роли направленія, по которому дѣйствуетъ сила тяжести. Саксъ высказалъ впервые предположеніе, что сила тяжести или центробѣжная сила, направленная подъ прямымъ угломъ къ оси растительнаго органа, вызываетъ максимальный эффектъ и что всѣ остальные приложенныя подъ угломъ силы вызываютъ дѣйствіе, пропорціональное синусу угла приложенія. Этотъ, такъ называемый законъ синусовъ получилъ опытное подтвержденіе въ изслѣдованіяхъ Фиттинга<sup>33</sup>), заставлявшаго силу тяжести дѣйствовать на двѣ противоположныя стороны органа подъ равными или различными углами. При равномъ углѣ приложенія и равной продолжи- тельности дѣйствія такія единичныя и антагонистическія раздраженія взаимно уравниваются и погашаются нацѣло, при томъ условіи, конечно, что каждое такое раздраженіе не продолжается долѣе времени воспріятія<sup>35</sup>). При этомъ играетъ роль исключительно величина угла, образуемаго направленіемъ силы тяжести съ продольною осью органа и совершенно безразлично, куда направлено отверстіе этого угла, къ основанію органа, или къ его верхушкѣ. Но если при такомъ прерывистомъ раздраженіи время его не одинаково для обѣихъ сторонъ органа, неминуемо наступитъ изгибъ, направленный въ сторону болѣе длительного раздраженія.—Если комбинировать два неравныхъ угла, то, при одинаковой продолжительности раздраженій, получится изгибъ въ сторону того положенія раздражаемаго объекта, которое

<sup>36</sup>) Трендле пытался доказать примѣнимость закона количества раздраженія и къ времени реакціи (Tröndle. Jahrb. wiss. Bot. 43, 171). Сравни, однако, критическія замѣчанія Фиттинга (Fitting. Handw. 8, 231).



приближается болѣе всего къ прямому углу. Можно, однако, и въ этомъ случаѣ предупредить изгибъ, сдѣлавъ раздраженіе, получаемое подъ болѣе острымъ угломъ, болѣе продолжительнымъ; для этого необходимо привести къ одной величинѣ произведеніе изъ продолжительности раздраженія на синусъ угла, подъ которымъ воздѣйствуетъ въ каждомъ положеніи раздражающая сила. Отсюда нужно вывести прежде всего заключеніе, что и къ этому случаю, какъ мы и говорили выше, приложимъ законъ количества раздраженія; но, кромѣ этого, непосредственнымъ выводомъ изъ всѣхъ этихъ опытовъ является крайне важное положеніе, что дѣйствіе силы тяжести сводится къ явленіямъ давленія. Дѣйствительно, сама сила тяжести не можетъ быть измѣнена путемъ такого или иного расположенія реагирующаго на нее органа; измѣняется, въ пропорціональной зависимости синуса угла, лишь то давленіе, которое сила эта воспроизводитъ на внѣшнія очертанія органа <sup>37)</sup>.

Выше уже было указано, что законъ количества раздраженія приложимъ не ко всему процессу раздраженія, а лишь къ первымъ его стадіямъ. Физиологическая реакція, обозначаемая именемъ „возбужденія“, оказывается пропорціональной раздраженію лишь вначалѣ; позднѣе же эта правильная пропорціональная зависимость совершенно теряется. Это видно, между прочимъ, и изъ опытовъ надъ раздраженіемъ силой тяжести подъ различными углами къ горизонту <sup>38)</sup>. Если два стебля подвергнуть раздраженію силой тяжести въ теченіе промежутка времени, нѣсколько болѣе короткаго, чѣмъ время реакціи, расположивъ одинъ подъ прямымъ угломъ къ направленію силы тяжести, а другой по 45° къ нему, то, при пропорціональномъ количеству раздраженія возбужденіи, въ первомъ случаѣ нужно было бы ожидать несравненно болѣе рѣзкаго изгиба, чѣмъ во второмъ. На самомъ же дѣлѣ оба стебля воспроизводятъ почти одинаковые изгибы. Необходимо затѣмъ имѣть въ виду, что при раздраженіи, продолжительностью своею значительно превышающемъ время реакціи (если, конечно, чисто механическимъ путемъ препятствовать образованію изгиба), позднѣйшая величина изгиба вовсе не оказывается пропорціональной количеству привнесеннаго раздраженія. Возможенъ общій выводъ: раздраженіе можетъ расти безпредѣльно, между тѣмъ какъ величина реакціи заключена всегда въ извѣстныя границы. Расхожденіе это, быть можетъ, зависитъ отъ того, что въ организмѣ, наряду съ раздраженіемъ и реакціей на него, сравнительно быстро разворачивается рядъ встрѣчныхъ реакцій, стремящихся ослабить теченіе первичныхъ процессовъ. Напомнимъ, что выше мы говорили уже объ явленіяхъ автотропизма и связанныхъ съ нимъ

<sup>37)</sup> Воздѣйствіе силы тяжести или одной изъ слагающихъ силы тяжести, дѣйствующей по направленію продольной оси ортотропнаго растительнаго органа, играетъ, по всей вѣроятности, опредѣленную роль въ явленіяхъ раздраженія; поэтому законъ синусовъ и не можетъ имѣть непререкаемаго значенія. Сравни работу Riss. Jahrb. wiss. Bot. 1913.

<sup>38)</sup> Fitting 1905, цитировано въ сноскѣ 33.



процессахъ.—Прибавимъ еще, что, увеличивая количество раздраженія, можно получить, во всякомъ случаѣ при извѣстныхъ условіяхъ, геотропическій изгибъ органа, направленный въ противоположную обычному сторону<sup>39)</sup>. Такъ, напримѣръ, у корней бѣлаго дуба, въ особенности легко при удаленіи ихъ верхушки, наблюдаются подъ воздѣйствіемъ количествъ раздраженія, превышающихъ въ 1000 разъ нормальное количество, необходимое для воспріятія, уже не положительныя, а отрицательныя искривленія. Направленіе реакціи можетъ мѣняться въ теченіе самаго опыта: корень сначала реагируетъ положительно, а при дальнѣйшемъ раздраженіи становится уже отрицательно геотропичнымъ; въ случаѣ примѣненія весьма сильныхъ центробѣжныхъ импульсовъ стадія положительной реакціи можетъ выпасть цѣликомъ, и отвѣтомъ на раздраженіе получится одна отрицательная реакція. У не оперированныхъ корней избыточное увеличеніе раздраженія выражается въ замедленіи положительной реакціи на концѣ органа, между тѣмъ какъ болѣе взрослыя растущія части производятъ, опять-таки, характерныя отрицательныя изгибы.

Выше было указано, что для результатовъ геотропическаго раздраженія важна лишь величина угла, образуемаго направленіемъ силы тяжести съ продольной осью реагирующаго органа (конечно, наряду съ продолжительностью раздраженія), и что совершенно безразлично, куда смотреть отверстіе этого угла, къ основанію или верхушкѣ органа. Поэтому можно было бы ожидать, что корень или побѣгъ не будутъ производить геотропическихъ изгибовъ одинаково, какъ въ нормальномъ своемъ положеніи, такъ и въ обратномъ, т. е. тогда, когда они, поставленные вверхъ ногами, осью своею совпадаютъ съ направленіемъ силы тяжести. Непосредственные результаты такого опыта говорятъ, впрочемъ, противъ теоріи, такъ какъ поставленные вверхъ ногами корни обычно быстро начинаютъ изгибаться книзу, а соответственно перевернутые стебли — вверхъ. Эти реакціи, однако, являются слѣдствіемъ наличности небольшихъ, вызываемыхъ внутренними причинами искривленій, обусловливающихъ отклоненіе органа изъ положенія равновѣсія. Если механически воспрепятствовать воспроизведенію такихъ „автономныхъ“ изгибовъ поставленными „на голову“ органами и помѣстить ихъ затѣмъ на горизонтальную ось клинстата, мы уже не получимъ, въ качествѣ послѣдствія, никакихъ геотропическихъ изгибовъ. Тѣмъ не менѣе, между обоими положеніями покоя необходимо отмѣтить существенное различіе; въ нормальномъ положеніи органъ находится въ устойчивомъ состояніи покоя, въ обратномъ же — въ состояніи неустойчивомъ. Органъ, слегка выведенный изъ обратнаго нормального положенія, уже не возвращается къ нему, а переходитъ къ положенію нормальному. Однако, у насъ въ рукахъ есть способъ, при помощи котораго не трудно превратить положеніе устойчиваго равновѣсія въ неустойчивое и наоборотъ; для этого необходимо лишь измѣнить

<sup>39)</sup> Jost und Stoppel. 1912. Z. f. Bot. 4, 206.



точку прикрѣпленія къ субстрату даннаго растительнаго органа <sup>40</sup>). Возьмемъ, на примѣръ, отрѣзанные куски побѣговъ и укрѣпимъ ихъ въ горизонтальномъ положеніи за ихъ верхушки; реакція на геотропическое раздраженіе развивается совершенно точно также, какъ и у нормально, за основаніе, укрѣпленныхъ побѣговъ, — т. е. нижняя сторона ихъ начинаетъ разрастаться съ бѣльшею скоростью, чѣмъ верхняя. Результатъ же изгиба будетъ уже совершенно иной: кверху окажется поднятымъ уже основаніе стебля, достигающаго своего устойчиваго равновѣсія въ обратномъ нормальному положеніи (рис. 142).



Рис. 142. Два отрѣзанныхъ стеблевыхъ побѣга *Physostegia*, укрѣпленныхъ одинъ (справа) своимъ основаніемъ, а другой (слѣва) своей верхушкой въ влажномъ пескѣ въ горизонтальномъ положеніи. Побѣги воспроизвели геотропическіе изгибы. Нѣсколько уменьшено.

Изъ того факта, что геотропическіе изгибы получаютъ и у растений, расположенныхъ на косо ориентированной оси клиностата (стр. 738) необходимо вывести заключеніе, что и въ случаѣ вращенія растения вокругъ вполнѣ горизонтальной оси не исключается собственно процессъ воспріятія раздраженія, но становится лишь невозможнымъ опредѣленный на него отвѣтъ, благодаря равномерному со всѣхъ сторонъ воздѣйствію раздраженія. — Иначе говоря, клиностатъ ставитъ препятствіе не раздраженію, а лишь видимой на него реакціи <sup>41</sup>). До

<sup>40</sup>) Frank 1868. Beitr. zur Pflanzenphysiologie. Leipzig. Noll 1892. Ueber heterogene Induktion. Leipzig.

<sup>41</sup>) Для полнаго выполненія клиностатомъ его роли устранителя геотропическихъ изгибовъ безусловно необходимо совершенно равномерное вращеніе его механизма. Каждое периодически возвращающееся измѣненіе скорости вращенія можетъ привести къ появленію геотропическаго раздраженія путемъ суммированія (Hagreveld 1907. Rec.



изслѣдованій Фиттинга выводъ этотъ могъ быть обоснованъ исключительно на явленіяхъ, наблюдаемыхъ у узловъ соломинъ злаковъ. Какъ мы уже указывали, переведеніе ихъ въ горизонтальное положеніе вызываетъ не только ихъ искривленіе, но и появленіе новаго ихъ роста; если соломины злаковъ помѣстить на клиностагъ, также наблюдается разрастаніе узловъ <sup>42)</sup>, идущее уже совершенно равномерно со всѣхъ сторонъ.

Изъ всего сказаннаго можно съ значительной долей вѣроятности придти къ заключенію, что между воздѣйствіемъ силы тяжести на растительный органъ и реакціей на него со стороны геотропически изгибающагося органа долженъ располагаться длинный рядъ процессовъ, съ существомъ которыхъ мы еще почти совершенно незнакомы. Нѣтъ сомнѣнія, что сила тяжести, какъ таковая, вызываетъ въ растеніи чисто физическій процессъ; ея воздѣйствіе можетъ выражаться лишь въ явленіи давленія, вызываемымъ тѣмъ вѣсомъ, который пріобрѣтаетъ, благодаря силѣ тяжести, та или другая часть растенія или часть кѣтки; къ этому намъ придется въ ближайшемъ будущемъ вернуться (стр. 750). Непосредственнымъ слѣдствіемъ этого давленія является, по всей вѣроятности, какое то, ближе намъ неизвѣстное, чисто физическое измѣненіе протоплазмы, можетъ быть ея сжатіе. Наступленіе этой механической деформаци обусловлено, какъ можно предполагать, извѣстною продолжительностью воздѣйствія силы тяжести; весьма вѣроятно, что долженъ пройти извѣстный промежутокъ времени, пока воздѣйствіе силы тяжести сможетъ вызвать соотвѣтственное измѣненіе въ органѣ растенія. Вслѣдъ за этимъ первичнымъ, чисто физическимъ импульсомъ со стороны силы тяжести слѣдуетъ, при условіи достаточной интенсивности и продолжительности ея воздѣйствія <sup>43)</sup> и физиологическій процессъ, носящій названіе „возбужденія“. Наступленіе этого процесса позволяетъ намъ сказать, что растеніе „восприняло“ раздраженіе. Въ то время какъ физическая стадія процесса при исключеніи воспроизводящихъ ее причинъ, по всей вѣроятности, также скоро стирается и исчезаетъ, какъ и возникаетъ, стадія возбужденія оказывается уже болѣе стойкой; продолжительность ея въ 12—50 разъ больше, чѣмъ время раздраженія. Если, поэтому, въ теченіе періода покоя, слѣдующаго за раздраженіемъ, но раньше чѣмъ сойдетъ на нѣтъ состояніе возбужденія,

---

grav. bot. néerl. 3, 173). Точно также необходимо обращать вниманіе на тщательную установку оси клиностага въ горизонтальной плоскости, чтобы растеніе не получало раздраженій съ разныхъ сторонъ подъ различными углами. Само же растеніе можетъ быть расположено по отношенію къ строго горизонтальной оси клиностага подъ какимъ угодно угломъ (Fitting. 1903. Jahrb. wiss. Bot. 41, 221 и 331).

<sup>42)</sup> Eifving. 1884. Ofversigt Finska Wetensk. förhandlingar.

<sup>43)</sup> Вполнѣ мыслимо, что физическое измѣненіе плазмы, продолжающееся очень короткій промежутокъ времени, не приводитъ ни къ какимъ физиологическимъ послѣдствіямъ, иначе говоря, что существуетъ нѣкоторая минимальная продолжительность „времени воспріятія“. Непосредственно доказательствъ этого мы еще не имѣемъ (Fitting 1905, цитировано въ сноскѣ 41).



приложить къ органу новое раздраженіе такой же силы и продолжительности, какъ и прежнее, имъ будутъ вызваны конечно тѣ же самыя физическія измѣненія, а вызываемое имъ состояніе возбужденія наложится на уже существующее. Такимъ постепеннымъ суммированіемъ и можетъ быть достигнута, въ концѣ концовъ, та величина возбужденія, которой обуславливается воспроизведеніе двигательнаго процесса; мы говоримъ тогда, что возбужденіе достигло „порога“ реакціи и перешагнуло черезъ него.

Возбужденіе и реагированіе представляютъ собой два совершенно различныхъ процесса; это можно видѣть уже изъ того факта, что могутъ быть возбужденія, не выливающіяся въ форму реакціи <sup>44)</sup>. Еще ярче выступаетъ это различіе тогда, когда состояніе возбужденія и отвѣтъ на него въ видѣ движенія раздѣлены пространственно; въ этомъ случаѣ вся совокупность явленій осложняется еще новымъ процессомъ, именно проведеніемъ раздраженія. Еще Чарльзъ Дарвинъ <sup>45)</sup> на основаніи своихъ опытовъ, въ общихъ чертахъ совпадающихъ, впрочемъ, съ опытами Чизельскаго, пришелъ къ выводу, что мѣстомъ воспріянія раздраженія отъ силы тяжести является у корня его точка роста, расположенная въ нѣсколькихъ миллиметрахъ разстоянія отъ того мѣста, гдѣ воспроизводится самый геотропическій изгибъ. Если отрѣзать кончикъ корня, снявъ лишь одну верхушку въ 1 миллиметръ, то такой обезглавленный корень, положенный горизонтально, уже не воспроизводитъ геотропическихъ изгибовъ, хотя и продолжаетъ расти <sup>46)</sup>. Если же корень сначала положить горизонтально и лишь затѣмъ декапитировать, прежде чѣмъ онъ успѣетъ изогнуться, геотропическая реакція наступаетъ совершенно нормальнымъ порядкомъ.

Толкованіе, данное Дарвиномъ этому опыту вызвало оживленное обсужденіе <sup>47)</sup>, благодаря которому можно считать выясненнымъ, что опытъ Дарвина не представляетъ еще непререкаемаго доказательства въ пользу функционированія верхушки корня въ качествѣ воспринимающаго органа; оказывается, что пораненіе корня само по себѣ можетъ отозваться неблагоприятнымъ образомъ на способности растенія реагировать. Поэтому Чапекъ <sup>48)</sup> и попытался придти къ разрѣшенію вопроса путемъ новой постановки опыта, съ исключеніемъ необходимости наносить рану реагирующему органу. Противъ его чрезвычайно остроум-

<sup>44)</sup> По Чапеку, различіе между возбужденіемъ и реакціей заключается также и въ зависимости этихъ обоихъ процессовъ отъ внѣшнихъ агентовъ. Мы не будемъ разбираться въ соображеніяхъ этого автора, такъ какъ они оспариваются другими изслѣдователями. Сравни: Czapek 1898. Jahrb. wiss. Bot. 32, 175. Drabble and Lake 1903. Proc. R. Soc. (B). 176, 351. Grottian 1909. Beih. Bot. Cbl. 24, (1), 255.

<sup>45)</sup> Ch. Darwin. 1881. Bewegungsvermögen der Pflanze. Stuttgart. Дарвинъ. Способность растеній къ движенію.

<sup>46)</sup> Однако, такіе декапитированные корни реагируютъ на центробѣжную силу, большую *g.* Newcombe 1909. Beih. Bot. Cbl. 24(1), 183. Jost und Stoppel. 1912. Z. f. Bot. 4, 206.

<sup>47)</sup> Сравни Rothert 1894. Flora 78, 179.

<sup>48)</sup> Czapek 1895. Jahrb. wiss. Bot. 27, 269.



наго метода были выдвинуты, однако, многообразныя возраженія, сводящія значеніе опытовъ почти совершенно къ нулю; мы и не будемъ, поэтому, ихъ касаться, съ тѣмъ бѣльшимъ правомъ, что въ опытахъ Пикара мы имѣемъ иную опытную постановку, изящно и ясно освѣщающую сущность дѣла.

Исходя изъ опытовъ Ротерта надъ фототропическими раздраженіями (сравни стр. 787), Пикаръ примѣнялъ раздраженіе въ различныя стороны направленной центробѣжной силой къ различнымъ мѣстамъ растущей зоны корня. Постановка опыта была слѣдующая: корень укрѣплялся подъ угломъ въ  $45^\circ$  на оси быстро вращающагося центробѣжнаго аппарата, при этомъ такъ, чтобы верхушка корня на известномъ своемъ протяженіи находилась по одну сторону оси, а остальная, основная часть—по другую ея сторону. Изъ диаграммы на рис. 143 ясно, что верхушка и основаніе корня будутъ получать при этомъ вполне антагонистическія раздраженія. Раздражаемые такимъ путемъ корни изгибались въ опытахъ Габерландта и Госта<sup>49)</sup> всегда совершенно закономерно, а именно:

1) при длинѣ верхушки, заходившей за ось, въ  $1\frac{1}{2}$  или болѣе миллиметровъ,—такъ, какъ если бы геотропическое раздраженіе получала одна верхушка;

2) при длинѣ верхушки въ 1 миллиметръ или менѣе—такъ, какъ будто бы раздраженіе получала одна основная часть корня.

Опыты эти показываютъ, что кончикъ корня является, во всякомъ случаѣ, значительно болѣе чувствительнымъ къ силѣ тяжести, чѣмъ остальные, болѣе или менѣе удаленныя отъ верхушки, разрастающіяся зоны; несомнѣнъ, также, фактъ проведенія раздраженія отъ верхушки къ этимъ растущимъ участкамъ, такъ какъ изгибъ воспроизводится всегда на одномъ и томъ же мѣстѣ въ разстояніи 3—4 миллиметровъ отъ конца корня, безразлично, откуда получается директива его направленія—отъ верхушки корня или его основанія. Непосредственнымъ выводомъ изъ этихъ опытовъ является, вмѣстѣ съ тѣмъ, заключеніе, что раздраженіе силой тяжести воспринимается также и растущей зоной корня.

Это подтверждается также и опытами съ декапитированными корнями, дающими геотропическіе изгибы при воздѣйствіи на нихъ въ те-

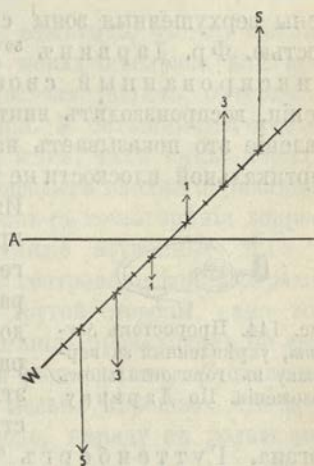


Рис. 143. А—ось центробѣжной машины. W—положеніе корня. На различныхъ разстояніяхъ отъ оси обозначены стрѣлками направленія и величины активной центробѣжной силы.

<sup>49)</sup> Haberlandt 1908. Jahrb. wiss. Bot. 45, 373. Jost. 1912. Z. f. Bot. 4, 161. Сравни также работу Dewers'a, появляющуюся въ ближайшемъ будущемъ въ Beih. Bot. Cbl.



ченіе нѣсколькихъ часовъ центробѣжныхъ силъ большихъ въ нѣсколько разъ, чѣмъ *g*. Корни эти реагируютъ тѣмъ медленнѣе, чѣмъ бѣльшая часть ихъ была удалена при срѣзываніи верхушки. Нужно думать, поэтому, что зона наибольшей чувствительности въ корнѣ располагается на его верхушкѣ, а отсюда, по направленію къ основанію его она быстро убываетъ. Гдѣ же собственно располагается мѣсто наивысшей чувствительности, въ корневомъ чехликѣ или меристемѣ корня, не можетъ быть еще установлено съ полной опредѣленностью.

Какъ у корневыхъ органовъ, и у стеблей проростковъ нѣкоторыхъ злаковъ, въ особенности изъ порядка *Panicaceae* легко могутъ быть отмѣчены верхушечныя зоны съ особенно рѣзко повышенной чувствительностью. Фр. Дарвинъ <sup>50)</sup> показалъ, что проростокъ сорго (*Sorghum*) фиксированный своей верхушкой въ горизонтальномъ положеніи, воспроизводитъ винтообразные изгибы, изображенные на рис. 144. Явленіе это показываетъ намъ, что при достиженіи растущей зоной стебля вертикальной плоскости не устраняется еще вызывающій изгибы импульсъ.



Рис. 144. Проростокъ *Sorghum*, укрѣпленный за верхушку въ горизонтальномъ положеніи. По Дарвину.

Изъ этого слѣдуетъ, что верхушечной зонѣ проростка свойственна гораздо болѣе высокая геотропическая чувствительность, чѣмъ зонѣ растущей и что между обѣими этими зонами долженъ осуществляться процессъ проведенія раздраженія. Не слѣдуетъ, однако, дѣлать изъ этихъ опытовъ вывода, что геотропическая чувствительность ограничивается одною верхушкою органа. Гуттенбергъ <sup>51)</sup> примѣнилъ методъ Пикара къ ряду проростковъ злаковъ и показалъ, во всякомъ случаѣ, на одномъ изъ нихъ, именно на проросткѣ злака *Setaria italica*, что изгибъ совершается зоною роста, воспріятіе же раздраженія совершается главнымъ образомъ верхушкою органа. У *Panicaceae*, къ которымъ относится, наряду съ *Sorghum*, и *Setaria*, проростокъ состоитъ изъ двухъ вполне рѣзко расчлененныхъ частей: изъ листа (сѣмядоли или колеоптиля) и располагающагося ниже стеблевого участка (эпикотила и гипокотила). У молодыхъ проростковъ геотропическіе изгибы воспроизводятся одинаково и гипокотилемъ (подсѣмядольнымъ колѣнкомъ) и сѣмядолей; позднѣе же, когда сѣмядоля достигнетъ полнаго развитія, способность къ двигательнымъ реакціямъ сохраняется лишь за гипокотилемъ. Примѣненіе аппарата Пикара показываетъ приэтомъ, что если ось вращенія проходитъ какъ разъ черезъ середину колеоптиля, его верхушечная и основная части даютъ импульсы одинаковой силы. Приэтомъ оказывается безразличной длина стеблевой части (гипокотила). Но чѣмъ длиннѣе эта часть, тѣмъ бѣльшія силы раздраженія дѣйствуютъ на нее. Опытъ этотъ показываетъ, такимъ образомъ, не только геотропическую

<sup>50)</sup> Fr. Darwin 1899. *Annals of Bot.* 13, 567.

<sup>51)</sup> Guttenberg 1911. *Jahrb. wiss. Bot.* 50, 289, сравни также Darwin 1908. *Wiesner Festschrift*. Wien.



нечувствительность гипокотыля<sup>52)</sup>, но и совершенно равномерное распределение чувствительности по всей длинѣ колеоптыля<sup>53)</sup>. Опыты, произведенные надъ другими злаками по тому же самому методу дали, однако, иные результаты. У овса (*Avena*), напримѣръ, чувствительность постепенно убываетъ съ верхушки стебля къ его основанію, какъ и у корня. На этотъ фактъ указывалъ еще Ротертъ<sup>54)</sup>, основывавшійся на наблюденіи начала геотропическаго изгиба въ верхушечной части органа. Эта часть стебля отличается у овса крайне малой скоростью роста и если явленіе изгиба обозначается здѣсь раньше, чѣмъ въ другихъ, болѣе быстро растущихъ зонахъ, ясно, что чувствительность ея должна быть сравнительно повышенной.

Подводя итоги сказанному, необходимо отмѣтить, что въ нѣкоторыхъ случаяхъ вполне доказанной является исключительная или преобладающая верхушечная геотропическая чувствительность, сочетанная съ явственнымъ проведеніемъ раздраженія. У большинства стеблей такой верхушечной чувствительности, однако, нѣтъ, такъ какъ нѣрѣдко и лишенные верхушки куски стеблей воспроизводятъ вполне нормальные геотропическіе изгибы. Весьма большой интересъ съ точки зрѣнія вопроса о верхушечномъ воспріятіи представляютъ также изученные Міе<sup>55)</sup> побѣги, у которыхъ вполне ясна зависимость геотропической раздражимости съ верхушечной ихъ частью, хотя, съ другой стороны, само воспріятіе раздраженія силой тяжести, безъ сомнѣнія, происходитъ не этою частью. У этихъ растений верхушка играетъ роль органа, обуславливающего вообще всю чувствительность органа. Весьма вѣроятно, что и въ корнѣ верхушка играетъ такую же общую роль, наряду съ ролью спеціально воспринимающаго аппарата.

Помимо явленій воспріятія раздраженія и реакціи на него мы встрѣтились и съ процессами проведенія раздраженія по тѣлу растенія. Въ чемъ собственно состоитъ оно, совершенно неизвѣстно. Ясно лишь то, что передается по тканямъ органа не само раздраженіе, а вызываемое имъ возбужденіе, т. е. опредѣленное физиологическое состояніе. Передача возбужденія совершается, вообще говоря, лишь по направленію къ базальнымъ частямъ органовъ<sup>56)</sup>. Изъ уста-

<sup>52)</sup> Нѣкоторые опыты надъ усиками даютъ намъ возможность, строго говоря, лишь къ слѣдующему заключенію: подсымядольное колѣно (гипокотиль) не является способнымъ реагировать на непосредственныя геотропическія раздраженія, а отвѣчаетъ лишь на раздраженія, переданныя изъ другихъ органовъ. Возможно, напримѣръ, что въ этомъ органѣ совершается воспріятіе раздраженія, но отсутствуютъ дальнѣйшія звенья процесса.

<sup>53)</sup> Проверка результатовъ, полученныхъ Гуттенбергомъ, предпринятая Dewers'омъ въ 1913 году (смотри сноску 49) не привела къ полному ихъ подтвержденію.

<sup>54)</sup> Rothert 1894. Beitr. Z. Biol. 7, 189.

<sup>55)</sup> Mische 1902. Jahrb. wiss. Bot. 37. 527.

<sup>56)</sup> Гуттенбергъ (цитировано въ сноску 51) указалъ на нѣкоторыя явленія, говорящія за проведеніе раздраженія и въ обратномъ направленіи. Дьюэрсъ (сноска 49), подтвердилъ эти указанія. Ближайшее изученіе направленія передачи раздраженій



новленного нами факта, что процессъ геотропическаго раздраженія слагается минимумъ изъ трехъ различныхъ частей, не слѣдуетъ, однако, выводить заключеніе, что онѣ строго отдѣлены другъ отъ друга во времени, т. е. что начало реакціи, напримѣръ, обусловливается полнымъ завершеніемъ воспріятія и проведенія раздраженія. Возможность частичной одновременности этихъ процессовъ ясна, напримѣръ, для воспріятія и реакціи изъ нижеслѣдующихъ опытныхъ данныхъ<sup>57)</sup>. Если органъ подвергать раздраженію въ безвоздушномъ пространствѣ, а реагировать заставлять его въ нормальныхъ условіяхъ, время воспріятія значительно удлиняется. Если же, наоборотъ, раздраженіе протекаетъ въ нормальныхъ условіяхъ, а реакція совершается въ безвоздушномъ пространствѣ, удлиненнымъ оказывается уже время реакціи. Если же весь процессъ цѣликомъ протекаетъ въ безвоздушномъ пространствѣ, замедленіе его не достигаетъ тѣхъ величинъ, которыхъ можно было бы ожидать, принимая, что реакція начинается осуществляться лишь послѣ истечения срока, потребнаго на воспріятіе. Такое же заключеніе необходимо сдѣлать и на основаніи данныхъ опытовъ съ прерывистымъ раздраженіемъ<sup>58)</sup>. Наступленіе реакціи одинаково отстоитъ отъ начала раздраженія, будемъ ли мы примѣнять постоянное или прерывистое раздраженіе, при условіи, чтобы промежутки между раздраженіями не были чересчуръ велики.

Перейдемъ теперь къ вопросу, съ какими послѣдствіями связано на первыхъ же порахъ воздѣйствіе на органъ силы тяжести и какимъ путемъ воздѣйствіе это выливается въ воспріятіе. Опыты Найта не оставляютъ никакого сомнѣнія, что сила тяжести воздѣйствуетъ на растенія лишь тѣмъ ускореніемъ массы, которое оно придаетъ всѣмъ вообще тѣламъ, иначе говоря вѣсомъ. вмѣстѣ съ тѣмъ, какъ мы видѣли, въ процессѣ играетъ роль не вѣсъ той части органа растенія, которая выдается надъ воспроизводящей изгибъ зоною: ее можно уравновѣсить, сдѣлать въ этомъ смыслѣ недѣятельной, но движеніе этимъ задержано не будетъ. Очевидно, что воздѣйствіе тяжести нужно искать гдѣ то внутри самаго растенія, скорѣе даже внутри каждой отдѣльной кѣтки. Но такъ какъ нерѣдко главная масса протоплазмы постоянно находится въ движеніи, воспринимать раздраженіе отъ силы тяжести можетъ, какъ указалъ Полль<sup>59)</sup>, лишь одинъ покоящійся пленчатый слой протоплазмы. Этотъ слой, по всей вѣроятности, воспринимаетъ неодинаковое на разныхъ сторонахъ кѣтки давленіе. Если принять, что все содержимое кѣтки съ ея вакуолью и двигающеюся плазмой обуславливаетъ извѣстное давленіе, то и при вертикальномъ положеніи кѣтки осуществилось бы боковое давленіе на пленчатый слой; вмѣстѣ съ тѣмъ,

еще даже и не начато. Трудно представить себѣ, какимъ образомъ могла бы одновременно происходить передача раздраженія въ обоихъ направленіяхъ—къ верхушкѣ и къ основанію, какъ этого хочетъ Дьюэрсъ.

<sup>57)</sup> Paal. 1911. Jahrb. wiss. Bot. 50, 1.

<sup>58)</sup> Fitting 1905. Jahrb. wiss. Bot. 41, 221 и 331.

<sup>59)</sup> No 11 1888. Arb. Würzburg 3, 532.



однако, объ противоположныя стѣнки должны были бы выдерживать совершенно одинаковое давленіе. Если же вывести клѣтку изъ вертикальнаго положенія, это тотчасъ же отзовется появленіемъ большаго давленія на опредѣленномъ участкѣ нижней стороны по сравненію съ противулежащимъ участкомъ верхней стороны клѣтки. Но, если, вмѣстѣ съ тѣмъ, вспомнить про то громадное давленіе, которое воспроизводится на постѣнную протоплазму со стороны осмотически сильнаго содержимаго клѣтки, станетъ весьма невѣроятнымъ, что незначительныя, сравнительно, измѣненія внутренняго давленія, наступающія при наклоненіи клѣтки, могли бы быть воспринимаемы клѣткой. Если, вмѣстѣ съ Ноллемъ <sup>60)</sup>, сдѣлать даже и самое скромное предположеніе, что тургорное давленіе равно лишь тремъ атмосферамъ, его можно выразить столбомъ воды въ 30 метровъ высотой, всею своею тяжестью давящимъ на пленчатый слой плазмы клѣтки во всякомъ пунктѣ ея и при всякомъ ея положеніи; если принять поперечникъ клѣтки равнымъ 0.1 милиметра, то при горизонтальномъ положеніи нижняя сторона должна была бы нести на себѣ давленіе лишь на 0.1 mm. водяного столба большее, чѣмъ верхняя; иначе говоря, растеніе должно было бы различить увеличеніе давленія съ 30000 на 3000.1 mm., причемъ при слабомъ наклоненіи клѣтки къ вертикали воспріятіе оказывалось бы обусловленнымъ еще меньшими различіями въ давленіи.

Въ послѣдніе годы выставлена для объясненія геотропическихъ явленій другая гипотеза, такъ называемая статолитная. Возникновеніемъ своимъ она обязана опять таки Ноллю <sup>60)</sup>. Ученый этотъ допускаетъ возможность присутствія въ протоплазмѣ, въ особенности въ ея пленчатомъ слоѣ, особыхъ субмикроскопическихъ структуръ, по функциямъ своимъ идентичнымъ статоцистамъ ракообразныхъ. Какъ извѣстно, у этихъ животныхъ воспріятіе силы тяжести совершается благодаря тяжелому тѣлу или „статолиту“, измѣняющему свое положеніе съ направленіемъ силы тяжести и воздѣйствующему, поэтому, на различныя участки небольшой полости, высланной нервными окончаніями, въ которой оно находится. Къ этому возрѣнію почти одновременно присоединились Немецъ и Габерландтъ <sup>61)</sup>. Оба они разсматриваютъ всю растительную клѣтку цѣликомъ какъ аналогъ статоцисты животныхъ. Нервнымъ окончаніямъ, по ихъ мнѣнію, соответствуетъ постѣнная протоплазма, а роль „статолитовъ“ выполняется легко подвижными, перемѣщающимися подъ воздѣйствіемъ силы тяжести крахмальными зернами.

И дѣйствительно, у многихъ растений попадаютъ легко передвигающіяся подъ вліяніемъ силы тяжести зернышки крахмала, давящія, поэтому, при вертикальномъ положеніи органа, на совершенно иныя мѣста пленчатого слоя, чѣмъ при косомъ или горизонтальномъ его положеніи; они нерѣдки, на примѣръ, въ клѣткахъ крахмальнаго влагалища стеблей, а въ корняхъ—у центрально расположенныхъ клѣтокъ чехлика;

<sup>60)</sup> Noll 1902. Ber. Bot. Ges. 20, 403.

<sup>61)</sup> N e m e c 1900. Ber. Bot. Ges. 18, 241. H a b e r l a n d t 1900. Ber. Bot. Ges. 18, 261.



на рис. 145 изображено распределение этого крахмала в клетках верхушки съядоли злака. Клетки, обладающія такимъ подвижнымъ крахмаломъ, считаются указанными авторами органами воспріятія раздраженія, вызываемаго силой тяжести. Гипотеза эта благопріятно отличается прежде всего тѣмъ, что фактическая область, въ которой она манипулируетъ, вполне доступна микроскопическому наблюденію; она вызвала уже цѣлый рядъ крайне любопытныхъ изслѣдованій, такъ что ей нельзя ни въ какомъ случаѣ отказать въ значительномъ эвристическомъ значеніи. Впрочемъ обоснованной ее, однако, нельзя считать. Изслѣдователи, склоняющіеся къ анатомическимъ работамъ, приняли ее вполне сочувственно, стараясь устранить добавочными гипотезами тѣ трудности, которыя встрѣтились на ея пути. Они указываютъ особенно настойчиво на то, что статолитный подвижной крахмалъ встрѣчается у всѣхъ безъ исключенія высшихъ растений, что зернышки его присутствуютъ въ чехликѣ корня



Рис. 145. Верхушка съядоли *Panicum mitisecum*. По Немецу.

и крахмальномъ влагалищѣ даже и такихъ растений, у которыхъ въ другихъ органахъ никогда не отлагается крахмала. И наоборотъ, въ тѣхъ органахъ, которые не обладаютъ геотропической чувствительностью, они или вовсе не находятъ крахмала, или, если крахмалъ тамъ и оказывается, то зерна его не передвигаются при пространственномъ измѣненіи положенія клетки. Однако, есть не мало геотропически чувствительныхъ органовъ безъ всякаго крахмала [грибныя гифы, корневые волоски<sup>62</sup>], или безъ подвижнаго крахмала (*Caulerpa*). Въ этихъ случаяхъ роль статолитовъ приписывается инымъ конкретнымъ или гипотетическимъ тѣламъ, — или же эта функція приписывается и неподвижнымъ зернышкамъ крахмала. И на самомъ дѣлѣ каждое крахмальное зерно, включенное въ чувствительный слой протоплазмы, должно вызывать процессъ воспріятія уже безъ всякаго перемѣщенія. Считать ли такіе аппараты редуцированными или рудиментарными по сравненію съ настоящими статоцистами съ ихъ подвижнымъ крахмаломъ и высокой функціональной приспособленностью, является, въ сущности, дѣломъ личного вкуса и вѣры.

Если стать на болѣе фізіологическую почву, придется отнестись къ гипотезѣ растительныхъ статоциствъ уже гораздо болѣе скептически. Отмѣтимъ, прежде всего, что гипотеза эта въ своей первоначальной формѣ<sup>61</sup>) несомнѣнно не согласуется съ цѣлымъ рядомъ данныхъ фізіологическихъ опытовъ. Путемъ опытовъ надъ вращеніемъ органовъ на оси клиностата, а въ особенности при помощи прерывистаго раздраженія удалось показать, что геотропическій изгибъ осу-

<sup>62</sup>) Knoll 1909. Sitzungsber. Wien. Akad. 118, I, 576. Bischoff 1912. Beih. Bot. Cbl. 28, (1), 94.



ществляется и въ томъ случаѣ, когда не было никакого односторонняго скопленія крахмальныхъ зернышекъ. Позднѣе, впрочемъ, Габерландтъ уже пересталъ считать такое одностороннее скопленіе крахмала необходимымъ для возникновенія процесса воспріятія, приписывая главное значеніе одностороннему давленію крахмальныхъ зернышекъ; нетрудно замѣтить, однако, что теорія Габерландта заняла, вмѣстѣ съ тѣмъ, такую позицію, которая является уже недоступной съ экспериментальной стороны. Едва ли можно это отнести къ положительнымъ ея сторонамъ, такъ какъ наряду съ этимъ, теорія стала и недоказуемой. Были попытки привести доказательства тому, что одностороннее давленіе, предполагаемое теоріей, дѣйствительно вызывается крахмальными зёрнами, а не другими какими либо включеніями клѣтки. Однако, всѣ приемы, служившіе цѣлямъ удаленія крахмала (напримѣръ, повышение температуры или, наоборотъ, ея пониженіе) грѣшатъ тѣмъ, что они могутъ непосредственно воздѣйствовать на раздражимость растенія.

Мы ограничимся, поэтому, лишь этими общими замѣчаніями, не входя въ разсмотрѣніе того потока литературы <sup>63)</sup>, который былъ вызванъ появленіемъ гипотезы Габерландта и Немеца.

Передвиженіе крахмальныхъ зеренъ не является единственнымъ измѣненіемъ, констатируемымъ въ геотропически чувствительномъ органѣ. Такъ, напримѣръ, Немецъ <sup>64)</sup> показалъ, что въ протоплазмѣ геотропически раздраженныхъ органовъ наблюдаются совершенно своеобразныя перегруппировки. Явленія эти, по всей вѣроятности, уже не являются непосредственно связанными съ дѣйствіемъ силы тяжести. Весьма вѣроятно, что причиной перегруппировокъ массъ протоплазмы является перемѣщеніе крахмальныхъ зеренъ. На ряду съ гистологическими изслѣдованіями необходимо отмѣтить и нѣсколько любопытныхъ химическихъ данныхъ, касающихся этой области. Такъ, напримѣръ, Г. Краусъ <sup>65)</sup> показалъ, что у горизонтально положеннаго побѣга на нижней сторонѣ вначалѣ возрастаетъ содержаніе сахара, кислотность же замѣтно убываетъ. Позднѣе, однако, и сахаристость и кислотность одинаково начинаютъ убывать. Сравнительно недавно Чапекъ <sup>66)</sup> попытался доказать, что въ геотропически раздраженныхъ кончикахъ корня накапливается какое то производное фенола (принятая Чапекомъ идентификація его съ гомогентизиновой кислотой не отвѣчаетъ, по Шульце <sup>67)</sup>, дѣйствитель-

<sup>63)</sup> Сводку доказательствъ, говорящихъ въ пользу статолитной теоріи, смотри у Haberlandt 1909. Phys. Anatomie, 4. Aufl. Укажемъ также: Bach 1907. Jahrb. wiss. Bot. 44, 57. Bischoff, цитировано въ сноскѣ 62. Fitting 1905. Jahrb. wiss. Bot. 41, 221 и 331; 1913, Handw. f. Naturw. 8, 264. Jost 1902. Biol. Cbl. 22, 161; Z. f. Bot. 4, 161. Knoll 1909, цитировано въ сноскѣ 62. Zielinski 1911. Z. f. Bot. 3, 81. Block 1912. Beih. Bot. Cbl. 29, (1) 422. Heilbronn 1912. Ber. Bot. Ges. 30, 142. Dewers, цитировано въ сноскѣ 56.

<sup>64)</sup> Немец 1901. Jahrb. wiss. Bot. 36, 80; сравни также Georgewitch 1907. Beih. Bot. Cbl. 22, I, 1.

<sup>65)</sup> G. Kraus 1880, 1884. Abh. Naturf. Ges. Halle 15, 1; 16, 1.



ности). Накопление этого вещества, по мнению автора, обуславливается темъ, что идущее при нормальныхъ условияхъ энзиматическое разрушение задерживается, благодаря образованию антиэнзима. Фактъ этотъ далеко не можетъ считаться прочно установленнымъ, какъ таковой<sup>68)</sup>, а истолкование его встрѣчается съ рядомъ весьма существенныхъ трудностей. Накопление этого вещества происходитъ и въ случаѣ фототропическихъ и гидротропическихъ раздраженій; ясно, поэтому, что оно не можетъ имѣть никакихъ непосредственныхъ отношеній къ воспріятію раздраженія отъ силы тяжести. Его нельзя связать также и съ воспроизведеніемъ изгиба, такъ какъ вещество это накапливается преимущественно въ кончикѣ органа, остающемся неизогнутымъ<sup>69)</sup>.

## ГЛАВА XXXIV.

### Геотропизмъ II.

До сихъ поръ мы имѣли въ виду исключительно лишь такіе растительные органы, у которыхъ, какъ, напримѣръ, у осевого корня или главной оси стеблевого побѣга, положеніе равновѣсія совпадаетъ съ вертикальной плоскостью; переведенные въ какое либо иное положеніе, они возвращаются къ вертикали путемъ геотропическихъ изгибовъ растущихъ частей. Такіе органы носятъ названіе ортотропныхъ (параллелотропныхъ); имъ свойственны двѣ формы геотропизма, положительнаго и отрицательнаго. Но достаточно уже бѣлаго взгляда на растительный міръ, чтобы отмѣтить длинный рядъ растительныхъ органовъ, находящихся въ равновѣсіи не въ вертикальномъ, а въ иныхъ положеніяхъ; всѣ эти органы, будутъ ли они направлены косо вверхъ или косо внизъ, или, наконецъ, расположены горизонтально, получаютъ названіе плагіотропныхъ. Вполнѣ возможенъ случай превращенія ортотропнаго органа, подъ воздѣйствіемъ на него помимо силы тяжести еще и другой направляющей силы, въ плагіотропный, на подобіе того, какъ при одновременномъ приложеніи къ какой-либо массѣ двухъ силъ, дѣйствующихъ въ различныхъ направленіяхъ, импульсъ ихъ выливается въ движеніи по направленію, легко опредѣляемому на основаніи извѣстнаго положенія о „параллелограммѣ силъ“.

Такой плагіотропіей мы займемся лишь позднѣе, теперь же ограничимся знакомствомъ съ тѣми органами, которые являются плагіо-

<sup>66)</sup> Czapek 1898. Jahrb. wiss. Bot. 32, 175; 1906. Jahrb. wiss. Bot. 43. 361.

<sup>67)</sup> Schulze 1907. Ztschr. f. physiol. Chemie 50, 508.

<sup>68)</sup> Grottian, цитировано въ сноскѣ 44.

<sup>69)</sup> Смотри также такіе же безплодные попытки изслѣдовать химическія измѣненія въ раздраженныхъ силой тяжести органахъ у Grafe und Linsbaur 1909/10 Sitzungsber. Wien. Akad. 118, (I) 307; 119, (I) 827.



тропными при воздѣйствіи на нихъ исключительно лишь одной силы тяжести.

Какъ характерный примѣръ такого органа выберемъ горизонтально разрастающееся подземное корневище, великолѣпно выраженное, на примѣръ, у *Heleocharis palustris*. Уже то обстоятельство, что корневища эти разрастаются на нѣкоторой глубинѣ подъ поверхностью почвы, указываетъ на неучастность къ ориентировкѣ ихъ того фактора, который нерѣдко оказывается опредѣляющимъ въ рядѣ разнообразныхъ ориентировочныхъ движеній, именно свѣта (глава XXXV).

Другіе ориентировочные импульсы (глава XXXVI) также исключены и, поэтому, остается лишь одинъ—сила тяжести; мы должны, поэтому, уже а priori предположить, что горизонтальный ростъ органа связанъ съ особою формою геотропизма.

Правильность такого предположенія была подтверждена опытами Эльфинга <sup>1)</sup>. Этотъ изслѣдователь пересаживалъ подземные стеблевые побѣги *Heleocharis* въ наполненный рыхлой землей сосудъ со стеклянною боковою стѣнкой, чрезъ которую онъ и могъ легко слѣдить за направлениемъ весьма энергичнаго прироста этого корневища. Если оно было посажено въ естественномъ горизонтальномъ положеніи, приростъ шелъ въ видѣ прямолинейнаго продолженія стараго куска; если же конецъ корневища смотрѣлъ косо вверхъ или внизъ, то при разрастаніи получался всегда изгибъ, рѣзкимъ колѣномъ переводившій ось нарастающаго органа опять таки въ горизонтальное положеніе. Если же при посадкѣ корневище оказывалось повернутымъ вокругъ своей оси, такъ что къверху приходилась прежняя боковая или нижняя сторона, реакціи не получалось; корневище продолжало разрастаться въ горизонтальномъ направленіи, не производя ни изгибовъ, ни скручиваній. Непосредственнымъ выводомъ изъ этихъ опытовъ должно быть заключеніе, что корневища *Heleocharis* ориентируются не въ направленіи силы тяжести, какъ ортотропные органы, а перпендикулярно къ нему. Въмѣстѣ съ тѣмъ не существуетъ и различія между сторонами корневища: оно вполне однообразно построено по всѣмъ радіусамъ. Тѣ же соотношенія доказаны и для корневищъ *Scirpus* и *Sparganium* <sup>1)</sup>, а также *Adoxa* и *Circaea* <sup>2)</sup>; едва ли можно сомнѣваться, что большая часть <sup>3)</sup> разрастающихся въ почвѣ по горизонтальному направленію побѣговъ обладаетъ тѣми же свойствами (напр., корневища *Paris*, *Anemone nemorosa* и др.), нѣкоторые изъ нихъ представляютъ собою главныя оси растенія (напр., у *Paris* и *Adoxa*); другіе развиваются

<sup>1)</sup> Elfving 1880. Arb. Würzburg. 2, 489.

<sup>2)</sup> Goebel 1880. Bot. Ztg. 38, 790.

<sup>3)</sup> Далеко не всѣ корневища обладаютъ геотропичностью. По Гейнрихеру (Heinricher 1901. Jahrb. wiss. Bot. 36, 703) побѣгъ *Tozzia* во все время своей подземной жизни не является сколько-нибудь геотропически чувствительнымъ и лишь основной побѣгъ этого растенія оказывается отрицательно геотропичнымъ и ортотропнымъ; остаются, однако, повидимому не изслѣдованными тѣ соотношенія, благодаря которымъ корневище *Tozzia* сохраняетъ свое подземное положеніе.



въ качествѣ боковыхъ побѣговъ. Общимъ же свойствомъ всѣхъ боковыхъ осей растенія является тотъ особый видъ геотропизма, который мы называемъ именемъ плагіогеотропизма или діагеотропизма.

Наличность его ярко выступаетъ, напримѣръ, на боковыхъ корняхъ первого порядка, отходящихъ отъ строго отротропнаго, положительно геотропичнаго осевого корня всегда подъ извѣстнымъ угломъ. Этотъ уголъ обычно отклоняется отъ прямого, такъ какъ боковые корни

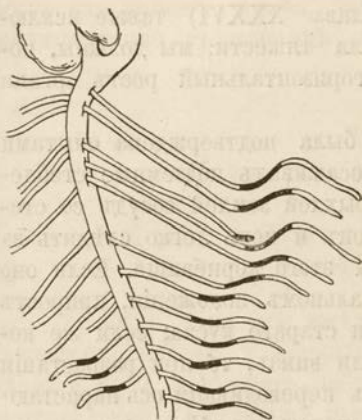


Рис. 146. *Vicia faba*. Осевого корень съ боковыми развѣтвленіями, разившіяся въ землѣ за стекломъ; сначала разрастаніе шло въ нормальномъ положеніи, затѣмъ органъ былъ поставленъ кверху ногами и, наконецъ, опять въ нормальномъ положеніи. Приростъ корней въ перевернутомъ положеніи изображенъ чернымъ.

По Саксу <sup>4)</sup>.

Боковые корни, какъ и главные, построены строго радіально и ихъ можно по желанію вращать вокругъ ихъ оси, не вызывая этимъ никакой реакціи, если только они находятся въ нормальномъ по отношенію къ направленію силы тяжести положеніи. Всякое же выведеніе кверху или книзу изъ специфическаго для нихъ „углового отклоненія“ тотчасъ же вызываетъ искривленіе, приводящее къ возврату корня въ прежнее положеніе. Чапеку <sup>5)</sup> удалось показать, что, если расположить боковые корешки въ вертикальной плоскости верхушкой кверху или книзу, не получится никакой геотропической реакціи. Но если хотя бы немного отклонить корешокъ изъ этого положенія равновѣсія, онъ уже не возвращается въ вертикальную плоскость, а воспроизводитъ геотропическій изгибъ кверху или книзу, заканчивающійся съ достиже-

отходить все-таки нѣсколько косо книзу, и величина его не является вполне постоянной. Саксъ <sup>4)</sup> показалъ, однако, чрезвычайно простымъ опытомъ, что направленіе боковыхъ корешковъ обусловлено дѣйствіемъ силы тяжести: онъ перевернулъ все растеніе вверхъ ногами, на 180°; уже черезъ сравнительно небольшой промежутокъ времени имъ былъ отмѣченъ приростъ боковыхъ корешковъ подъ тѣмъ же, какъ и прежде, угломъ по отношенію къ направленію силы тяжести, но подъ совершенно инымъ угломъ по отношенію къ главному корню; при возвращеніи корня въ прежнее положеніе боковые корни вновь стали разрастаться въ своемъ прежнемъ нормальномъ направленіи. Рис. 146 иллюстрируетъ опытъ Сакса; зачернены тѣ участки корней, которые образовались во время обратнаго положенія корневой системы.

<sup>4)</sup> Sachs 1874. Arb. Würzburg. I, 584.

<sup>5)</sup> Czapek 1895. Sitzungsber. Wien. 104. 1197.



нѣмъ нормальнаго углового отклоненія. Такимъ образомъ, устойчивымъ положеніемъ равновѣсія является лишь совпадающее съ этимъ нормальнымъ отклоненіемъ, оба же остальныхъ должны считаться неустойчивыми. Корневища вполне аналогичны боковымъ корнямъ по отношенію къ положеніямъ неустойчиваго равновѣсія; они отличаются отъ послѣднихъ лишь своимъ положеніемъ устойчиваго равновѣсія; у боковыхъ корней оно направлено косо внизъ, а у корневищъ — вполне горизонтально. Можно было бы думать по аналогіи, что у боковыхъ органовъ наземныхъ осей, вродѣ многихъ цвѣтовъ и развѣтвленій деревьевъ положеніе устойчиваго равновѣсія совпадаетъ съ косо вверхъ ориентированной плоскостью. И, дѣйствительно, многія вѣтви древесныхъ растений стремятся вернуться къ своему обычному косому направленію, если ихъ вывести изъ него по направленію книзу или къверху; къ этимъ движеніямъ намъ придется, впрочемъ, вернуться и констатировать, что они представляютъ уже, по всей вѣроятности, не чисто геотропическія явленія.

У ортотропныхъ растительныхъ органовъ, какъ намъ уже и приходилось видѣть, положеніе устойчиваго равновѣсія является вполне постояннымъ, совпадая всегда и вездѣ съ отвѣсною линіей; у плагіотропныхъ же органовъ это положеніе равновѣсія оказывается измѣнчивымъ не только отъ органа къ органу, но даже и у одного и того же органа. На одномъ и томъ же растительномъ индивиду могутъ встрѣтиться весьма существенныя различія въ этомъ отношеніи, сводимыя къ различнымъ внѣшнимъ и внутреннимъ причинамъ. Изъ внутреннихъ причинъ мы знаемъ главнымъ образомъ двѣ, нерѣдко почти неотдѣлимыхъ другъ отъ друга; къ первой группѣ относятся тѣ, которыя связаны съ тою или иной стадіей развитія растенія, съ тѣмъ, что называется „зрѣлостію“ организма, а ко второй — рядъ причинъ, обусловленныхъ соотношеніемъ частей организма другъ къ другу и къ цѣлому (такъ называемыя корреляціи). Если, напримѣръ, изучить направленіе боковыхъ корней въ корневой системѣ фасоли (*Phaseolus*), развившейся во вполне равномерно увлажненной почвѣ, окажется, что они, если итти сверху книзу, образуютъ съ главнымъ корнемъ слѣдующіе углы:

130° 80° 80° 90° 90° 65° 75° 75° 40°.

Если не обращать вниманія на чисто индивидуальныя отклоненія отдѣльныхъ корней, легко замѣтить правильное уменьшеніе угла отклоненія по мѣрѣ приближенія къ верхушкѣ главнаго корня. Еще рѣзче выражены отличія эти у разныхъ боковыхъ корней въ тѣхъ случаяхъ, когда одинъ и тотъ же органъ мѣняетъ съ теченіемъ времени родъ своей реакціи. Присмотримся, напримѣръ, къ процессу образованія горизонтальныхъ корневищъ; отличнымъ примѣромъ можетъ послужить намъ *Adoxa*. У молодого растенія надъ сѣмядолями развивается ортотропный стебелекъ, выбивающійся на свѣтъ благодаря при-



сущему ему отрицательному геотропизму; позднѣе же верхушка его загибается книзу и зарывается въ землю; при этомъ обнаруживается радикальное измѣненіе геотропическаго настроенія побѣга, реагирующаго уже какъ плагіотропный боковой корешокъ или какъ ортотропный, но уже положительно геотропичный органъ. Зарывшись на извѣстную глубину въ почву, корневище принимаетъ уже горизонтальное направленіе и стойко сохраняетъ его, пока на немъ образуются одни низовые листья; но какъ только начнутъ формироваться зачатки зеленыхъ листьевъ и боковыхъ цвѣточныхъ побѣговъ, побѣгъ тотчасъ же становится отрицательно геотропичнымъ и пробивается на поверхность земли. Позднѣе верхушка корневища вновь вырастаетъ вертикально внизъ въ землю, растетъ подъ землею горизонтально и вновь выходитъ къверху. Эти колебанія между положительнымъ и отрицательнымъ геотропизмомъ съ промежуточнымъ плагіотропнымъ положеніемъ тѣсно связаны съ фазами развитія растенія; вмѣстѣ съ тѣмъ, какъ мы еще увидимъ, на нихъ отзываются отчасти и различные внѣшніе факторы. У вороньяго глаза (*Paris*) главная ось вначалѣ также является ортотропной, но, сдѣлавшись плагіотропной (горизонтальной), она уже стойко удерживаетъ, при равныхъ внѣшнихъ условіяхъ, свое новое положеніе. У громаднаго большинства корневищъ наземный цвѣтоносный побѣгъ отходить, однако, не въ видѣ бокового развѣтвленія отъ главной оси, какъ у *Адоха* или *Paris*, а представляетъ собой непосредственное продолженіе главной оси, пробивающееся наверхъ и становящееся ортотропнымъ, между тѣмъ какъ одна изъ боковыхъ его почекъ продолжаетъ разрастаться въ горизонтальномъ направленіи, становясь продолженіемъ собственно корневища. Подобныя соотношенія свойственны, напримѣръ, *Heleocharis*, *Scirpus*, *Anemone nemorosa* и многимъ другимъ растеніямъ. У всѣхъ нихъ главная ось разрастается въ теченіе нѣсколькихъ лѣтъ, пока не достигнетъ „цвѣточной зрѣлости“, въ горизонтальномъ направленіи; на первыхъ же шагахъ развитія проростка эта ось у всѣхъ нихъ была отчетливо ортотропной. Иначе говоря, первая смѣна ортотропности побѣга на плагіотропность происходитъ подъ влияніемъ какихъ то, ближе намъ неизвѣстныхъ причинъ, тѣ же періодически повторяющіяся разъ въ годъ или даже чаще (*Heleocharis*) смѣны плагіотропности на ортотропность оказываются уже явственно связанными съ измѣненіями въ морфологическомъ и физиологическомъ соотношеніяхъ подготавливающагося къ цвѣтенію побѣга.

Подобныя же измѣненія въ способности реагировать, связанныя съ фазами развитія органовъ, обычны для частей цвѣтка <sup>6)</sup>). Такъ, напримѣръ, цвѣточная почка *Agapanthus* отрицательно геотропична, готовый цвѣтокъ горизонтально плагіогеотропиченъ, а плодъ уже положительно геотропиченъ. Укажемъ также на цвѣтокъ мака; цвѣточные почки

<sup>6)</sup> Voechting 1882. Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn.



этого растенія воспроизводятъ положительно геотропическіе изгибы, выравниваемые позднѣе отрицательнымъ геотропизмомъ <sup>7)</sup>.

Въ полную противоположность тѣмъ постояннымъ направленіямъ реагированія, которыя присущи ортотропнымъ органамъ, намъ приходится, такимъ образомъ, встрѣчаться здѣсь съ типичной измѣнчивостью, напоминающей различное, смотря по „настроенію“, реагированіе вышаго животнаго. Поэтому и въ растительной физиологіи говорятъ о „настроеніи“ органа и о перемѣнѣ его „настроенія“. Конечно, съ этимъ терминомъ нѣсколько не связывается представленіе о какихъ-либо психическихъ процессахъ у растеній; его не нужно понимать и въ томъ смыслѣ, что будто бы въ обозначенныхъ имъ процессахъ нельзя отмѣтить какой-либо правильной закономерности. Слову „настроеніе“ приданъ здѣсь нѣсколько болѣе распространенный смыслъ, какъ перѣдко бываетъ, когда для обозначенія новыхъ понятій примѣняются старыя обозначенія <sup>8)</sup>.

Къ сожалѣнію, до сихъ поръ еще ни разу не удалось установить съ полной отчетливостью, съ какимъ звеномъ процесса раздраженія бываетъ связано измѣненіе, выражающееся въ перемѣнѣ „настроенія“ органа <sup>9)</sup>; остается совершенно неизвѣстнымъ, отражается ли оно на актѣ воспріятія или связано съ реакціей, или же, наконецъ, интимно сочетано съ обоими этими процессами.

Перейдемъ теперь къ такимъ случаямъ, въ которыхъ плагіотропность оказывается явственно связанной съ коррелятивными соотношеніями органовъ.

Въ чрезвычайно характерной формѣ выступаетъ воздѣйствіе главной оси на направленіе боковыхъ органовъ въ томъ случаѣ, когда удаляется верхушка главнаго корня или стебля. Давнымъ давно извѣстно, что, напримѣръ, у ели послѣ удаленія верхушки ствола начинаютъ подниматься кверху до тѣхъ поръ плагіотропныя боковыя вѣтви ближайшей къ мѣсту срѣза мутовки; наиболѣе сильная изъ нихъ становится вполне ортотропной и замѣняетъ собой главную ось. Такой же опытъ былъ продѣланъ Саксомъ съ полнымъ успѣхомъ и на корневой системѣ. Какъ и въ случаяхъ другихъ корреляцій, и здѣсь измѣненіе въ расположеніи боковыхъ органовъ намѣчается не только послѣ полного удаленія, но уже и въ связи съ затрудненностью въ функціо-

<sup>7)</sup> Взглядъ Визнера (Wiesner 1902. Sitzungsber. Wien. III. 733), что пониженіе дѣточной почки мака вызывается своеобразнымъ «изгибомъ» подъ вліяніемъ груза», не кажется намъ достаточно обоснованнымъ. Визнеръ не представилъ доказательствъ неправильности представленія Фѣхтинга, приведеннаго выше; данныя Портейма (Portheim 1904. Sitzungsber. Wien. III. 619) также не могутъ считаться безусловнымъ подтвержденіемъ взгляда Визнера.

<sup>8)</sup> Можетъ быть, было бы правильнѣе говорить вмѣстѣ съ Фиттингомъ (Fitting, Handw. d. Naturw. 8. 276) о переключеніи геотропизма (Umschaltung), чѣмъ о перемѣнѣ настроенія (Umstimmung).

<sup>9)</sup> Сравни: Noll 1896. Das Sinnesleben der Pflanzen. Ber. Sanckenberg. Ges. Frankfurt. Pfeffer 1893. Die Reizbarkeit der Pflanzen. (Verhandl. Ges. d. Naturf.) Czapek 1898. Jahrb. wiss. Bot. 32, 175.



нированіи главной оси. Такъ, напримѣръ, главная ось оказывается замѣщенной однимъ изъ боковыхъ корешковъ, если залить въ гипсъ ея верхушку <sup>10)</sup>, а у ели достаточно надломать верхушечный побѣгъ—кольцеваніе побѣга, однако, недѣйствительно, — чтобы вызвать переходъ къ ортотропности боковыхъ побѣговъ <sup>11)</sup>.

Послѣ знакомства со внутренними факторами намъ остается еще указать и на внѣшніе импульсы, нерѣдко вызывающіе чрезвычайно существенныя измѣненія въ геотропическомъ реагированіи растительнаго организма. Мы увидимъ при этомъ, что то состояніе растенія, которому мы дали названіе настроенія, присуще и ортотропнымъ органамъ. Начнемъ съ температуры. Уже Саксъ <sup>4)</sup> отмѣчалъ уменьшеніе угла отклоненія боковыхъ корней, наступающее съ повышеніемъ температуры. Еще болѣе яркія измѣненія были констатированы Фѣхтингомъ, а въ послѣднее время Лидфорсомъ. Исслѣдователи эти показали, что подъ вліяніемъ низкой температуры (нѣсколько градусовъ выше нуля) вполне нормальныя ортотропныя органы превращаются въ плагіотропныя <sup>12)</sup>. Въ естественныхъ условіяхъ это наблюдается съ наступленіемъ холоднаго времени года у побѣговъ *Senecio vulgaris*, *Sinapis arvensis* <sup>13)</sup>, *Holosteum umbellatum* <sup>14)</sup>, а въ условіяхъ опыта на этиолированныхъ росткахъ картофеля <sup>15)</sup>. При этомъ низкая температура воздѣйствуетъ на побѣги равномерно со всѣхъ сторонъ; нельзя, поэтому, думать, что переходъ органа въ плагіотропное положеніе равновѣсія является результатомъ воздѣйствія двухъ направляющихъ силъ; въ качествѣ направляющей остается активной одна лишь сила тяжести, температурныя же условія обуславливаютъ лишь видъ реакціи со стороны растительнаго организма. Въ томъ же направленіи выливаются соотношенія и въ случаѣ, отмѣченномъ еще Шталемъ <sup>16)</sup>, воздѣйствія свѣта на плагіотропныя растительныя органы. Свѣтъ достаточной интенсивности вызываетъ у плагіотропныхъ органовъ положительно геотропическіе изгибы; такъ, напримѣръ, освѣщенные корневища *Adoxa* и *Cirsaea* зарываются болѣе или менѣе вертикально въ почву, не потому, что имъ свойствененъ отрицательный фототропизмъ (глава XXXV), а вслѣдствіе того, что они, какъ показываетъ простенькій опытъ, оказываются уже положительно геотропическими. Эта перемѣна геотропическаго настроенія въ высшей степени выгодна для растенія,

<sup>10)</sup> Bruck 1904. Zeitschr. für allg. Physiologie 3.

<sup>11)</sup> Goebel 1908. Einl. in die exp. Morphologie. Leipzig. стр. 71.

<sup>12)</sup> По даннымъ Габерландта (Haberlandt 1903. Jahrb. wiss. Bot. 38, 447) низкія температуры совершенно уничтожаютъ геотропическую чувствительность растительныхъ органовъ. Дальнѣйшія изслѣдованія должны показать, не были ли побѣги въ опытахъ Фехтинга и Лидфорса вполне агеотропными.

<sup>13)</sup> Voechting. 1898. Ber. Bot. Ges. 16, 37.

<sup>14)</sup> Lidfors 1902. Jahrb. wiss. Bot. 38, 343; 1908. Lunds Univ. Arsskrift N. F. Abd. 2, 4.

<sup>15)</sup> Voechting 1902. Bot. Ztg. 60, 87.

<sup>16)</sup> Stahl 1884. Ber. Bot. Ges. 2, 383. Подобныя же наблюденія надъ хвощами (*Equisetum*) у Ludwigs 1911. Flora 103, 391.



препятствуя выростанію изъ почвы въ атмосферу корневища, выростанію, легко возможному при сколько нибудь неровной почвѣ. Другія корневища реагируютъ нѣсколько иначе; но и въ ихъ реакціи нельзя не отмѣтить характерной цѣлесообразности: подъ вліяніемъ освѣщенія они становятся отрицательно геотропичными, превращаясь въ тоже самое время въ облиственные побѣги. Близкое сходство въ реагированіи съ корневищами Адоха показываютъ боковые корешки, образующіе на свѣту гораздо меньшее угловое отклоненіе отъ главнаго корня, чѣмъ въ темнотѣ (рис. 147).

Большое вліяніе на характеръ реакціи боковыхъ корней оказываетъ также та среда, въ которой они разрастаются; по Саксу <sup>4)</sup> положенія равновѣсія для нихъ далеко неодинаковы, если корневая система развивается въ землѣ, водѣ или влажномъ воздухѣ. Всего рѣзче различаются положенія, занимаемыя корнями въ землѣ и воздухѣ; впрочемъ, и самъ основной корень различно разрастается въ этихъ двухъ средахъ <sup>17)</sup>. Такъ, если главный корень, растущій въ землѣ, повернуть верхушкою кверху, мы получимъ вскорѣ рѣзкій изгибъ, приводящій почти всегда къ полному возстановленію нормальнаго для корня положенія; во влажномъ же воздухѣ опытъ этотъ приводитъ лишь къ незначительному изгибу въ видѣ плоской дуги, такъ что кончикъ корня начинаетъ разрастаться далѣе въ плоскости, болѣе или менѣе приближающейся къ горизонтальной. По всей вѣроятности, культура во влажномъ воздухѣ ослабляетъ способность органа къ геотропическому реагированію, или же повышаетъ автотропическіе импульсы; во всякомъ случаѣ, примѣняя болѣе энергичную силу (центробѣжную силу въ 50 g), т. е. повышая геотропическое раздраженіе, удается получить нормальную реакцію главнаго корня и во влажной атмосферѣ, т. е. возстановить его ортотропное настроеніе, типично наступающее во влажной почвѣ подъ воздѣйствіемъ уже ординарной силы тяжести. Опытъ этотъ указываетъ намъ на слѣдующій, четвертый по счету, виѣшній факторъ, опредѣляющій характеръ реагированія растительныхъ органовъ, именно на величину центробѣжной силы. Уже со времени Сакса <sup>4)</sup> извѣстно, что при возрастаніи ея измѣняется угловое отклоненіе боковыхъ корней, приближающихся въ реакціи своей все болѣе и болѣе къ ортотропнымъ органамъ; по Чапелю <sup>5)</sup> тѣ же соотношенія наблюдаются и на корневищахъ. Въ естественныхъ условіяхъ факторъ этотъ, конечно, не играетъ никакой роли и разрастаніе корневищъ на опредѣленной глубинѣ подъ поверхностью почвы обуславливается, конечно, всѣми остальными факто-

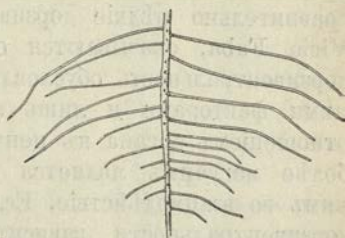


Рис. 147. Кусокъ осевого корня фасоли въ водной культурѣ. Изъ четырехъ рядовъ боковыхъ корешковъ изображены только два. Культура велась сначала въ полной темнотѣ, а затѣмъ на разсвѣтѣ.

<sup>17)</sup> Elfving. 1880. Acta soc. Fenn. 12.



рами, т. е. свѣтомъ, тепломъ и свойствами самого субстрата; воздѣйствіа эти и связанныя съ ними измѣненія геотропическаго настроенія настолько существенны и важны для биологіи подземныхъ органовъ растений, что можно вполне опредѣленно сказать, что, не обладая они ими — они едва ли были бы жизнеспособными.

Всѣ разсмотрѣнные до сихъ поръ органы въ анатомическомъ отношеніи построены совершенно радіально, и сохраняютъ эту правильность структуры и при развѣтвленіи; и, тѣмъ не менѣе, лишь часть ихъ ориентирована въ пространствѣ въ положеніи, нормальномъ для подобныхъ радіальныхъ образований, т. е. вертикальномъ; значительная часть ихъ оказывается плагіотропной, располагаясь косо или горизонтально. Можно было бы думать уже а priori, что плагіотропность присуща всѣмъ вообще органамъ, построеннымъ дорзивентрально; и на самомъ дѣлѣ, предположеніе это оправдывается въ большинствѣ случаевъ, и лишь сравнительно рѣдкіе дорзивентральные органы растенія, вродѣ побѣга *Vicia Faba*, оказываются ортотропными. Выше уже было указано, что дорзивентральность обуславливается, болѣею частью, различными внѣшними факторами и лишь значительно рѣже (у боковыхъ органовъ) соотношеніемъ органа къ центральной оси. Изъ внѣшнихъ воздѣйствій наиболѣе могучимъ является свѣтъ; сила тяжести нерѣдко вступаетъ съ нимъ во взаимодействіе. Если, такимъ образомъ, уже само возникновеніе дорзивентральности зависитъ отъ ряда сосуществующихъ причинъ, можно считать уже а priori вѣроятнымъ, что и ориентировочныя движенія дорзивентральныхъ органовъ оказываются обусловленными сочетаніемъ многихъ факторовъ, ближайшее расчлененіе которыхъ можетъ представлять существенныя трудности. Однимъ изъ наиболѣе удобныхъ объектовъ для изученія ориентировочныхъ движеній дорзивентральныхъ органовъ были бы, конечно, явственно дорзивентрально сформированные подземные побѣги или корневища. Къ сожалѣнію, такихъ органовъ еще неизвѣстно и приходится, поэтому, ограничиваться изслѣдованіями надъ надземными органами, у которыхъ уже при простомъ отнятіи свѣта нерѣдко наступаютъ столь сильныя нарушенія роста, что дальнѣйшія наблюденія становятся невозможными. Мы знаемъ, тѣмъ не менѣе, нѣсколько объектовъ, выносящихъ исключеніе свѣта, вродѣ листьевъ *Lophospermum scandens*. Благодаря изслѣдованіямъ Книпа<sup>18)</sup> они и являются лучше всего изученными, въ отношеніи геотропическихъ реакцій, дорзивентральными органами.

На разсѣянномъ свѣту и въ темнотѣ листья *Lophospermum* располагаются всегда такъ, что пластинки ихъ оказываются въ горизонтальной плоскости, обращенными, конечно, верхней своей стороной вверхъ. Всякое отклоненіе изъ этого положенія равновѣсія тотчасъ же исправляется изгибомъ или скручиваніемъ черешка, выполняемымъ благодаря наступающему мѣстному ускоренію роста. Направленіе изгиба обозначается обычно по формѣ, принимаемой верхней сто-

<sup>18)</sup> Kniep 1910. Jahrb. wiss. Bot. 48, 1.



рами, т. е. свѣтомъ, тепломъ и свойствами самого субстрата; воздѣйствіа эти и связанныя съ ними измѣненія геотропическаго настроенія настолько существенны и важны для біологіи подземныхъ органовъ растений, что можно вполне опредѣленно сказать, что, не обладай они ими — они едва ли были бы жизнеспособными.

Всѣ разсмотрѣнные до сихъ поръ органы въ анатомическомъ отношеніи построены совершенно радіально, и сохраняютъ эту правильность структуры и при развѣтвленіи; и, тѣмъ не менѣе, лишь часть ихъ ориентирована въ пространствѣ въ положеніи, нормальномъ для подобныхъ радіальныхъ образований, т. е. вертикальномъ; значительная часть ихъ оказывается плагіотропной, располагаясь косо или горизонтально. Можно было бы думать уже а priori, что плагіотропность присуща всѣмъ вообще органамъ, построеннымъ дорзивентрально; и на самомъ дѣлѣ, предположеніе это оправдывается въ большинствѣ случаевъ, и лишь сравнительно рѣдкіе дорзивентральные органы растенія, вродѣ побѣга *Vicia Faba*, оказываются ортотропными. Выше уже было указано, что дорзивентральность обуславливается, болѣею частью, различными внѣшними факторами и лишь значительно рѣже (у боковыхъ органовъ) соотношеніемъ органа къ центральной оси. Изъ внѣшнихъ воздѣйствій наиболѣе могучимъ является свѣтъ; сила тяжести нерѣдко вступаетъ съ нимъ во взаимодействіе. Если, такимъ образомъ, уже само возникновеніе дорзивентральности зависитъ отъ ряда сосуществующихъ причинъ, можно считать уже а priori вѣроятнымъ, что и ориентировочныя движенія дорзивентральныхъ органовъ оказываются обусловленными сочетаніемъ многихъ факторовъ, ближайшее расчлененіе которыхъ можетъ представлять существенныя трудности. Однимъ изъ наиболѣе удобныхъ объектовъ для изученія ориентировочныхъ движеній дорзивентральныхъ органовъ были бы, конечно, явственно дорзивентрально сформированные подземные побѣги или корневища. Къ сожалѣнію, такихъ органовъ еще неизвѣстно и приходится, поэтому, ограничиваться изслѣдованіями надъ надземными органами, у которыхъ уже при простомъ отнятіи свѣта нерѣдко наступаютъ столь сильныя нарушенія роста, что дальнѣйшія наблюденія становятся невозможными. Мы знаемъ, тѣмъ не менѣе, нѣсколько объектовъ, выносящихъ исключеніе свѣта, вродѣ листьевъ *Lophospermum scandens*. Благодаря изслѣдованіямъ Книпа<sup>18)</sup> они и являются лучше всего изученными, въ отношеніи геотропическихъ реакцій, дорзивентральными органами.

На разсѣянномъ свѣту и въ темнотѣ листья *Lophospermum* располагаются всегда такъ, что пластинки ихъ оказываются въ горизонтальной плоскости, обращенными, конечно, верхней своей стороной вверхъ. Всякое отклоненіе изъ этого положенія равновѣсія тотчасъ же исправляется изгибомъ или скручиваніемъ черешка, выполняемымъ благодаря наступающему мѣстному ускоренію роста. Направленіе изгиба обозначается обычно по формѣ, принимаемой верхней сто-

<sup>18)</sup> Kniep 1910. Jahrb. wiss. Bot. 48, 1.



роной изгибающагося органа. При выпукломъ изгибѣ верхняя сторона органа становится выпуклой, при вогнутомъ она окажется уже вогнутой. Познакомимся теперь съ реакціями, наступающими при самыхъ разнообразныхъ отклоненіяхъ отъ положенія равновѣсія. Чтобы вкратцѣ обозначать эти положенія, введемъ слѣдующія формулировки (рис. 148): всякое измѣненіе положенія листа кверху будемъ называть положительнымъ; если верхушка листа направлена прямо кверху, положеніе его будетъ обозначаться  $+90$ ; если же его перемѣщать и дальше, пока пластинка его окажется опять въ горизонтальной плоскости, но уже въ обратномъ положеніи, т. е. нижней стороной кверху, положеніе его будетъ  $+180$ . Соответственныя обозначенія могутъ получиться и отрицательнаго значенія, если выводить листъ изъ состоянія равновѣсія по направленію книзу. (Ясно, вмѣстѣ съ тѣмъ, что  $-90$  и  $+270$  обозначали бы одно и тоже положеніе). Если опытный листъ расположить верхушкою книзу, черешокъ его выполняетъ вогнутый изгибъ не только при положеніяхъ отъ  $-0$  до  $-90$ , но и при переходѣ за эту вертикальную плоскость вплоть до  $-115$ . Если же листъ подымать верхушкою кверху, получается уже выпуклый изгибъ, наступающій во всѣхъ положеніяхъ отъ  $0$  до  $+90$ ,  $+180$  и  $+245$ . Положеніе  $-115$  или, что все равно,  $+245$

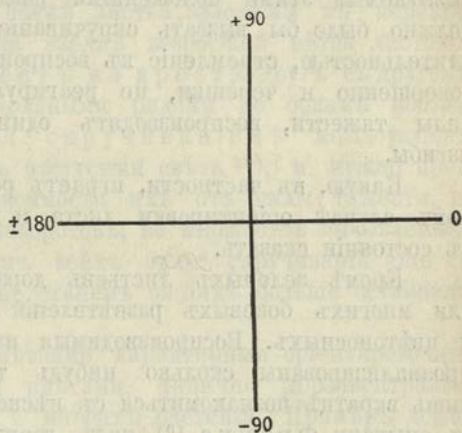


Рис. 148.

представляетъ собой положеніе неустойчиваго равновѣсія. Всѣ указанные до сихъ поръ измѣненія положенія касались лишь угла, который составляетъ съ срединной жилкой листа линія отвѣса; поперечная же ось листа, лежащая въ плоскости пластинки и перпендикулярная этой жилкѣ оказывалась при этомъ всегда строго горизонтальной. Если же ориентировать листъ такъ, чтобы и эта ось вышла изъ горизонтальной плоскости, получаютъ скручиванія черешка, возвращающія листъ въ первоначальное положеніе. Особенно рѣзко выступаютъ такія скручиванія, когда пластинка листа находится въ вертикальномъ положеніи, т. е. ориентирована такъ, что одинъ изъ краевъ листа направленъ кверху, а другой книзу.

Всѣ эти данныя опыта ничего еще не говорятъ намъ о томъ, какими фізіологическими свойствами листа обусловлены всѣ эти реакціи. Книпу удалось показать, что наряду съ геотропическими выпуклыми и вогнутыми изгибами въ процессѣ ориентировкѣ листа замѣшано еще и другое его свойство, именно такъ называемая эпи-



настия. Мы уже знаемъ, что „настіями“ называютъ такіе изгибы, направленіе которыхъ обусловлено не внѣшними силами, а внутренними соотношеніями организма. Подъ именемъ эпинастїи мы должны, такимъ образомъ, понимать усиленный ростъ верхней стороны черешка листа; если листъ эпинастиченъ, черешокъ его долженъ воспроизводить выпуклый изгибъ уже самъ по себѣ, безъ всякаго воздѣйствія силы тяжести. Наличие эпинастїи нелегко, однако, доказать опытнымъ путемъ, такъ какъ на обыкновенномъ клиностаѣ удастся устранить реакцію лишь ортотропныхъ растительныхъ органовъ, между тѣмъ какъ органы дорзивентральные всегда воспроизводятъ изгибы. Поэтому Книпъ прибѣгнулъ къ установкѣ листьевъ *Lophospermum* въ боковомъ положеніи; прерывисто двигающійся клиностаѣ переворачивалъ листъ то правымъ, то лѣвымъ краемъ кверху. Если оба вызываемыя этими положеніями раздраженія, — изъ которыхъ каждое должно было бы вызвать скручиваніе черешка, — обладаютъ одинаково длительностью, стремленіе къ воспроизведенію скручиванія сглаживается совершенно и черешки, не реагируя уже совершенно на импульсы силы тяжести, воспроизводятъ одни эпинастическіе выпуклые изгибы.

Какую, въ частности, играетъ роль эпинастїя въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ ориентировки листа, и какую — геотропизмъ, мы еще не въ состояніи сказать.

Кромѣ зеленыхъ листьевъ дорзивентральное строеніе характерно для многихъ боковыхъ развѣтвленій стебля, какъ вегетативныхъ, такъ и цвѣтоносныхъ. Воспроизводимыя ими ориентировочныя движенія не проанализированы сколько нибудь точно. Намъ придется, поэтому, лишь вкратцѣ познакомиться съ нѣсколькими примѣрами и прежде всего съ опытами Франка<sup>19)</sup> надъ горизонтальными вѣтвями тисса и ели. Дорзивентральность этихъ объектовъ внѣшнимъ образомъ выражается въ различной величинѣ иголъ хвои на нижней и верхней ихъ сторонѣ и въ двустороннемъ ихъ расположеніи. Если такія вѣтви отогнуть кверху или книзу во время ихъ разворачиванія изъ почекъ или, по крайней мѣрѣ, въ то время, когда онѣ продолжаютъ разрастаться, получаютъ — одинаково на свѣту и въ темнотѣ — совершенно такіе же изгибы, съ которыми мы уже знакомы на примѣрѣ зеленого листа. Неустановленнымъ еще является вопросъ, лежитъ ли положеніе неустойчиваго равновѣсія и этихъ органовъ при  $-115^\circ$ . Франкъ наблюдалъ, что вѣтви, помѣщенные въ положеніе  $+180^\circ$  — т. е. обернутыя верхней стороной книзу — не даютъ выпуклыхъ изгибовъ, отмѣченныхъ Книпомъ для листьевъ, а воспроизводятъ рядъ скручиваній, приводящихъ къ возврату въ нормальное для нихъ положеніе. Впрочемъ, это не можетъ считаться общимъ для всѣхъ дорзивентральныхъ вѣтвей явленіемъ; въ опытахъ Сакса<sup>20)</sup> вѣтви *Atropa Belladonna* оказались вполне анало-

<sup>19)</sup> Frank 1870. Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzenteilen. Leipzig.

<sup>20)</sup> Sachs 1879. Arb. Würzburg 2, 209.



гичными листьямъ. Если, даѣе, перемѣстить дорзивентральную вѣтвь такъ, чтобы одна изъ боковыхъ ея сторонъ была обращена книзу, нормальное положеніе по отношенію къ силѣ тяжести уже не можетъ быть осуществлено изгибомъ въ какой либо одной плоскости и должны неминуемо наступить явленія скручиванія, какъ и у листьевъ; ихъ и наблюдалъ Франкъ на боковыхъ вѣтвяхъ второго порядка послѣ перемѣщенія въ вертикальное положеніе боковой оси перваго порядка; такое перемѣщеніе переводило эти вѣтви второго порядка въ косое кверху положеніе и ихъ направленный прежде кнаружи край оказывался смотрящимъ уже внизъ, къ землѣ. — Баранецкій <sup>21)</sup> на рядѣ другихъ объектовъ пришелъ къ инымъ заключеніямъ, чѣмъ Франкъ. Весь этотъ вопросъ заслуживаетъ самой основательной переработки.

Скручиванія, вызываемыя дѣйствіемъ силы тяжести, встрѣчаются и у другихъ органовъ; такъ, напримѣръ, разнообразныя плагіотропные побѣги, вродѣ *Philadelphus*. Въ почкѣ листья заложены въ перекрестнопарной послѣдовательности; на вполнѣ возросшей вѣтви листовыя пары уже не чередуются крестъ на крестъ другъ съ другомъ, а располагаются всѣ двумя продольными рядами по бокамъ побѣга. Перемѣщенія эти обуславливаются скручиваніемъ междоузліевъ; а такъ какъ они наступаютъ и въ отсутствіи свѣта <sup>22)</sup>, и нужно предполагать о непосредственной зависимости ихъ отъ силы тяжести, въ отличіе отъ другихъ такихъ же поворотовъ, во множествѣ вызываемыхъ свѣтомъ (глава XXXV). Механизмъ всѣхъ этихъ скручиваній еще совершенно неясенъ, почему мы и не станемъ на нихъ больше останавливаться.

Наряду съ облиственными вѣтвями характерныя ориентировочныя движенія выполняются также и цвѣтами, типично дорзивентрально построенными („зигоморфными“) у многихъ растений. Примѣръ дорзивентрального цвѣтка, ориентирующагося въ пространствѣ при помощи, главнымъ образомъ, силы тяжести, а не свѣта, какъ многіе другіе, представляетъ, по Ноллю <sup>23)</sup> обыкновенный аконитъ (*Aconitum Napellus*). Если цвѣточную кисть этого растенія нагнуть такимъ образомъ, чтобы покрытый цвѣточными почками конецъ оси смотрѣлъ прямо внизъ, и укрѣпить ее какимъ либо образомъ въ такомъ положеніи, то уже черезъ короткій промежутокъ времени всѣ цвѣтоножки воспроизводятъ изгибъ, изображенный на рис. 149; движеніе изгиба прекращается лишь тогда, когда верхняя часть цвѣтоножки образуетъ, какъ и прежде, при прямомъ положеніи цвѣточной кисти, уголъ 30°—50° съ направлениемъ силы тяжести, т. е. тогда, когда „шлемъ“ цвѣтка окажется направленнымъ кверху. Если бы, при этомъ, цвѣтокъ ориентировался бы лишь по отношенію къ направленію силы тяжести, это положеніе (рис. 149 II) являлось бы и положеніемъ равновѣсія. На самомъ

<sup>21)</sup> Baranetzky 1901. Flora 89, 138.

<sup>22)</sup> Schwendener und Krabbe 1892. Abhandlungen Berl. Akad.

<sup>23)</sup> Noll 1887. Arb. Würzburg 3, 315.



же дѣлѣ для цвѣтка важно положеніе его и по отношенію къ несущей его оси; лишь въ томъ случаѣ, когда зѣвъ его обращенъ кнаружи, онъ можетъ быть посѣщаемъ насѣкомыми и, слѣдовательно, нормально функционировать. И дѣйствительно, вслѣдъ за изгибомъ цвѣтоножки въ вертикальной плоскости наблюдается другое, болѣе сложное движеніе, приводящее, въ концѣ концовъ, къ скручиванію цвѣтоножки и переводенію цвѣтка въ нормальное по отношенію къ оси положеніе (рис. 149 III). Мы не станемъ здѣсь разбираться въ вопросѣ, всегда ли сочетаются вмѣстѣ, какъ представляетъ себѣ Нолль, чисто геотропическое движеніе съ другимъ, вызываемымъ внутренними причинами, т. е. чисто автономнымъ (экзотропія Нолля) или же можетъ наступить и одно искривленіе цвѣтоножки, безъ какого либо предшествующаго верти-

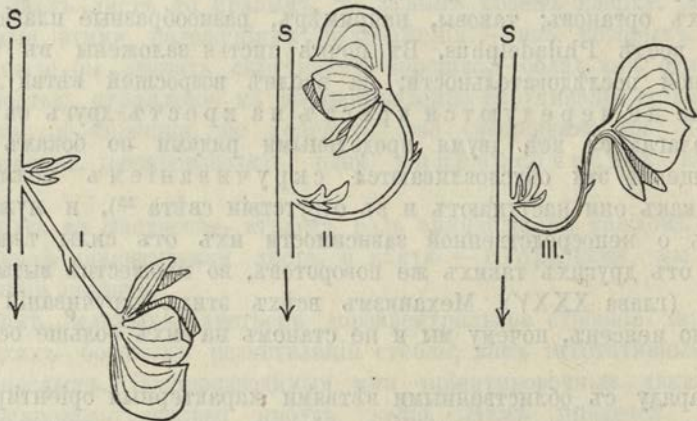


Рис. 149. Цвѣтокъ *Aconitum Napellus* въ перевернутомъ положеніи. Три стадіи ориентировочнаго движенія. Изъ «Учебника для В. У. Заведеній».

кальнаго изгиба <sup>22</sup>). Можно считать установленнымъ, что въ ориентировочныхъ движеніяхъ этихъ цвѣтовъ участвуетъ и коррелятивный импульсъ, исходящій отъ цвѣточной оси; особенно рѣзко видно это на цвѣтахъ орхидныхъ. Какъ извѣстно, цвѣты эти залагаются въ почкѣ въ „обратномъ“ положеніи — губа цвѣтка оказывается направленной къ оси — и при распусканіи оказываются нормально ориентированными лишь благодаря скручиванію завязи; скручиваніе это можно предотвратить и заставить цвѣты распуснуться въ обратномъ положеніи, если вращать растеніе вокругъ оси клиностага или же укрѣпить все соцвѣтіе въ вертикальномъ внизъ верхушкой положеніи. Очевидно, поэтому, что скручиваніе завязи обусловлено здѣсь воздействиемъ силы тяжести. Но если надъ еще не ориентировавшимся путемъ скручиванія завязи цвѣткомъ перерѣзать ось, цвѣтокъ достигаетъ своего нормальнаго положенія уже безъ всякаго скручиванія путемъ простаго изгиба, перегибаясь черезъ конецъ усѣченной оси кнаружи; при этомъ имъ воспроизводится первое изъ движеній, описанныхъ и изображенныхъ выше для цвѣтка аконита.



Коррелятивныя воздѣйствія можно наблюдать на явленіяхъ ориентировки многихъ другихъ боковыхъ органовъ, и радіального, и дорзи-вентрального строенія. Положеніе равновѣсія боковыхъ корней, принимаемыхъ обычно за вполне правильно радіально построенные органы <sup>24)</sup>, опредѣляется не только однимъ геотропизмомъ, но и воздѣйствіями, исходящими отъ центральной оси. Наличие ихъ становится очевидной на клиностатѣ, гдѣ боковые корни располагаются по отношенію къ главной оси подъ вполне опредѣленнымъ угломъ автономнаго отклоненія. У корней уголъ этотъ, вообще говоря, превышаетъ своей величиной тотъ уголъ предѣльнаго отклоненія, который обуславливается воздѣйствіемъ положительнаго геотропизма; на клиностатѣ боковые корни принимаютъ, иначе говоря, перпендикулярное къ осевому корню положеніе. Уголъ отклоненія боковыхъ корней, наблюдаемый при воздѣйствіи силы тяжести, оказывается, вмѣстѣ съ тѣмъ, далеко не постояннымъ и можетъ быть уменьшенъ путемъ примѣненія болѣе крупныхъ величинъ центробѣжной силы <sup>4)</sup>. Это одно уже является явственнымъ доказательствомъ того, что положеніе боковыхъ корней формируется подъ воздѣйствіемъ двухъ различно направленныхъ силъ. У боковыхъ вѣтвей соотношенія напоминаютъ факты, наблюдаемые на боковыхъ корняхъ. Эти органы также занимаютъ на клиностатѣ вполне опредѣленное автономное положеніе съ характернымъ для него угловымъ отклоненіемъ, измѣняющимся подъ вліяніемъ отрицательнаго геотропизма. Оказывается, приэтомъ, что на различныхъ стадіяхъ развитія вѣтви геотропической импульсъ даетъ и различныя отклоненія отъ автономнаго угла. Такъ, на примѣръ, соцвѣтія нерѣдко длительно остаются въ вертикальномъ положеніи (конскій каштанъ), между тѣмъ какъ у сосны (*Pinus*) всѣ молодыя вѣтви сначала оказываются прямостоящими, какъ свѣчки на рождественской елѣ, а позднѣе занимаютъ косое вверхъ или даже горизонтальное положеніе.

Указаніемъ нашимъ, что наряду съ геотропизмомъ на положеніи боковыхъ вѣтвей отражаются и корреляціонныя воздѣйствія, совершенно еще и незатронутъ характеръ силы, вступающей въ конфликтъ съ вліяніемъ геотропическаго импульса. По Баранецкому <sup>21)</sup> здѣсь играетъ роль главнымъ образомъ автотропизмъ, умалюющій воспроизводимый органомъ подъ вліяніемъ геотропизма изгибъ. И, дѣйствительно, едва ли можно сомнѣваться, что авторъ этотъ вполне правъ въ указаніи своемъ на автотропизмъ, съ основными свойствами котораго намъ уже пришлось познакомиться выше (стр. 731). Но наряду съ нимъ немаловажную роль играетъ, безъ сомнѣнія, и другое явленіе, именно такъ называемая эпинастія <sup>25)</sup>, уже отмѣченная нами на листовыхъ

<sup>24)</sup> Весьма желательно было бы установить специальными изслѣдованіями, дѣйствительно ли дѣло обстоитъ такъ; если у боковыхъ корней найдутся признаки дорзи-вентральности, все ихъ поведеніе на клиностатѣ должно получить совершенно иную оцѣнку.

<sup>25)</sup> Wiesner 1902. Sitzungsber. Wien. III, 733. Pfeffer Physiologie II, 684. Knieper 1910. Jahrb. wiss. Bot. 48, 1.



органах; наличность ея у боковых вѣтвей еще не была, впрочемъ, установлена указаннымъ Книпомъ методомъ. Но кромѣ автотропизма и эпинастии необходимо считаться, наконецъ, и съ чисто механическимъ воздѣйствіемъ тяжести самой вѣтви, вызывающей сгибаніе внизъ боковыхъ побѣговъ. Этому механическому сгибанію противоудѣйствуютъ разнообразныя активныя двигательныя процессы растенія, вызывающіе обратное выпрямленіе органа. Сгибаніе подѣ влияніемъ вѣса самихъ вѣтвей ярко выражается у различныхъ, такъ называемыхъ, плакучихъ <sup>26)</sup> деревьевъ, вродѣ плакучихъ буковъ и ивъ (*Salix babylonica*).

Всѣ разсмотрѣнныя до сихъ поръ геотропическія движенія вызывались явленіями роста; мы подчеркивали, поэтому, что возможность ихъ осуществленія непосредственно связана съ періодомъ роста даннаго органа или же съ его возобновленіемъ. Однако, у листьевъ многихъ растеній (напримѣръ, бобовыхъ и кислицевыхъ) наблюдаются также и такіе изгибы, которые вызываются неодинаковой величиной тургора на противоположныхъ сторонахъ и не связаны, такимъ образомъ, съ явленіями роста.

При этомъ, однако, измѣненіе тургора, приводящее къ удлинненію или укорачиванію сторонъ органа, совершается не во всѣхъ тканяхъ листа или черешка на всемъ ихъ протяженіи; процессъ этотъ оказывается локализованнымъ во иполихъ опредѣленныхъ, обособленныхъ и морфологически, органахъ. Они располагаются у основанія листовыхъ черешковъ, а иногда и у основанія черешочковъ (у просто- или многократно-сложныхъ листьевъ) въ видѣ сравнительно короткихъ островковъ ткани, сочленяющихъ между собою неспособныя къ движенію участки и получили, поэтому, названіе сочлененій. Отъ сосѣднихъ тканей они отличаются толщиной и нерѣдко называются, поэтому, „подушками“. Анатомическое строеніе ихъ крайне характерно и стоитъ въ тѣсномъ соотношеніи съ ихъ функціей. Нетрудно убѣдиться при анатомическомъ изученіи сочлененій листа фасоли, напримѣръ, что сосудистыя пучки собираются въ нихъ въ осевой тяжъ, охваченный со всѣхъ сторонъ толщами паренхиматической ткани. Оболочки этихъ паренхиматическихъ клѣтокъ чрезвычайно растяжимы и эластичны и оказываются чрезвычайно сильно напряженными высокимъ тургорнымъ давленіемъ, представляя полную противоположность почти совершенно нерастяжимому центральному сосудистому пучку; и, дѣйствительно, при изолированіи ихъ другъ отъ друга паренхима рѣзко и сильно вытягивается въ длину, сосудистый же пучекъ сокращается едва замѣтно. Нетрудно понять, что въ случаѣ односторонняго повышенія давленія, или, наоборотъ, при уменьшеніи тургесценціи на противоположной сторонѣ, или, наконецъ, при одновременномъ осуществленіи обоихъ процессовъ вмѣстѣ получится удлинненіе одной изъ сторонъ органа и укорачиваніе другой, связанное, конечно, съ изгибомъ. Сосудистый пучекъ, залегающій въ центрѣ сочлененія, также оказывается изогнутымъ, не испытывая, однако, никакого

<sup>26)</sup> Voechting 1884. Organbildung im Pflanzenreich. 2. Bonn.



измѣненія въ длину. Изгибъ сочлененія приводитъ, само собою разумѣется, къ чисто пассивному передвиженію связаннаго съ нимъ листового органа.

Движенія листовыхъ сочлененій осуществляются подъ воздѣйствіемъ самыхъ разнообразныхъ внѣшнихъ раздраженій, между прочимъ и тогда, когда листъ находится въ обратномъ нормальному положеніи при оборачиваніи стебля вверхъ ногами <sup>27)</sup>. Чтобы вернуться къ своему нормальному положенію, имъ приходится въ этомъ случаѣ воспроизводить не только простые изгибы, но и рядъ разнородныхъ скручиваній, еще почти совершенно не изученныхъ. Пф е ф ф е р у <sup>28)</sup> удалось показать рядомъ микроскопическихъ измѣреній, что при изгибахъ сочлененій не получается длительныхъ удлинненій выпуклыхъ ихъ сторонъ и что послѣ опрокидыванія стебля вверхъ ногами листъ вскорѣ возвращается къ своему первоначальному положенію. Уже тотъ фактъ, что при изгибѣ сочлененія не наблюдается роста, указываетъ на то, что процессъ изгиба обуславливается возрастаніемъ осмотического давленія на выпуклой сторонѣ и соответственнымъ паденіемъ его на вогнутой; непосредственныя измѣренія тургора плазмолитическимъ методомъ подтвердили этотъ апіорный выводъ. Такъ, напримѣръ, Гильбургъ <sup>29)</sup> получилъ плазмолизъ въ клѣткахъ морфологически верхней и раздраженной геотропическимъ раздраженіемъ стороны сочлененія фасоли лишь подъ воздѣйствіемъ 4% раствора селитры, между тѣмъ какъ до раздраженія ткань эта легко плазмолизировалась уже 3% растворомъ этой соли; на нижней сторонѣ осмотическое давленіе, наоборотъ, упало съ 3½% селитры на 3%. При достаточно продолжительномъ воздѣйствіи раздраженія можетъ, однако, наступить и процессъ настоящаго роста выпуклой стороны, дѣлающій возвратъ листа къ его нормальному положенію уже невозможнымъ. Геотропическіе изгибы, вызываемые колебаніями въ тургорѣ, присущи лишь особымъ специализированнымъ органамъ — листовымъ сочлененіямъ; тѣмъ не менѣе, они въ высшей степени интересны съ теоретической точки зрѣнія: наличность ихъ говоритъ за вѣроятность гораздо болѣе широкаго распространенія геотропической чувствительности, чѣмъ это можно было бы предполагать на основаніи наблюдаемыхъ у растений геотропическихъ реакцій; едва ли можно сомнѣваться, что воспріятіе раздраженія во многихъ случаяхъ не приводитъ ни къ какому возможному результату лишь потому, что у раздражаемыхъ растительныхъ органовъ недостаетъ способности реагировать. Въ листовыхъ сочлененіяхъ мы имѣемъ органы, сохранившіе способность реагировать много времени спустя послѣ полного прекращенія ростовыхъ явленій.

У всѣхъ изученныхъ до сихъ поръ растений органы, участвующіе въ воспроизведеніи ориентировочныхъ движеній, были достаточно мощны

<sup>27)</sup> Sachs 1865. Handbuch der Experimentalphysiologie. Leipzig.

<sup>28)</sup> Pfeffer 1875. Periodische Bewegungen. Leipzig.

<sup>29)</sup> Hilburg. 1881. Unters. Tübingen. 1, 23.



для ихъ осуществленія; при этомъ нерѣдко приводятся въ пассивное движеніе сравнительно крупныя массы, требующія для этого затраты весьма значительной работы. Мы видѣли, что растенія способны нерѣдко воспроизводить работу, на много превышающую то усиліе, которое необходимо, чтобы противостоять вѣсу пассивно передвигаемыхъ частей. Основнымъ условіемъ для этого является, конечно, извѣстная прочность органа; если ея нѣтъ, тогда органъ, вродѣ, напримѣръ, положеннаго горизонтально стебля, никогда не займетъ совершенно вертикальнаго положенія, несмотря на весь присущій ему геотропизмъ. И, дѣйствительно, есть немало растеній, побѣги которыхъ лежатъ на землѣ, если у нихъ не окажется возможности подняться въ высь за счетъ прочности стеблей другихъ растеній. Растенія эти носятъ названіе лазающихъ. Простѣйшимъ примѣромъ ихъ можетъ служить обыкновенный цѣпкій подмаренникъ (*Galium Aparine*), сгибающійся подъ собственной тяжестью послѣ достиженія опредѣленной высоты и удерживающійся въ прямостоящемъ состояніи лишь благодаря своимъ зацѣпамъ, крѣпко сцѣпляющимъ его съ стеблями сосѣднихъ растеній. У другихъ растеній встрѣчаются еще и гораздо болѣе сложные аппараты, при помощи которыхъ они удерживаются на вѣсу; укажемъ хотя бы на прицѣпки *Uncaria* или *Strychnos*<sup>30)</sup>. Органы эти, однако, лишь случайно охватываютъ опору и не могутъ воспроизводить какихъ либо активныхъ передвиженій для ея отысканія; способность къ нимъ широко развита у двухъ крупныхъ физиологическихъ группъ растеній, именно у такъ называемыхъ лазающихъ при помощи усиковъ и вьющихся растеній. Обѣ группы сравнительно близки въ биологическомъ отношеніи: такъ всѣ они экономятъ на формированіи въ своихъ осяхъ своей собственной скелетной ткани, пользуясь посторонними опорами для того, чтобы цѣлесообразно размѣстить въ пространствѣ листовые органы. Въ природѣ опорами служатъ почти всегда живыя или отмершія части растеній, благодаря чему всѣ цѣпки и вьющіяся растенія, какъ и эпифиты, въ существованіи своемъ оказываются цѣлкомъ зависимыми отъ другихъ растеній; ихъ можно даже до извѣстной степени сравнить съ паразитами, такъ какъ они могутъ приносить существенный, хотя и косвенный, вредъ своимъ живымъ опорамъ, отнимая у нихъ свѣтъ. При всей биологической близости обѣ группы чрезвычайно рѣзко отличаются, съ физиологической точки зрѣнія, характеромъ воспроизводимыхъ ими движеній; о совмѣстномъ ихъ разсмотрѣніи не можетъ быть и рѣчи. Въ настоящей главѣ намъ придется коснуться исключительно лишь вьющихся растеній, въ движеніяхъ которыхъ замѣшано дѣйствіе геотропизма, не играющаго, повидимому, никакой роли въ движеніяхъ усиковъ.

Стебли вьющихся растеній производятъ вокругъ опоры рядъ винтовыхъ завивовъ; завивы эти плотно прилегаютъ къ опорѣ, сдвливая

<sup>30)</sup> Treub 1882—3. *Annales Buitenzorg* 3. Schenk 1892. *Beitr. z. Biologie und Anatomie der Lianen*. Jena. Ewart 1898. *Annales Buitenzorg*. 15, 187.



ее съ извѣстной силою; благодаря этому, а также и тому, что вьющіяся стебли обыкновенно шероховаты съ поверхности, они прочно удерживаются на опорѣ, не соскальзывая съ нея. Прослѣживая развитіе вьющагося растенія, вродѣ обыкновеннаго вьюнка (*Calystegia*), мы тотчасъ отмѣтимъ на развивающихся весной молодыхъ побѣгахъ ихъ первоначальную типичную ортотропность; молодые прямостоячіе побѣги оказываются вначалѣ достаточно прочными, чтобы самостоятельно удержи-

ваться въ вертикальномъ положеніи. По достиженіи извѣстной высоты верхушка побѣга нагибается въ сторону, занимая уже плагіотропное положеніе въ почти совершенно горизонтальной плоскости; движеніе это является вполнѣ активнымъ, а не вызвано исключительно лишь вѣсомъ самой верхушки. Въ то же самое время начинается воспроизведеніе ею чрезвычайно своеобразныхъ движеній, которыя мы назовемъ „круговыми“, такъ какъ горизонтально направленный конецъ стебля вра-

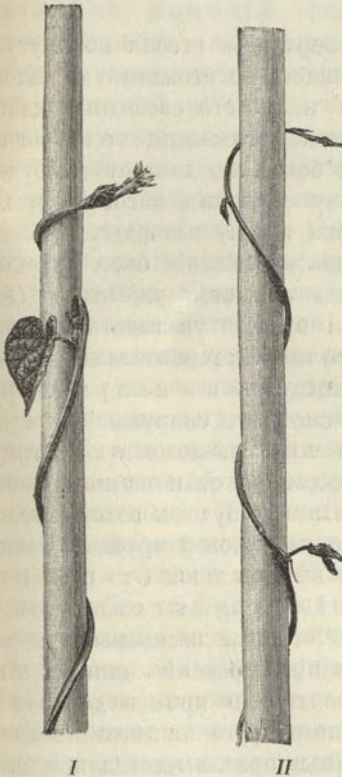


Рис. 150. I—завивающійся влѣво побѣгъ *Pharbitis*. II—завивающійся вправо побѣгъ *Myrsiphyllum asparagoides*. Изъ «Учебника для В. У. Заведеній».

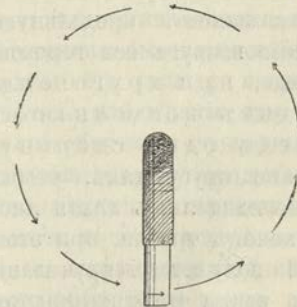


Рис. 151. Каучуковая трубка (заштрихована), перегнутая свинцовымъ грузомъ. Сверху.

щается по кругу около неподвижно стоящей вертикальной опоры. Движеніе это продолжается съ момента его возникновенія безъ перерыва, пока стебель растенія нарастаетъ въ длину, сохраняя, при этомъ, вполнѣ определенное направленіе: у большинства вьющихся растеній вращательное движеніе совершается, если смотрѣть сверху, въ направленіи, противоположномъ движенію часовой стрѣлки, или, какъ обычно говорятъ, влѣво; въ направленіи хода часовой стрѣлки (вправо) завивается, напримѣръ, хмѣль (*Humulus*) и шевръ-фейль (*Lonicera Caprifolium*); гораздо болѣе рѣдкіе случаи



поперебннаго вращенія влѣво и вправо наблюдаются, напримѣръ, у *Bowiea volubilis* и *Loasa lateritia*. Вращающіяся влѣво растенія вьются также влѣво (рис. 150, I), т. е. образуемая ими спираль подымается слѣва снизу кверху направо, противъ движенія часовой стрѣлки, если смотрѣть сверху; вращающіяся вправо растенія завиваются также направо (рис. 150, II). Такъ какъ между завиваніемъ и круговымъ движеніемъ верхушки стебля очевидно имѣется тѣсная зависимость, мы и рассмотримъ ближе этотъ еще неизвѣстный намъ видъ движенія.

Легче всего понять ходъ движенія верхушки стебля по кругу на несложной модели. На вертикально укрѣпленную стеклянную палочку надѣнемъ кусокъ толстостѣннаго каучука и въ его свободный конецъ вставимъ отрѣзокъ свинцовой трубки, достаточно тяжелый, чтобы согнуть каучукъ до горизонтальнаго положенія, и боковымъ давленіемъ будемъ вести верхушку трубки по кругу навстрѣчу движенія часовой стрѣлки (рис. 151). Если на концѣ свинцовой трубки воткнуть по радіусу обыкновенную иглу такъ, чтобы она въ началѣ движенія была обращена остриемъ книзу, то послѣ  $\frac{1}{4}$  оборота она окажется уже слѣва (если смотрѣть снаружи), послѣ  $\frac{1}{2}$  оборота она будетъ указывать остриемъ уже кверху и т. д.; ясно, поэтому, что скручиваніе горизонтальной части каучука вокругъ продольной его оси происходитъ въ направленіи движенія часовой стрѣлки, если смотрѣть снаружи. Въ существованіи этого скручиванія, направленнаго въ противоположную круговому движенію сторону, можно также легко убѣдиться, если на поверхности каучука нанести продольную черту; черта эта и будетъ воспроизводить вращеніе вокругъ оси горизонтальной части каучуковой трубки. Такимъ образомъ, при круговомъ движеніи верхушки стебля происходитъ постоянное скручиваніе его, выставляющее впередъ одну сторону за другой. Чтобы воспроизвести движеніе по кругу такъ, чтобы въ направленіи движенія двигалась постоянно одна лишь какая либо сторона, необходимо крѣпко держать въ рукѣ конецъ трубки; при этомъ послѣ полного круга на нижнемъ концѣ трубки получится скручиваніе, тотчасъ же выправляющееся при отпусканіи конца трубки; при этомъ, конечно, трубка сразу выполняетъ тотъ поворотъ, который прежде былъ завершенъ лишь въ теченіе полного круговаго движенія. Если провести при помощи туши продольную линію на горизонтальной и изогнутой части побѣга вьюнка (*Calystegia*), нетрудно замѣтить, что линія эта, какъ и игла на модели, передвигается во время движенія по кругу въ направленіи движенія часовой стрѣлки. Когда конецъ побѣга пройдетъ  $360^\circ$  навстрѣчу часовой стрѣлкѣ, линія эта перекрутится также на  $360^\circ$ , но уже по часовой стрѣлкѣ; иначе говоря, послѣ каждаго полного оборота все остается по старому и въ вертикальной части побѣга не оказывается уже никакихъ скручиваній.

Къ объясненію происхожденія движеній по кругу подходятъ съ двухъ совершенно противоположныхъ сторонъ: одни изслѣдователи счи-



таютъ ихъ автономными, другіе же, — индуцированными силою тяжести. Последняя точка зрѣнія нашла особенно яркаго защитника въ Ноллѣ <sup>31)</sup>. Здѣсь, однако, приходится дѣлать предположеніе, что сила земного притяженія вызываетъ усиленное разрастаніе не верхней или нижней стороны побѣга, а одной изъ боковыхъ: у вьющихся налѣво такой преимущественно разрастающейся стороной будетъ правая (если смотрѣть сверху). Такая „боковая“ геотропическая реакція присуща, однако, далеко не всему побѣгу вьющагося растенія; наличность ея ограничена лишь небольшою зоною между вертикальной и горизонтальной частями побѣга; прямостоячая часть обладаетъ простымъ отрицательнымъ геотропизмомъ, а горизонтальная — діагеотропизмомъ. Если, при этомъ, въ изогнутой части побѣга станетъ сильнѣе разрастаться, благодаря воздѣйствію силы тяжести, его правая сторона, горизонтальный конецъ начнетъ двигаться по кругу; при этомъ онъ будетъ воспроизводить, какъ мы видѣли, неизбѣжныя для устранения скручиванія у своего основанія вращенія около оси, благодаря чему правой попеременно будутъ становиться всѣ стороны побѣга. Поэтому всѣ онѣ другъ за другомъ будутъ подвергаться воздѣйствію силы тяжести, по мѣрѣ того какъ каждая изъ нихъ будетъ переходить въ положеніе правой стороны.

Основные аргументы, приводимые въ пользу зависимости движеній по кругу отъ силы тяжести, выведены изъ опытовъ надъ ростомъ вьющихся растеній на клиностаѣ. По наблюденіямъ Швенденера, подтвержденнымъ Баранецкимъ <sup>32)</sup>, на клиностаѣ движенія завиванія быстро прекращаются, смѣняясь неправильными нутаціонными явленіями. Однако, новѣйшіе изслѣдователи <sup>33)</sup>, какъ, напримѣръ, Нинбургъ и Бремекампъ не считаютъ наблюденія эти вполне доказательными и не признаютъ существованія боковаго геотропизма въ смыслѣ Нолля. Нинбургъ возвращается къ старому предположенію объ автономномъ движеніи, а Бремекампъ видитъ въ круговомъ движеніи сложное сочетаніе автономнаго движенія съ геотропизмомъ. Намъ кажется еще преждевременнымъ пускаться въ обсужденіе деталей этихъ предположеній; будущее покажетъ, насколько обоснованы новые взгляды на сущность процессовъ завиванія.

Намъ остается еще сказать нѣсколько словъ о томъ, какую роль въ завиваніи играетъ движеніе по кругу кончика стебля вьющихся растеній. Вращающійся по кругу побѣгъ начинаетъ завиваться лишь тогда, когда его свѣшивающаяся горизонтально верхушка встрѣтитъ въ своемъ движеніи стоящую болѣе или менѣе отвѣсно опору. Обвиваніе совершается сначала неплотно прилегающими и отлого расположенными

<sup>31)</sup> Noll 1892. Heterogene Induktion. Leipzig; 1901. Sitzungsber. niederrh. Ges; 1906. Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, 8 Aufl.

<sup>32)</sup> Schwendener 1881. Sitzungsber. Berlin. 1077. Baranetzky 1883. Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg. (Sér. 2) 31.

<sup>33)</sup> Nienburg 1911. Flora 102, 117. Bremeckamp 1912. Rec. trav. bot. néerl. 9, 281; въ обѣихъ этихъ работахъ имѣется обширная библиографія.



завитками, становящимися лишь позднѣе болѣе крутыми. Такое выпрямленіе завитковъ вьющагося стебля въ основѣ своей зависитъ отъ отрицательнаго геотропизма и можетъ перейти при удаленіи опоры, и при прочихъ благопріятныхъ условіяхъ роста, въ полное выравниваніе завивовъ стебля, превращающагося въ какъ бы скрученную прямую нитку; если же опора не удаляется, завивы, выпрямляясь, становятся уже и съ силою сдавливаютъ ее. Такимъ образомъ, при помощи сочетанія движеній верхушки стебля по кругу и отрицательнаго геотропизма его болѣе взрослыхъ частей осуществляется процессъ завиванія растенія. Опора играетъ въ немъ существенную роль препятствія, дѣлающаго невозможнымъ неминувое безъ нея выпрямленіе стебля; необходимо, однако, имѣть въ виду, что само движеніе завиванія совершается одинаково и тогда, когда опоры нѣтъ, и тогда, когда она налицо. Доказательствомъ этого могутъ служить такъ называемые свободные завитки, нерѣдко образующіеся у вьющихся стеблей, переросшихъ опору или поставленныхъ въ срѣзанномъ видѣ въ сосудъ съ водою; впрочемъ, явленія эти еще настолько мало изучены, что на нихъ нельзя сколько нибудь опредѣленно основывать свои представленія. Если бы и эти завитки обуславливались движеніемъ по кругу и отрицательнымъ геотропизмомъ, они должны были бы гораздо раньше останавливаться въ своемъ ростѣ, чѣмъ нормальные побѣги. Обыкновенно же у свободно свѣшивающагося конца стебля вьющагося растенія не бываетъ такихъ свободныхъ завитковъ, а, наоборотъ, форма верхушки, произведшей полный круговой оборотъ, остается въ главныхъ своихъ чертахъ совершенно неизмѣнной; въ простѣйшихъ случаяхъ она представляетъ собой изгибъ, лежащій почти цѣликомъ въ одной плоскости. Вортманнъ, а ранѣе его и Де-Фризъ<sup>34)</sup> пробовали привязывать къ верхушкѣ вьющагося растенія тонкую шелковую нить, перекидывали ее черезъ блокъ и уравнивали небольшимъ грузомъ на другомъ концѣ шелковинки тяжесть свѣшивающагося въ блокъ стеблевого участка. Въ этихъ условіяхъ простаго движенія по кругу, какъ указываетъ Вортманнъ, уже не наблюдается, и верхушка стебля начинаетъ воспроизводить сначала отлогіе, а затѣмъ и болѣе крутые завивы. Весьма возможно, что роль опоры является близко аналогичной этому противовѣсу: она препятствуетъ опусканію внизъ стебля и даетъ возможность отрицательному геотропизму выказаться въ своемъ воздѣйствіи. Однако не вполне еще ясно, играетъ ли шелковинка съ грузомъ лишь роль противовѣса, какъ утверждаетъ Вортманнъ, или же вмѣшательство это въ корнѣ мѣняетъ характеръ движенія; возможно предположеніе, что прикрѣпленіе къ верхушкѣ стебля шелковинки можетъ отозваться задерживающимъ образомъ на скручиваніи стебля вокругъ оси.

Мы не имѣемъ еще до сихъ поръ, къ сожалѣнію, сколько нибудь подробнаго анализа процесса завиванія; далеко не всѣ изслѣдователи

<sup>34)</sup> Wortmann 1886. Bot. Ztg. 44, 273, 601, 617. De Vries 1873. Arb. Würzburg 1, 317.



согласны въ томъ, что процессъ этотъ можетъ быть цѣликомъ обусловленъ исключительно лишь движеніемъ по кругу и отрицательнымъ геотропизмомъ. Такъ, напримѣръ, по Швенднеру <sup>32)</sup> кромѣ этихъ факторовъ необходимо соучастіе еще особаго, такъ называемаго „хватательнаго движенія“. По его мнѣнію, верхушка завивающагося побѣга время отъ времени приходитъ въ соприкосновеніе съ опорой и получающіяся при этомъ внутреннія напряженія приводятъ къ превращенію изгибовъ въ уже „постоянныя“ завивы. Мы не будемъ останавливаться на этомъ вопросѣ, отсылая интересующихся къ литературнымъ источникамъ. Точно также не станемъ мы останавливаться и на разнообразныхъ скручиваніяхъ, столь частыхъ у вьющихся стеблей; въ объясненіи ихъ мнѣнія изслѣдователей расходятся необыкновенно сильно.

## ГЛАВА XXXV.

### Фототропизмъ.

Важнымъ факторомъ, опредѣляющимъ ориентировку растенія въ пространствѣ, является также свѣтъ; поэтому, наряду съ геотропизмомъ, мы говоримъ и о фототропизмѣ (гелиотропизмѣ) растеній.

Существенныя стороны фототропическихъ явленій можно наблюдать на каждомъ растеніи, культивируемомъ въ комнатѣ на нѣкоторомъ разстояніи отъ окна. Предположимъ, что въ такихъ условіяхъ односторонняго освѣщенія находится у насъ проростокъ бѣлой горчицы (*Sinapis alba*), выросшій въ водной культурѣ (рис. 152); черезъ нѣсколько времени мы были бы въ состояніи отмѣтить, что стебелекъ растеніица изогнулся по направленію къ окну, такъ что ось его стала почти параллельной направленію свѣтовыхъ лучей. Совершенно обратное движеніе воспроизводится корнемъ, изгибающимся по направленію отъ источника свѣта. Листья же располагаются отчасти совершенно пассивно, благодаря изгибу стебля, отчасти же и вполне активно, изгибами своихъ черешковъ, такъ, что верхняя ихъ сторона оказывается подставленной подъ прямымъ угломъ лучамъ свѣта.

Непосредственное доказательство тому, что причиной всѣхъ этихъ движеній является свѣтъ, вѣрнѣе говоря, одностороннее освѣщеніе, легко получить при помощи того же прибора, который примѣнялся нами при изученіи геотропизма и позволялъ намъ исключить одностороннее воздѣйствіе силы тяжести, т. е. клиностага. Если ось его поставить вертикально и на концѣ ея укрѣпить металлическую тарелку, то растенія, вращающіяся въ стоячемъ положеніи на этой тарелкѣ, уже не образуютъ изгибовъ по направленію къ свѣту.



Того же эффекта можно достигнуть, конечно, и путем вращения вокруг растения источника свѣта, или же освѣщая его съ одинаковою силой съ двухъ или со всѣхъ сторонъ.

Различные органы растения реагируютъ на одностороннее освѣщеніе, какъ и на воздѣйствіе силы тяжести, очень различнымъ образомъ. Органы ортотропные располагаются въ направленіи падающаго луча и обнаруживаютъ или положительный фототропизмъ, разрастаясь по направленію къ источнику свѣта, или же отрица-

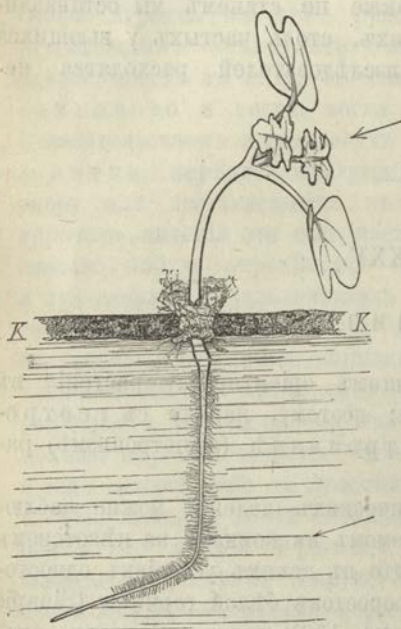


Рис. 152. Проросток *Sinapis alba* въ водной культурѣ. К—кусокъ пробки въ качествѣ поплавка. Стрѣлки показываютъ направленіе паденія свѣтовыхъ лучей. Зачаточный стебелекъ положительно фототропиченъ, корень—отрицательно фототропиченъ. Изъ «Учебника для В. У. Заведеній».

тельный фототропизмъ, удаляясь отъ него. Органы же плагиотропные располагаются, наоборотъ, подъ известнымъ угломъ къ направленію падающаго свѣта. Почти всѣ ортотропные по отношенію къ силѣ тяжести органы оказываются ортотропными и по отношенію къ фототропическому раздраженію и плагиотропизмъ другихъ органовъ одинаково выступаетъ и при геотропическихъ и фототропическихъ раздраженіяхъ. Каждый органъ обладаетъ обычно известной долей чувствительности по отношенію къ силѣ тяжести и свѣту и, если вызываемыя этими обѣими силами реакціи не исключаютъ другъ друга, то положительно геотропичный органъ будетъ отрицательно фототропиченъ, а отрицательно геотропичный—положительно фототропиченъ; опытъ показываетъ, что такъ дѣйствительно и бываетъ на дѣлѣ. Необходимо, впрочемъ, оговориться, что фототропическая реакція не является такимъ постояннымъ свойствомъ растений, какъ геотропическая.

Ясно, такимъ образомъ, что, для того чтобы изучать въ чистомъ видѣ явленія фототропизма, необходимо исключить геотропическую реакцію органа. Осуществить это сравнительно не трудно; можно заставить растение вращаться вокругъ горизонтальной оси клиностата, но въ вертикальной плоскости, расположивъ его при этомъ такъ, чтобы оно получало свѣтъ лишь съ одной стороны, напримѣръ, ориентировавъ плоскость вращенія параллельно окну. Опытъ показалъ, однако, что такая сравнительно очень сложная постановка не всегда необходима и что вліяніе свѣта оказывается нерѣдко замѣтнымъ и безъ всякаго клиностата, какъ будто бы никакого геотропизма и не существовало.



Здѣсь мы лишь мимоходомъ укажемъ на этотъ фактъ, оставляя подробное съ нимъ знакомство до будущаго.

Положительный фототропизмъ извѣстенъ для многихъ водорослей, онъ очень распространенъ у стеблей высшихъ растений, въ особенности проростковъ; нерѣдокъ также онъ и для ортотропныхъ листьевъ, типичныхъ для проростковъ многихъ злаковъ. Наличие его не ограничена органами, снабженными хлоропластами: онъ очень нерѣдокъ и у безхлорофильныхъ грибовъ; такъ, напримѣръ, по направленію къ свѣту изгибаются ножки плодовыхъ тѣлъ *Peziza Fuckeliana* и *Coprinus*, наклоняются перитеции нѣкоторыхъ пиреномицетовъ, равно какъ одноклѣтныя спорангиеносцы *Phycomyces*, *Mucor* и *Pilobolus*. Положительно фототропичны также нѣкоторые корни, какъ, напримѣръ, корни обыкновеннаго огороднаго лука (*Allium sativum*). Отрицательный фототропизмъ присущъ цѣлому ряду корневыхъ органовъ, какъ живущихъ въ почвѣ, такъ въ особенности корнямъ воздушнымъ; у многихъ усиковъ, у подѣмядольнаго колѣна омелы и у нѣкоторыхъ другихъ гипокотилей наблюдается отрицательный фототропизмъ какъ разъ въ то время, когда они реагируютъ положительно на дѣйствіе силы тяжести. Изъ одноклѣтныхъ отрицательно геотропичныхъ органовъ укажемъ на корневые волоски папоротниковъ и печеночныхъ мховъ. Фототропизмъ трансверсальный (поперечный) присущъ обыкновенно дорзивентральнымъ органамъ, т. е. наряду съ обычными зелеными листьями и слоевищу печеночныхъ мховъ.

Такое различное реагированіе отдѣльныхъ органовъ вполне понятно съ оікологической точки зрѣнія. Потребность въ свѣтѣ далеко не одинакова у различныхъ растительныхъ органовъ. Яснѣе всего фототропическая реакція зеленаго листа, у котораго съ добычей извѣстнаго количества свѣта тѣснѣйшимъ образомъ связана и вся его ассимиляціонная дѣятельность. Положительный фототропизмъ стебля помогаетъ листьямъ въ ихъ ориентировкѣ по отношенію къ свѣту, между тѣмъ какъ корень оказывается способнымъ, благодаря своему отрицательному фототропизму, убѣгать отъ свѣта, какъ отъ вреднаго для него фактора. Воздушные корни и усики при помощи своего отрицательнаго геотропизма находятъ опору, къ которой они и присасываются или обвиваютъ. Въ послѣднемъ случаѣ фототропизмъ органовъ используется уже не въ цѣляхъ ориентировки въ опредѣленномъ положеніи по отношенію къ свѣту; таковы же, конечно, и всѣ случаи фототропизма у грибныхъ организмовъ. У нихъ фототропизмъ служитъ цѣлямъ наиболѣе выгоднаго распространенія споръ въ пространствѣ.

Одностороннее освѣщеніе въ природѣ является удѣломъ растений, растущихъ по лѣснымъ опушкамъ, подъ деревьями и зарослями; у нихъ и бываютъ особенно рѣзко выраженными фототропическіе изгибы. Фототропная реакція присуща, однако, и органамъ растущихъ на открытыхъ мѣстахъ растений, что и понятно, если вспомнить, что солнце проходитъ передъ ними по небу и значительно ярче освѣщаетъ ихъ южную сторону, чѣмъ сѣверную. Можно было бы предполагать, что такія ра-



стенія должны сгибаться навстрѣчу наиболѣе интенсивнымъ лучамъ свѣта, т. е. по направленію къ югу, или же въ теченіе дня принимать самыя разнообразныя положенія, слѣдуя за солнцемъ. Оказывается, что и на самомъ дѣлѣ растенія могутъ воспроизводить достаточно быстрые фототропическіе изгибы, чтобы слѣдить за положеніемъ солнца на небѣ; этотъ любопытный фактъ былъ экспериментально доказанъ опытами Визнера<sup>1)</sup>. Онъ помѣщалъ проростки обыкновенной посѣвной вики (*Vicia sativa*) на вертикальной оси прибора, производившаго полный оборотъ въ теченіе 24 часовъ и заставлялъ падать на растенія сквозь щель въ ставнѣ постоянный односторонній свѣтъ; оказалось, что, несмотря на непрерывное вращеніе вокругъ оси, проростки все время были изогнуты по направленію къ щели.—Въ естественныхъ условіяхъ, однако, обычно не наблюдается такого постоянного склоненія растительныхъ органовъ къ солнцу или вообще къ югу. Объясняется это, по всей вѣроятности, прежде всего тѣмъ, что прямой солнечный свѣтъ черезчуръ ярокъ, чтобы вызывать фототропическіе изгибы (объ этомъ свѣтовомъ „индифферентизмѣ“ см. стр. 798). Въ естественныхъ условіяхъ фототропные изгибы производятся растеніемъ гораздо чаще подѣ воздействием диффузнаго свѣта, чѣмъ свѣта прямого, какъ, впрочемъ, и указывалъ неоднократно Визнеръ. Есть, впрочемъ, и такія растенія, которыя, какъ подсолнечникъ (*Helianthus*) и череда (*Bidens*) своими изгибами слѣдуютъ за дневнымъ движеніемъ солнца по небу<sup>2)</sup>.

Сдѣлавъ общій мимолетный обзоръ фототропическихъ явленій, изучимъ ихъ теперь нѣсколько болѣе подробно, остановившись для начала на фототропической реакціи.

Происхожденіе положительнаго фототропнаго изгиба изучено еще далеко не такъ точно и разносторонне, какъ явленія геотропическихъ движеній. Но тѣ немногія данныя, съ которыми мы можемъ манипулировать, говорятъ согласно за то, что процессъ фототропическаго изгиба совершенно не отличается отъ геотропической реакціи. Совпаденіе начинается съ того, что самъ изгибъ зависитъ отъ неравномѣрнаго разрастанія двухъ противоположныхъ сторонъ, причемъ вогнутая сторона, по всей вѣроятности, растетъ замедленнымъ темпомъ, а выпуклая, наоборотъ, ускореннымъ; средняя же между этими крайними зона продолжаетъ разрастаться, и при наличности изгиба, своимъ прежнимъ неизмѣненнымъ темпомъ. Первые намеки на искривленіе совпадаютъ и при фототропической реакціи съ зоной наибольшаго роста; этотъ изгибъ затѣмъ идетъ далѣе книзу и фиксируется на послѣднемъ еще способномъ къ росту отдѣлѣ стебля<sup>3)</sup>, между тѣмъ какъ верхушка побѣга вновь выпрямляется. Позднѣе мы познакомимся и съ исключеніями изъ этого общаго правила.

Еще менѣе освѣдомлены мы о процессѣ отрицательно фототропнаго движенія. Можно лишь сказать, что едва ли есть какое либо

<sup>1)</sup> Wiesner. 1901. Biol. Cbl. 21, 801.

<sup>2)</sup> Stevens 1903. Bot. Gaz. 35, 363.



основаніе для предположенія, что оно въ чемъ либо существенномъ отличается отъ положительной реакціи. Нѣтъ сомнѣнія, что и здѣсь въ основѣ процесса лежитъ неравнобѣрный ростъ. Указанія, что отрицательный фототропный изгибъ начинается съ болѣе взрослыхъ, старѣйшихъ зонъ органа, уже прошедшихъ періодъ максимальнаго роста, можетъ быть и оправдываются на рядѣ отдѣльныхъ случаевъ, но едва ли имѣютъ общее для всего растительнаго міра приложеніе.

И положительно, и отрицательно реагирующіе на свѣтъ фототропные органы нерѣдко ориентируются совершенно точно въ направленіи падающихъ лучей (рис. 152). Такая ориентировка оказывается осуществимой даже при горизонтально направленномъ свѣтовомъ лучѣ <sup>4)</sup>. Въ тѣхъ же случаяхъ, когда растеніе на такое боковое освѣщеніе, въ особенности если интенсивность его невелика, не отвѣчаетъ соответственной ориентировкой, положеніе равновѣсія опредѣляется, надо думать, преобладаніемъ геотропизма.

Возможно, конечно, участіе въ ориентировочныхъ движеніяхъ и автотропизма, вызывающаго и въ случаѣ фототропныхъ изгибовъ такія же отклоненія отъ направленія лучей свѣта, какъ и при геотропической ориентировкѣ.

Не такъ просты фототропныя реакціи плагіотропныхъ органовъ, прежде всего зеленыхъ листьевъ: ихъ положеніе свѣтоваго равновѣсія достигается не всегда одними лишь изгибами, а нерѣдко и скручиваніями и сами движенія обусловлены не только ростомъ, но и колебаніями въ величинѣ тургора.

Зеленые листья обладаютъ, въ большинствѣ случаевъ, ясно выраженнымъ дорзивентральнымъ строеніемъ, приспособленнымъ къ тому, чтобы верхняя сторона листа получала нормально значительно болѣе интенсивный свѣтъ, чѣмъ нижняя. Наболѣе ясно выступаетъ свѣтовая ориентировка зеленыхъ листьевъ въ томъ простѣйшемъ случаѣ, когда на растеніе падаетъ односторонній разсѣянный свѣтъ или же такое диффузное освѣщеніе болѣе интенсивно съ одной стороны, чѣмъ съ другой.—Если, напримѣръ, наибольшая интенсивность диффузнаго свѣта совпадаетъ съ вертикалью, какъ, въ изслѣдованіяхъ Визнера <sup>5)</sup> и характерно для лѣса, листовыя пластинки ориентируются вполнѣ горизонтально. Если же этотъ свѣтовой максимумъ совпадаетъ съ горизонтальнымъ направленіемъ, листья занимаютъ на стеблѣ самое разнообразное, въ связи съ своимъ размѣщеніемъ, расположеніе, стремясь уловить возможно больше свѣтовой энергіи.—Мы выдѣлимъ четыре основныхъ положенія, къ которымъ сводятся всѣ случаи размѣщенія листьевъ по

<sup>3)</sup> Вполнѣ выросшіе узлы начинаютъ вновь разрастаться при одностороннемъ освѣщеніи (Commeleineae), или же реагируютъ на свѣтъ лишь послѣ того, какъ возобновленіе роста окажется осуществленнымъ импульсомъ силы тяжести (алаки; Schreiter 1909. Diss. Leipzig).

<sup>4)</sup> Wiesner 1878—80. Die heliotrop. Erscheinungen im Pflanzenreich. Denkschriften d. K. K. Akad. Wien. 39 и 43.

<sup>5)</sup> Wiesner 1899. Biol. Cbl. 19, 1.



отношенію къ источнику свѣта: они прикрѣпляются или къ передней, освѣщенной сторонѣ стебля, или же къ задней, затѣненной, или же, наконецъ, къ одной изъ боковыхъ, правой, или лѣвой. Движенія этихъ органовъ воспроизводятся, по Франку<sup>6)</sup>, слѣдующимъ образомъ: „Листья, расположенные на освѣщенной сторонѣ стебля изгибаются такъ, что верхняя ихъ сторона становится выпуклой; листъ начинаетъ нагибаться книзу, обращая, въ концѣ концовъ, свою пластинку по направленію къ свѣту. То же достигается листомъ, сидящимъ на тѣневой сторонѣ, при помощи изгиба кверху, причемъ верхняя сторона его становится уже вогнутой. Листья, сидящіе по бокамъ стебля, уже не могутъ, конечно, достигнуть оптимальнаго для нихъ свѣтового по-



Рис. 153. Побѣгъ *Calystegia*, подвергавшійся одностороннему (справа и сверху) освѣщенію.

ложенія путемъ непосредственныхъ изгибовъ въ одной плоскости и должны воспроизводить скручиванія, благодаря которымъ пластинка листа становится вертикально, однимъ своимъ краемъ кверху, а другимъ книзу, подставляя, вмѣстѣ съ тѣмъ, свою пластинку подъ прямымъ угломъ падающему на него лучу<sup>4)</sup>. Способъ реагирования, впрочемъ, далеко не одинаковъ у различныхъ растений. На изображенномъ на рис. 153 побѣгѣ вьюнка (*Calystegia*) нетрудно замѣтить, что листья, расположенные сбоку и сзади стебля, располагаютъ свои пластинки совершенно точно также, какъ и сидящіе на освѣщенной сторонѣ, при помощи ряда различныхъ скручиваній и изгибовъ своихъ черешковъ.— Если лучи солнца падаютъ непосредственно на нижнюю сторону листа, скручиваніе черешковъ достигаетъ уже полуокружности (180°) и листъ оказывается перевернутымъ въ свое нормальное свѣтовое положеніе. Процессъ этотъ можно на-

блюдать въ природѣ на листьяхъ различныхъ плакучихъ деревьевъ, а у обыкновенныхъ растений его можно съ легкостью индуцировать при помощи освѣщенія листа снизу (хотя бы зеркаломъ).

Мѣсто воспроизведенія фототропныхъ движеній цѣликомъ опредѣляется строеніемъ и распредѣленіемъ прироста въ данномъ листовомъ органѣ. По большей части, реакція на свѣтъ оказывается локализованной въ базальныхъ частяхъ листа,—черешкахъ или основныхъ зонахъ самой пластинки. Въ особенноти интересны движенія, выполняемыя листьями съ длинными черешками: ихъ пластинки и черешки реагируютъ на внѣшніе импульсы далеко не одинаково, что можно видѣть уже по тому углу, который образуетъ пластинка съ поддерживающимъ ее черешкомъ; черешки стремятся приблизиться къ вертикальному положенію, пластинки же располагаются обычно въ горизонтальной пло-

<sup>6)</sup> Frank 1870. Die natürl. wagerechte Richtung der Pflanzenteilen. Leipzig.



скости. Мы увидимъ, однако, нѣсколько ниже, что движеніе черешковъ не представляетъ собой автономнаго самостоятельнаго процесса, а диктуется цѣликомъ пластинкой листа. У перисто-сложныхъ листьевъ фототропныя движенія воспроизводятся, обыкновенно, во всякомъ случаѣ начиная съ опредѣленнаго возраста листа, каждымъ листочкомъ въ отдѣльности.

Происхожденіе фототропныхъ изгибовъ легко объясняется односторонними явленіями роста; что же касается процессовъ скручиванія, то они и до сихъ поръ представляютъ загадку. Долго господствовало предположеніе, что появленіе скручиваній обуславливается одновременнымъ воздѣйствіемъ на органъ цѣлаго ряда внѣшнихъ факторовъ, вродѣ свѣта, силы тяжести, вѣса самого органа и т. п., причемъ каждый факторъ въ отдѣльности вызываетъ появленіе одного лишь простаго изгиба; однако новѣйшими изслѣдованіями съ несомнѣнностью установленъ фактъ появленія скручиваній даже и въ томъ случаѣ, когда изъ внѣшнихъ факторовъ активнымъ является исключительно лишь свѣтъ. Фехтингъ <sup>7)</sup>, на примѣръ, показалъ съ полною отчетливостью, что у листьевъ мальвовыхъ могутъ наступать чисто фототропныя скручиванія. Въ опытахъ Швенденера и Краббе <sup>8)</sup> правда, не получалось фототропныхъ скручиваній у большинства листовыхъ органовъ, но зато они выступали вполне явственно у многихъ цвѣтоножекъ. Мы не можемъ, къ сожалѣнію, пускаться здѣсь въ обсужденіе различныхъ предположеній, касающихся вопроса, почему и при одностороннемъ освѣщеніи на клиностаѣ нерѣдко не получается фототропныхъ скручиваній. Если для воспроизведенія скручиванія и достаточно изъ всѣхъ внѣшнихъ факторовъ какого либо одного, на примѣръ, свѣта, вполне допустимо было бы участіе въ томъ же процессѣ и внутренняго фактора [экзотропія Нолля <sup>9)</sup>], еще, впрочемъ, совершенно гипотетическаго. Если же не признавать совмѣстнаго участія въ воспроизведеніи скручиваній двухъ разнородныхъ изгибовъ, ближайшій механизмъ этихъ явленій останется совершенно непонятнымъ. Одно лишь можно считать прочно установленнымъ, это то, что и скручиванія въ общемъ являются результатомъ ростовыхъ движеній.

Впрочемъ, есть и исключенія изъ этого общаго правила. Мы видѣли выше, что есть немало листьевъ, способныхъ воспроизводить геотропическіе изгибы при помощи сочлененій не ростовыми движеніями а измѣненіемъ тургорнаго напряженія; тѣ же сочлененія отвѣчаютъ и на раздраженія свѣтомъ. У бѣлой акаціи (*Robinia Pseudacacia*), на примѣръ, главные черешки листьевъ и ихъ сочлененія остаются, въ общемъ, неподвижными, между тѣмъ какъ отдѣльные листочки листа находятся въ постоянномъ движеніи. При слабыхъ свѣтовыхъ интенсивностяхъ положенія этихъ листочковъ совпадаютъ съ тѣми, которыя, какъ мы видѣли, обуславливаются ростомъ; иначе говоря, если предположить, для простоты,

<sup>7)</sup> Voechting 1888. Bot. Ztg. 46, 501.

<sup>8)</sup> Schwendener und Krabbe 1892. Abh. Berliner Akad.

<sup>9)</sup> Noll 1885—87. Arb. Würzburg. 3, 189 и 315.



что главный черешокъ расположенъ горизонтально, а наиболѣе интенсивный разсѣянный свѣтъ падаетъ сверху, то всѣ листочки окажутся распростертыми въ горизонтальной плоскости; если же свѣтъ падаетъ спереди въ направленіи листового черешка, листочки поворачиваются въ своихъ сочлененіяхъ на  $90^\circ$ , такъ что пластинки ихъ становятся уже вертикально, подѣ прямымъ угломъ къ падающему свѣту. Съ совершенно новыми явленіями встрѣтимся мы здѣсь, если сверху на листъ упадетъ свѣтъ высокой интенсивности, напримѣръ, прямые солнечные лучи. Подѣ ихъ воздѣйствіемъ горизонтально расправленные листочки начинаютъ приподниматься, приближаясь другъ къ другу попарно своими верхними сторонами, такъ что между ними оказывается уголъ уже не въ  $180^\circ$ , а въ  $90^\circ$  и даже меньше. И при всякомъ другомъ начальномъ положеніи въ пространствѣ осуществляются аналогичныя передвиженія листочковъ, приводящія къ тому, что пластинки ихъ подставляются свѣту подѣ острымъ угломъ или даже становятся къ нему совершенно бокомъ. Такимъ образомъ, положеніе листочковъ акаціи представляетъ двѣ крайнихъ стадіи, изъ которыхъ одна—расположеніе свѣтовое—имѣетъ, очевидно, цѣлю возможное использование слабого свѣта, а другая—расположеніе защитное—предохраненіе листа отъ избыточно сильнаго свѣта. Является ли сильный свѣтъ вреднымъ самъ по себѣ, или основною цѣлю листа является предохраненіе отъ излишняго испаренія, не можетъ еще считаться установленнымъ; во всякомъ случаѣ, движенія эти, несомнѣнно, вполне цѣлесообразны. Также цѣлесообразны въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ и промежуточныя положенія листочковъ, являющіяся несомнѣнными приспособленіями къ воспріятію количества свѣта соотвѣтственно каждой данной интенсивности падающихъ лучей.

Лишенные сочлененій листья уже неспособны шагъ за шагомъ измѣнять свое положеніе въ пространствѣ; ориентировка ихъ происходитъ въ періодъ разрастанія и приводитъ къ опредѣленному, уже постоянному свѣтовому положенію, опредѣляемому, въ большинствѣ случаевъ, не прямыми солнечными лучами, а направленіемъ наиболѣе интенсивнаго диффузнаго освѣщенія: листовыя пластинки располагаются къ нему подѣ прямымъ угломъ. Такое положеніе гарантируетъ листу и въ облачный день или въ тѣни максимальное количество свѣта; съ другой стороны на такихъ листьяхъ не можетъ отозваться черезчуръ губительно и яркая солнечная инсоляція уже потому, что направленіе ея мѣняется въ теченіе дня. Этотъ типъ листьевъ Визнеръ <sup>10)</sup> назвалъ эйфотометрическими въ отличіе отъ панфотометрическихъ; въ расположеніи послѣднихъ руководящимъ стимуломъ является стремленіе возможнаго устраненія прямыхъ интенсивныхъ солнечныхъ лучей и возможно болѣе полного, вмѣстѣ съ тѣмъ, воспріятія диффузнаго свѣта. Панфотометрическіе листья въ ихъ полномъ выраженіи присущи такъ называемымъ компаснымъ

<sup>10)</sup> Wiesner 1911. Sitzungsber. Wien. Akad. 120, (I), 119; сравни также литературу, указанную въ сноскѣ 28 на стр. 503; [Wiesner 1913. Flora 105, 127].



растениямъ <sup>11)</sup>. У этихъ растений, къ которымъ относится, между прочимъ, и средневропейское *Lactuca Scariola*, листья ориентируются въ тѣни совершенно нормальнымъ образомъ, на открытыхъ же солнцу мѣстахъ воспроизводятъ рядъ изгибовъ и скручиваній, приводящихъ къ тому, что пластинки ихъ становятся вертикально, вытягиваясь, приэтомъ, по направленію съ юга на сѣверъ; въ серединѣ дня такое листорасположеніе является защитнымъ, а утромъ и вечеромъ—свѣтовымъ по отношенію къ солнечнымъ лучамъ. Листья, расположенные на сѣверной или южной сторонахъ стебля, занимаютъ защитное положеніе при помощи простаго скручиванія у основанія; тѣмъ же листьямъ, которые направлены къ западу или востоку, приходится воспроизвести весьма сложныя передвиженія, чтобы занять вертикальное съ сѣвера на югъ положеніе; ихъ движеніе не представляетъ собой простаго изгиба кверху, прижимающаго листья къ стеблю, а связано съ перемѣщеніемъ всей срединной жилки листа къ сѣверу или къ югу. Въ частностяхъ движенія эти изслѣдованы еще сравнительно недостаточно <sup>12)</sup>.

Во вполне развитомъ состояніи листья компасныхъ растений не представляютъ дорзвентрального строенія и ихъ обращенная на востокъ сторона одинаково построена, какъ и сторона западная. Такое билатеральное строеніе и связанное съ нимъ вертикальное расположеніе листьевъ не представляетъ собой большой рѣдкости; укажемъ хотя бы на наши касатики (*Iris*) и многія новоголландскія акаціи и миртовые. Вертикальное расположеніе листьевъ касатиковъ, хотя и не связанныхъ въ своей ориентировкѣ съ какимъ либо опредѣленнымъ соотношеніемъ со сторонами свѣта, обуславливаетъ, все таки, гораздо большую защищенность пластинки отъ наиболѣе яркихъ солнечныхъ лучей, во всякомъ случаѣ въ серединѣ дѣта и на югѣ, чѣмъ въ томъ случаѣ, если бы пластинки листьевъ были расположены горизонтально; вмѣстѣ съ тѣмъ, у акацій и миртовыхъ отдѣльные листочки, ориентированные вертикально по отношенію къ вѣтви, а не къ поверхности почвы, оказываются неминуемо подставленными своими пластинками всей совокупности лучей полуденнаго солнца. Возможно сомнѣваться, поэтому, чтобы расположеніе листьевъ у этихъ растений представляло бы собой приспособленіе къ защитѣ противъ избыточной инсоляціи. Весьма вѣроятно, что листья этихъ растений и не способны вовсе ориентироваться подъ воздѣйствіемъ свѣта. Такое индифферентное отношеніе къ свѣту несомнѣнно установлено для многихъ радіально построенныхъ листьевъ, напримѣръ, для хвои сосны, листьевъ молодила (*Sedum acre*) и т. п.; листья эти располагаются такъ, что избытокъ свѣта одинаково часто падаетъ и на морфологически верхнюю, и морфологически нижнюю ихъ стороны. Такіе листовые органы можно назвать, вмѣстѣ съ Визнеромъ, афотометрическими.

Намъ не придется останавливаться на дальнѣйшихъ данныхъ,

<sup>11)</sup> Stahl 1881. Ueber sogenannte Kompasspflanzen. Jena.

<sup>12)</sup> Ad. Mayer 1912. Jahrb. wiss. Bot. 50, 359.



рисующихъ дѣйствительное использованіе свѣта листьями различныхъ растительныхъ типовъ и касающихся соотношенія между свѣтовымъ бюджетомъ верхней и нижней сторонъ листа; изъ богатыхъ подробностями и фактами изслѣдованій Визнера <sup>5)</sup> отмѣтимъ еще лишь одно характерное обстоятельство. Визнеръ показалъ, что наряду съ листьями, избѣгающими избытка свѣта при помощи передвиженій въ пространствѣ (листья съ сочлененіями, компасныя растенія) есть и такіе, которые достигаютъ того же результата, измѣняя свою форму. Можно показать чисто опытнымъ путемъ, что на плоско распротертый листъ падаетъ всегда значительно болѣе свѣта, чѣмъ на вогнутый или выпуклый; необходимо думать, поэтому, что изогнутость пластинокъ листьевъ, такъ широко распространенная въ природѣ, является защитнымъ отъ чрезчуръ интенсивной инсоляціи приспособленіемъ.

О разнообразныхъ дорзивентральныхъ органахъ, реагирующихъ на свѣтовые раздраженія намъ придется сказать лишь нѣсколько словъ. Пройдя молчаніемъ цвѣточные органы <sup>13)</sup>, остановимся на органахъ, дорзивентральность которыхъ не является первичной, а вызывается тѣми или другими внѣшними факторами. Проростки тыквы ортотропны и положительно фототропичны; при достиженіи ими опредѣленной высоты непосредственно надъ сѣмядолями намѣчается у нихъ рѣзкій изгибъ, направленный къ источнику свѣта; изгибъ этотъ, однако, не приводитъ стебля въ положеніе свѣтового равновѣсія, а заставляетъ расти всю подсѣмядольную его часть въ горизонтальномъ направленіи; при этомъ онъ становится уже явственно дорзивентральнымъ, образуя на своей нижней сторонѣ рядъ корней <sup>14)</sup>. Аналогичныя явленія наблюдаются и у побѣговъ обыкновеннаго плюща (*Hedera Helix*) <sup>15)</sup>. Его проростокъ отрицательно фототропиченъ и разрастается почти совершенно горизонтально. Если поставить рядомъ на одно и тоже одностороннее освѣщеніе проростки тыквы и плюща, стебли ихъ изогнутся въ двухъ противоположныхъ направленіяхъ; можно, такимъ образомъ, отмѣтить еще и происхожденіе взрослого плагіотропнаго побѣга изъ ортотропнаго положительно — или отрицательно фототропнаго проростка. На нижней сторонѣ стеблей плюща появляются, какъ и у тыквы, воздушные корни; несомнѣнно, однако, что эта, разъ индуцированная дорзивентральность не является уже неизмѣнной, такъ какъ удается превратить любую сторону растущаго побѣга въ брюшную или спинную, въ зависимости отъ того, затѣнимъ ли мы ее, или ярко освѣтимъ; весьма вѣроятно, что подобныя же соотношенія присущи и стеблю тыквы.

На оси клиностата оба эти растенія остаются, при одинаковомъ во всѣхъ сторонъ освѣщеніи, совершенно ортотропными. Такимъ образомъ, органы эти не являются строго дорзивентральными по существу своему; выведенныя изъ положенія равновѣсія, они не стремятся во чтобы то

<sup>13)</sup> Noll 1883—87, цитировано въ сноскѣ 9. Schwendener 1892, цитировано въ сноскѣ 8.

<sup>14)</sup> Czapek 1898. Flora 86, 425.

<sup>15)</sup> Sachs 1879. Arb. Würzburg. 2, 272.



ни стало вернуться къ нему при помощи изгибовъ и скручиваній, а приспособляются къ новому положенію, измѣняя свое внутреннее строеніе.

Совершенно инныя соотношенія характерны для печеночнаго мха маршанціи (*Marchantia*). Почка размноженія, служащая обычно исходнымъ матеріаломъ для культуры, построена одинаково на обѣихъ сторонахъ и лишь различіе въ освѣщеніи рѣшаетъ, какая изъ ея сторонъ превратится въ верхнюю поверхность слоевища; но разъ уже установившаяся дорзивентральность не поддается уже измѣненію подъ воздѣйствіемъ свѣта. Взрослое растеніе маршанціи реагируетъ на измѣненія въ направленіи свѣта уже какъ обыкновенный зеленый листъ; еще Франкомъ было указано, что слоевище ея возвращается къ нормальному по отношенію къ свѣту положенію не только путемъ простыхъ изгибовъ, но и при помощи своеобразныхъ скручиваній<sup>16)</sup>.

Укажемъ, наконецъ, на тѣ боковые побѣги, которые, радіально построенные въ почкѣ, становятся дорзивентральными подъ влияніемъ односторонняго свѣта, точно такъ же, какъ и подъ влияніемъ силы тяжести. Мѣсто прикрѣпленія листьевъ остается при этомъ неизмѣненнымъ, а передвиженіе органовъ вызывается изгибами черешковъ или оснований листьевъ, приводящими къ характерному двурядному расположенію пластинокъ (*Asar*, *Abies*); иногда наступаютъ также и фототропныя скручиванія стебля (напр. у *Cornus mas* и др.), приводящія къ тѣмъ же самымъ результатамъ уже инымъ путемъ, именно смѣщеніемъ мѣстъ прикрѣпленія листьевъ на боковыя стороны побѣга.

Уже одно такое разнообразіе реакцій на одинъ и тотъ же внѣшній импульсъ заставляетъ думать, что въ основѣ явленій фототропизма лежатъ сложные процессы раздраженія. Не можетъ быть и мысли о возможности также просто-механически истолковать происхожденіе фототропнаго изгиба, какъ пытались сдѣлать это для геотропизма, тѣмъ болѣе, что свѣтъ не обладаетъ какимъ либо видимымъ механическимъ воздѣйствіемъ (вродѣ притяженія) на растительные организмы. Тѣмъ не менѣе, образованіе фототропныхъ изгибовъ долго считалось гораздо болѣе простымъ процессомъ, чѣмъ оно есть на самомъ дѣлѣ<sup>17)</sup>. Въ основу этихъ представленій ставился извѣстный фактъ, что свѣтъ задерживаетъ разрастаніе въ длину многихъ растительныхъ органовъ, въ темнотѣ разрастающихся, наоборотъ, съ особенной быстротой. Если, поэтому, какой нибудь органъ растенія освѣщенъ на одной сторонѣ сильнѣе чѣмъ на другой, то казалось несомнѣннымъ, что свѣтловая сторона останется короткой и станетъ, поэтому, вогнутой, а органъ произведетъ положительный фототропическій изгибъ. Правильность этого представленія поколебалась уже при ближайшемъ изученіи отрицательно-фототропныхъ органовъ. Эти органы растутъ, какъ и другія растительныя части, скорѣе въ темнотѣ, чѣмъ на свѣту, и должны были бы,

<sup>16)</sup> Сравни Sachs 1879. Arb. Würzburg 2, 226. Czapek 1898. Jahrb. wiss. Bot. 32, 175.

<sup>17)</sup> De Candolle 1832. Physiologie végétale 3, 1086.



поэтому, выполнять въ отвѣтъ на одностороннее освѣщеніе совершенно такіе же изгибы, какъ и положительно фототропные. А такъ какъ реакція наблюдается уже совершенно иная и быстрѣе начинается разрастаться сильнѣе освѣщенная сторона, становясь все болѣе и болѣе выпуклой, можно думать съ большой долей вѣроятности, что фототропный изгибъ не вызывается непосредственной реакціей роста различно освѣщенныхъ сторонъ. Какъ и въ случаѣ геотропизма, мы имѣемъ дѣло и здѣсь съ своеобразной реакціей всего растительнаго организма на внѣшнее раздраженіе.

Громадная сложность отвѣта на свѣтовое раздраженіе фототропнымъ движеніемъ стала вполне ясна, когда Дарвинъ <sup>18)</sup> показалъ, что въ нѣкоторыхъ случаяхъ мѣсто реакціи, т. е. изгиба бываетъ значительно удалено отъ мѣста воздѣйствія односторонняго освѣщенія. Послѣ изслѣдованій Ротерта <sup>19)</sup>, переработавшаго критически и сильно расширившаго опыты Дарвина, вопросъ этотъ можетъ считаться однимъ изъ наилучше изученныхъ во всей физиологии растений. Въ качествѣ особенно типичнаго примѣра возьмемъ проростки *Setaria*, или какого нибудь другаго злака изъ группы *Panicaceae*, о которой намъ уже приходилось упоминать на стр. 748. Сѣмядоля у нихъ веретенообразной формы и быстро достигаетъ своей окончательной длины въ 3—6 mm., между тѣмъ какъ сочлененная съ ней, нѣсколько болѣе тонкая стеблевая часть,—подсѣмядольное колѣно или гипокотиль разрастается значительно дольше и можетъ достигнуть длины въ 5—6 сантиметровъ. У проростковъ опредѣленнаго возраста сѣмядоля оказывается уже достигшей предѣльныхъ размѣровъ, между тѣмъ какъ гипокотиль продолжаетъ оживленно разрастаться. Вначалѣ этотъ ростъ равномерно распределяется по всей длинѣ гипокотеля; позднѣе онъ сосредоточивается у его верхушки, а основаніе перестаетъ расти, выливаясь въ уже состоянную, возросшую ткань. Если такой проростокъ подвергнуть одностороннему освѣщенію, на верхушкѣ гипокотеля получается рѣзкій фототропическій изгибъ, перемѣщающійся постепенно къ основанію, пока это является возможнымъ по состоянію органа (рис. 154). Этотъ изгибъ осуществляется и тогда, когда односторонне освѣщается одна сѣмядоля; а гипокотиль остается въ темнотѣ. Если же затѣнить сѣмядолю и подвергнуть одностороннему свѣтовому раздраженію одинъ гипокотиль, фототропной реакціи уже не получается. Ясно, поэтому, что воспріятіе фототропнаго раздраженія присуще исключительно лишь сѣмядоли, между тѣмъ какъ воспроизведеніе фототропнаго изгиба лежитъ на обязанности одного лишь гипокотеля; то состояніе возбужденія, которое вызывается свѣтомъ въ сѣмядоли, должно быть, слѣдовательно, проведено въ гипокотиль и только на такое переданное съ мѣста воспріятія раздраженіе растущій органъ отвѣчаетъ изгибомъ. Сѣмядоля представляетъ собой, такимъ образомъ, характерный воспринимающій свѣтовое

<sup>18)</sup> Darwin 1881. *Bewegungsvermögen*. Stuttgart.

<sup>19)</sup> Rothert 1894. *Cohn's Beitr. zur Biologie* 7, 1.



раздраженіе органъ съ максимумомъ чувствительности, какъ показали изслѣдованія Ротерта, на самомъ его концѣ; въ гипокотилѣ же мы имѣемъ пространственно отдѣленный отъ мѣста воспріятія двигательный органъ, не способный самостоятельно воспринимать раздраженія односторонняго освѣщенія. Въ чемъ интимное различіе этихъ двухъ органовъ, мы не знаемъ. Во всякомъ случаѣ, не нужно думать, что гипокотиль является органомъ, совершенно нечувствительнымъ къ свѣтовому раздраженію; его свѣточувствительность выражается въ двухъ направленіяхъ: съ одной стороны свѣтъ задерживаетъ ростъ этого органа совершенно также, какъ и ростъ остальныхъ растительныхъ частей, а съ другой, можно одинаково измѣнять воспримчивость къ свѣтовому раздраженію (стр. 799) освѣщая гипокотиль или сѣмядолю. Нужно думать, поэтому, что одностороннее освѣщеніе приводитъ въ гипокотиль и сѣмядолю къ различной цѣпи процессовъ. Припомнимъ, между прочимъ, что у растений изъ группы *Raniceae* намѣчаются совершенно такія же соотношенія и при геотропическомъ раздраженіи.

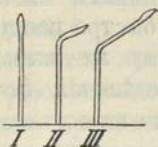


Рис. 154. *Setaria viridis*. Проростки. I—совершенно прямой этиолованный проростокъ. II—онъ же, изогнувшійся къ свѣту. III—онъ же, послѣ продолжительнаго односторонняго освѣщенія. По Ротерту<sup>19</sup>). Почти ест. величина.

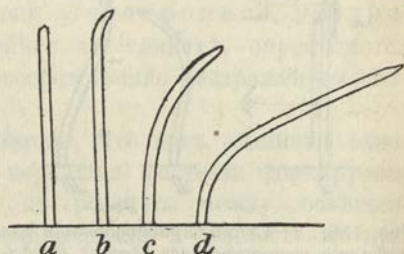


Рис. 155. Фототропные изгибы овса (*Avena*). По Ротерту.  $1\frac{1}{2}$  ест. вел. a—при началѣ опыта; b—черезъ  $1\frac{1}{2}$  часа, c—черезъ  $3\frac{1}{2}$  часа, d—черезъ  $9\frac{1}{2}$  часовъ послѣ начала опыта.

Необходимо, однако, отмѣтить, что такія рѣзкія расчлененія органа, воспринимающаго раздраженіе, отъ органа реагирующаго сравнительно рѣдко встрѣчаются въ растительномъ мірѣ; они особенно любопытны какъ аналогія приспособленій, типичныхъ для животныхъ. Расчлененіе это связано съ достиженіемъ растеніемъ опредѣленнаго возраста; молодая сѣмядоля оказывается способной и сама къ воспроизведенію фототропныхъ изгибовъ.

Фототропная реакція у проростковъ другихъ злаковъ протекаетъ нѣсколько иначе. Подсѣмядольное колѣно ихъ обыкновенно остается недоразвитымъ и сѣмядоля достигаетъ сравнительно очень крупныхъ размѣровъ. Органъ этотъ на всемъ своемъ протяженіи оказывается способнымъ воспринимать свѣтовое раздраженіе, но получающееся при этомъ возбужденіе, а, слѣдовательно, и реакція достигаютъ своего максимума при одностороннемъ освѣщеніи одной верхушки сѣмядоли. Заключение это можно вывести изъ цѣлага ряда различныхъ наблюденій. Въ его пользу говорить уже самъ ходъ обыкновеннаго фототропическаго



изгиба. Если наблюдать за этимъ процессомъ, напр., у проростковъ овса (*Avena*, рис. 155), нетрудно замѣтить, что начало его намѣчается непосредственно подъ верхушкой сѣмядоли (b); черезъ 3½ часа (c) уже весь органъ реагируетъ на раздраженіе; позднѣе же верхушка снова становится прямой (послѣ сложнаго ряда движеній въ обѣ стороны, по всей вѣроятности автотропнаго характера), а изгибъ локализуется у основанія органа, становясь въ тоже самое время значительно круче (d). Если изучить распределеніе роста по длинѣ проростка, окажется, что максимумъ разрастанія лежитъ въ разстояніи 5 до 10 миллиметровъ отъ верхушки, смѣняясь быстрымъ кверху и постепеннымъ книзу паденіемъ скорости. Иначе говоря, начало фототропнаго изгиба не совпадаетъ здѣсь съ зоною наибольшаго роста, а, наоборотъ, намѣчается въ области крайне слабыхъ ростовыхъ явленій; изъ этого

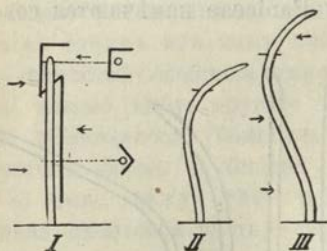


Рис. 156. I—Схема приспособленія для затѣненія проростка овса (*Avena*). Стрѣлками обозначено направленіе лучей свѣта. II и III—результаты опыта черезъ 5 часовъ. Горизонтальной чертой отмѣчена граница между областями различнаго по направленію свѣтового воздѣйствія. II—изгибъ вправо сообщился и основной части. III—проростокъ изогнутъ *вправо* въ верхней своей части и *вправо* въ основной. По Ротерту<sup>19)</sup>.

слѣдуетъ, что состояніе возбужденія на верхушкѣ органа должно быть значительно болѣе сильное, чѣмъ далѣе книзу, такъ какъ при одинаковомъ возбужденіи изгибъ, конечно, прежде всего сталъ бы замѣтнымъ въ наиболѣе быстро растущей области. Къ такому же выводу относительно распределенія фототропической чувствительности можно придти и другимъ путемъ. Проростокъ овса даетъ фототропный изгибъ, будемъ ли мы освѣщать всю его сѣмядолю, или только одно ея основаніе, или же только одну ея верхушку. Результатъ такого освѣщенія, однако, неодинаковъ; особенно ярко выступаетъ это различіе, если при помощи особыхъ колпачковъ изъ черной бумаги, форма которыхъ изображена на рис. 156 I, освѣтить верхушку проростка съ одной стороны, а основаніе его—съ другой. Черезъ ¼ часа различно освѣщенные участки проростка изгибаются соотвѣтственно направленію падающихъ лучей и все растеніе представляетъ собой Z-образную фигуру. Черезъ 5 часовъ (рис. 156 II, III) состояніе возбужденія, переданное изъ верхушки проростка въ основныя части, уже начинаетъ угнетать стремленіе основанія сѣмядоли изогнуться *влѣво* и, въ концѣ концовъ, измѣняетъ его наклонъ въ противоположную сторону; очевидно, что возбужденіе, переданное сверху, сильнѣе, чѣмъ мѣстное. Особенно воспримчивая къ воздѣйствію свѣта зона на верхушкѣ сѣмядоли сравнительно очень невелика; она измѣняется лишь нѣсколькими миллиметрами, обычно не болѣе трехъ.

Какъ у *Setaria*, такъ и у *Avena* мы, такимъ образомъ, съ несомнѣнностью констатируемъ переносъ фототропнаго возбужденія съ пре-



имушественно или исключительно воспримчивой верхушки по направлению къ основанію. Проведеніе раздраженія въ обратномъ направленіи хотя и осуществимо, но, во всякомъ случаѣ, уже далеко не такъ легко <sup>20)</sup>. Процессъ проведенія раздраженія въ растительныхъ органахъ извѣстенъ намъ лишь въ самыхъ общихъ чертахъ. Мы знаемъ, напримѣръ, что перерѣзка сосудистыхъ пучковъ не останавливаетъ передачи раздраженія. Слѣдовательно, процессъ этотъ совершается по паренхиматической ткани и связанъ неразрывно съ жизнедѣятельнымъ ея состояніемъ. Опыты Фиттинга <sup>21)</sup> показали далѣе, что скорость проведенія раздраженія почти не измѣняется даже и тогда, когда сѣмядоля (у овса) оказывается пораненной двумя надрѣзами, расположенными другъ надъ другомъ и заходящими съ разныхъ сторонъ за середину органа. Иначе говоря, проведеніе раздраженія должно совершаться не только по прямому направленію вдоль по оси органа, но и въ поперечномъ къ ней направленіи; оно можетъ огибать, такъ сказать, углы.

Особенно любопытно, что такимъ колѣнчатымъ путемъ передается не только вообще раздраженіе, а именно фототропное раздраженіе, т. е., что изгибъ, совершающійся въ темнотѣ, опредѣляется всегда мѣстомъ воспріятія свѣта въ непосредственно раздраженной свѣтомъ верхушкѣ.

Фиттингъ высказалъ предположеніе, что подъ вліяніемъ односторонняго освѣщенія въ клѣткахъ верхушки растенія формируется опредѣленная полярность, сводящаяся къ различію между „освѣщеннымъ полюсомъ“ и „полюсомъ менѣе освѣщеннымъ“; сущность же проведенія, по его мнѣнію, состоитъ въ дальнѣйшей передачѣ этой полярности, причѣмъ на расположеніе ея осей не могутъ сколько нибудь отозваться разнообразныя препятствія, вродѣ надрѣзовъ и пр. Бойсенъ-Тенсенъ <sup>22)</sup> представляетъ себѣ процессъ передачи раздраженія совершенно иначе; впрочемъ, такъ какъ данныя Ванъ-деръ-Волка <sup>23)</sup> подтверждаютъ опыты Фиттинга, мы и не станемъ останавливаться на этихъ новыхъ взглядахъ <sup>24)</sup>.

Ротерту удалось доказать наличность неравнобѣрнаго распредѣленія фототропной чувствительности, помимо злаковъ, и у многихъ другихъ проростковъ, а также и у стеблей и листьевъ вполне развитыхъ растеній; въ связи съ этимъ стоитъ, конечно, и необходимость проведенія фототропнаго раздраженія. Познакомимся вкратцѣ съ явленіями,

<sup>20)</sup> Еще недавно доказаннымъ являлось лишь базипетальное проведеніе раздраженій. Однако, Гуттенбергъ (Guttenberg 1913. Jahrb. wiss. bot. 52, 333) показалъ, что хотя одностороннее раздраженіе основанія органа и не вызываетъ изгибовъ въ затѣненной верхушкѣ, но можетъ, тѣмъ не менѣе, задерживать или ослаблять индуцированное поздне въ обратномъ направленіи искривленіе. Весьма желательно было бы имѣть подтверженіе этому факту.

<sup>21)</sup> Fitting 1907. Jahrb. wiss. Bot. 44, 177.

<sup>22)</sup> Boysen-Jensen 1911. Oversigt dansk. videnskab. Selskaps Forhandl.

<sup>23)</sup> Van-der-Wolk 1911. Akad. Amsterdam. Proceedings.

<sup>24)</sup> Весь этотъ вопросъ нуждается, въ сущности, въ переработкѣ.



свойственными листьямъ мальвовыхъ; надъ выясненіемъ ихъ много поработалъ и Фехтингъ <sup>7)</sup>. Пластинка листьевъ этихъ растений сама по себѣ не способна къ активнымъ движеніямъ, но зато съ черешкомъ сочленяется она при помощи способнаго воспроизводить тургорные изгибы сочлененія, а самъ черешокъ обладаетъ способностью къ ростовымъ изгибамъ. Мы ограничимся лишь движеніями одного сочлененія. Оказывается, что они могутъ быть индуцированы или въ немъ самомъ, или же вызываться раздраженіями, переходящими изъ пластинки листа.

Если одностороннее освѣщеніе воздѣйствуетъ на одно лишь сочлененіе, оно реагируетъ аналогично положительно фототропному стеблю и, производя изгибъ, переводитъ листовую пластинку въ новое, съ инымъ наклономъ къ горизонту, положеніе. Если же импульсъ исходитъ отъ листовой пластинки, сочлененіе изгибается такъ, что она оказывается подставленной падающимъ на нее лучамъ свѣта подъ прямымъ угломъ. Если же, какъ сдѣлалъ Фехтингъ, вызвать соотвѣтственной постановкой опыта антагонизмъ между пластинкой листа и ея сочлененіемъ, оказывается, что на изгибахъ сочлененія гораздо сильнѣе отзываются передаваемые съ пластинки листа импульсы, чѣмъ его непосредственное раздраженіе; изъ двухъ противоположныхъ раздраженій всегда беретъ верхъ раздраженіе, воспринятое и переданное пластинкой листа. Новѣйшіе опыты <sup>25)</sup> говорятъ за то, что и у другихъ растений, вродѣ капуцинь (*Tropaeolum*), хмѣля (*Humulus*), бегоніи (*Begonia*) и др. двигательныя реакціи листового черешка направляются воспріятіями листовой пластинки; у бегоніи раздраженіе передается съ пластинки вплоть до стебля, вызывая его искривленіе.

Весьма вѣроятно также, что и у корней ихъ отрицательный фототропизмъ связанъ съ свѣтовымъ воспріятіемъ на верхушкѣ <sup>26)</sup>. Однако, далеко не всегда можно найти особю сформированный органъ воспріятія свѣтового раздраженія; не всегда также пространственно отдѣлены другъ отъ друга мѣста воспріятія и мѣста воспроизведенія реакціи; нерѣдко можно встрѣтить и такія растительныя части, у которыхъ чувствительность одинаково высока и въ двигательной зонѣ, и въ другихъ мѣстахъ; впрочемъ, и у нихъ осуществляется передача фототропическаго возбужденія на разстояніе <sup>27)</sup>. Трудно сказать что либо определенное о скорости передачи фототропныхъ импульсовъ, такъ какъ не удастся разграничить начало и конецъ этого явленія отъ другихъ фазъ процесса раздраженія. Можно составить себѣ лишь приблизительное представленіе объ этой скорости по даннымъ Ротерта, указывающаго, что у *Brodiaea congesta* фототропный изгибъ передвинулся на 5 — 6 сантиметровъ къ основанію стебля въ теченіе 3 часовъ. У злаковъ скорость

<sup>25)</sup> Haberlandt 1905. Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Leipzig. (Предв. сообщ. Ber. Bot. Ges. 22, 105). Nordhausen 1907. Ber. Bot. Ges. 25, 398. Figdor 1910. Annales du jard. de Buitenzorg. (Ser. 2) Supl. III. 453.

<sup>26)</sup> Kohl 1894. Die Mechanik der Reizkrümmungen. Marburg.

<sup>27)</sup> Rothert. 1894. Cohn's Beitr. zur. Biol. 7, 1.



передачи импульса несомнѣнно значительно меньше и пространство, на которое онъ можетъ передаваться, не превышаетъ 2—3 сантиметровъ.

Знакомство съ фототропическими явленіями, присущими проросткамъ злаковъ, съ полной очевидностью показываетъ намъ, что фототропная реакція складывается, по крайней мѣрѣ, изъ четырехъ различныхъ процессовъ, именно воспріятія, возбужденія, передачи на разстояніе и, наконецъ, изгиба. Попробуемъ теперь разобраться въ каждомъ изъ этихъ процессовъ въ отдѣльности, насколько позволить намъ это настоящее состояніе нашего знанія. Начнемъ съ воспріятія (перцепціи). Въ случаѣ геотропическаго раздраженія мы могли, по крайней мѣрѣ, сказать съ полной увѣренностью, что первымъ чисто физическимъ воздѣйствіемъ на растеніе должно быть нѣчто, связанное съ ощущеніемъ чувствительной протоплазмы вѣсовыхъ импульсовъ. Заключение это было обосновано нами на возможности замѣнить дѣйствіе силы тяжести воздѣйствіемъ центробѣжной силы. Свѣтовой же импульсъ до сихъ поръ не удается замѣнить никакимъ другимъ агентомъ и у насъ, поэтому, ускользаетъ подъ ногами почва для какихъ либо сравненій и выводовъ. Можно было бы предполагать, что дѣйствіе свѣта, въ сущности, вполне аналогично дѣйствію силы тяжести, т. е., что оба эти фактора воздѣйствуютъ чисто механически. Вѣроятность этого далеко не исключена, такъ какъ, по Максвеллю, въ средѣ, по которой распространяется свѣтовой лучъ, должно господствовать въ направленіи луча давленіе, достигающее примѣрно 0.5 mg. на квадратный метръ. Наличие такого давленія была доказана опытнымъ путемъ въ изслѣдованіяхъ Лебедева<sup>28)</sup>. Но уже не говоря о его незначительности, еще много и другихъ обстоятельствъ говоритъ противъ принятія непосредственной связи между фототропнымъ воспріятіемъ и свѣтовымъ давленіемъ. Болѣе вѣроятнымъ является предположеніе, что паденіе свѣтового луча на растительную клѣтку ведетъ къ ряду химическихъ въ ней реакцій.

Къ сожалѣнію, и эта фотохимическая точка зрѣнія не открываетъ намъ сколько нибудь широкихъ горизонтовъ. Но если предположенія, положенныя въ ея основу, удалось бы когда нибудь доказать экспериментальнымъ путемъ, мы бы сказали, что растеніе реагируетъ не на свѣтъ, а на вызываемыя имъ химическія измѣненія и что фототропизмъ, слѣдовательно, представляетъ собой лишь частный случай хемотропизма (глава XXXVI). Въ такомъ случаѣ между фототропизмомъ и геотропизмомъ получилось бы радикальное несходство, такъ какъ мы знаемъ, что ощущеніе силы тяжести вызывается несомнѣнно механическимъ давленіемъ. Различіе между геотропическимъ и фототропическимъ воспріятіями подчеркивается еще и различнымъ отношеніемъ этихъ реакцій къ внѣшнимъ агентамъ, въ особенности къ кислороду. Такъ, на примѣръ, Корренсъ<sup>29)</sup> показалъ, что проростки подсолнечника

<sup>28)</sup> Lebedew 1901. *Annalen der Physik* (4) 6, 433.

<sup>29)</sup> Correns 1892. *Flora* 75, 87.



(*Helianthus*) оказываются способными воспроизводить геотропические изгибы в отсутствии даже и минимальнѣйшихъ слѣдовъ кислорода, между тѣмъ какъ для воспроизведенія фототропныхъ движеній необходимо уже довольно значительное содержаніе кислорода въ окружающей атмосферѣ (около 1% нормального его количества); геотропическая реакція исчезаетъ, при этомъ, лишь вмѣстѣ съ остановкою роста органа, и, слѣдовательно, вполне допустимо предположеніе, что воспріятіе силы тяжести совершенно независимо отъ кислорода, между тѣмъ какъ фототропное воспріятіе можетъ осуществиться лишь при сравнительно высокомъ содержаніи кислорода въ окружающей средѣ. Съ другой стороны Рихтеръ <sup>30)</sup> показалъ, что такъ называемый „лабораторный воздухъ“ уничтожаетъ воспримчивость растенія къ силѣ тяжести, нисколько не понижая, а даже повышая чувствительность къ свѣтовымъ раздраженіямъ. Отмѣтимъ, наконецъ, что по даннымъ Руттенъ-Пекельгаринга <sup>31)</sup> не доходящія до порога реакціи раздраженія, получаемыя растеніемъ отъ силы тяжести и свѣта, не могутъ суммироваться на подобіе того, какъ суммируются раздраженія отъ силы тяжести и центробѣжной силы.

Для того, чтобы паденіе свѣта вызвало въ растеніи состояніе фототропнаго возбужденія, необходимо, какъ мы видѣли, заставить этотъ импульсъ дѣйствовать односторонне. Мы знаемъ, что удается устранить всякій геотропическій изгибъ путемъ постоянного вращенія растенія вокругъ горизонтальной оси клиностата; совершенно также можно предотвратить и фототропическую реакцію растенія, если вращать само растеніе или же источникъ свѣта вокругъ растенія. И здѣсь, какъ и въ случаѣ перцепціи силы тяжести на клиностатѣ, устраняется лишь изгибъ, а не само воспріятіе свѣтового раздраженія, получаемого растеніемъ съ одинаковой интенсивностью со всѣхъ сторонъ. Воспріятіе превращается въ возбужденіе, за которымъ должна бы послѣдовать и реакція; но такъ эти реакціи у ортотропнаго органа одинаковы по своей интенсивности во всѣ стороны, они, складываясь, взаимно уничтожаются и изгиба не получается. Если же перейти къ ближайшему значенію односторонняго освѣщенія, то у различныхъ авторовъ мы найдемъ и различныя въ этомъ отношеніи представленія. Такъ, напримеръ, по Саксу <sup>32)</sup>, основное значеніе нужно приписывать тому направлению, въ которомъ падающіе на растеніе лучи пронизываютъ его ткани.

По его предположенію ортотропный органъ находится въ положеніи свѣтового равновѣсія лишь въ томъ случаѣ, когда лучи свѣта падаютъ въ направленіи его оси, между тѣмъ какъ органы плагіотроп-

<sup>30)</sup> Richter 1910. Sitzungsber. Wien. Akad. 119, 1, 1051. Нелюбовъ (Neljubow 1911, Ber. Bot. Ges. 29, 97), придаетъ наблюденіямъ Рихтера, говорящимъ за повышение фототропной чувствительности въ лабораторномъ воздухѣ, совершенно иное толкованіе.

<sup>31)</sup> Rutten-Pekelharing 1910. Rec. trav. bot. néerl. 7.

<sup>32)</sup> Сравни Müller-Thurgau 1876. Flora 59. 63 и Sachs, Vorlesungen.



ные располагаются по отношенію къ направленію падающихъ лучей подъ вполне опредѣленнымъ угломъ. Съ другой стороны <sup>33)</sup> дѣлались указанія, что главное значеніе въ процессѣ фототропной реакціи играетъ неравномѣрное распредѣленіе свѣтовой интенсивности въ разныхъ частяхъ освѣщаемого растенія. Ни одно изъ этихъ воззрѣній не является еще достаточно обоснованнымъ; весьма сомнительно, можно ли вообще поставить растеніе въ такія условія, чтобы различныя его стороны были неодинаково ярко освѣщены и чтобы, вмѣстѣ съ тѣмъ, не происходило прониканія лучей отъ болѣе свѣтлыхъ къ болѣе темнымъ мѣстамъ. Всѣ эти трудности приводятъ къ тому, что отдать преимущество какому либо изъ двухъ упомянутыхъ воззрѣній представляется совершенно невозможнымъ; но, наряду съ этимъ, вполне осуществимо, благодаря работамъ Фиттинга <sup>34)</sup>, отклоненіе того предположенія, на которое мы указывали выше, именно, что условіемъ для воспроизведенія фототропнаго изгиба является неодинаковая яркость освѣщенія, господствующая на различныхъ сторонахъ перцепирующаго органа. Было распространено предположеніе, что проростокъ овса, половина котораго, скажемъ лѣвая, затемнена, а правая одинаково сильно освѣщена сзади и спереди, воспроизведетъ фототропный изгибъ вправо; опыты Фиттинга въ корнѣ подрываютъ такое предположеніе. Дѣйствительно, если разрѣзать вдоль верхушку сѣмядоли проростка овса и затѣнить одну изъ ея половинокъ, освѣтивъ съ двухъ сторонъ другую половинку, изгиба не получится, ни въ самой верхушкѣ, ни въ затѣненномъ ея основаніи. Если же мы станемъ освѣщать половинки сѣмядоли одностороннимъ свѣтомъ, всегда получаютъ изгибы по направленію къ источнику свѣта, внѣ всякой связи съ тѣмъ, затѣнена ли или совершенно удалена другая половина. При этомъ и затѣненная основная часть органа изгибается въ направленіи падающаго на верхушку луча, безразлично, падаетъ ли свѣтъ на внѣшнюю, внутреннюю или боковую стороны сѣмядоли. Изъ этихъ опытовъ, въ связи съ тѣмъ, что было сказано нами выше о проведеніи раздраженія, слѣдуетъ съ полной очевидностью, что реакція затѣннаго основанія сѣмядоли обуславливается, во всякомъ случаѣ, не передачей двумя различно раздраженными частями верхушки двухъ опять-таки различныхъ раздраженій, воздѣйствующихъ одно — на выпуклую, а другое — на вогнутую при изгибѣ часть органа.

Новыя представленія о фототропической перцепціи развились въ своихъ недавнихъ работахъ Габерландтъ <sup>35)</sup>. Онъ указалъ, что у

<sup>33)</sup> Darwin 1881. *Bewegungsvermögen*. Stuttgart. Oltmanns 1892. *Flora* 75, 183.

<sup>34)</sup> Fitting 1907. *Jahrb. wiss. Bot.* 44, 177.

<sup>35)</sup> Haberlandt 1905. *Lichtsinnesorgerne der Laubblätter*. Leipzig; 1907. *Biol. Cbl.* 27, 289; 1908. *Sitzungsber. Wien. Akad.* 117, 1, 621; 1909. *Jahrb. wiss. Bot.* 46, 377. 1909. *Phys. Anatomie*, 4 Aufl. Leipzig. Сравни также Nordhausen 1907. *Ber. Bot. Ges.* 25, 398; 1910. *Z. f. Bot.* 2, 463. Kniep 1907. *Biol. Cbl.* 27, 97. Gaulhofer 1908. *Sitzungsber. Wien. Akad.* 117, 1, 153. Wager 1909. *Annals Bot.* 23, 439. Albrecht 1908. *Ber. Bot. Ges.* 26a, 182.



многихъ листьевъ на эпидермальныхъ клѣткахъ развиваются конусовидные сосочки, преломляющіе падающій извнѣ свѣтъ на подобіе собирающихъ чечевиць, такъ что центральная часть внутренней стѣнки эпидермиса оказывается освѣщенной гораздо ярче, чѣмъ ея края. Это различіе въ освѣщеніи и создаетъ, по Габерландту, необходимую обстановку для фототропной реакціи, обуславливая положеніе свѣтового равновѣсія для листа при паденіи свѣтового пятна на середину клѣтки и вызывая перемѣщеніе его, когда зайчикъ этотъ оказывается расположеннымъ эксцентрично. Примѣненіе этой гипотезы къ ортотропнымъ органамъ—вещь не легкая; впрочемъ, здѣсь отнимается у нея и основная фактическая подкладка, такъ какъ даже у наиболѣе свѣточувствительныхъ ортотропныхъ органовъ, вродѣ проростковъ злаковъ, не бываетъ сколько нибудь ясно выраженного сосочковиднаго эпидермиса. Вмѣстѣ съ тѣмъ приведенные выше опыты Фиттинга показали съ полной отчетливостью, что ту роль воспріятія фототропнаго раздраженія, которую обычно несетъ наружный эпидермальный слой, свободно можетъ выполнять и эпидермисъ внутренней стороны сѣмядоли а также и всякая другая, обнаженная разрѣзомъ паренхиматическая клѣтка. Сомнительность руководящаго участія въ созданіи фототропнаго возбужденія эпидермальныхъ клѣтокъ верхней стороны листьевъ была доказана въ 1910 г. Нордгаузеномъ<sup>35)</sup> опытнымъ путемъ; оказалось, что многіе листья продолжаютъ воспроизводить фототропныя движенія даже и тогда, когда верхній эпидермальный ихъ слой убитъ путемъ шлифованія.

Мы пробѣжали вкратцѣ вопросы объ воспріятіи, проведеніи и реакціи при фототропизмѣ. Остается лишь прослѣдить, какимъ образомъ отзываются на этихъ движеніяхъ раздраженія различныя внѣшніе факторы и прежде всего самъ свѣтъ. До сихъ поръ мы совершенно сознательно не упоминали или касались лишь вскользь значенія интенсивности или продолжительности односторонняго освѣщенія фототропнаго органа. Однако, намъ уже приходилось указывать, что величина интенсивности свѣта нерѣдко играетъ существенную роль въ процессѣ раздраженія (сравни стр. 782). Подойдемъ теперь нѣсколько ближе къ этому вопросу.

Воздѣйствіе внѣшнихъ факторовъ мы изучимъ, такимъ образомъ, начиная съ самого основнаго фактора—свѣта; остановимся прежде всего на продолжительности его воздѣйствія, его интенсивности, а затѣмъ и на качественномъ его составѣ.

Какъ и въ случаѣ геотропическаго раздраженія, и при фототропныхъ реакціяхъ нѣтъ необходимости подвергать органъ воздѣйствію раздраженія, приносимому односторонне падающимъ лучемъ, вплоть до появленія самого изгиба. Вполнѣ достаточно подвергнуть растенію одностороннему освѣщенію въ теченіе сравнительно очень короткаго времени, чтобы затѣмъ получить фототропный изгибъ на органѣ, перенесенномъ уже въ полную темноту. Тотъ минимумъ времени свѣтового раздраженія, за которымъ слѣдуетъ макроскопически отмѣчаемое искривленіе органа, называется и здѣсь временемъ вос-



пріятія. Ясно уже а priori, что время это должно значительно мѣняться въ зависимости отъ различной интенсивности свѣтового импульса; дѣйствительно, опыты Блаува и Фрѣшеля <sup>36)</sup>, сдѣланные на положительно фототропныхъ органахъ, главнымъ образомъ на проросткахъ овса, показали, что между интенсивностью свѣтового раздраженія и временемъ воспріятія можно намѣтить рядъ вполне законѣрныхъ соотношеній. Законность эта вылилась въ тѣ же самыя формы, съ которыми мы уже имѣли дѣло въ главѣ о геотропизмѣ, когда устанавливали законъ количества раздраженія. При воспріятіи свѣтового раздраженія играютъ роль не интенсивность и не продолжительность освѣщенія сами по себѣ, а лишь ихъ произведеніе, т. е. количество свѣта. Для осуществленія того минимальнаго раздраженія, которое еще достаточно сильно, чтобы вызвать видимое искривленіе, необходимо всегда опредѣленное количество свѣта. Его можно получить одинаково путемъ кратковременнаго, но чрезвычайно яркаго пучка свѣта, или же при помощи очень слабого, но долговременнаго освѣщенія. Есть основанія думать, что законъ этотъ приложимъ не ко всякимъ комбинаціямъ интенсивности и продолжительности освѣщенія, но границы его примѣнимости во всякомъ случаѣ чрезвычайно широки. Приведемъ нѣсколько цифръ Блаува для проростковъ овса.

Продолжительность освѣщенія.	Интенсивность свѣта въ МК (свѣчечныхъ метрахъ).	Произведеніе=количеству раздраженія въ свѣчечныхъ секундахъ.
43 часа	0.00017	26.3
6 »	0.00085	18.6
1 »	0.00477	17.2
4 минуты	0.0898	21.6
4 секунды	5.456	21.8
$\frac{1}{100}$ »	1902	19.0
$\frac{1}{1000}$ »	26.520	26.5

Фрѣшель показалъ, что  $\frac{1}{1000}$  секунды не является еще низшимъ предѣломъ длительности освѣщенія, вызывающаго фототропные изгибы; онъ получилъ реакцію даже при  $\frac{1}{2000}$  доли секунды. Можно однако сомнѣваться въ правильности данныхъ Блаува, касающихся чрезвычайно длительныхъ экспозицій на слабомъ источникѣ свѣта (43 часа  $\times$  0.00017 МК); дѣло въ томъ, что и для явленій фототропизма оправдывается возможность суммированія лежащихъ ниже порога воспріятія раздраженій — какъ мы это уже видѣли въ случаѣ геотропическихъ реакцій; при этомъ оказывается, что каждое такое раздраженіе остается въ силѣ лишь опредѣленный промежутокъ времени. Поэтому и нужно ожидать, что при экспозиціи, продолжающейся въ теченіе нѣлаго ряда часовъ, раздраженія, полученные растеніемъ въ началѣ опыта успѣютъ

<sup>36)</sup> Blaauw 1909. Rec. trav. bot. néerl. 5, 209. Fröschel 1908—1909. Sitzungsher. Wien. 117, (1, 235; 118, (1), 1247.



совершенно сгладиться еще задолго до конца освѣщенія. Въмѣстѣ съ тѣмъ Рихтеру <sup>37)</sup> удалось установить, что фототропическія реакціи могутъ быть вызваны у нѣкоторыхъ растений (напр., *Vicia villosa*) интенсивностями свѣта, еще почти въ 1000 разъ меньшими, чѣмъ наименьшія изъ приведенныхъ выше; къ сожалѣнію, въ этихъ опытахъ не было отмѣчено время воспріятія.

Результаты суммированія недоходящихъ до порога воспріятія раздраженій, о которыхъ мы только что мимоходомъ упомянули, подчиняются цѣликомъ закону количества раздраженія и должны быть поэтому разобраны нами въ связи съ предыдущимъ. Постановка опытовъ Натансона и Прингсгейма <sup>38)</sup> была слѣдующая: проростки капусты (*Brassica*) помѣщались между двумя источниками свѣта, одинаковыми по интенсивности; если они оказывались расположенными точно по срединѣ между ними, оба свѣтовыхъ импульса уравнивались и проростки оставались прямыми. Передъ однимъ изъ источниковъ свѣта былъ помѣщенъ непрозрачный вращающійся экранъ съ вырѣзами, позволявшій получать прерывистое затѣненіе и освѣщеніе объекта. Скорость вращенія экрана достигала 300—27.000 оборотовъ въ минуту, а вырѣзы въ немъ были такой величины, что соотношенія между временемъ раздраженія и покоемъ колебались между 1:1 и 1:32. Очевидно, что для того чтобы предупредить фототропный изгибъ проростковъ, необходимо было приблизить ихъ къ прерывистому источнику свѣта постольку, поскольку количество свѣта, посылаемаго имъ, было уменьшено вырѣзами. Оказалось, что оба получаемыхъ растеніемъ свѣтовыхъ раздраженія уравниваются другъ друга при любой интенсивности свѣта и любой скорости вращенія экрана въ томъ случаѣ, когда количества свѣта, падающія на объектъ, одинаковы. Два источника свѣта кажутся и нашему глазу одинаково яркими въ томъ случаѣ, когда падающія на него количества свѣта равны. Явленіе это, хорошо извѣстное въ физиологіи животныхъ подъ названіемъ закона Тальбота, имѣетъ, слѣдовательно, мѣсто и въ фототропныхъ процессахъ растительнаго міра, являясь прямымъ слѣдствіемъ общей приложимости закона количества раздраженія. Новаго въ этихъ опытахъ, въ сущности, лишь то, что чрезвычайно короткіе въ своей продолжительности раздраженія, каждое въ отдѣльности лежащія ниже порога раздраженія, суммируются даже и въ томъ случаѣ, когда они отдѣлены и сравнительно длинными перерывами покоя. Насколько велика можетъ быть продолжительность этихъ паузъ при фототропной реакціи, мы не знаемъ; въ опытахъ Натансона при отношеніи времени раздраженія къ времени покоя 1:16 не было еще замѣтно никакого отклоненія отъ закона Тальбота, т. е. не получалось замѣтнаго уменьшенія возбужденія даже и при подобномъ преобладаніи покоя надъ раздраженіемъ. Едва ли можно сомнѣваться, что и здѣсь, какъ и въ случаѣ геотропизма, можно было бы установить

<sup>37)</sup> Richter 1906. Sitzungsber. Wien. 115, (I), 265.

<sup>38)</sup> Nathansohn und Pringsheim 1908. Jahrb. wiss. Bot. 45, 137.



и такое соотношеніе между продолжительностью покоя и раздраженія, при которомъ всякій свѣтовой импульсъ оказывался бы совершенно сгладившимся до наступленія слѣдующаго періода раздраженія. Пока можно лишь сказать совершенно общо, что въ случаѣ геотропизма отношеніе это имѣетъ значительно большую величину, чѣмъ при фототропизмѣ, т. е. что возбужденія, индуцируемыя силой тяжести, сглаживаются значительно быстрѣе, чѣмъ свѣтовые.

Мы отмѣтили уже въ главѣ о геотропизмѣ, что количества раздраженія, превышающія необходимыя для воспроизведенія видимаго изгиба, вызываютъ и болѣе сильныя раздраженія, выражающіяся въ болѣе рѣзкихъ искривленіяхъ; однако, при дальнѣйшемъ увеличеніи количества раздраженія эффектъ его можетъ и не наростать, а у нѣкоторыхъ объектовъ съ достиженіемъ опредѣленной интенсивности раздраженія связано прекращеніе всякой реакціи, смѣняющееся, при дальнѣйшемъ возрастаніи раздраженія, на реакцію въ противоположномъ нормальному направленіи. Мы нашли, напримѣръ, что корни реагируютъ при весьма большой интенсивности центробѣжной силы уже не положительно геотропично, а отрицательно. Въ области фототропизма мы встрѣчаемся опять таки съ длиннымъ рядомъ подобныхъ же явленій, особенно близко изученныхъ Э. Прингсгеймомъ и Клэркомъ <sup>39)</sup>.

По Клэрку при всѣхъ примѣненныхъ имъ интенсивностяхъ свѣта (лампа накаливанія „Osram“, силою 0.3—2500 МК) получались, въ случаѣ продолжительности освѣщенія, превышавшей время воспріятія, исключительно лишь отрицательныя фототропныя изгибы. Повидимому, и при этой реакціи главную роль играетъ количество свѣта, такъ какъ при интенсивностяхъ, лежащихъ въ предѣлахъ между 16 и 2500 МК, такое отрицательное искривленіе наступаетъ тогда, когда на объектъ воздѣйствовало односторонне количество свѣта, равное приблизительно 2000 MKS (т. е. свѣче-метро-секундамъ). При болѣе слабыхъ интенсивностяхъ отрицательный изгибъ вызывается уже и гораздо болѣе низкими количествами свѣта. При каждой интенсивности свѣта можно примѣненіемъ избыточнаго количества свѣта вызвать полное прекращеніе отрицательнаго изгиба. Количества свѣта, вызывающія при различныхъ интенсивностяхъ свѣта отрицательную реакцію, лежатъ, по Клэрку, въ слѣдующихъ границахъ:

Интенсивность МК.	Количество свѣта MKS.
0.3	500—800
1.25	800—2.500
16	2.000—15.000
100	2.000—18.000
400	2.000—24.000
2500	2.000—24.000

<sup>39)</sup> E. Pringsheim 1907—1908. Beitr. zur Biologie 9, 263; 9, 413; 10, 71. Clark 1913. Zeitschr. für Bot. 5.



Слѣдовательно, при слабыхъ интенсивностяхъ свѣта стадія отрицательной реакціи сравнительно переходяща, при повышенныхъ же границы ея уже широко раздвинуты. Вслѣдъ за стадіей отрицательной реакціи наступаетъ, при непрекращающемся одностороннемъ освѣщеніи слабой интенсивности, непосредственно же и стадія положительной реакціи, между тѣмъ какъ при раздраженіяхъ высокой интенсивности проростки долгое время остаются неискривленными (индифферентная стадія). Количества свѣта, вызывающія „вторичный“ положительный изгибъ, чрезвычайно сильно нарастаютъ вмѣстѣ съ его интенсивностью;— очевидно, что здѣсь нельзя говорить о приложимости закона количества свѣта, такъ какъ вмѣсто непосредственной зависимости отъ количества свѣта выступаетъ и ближайшая связь процесса съ его интенсивностью. Кларкъ вызывалъ появленіе вторичнаго положительнаго изгиба при слѣдующихъ свѣтовыхъ соотношеніяхъ:

Интенсивность (МК) . . . . .	0.3	1.25	16	100	400	1,250	2,500
Количество свѣта (MKS), вызывающее вторичное искривленіе . . . . .	800	3,800	18,000	34,000	430,000	1½ мил.	4½ мил.

Прингсгеймъ показалъ, что часть того свѣтового импульса, который вызываетъ появленіе отрицательнаго изгиба, вторичнаго положительнаго изгиба или же индифферентное къ свѣту состояніе можетъ быть замѣщено освѣщеніемъ, падающимъ равномерно со всѣхъ сторонъ. Иначе говоря, можно заставить проростки вращаться передъ источникомъ свѣта до или послѣ фототропнаго односторонняго раздраженія, нисколько не препятствуя этимъ наступленію указанныхъ выше реакцій. Впрочемъ, это воздѣйствіе свѣта, несомнѣнно глубокоотличное отъ обычнаго фототропнаго, еще далеко не выяснено. На него можно, конечно, смотрѣть, какъ на воздѣйствіе, вызывающее состояніе опредѣленнаго тона или „настроенія“. Построенная Прингсгеймомъ <sup>40)</sup> теорія, въ которой онъ стремится объяснить фактическіе результаты односторонняго освѣщенія сочетаніемъ фототропнаго раздраженія, измѣненія настроенія и автотропизма, не отвѣчаетъ новымъ даннымъ, установленнымъ Кларкомъ; мы не станемъ, поэтому, на ней останавливаться.

Способность одного и того же органа реагировать, въ зависимости отъ окружающихъ условій, то положительно, то отрицательно по отношенію къ свѣту установлена была впервые на проросткахъ крессъ салата Мюллеромъ, а затѣмъ и Бертольдомъ <sup>41)</sup> на нѣкоторыхъ морскихъ водоросляхъ; при слабомъ свѣтѣ получается положительная, а при болѣе сильномъ—отрицательная реакція; Шталь отмѣтилъ тѣ же явленія на водоросли *Vaucheria*, а

<sup>40)</sup> E. Pringsheim 1907. Beitr. z. Biologie. 9 459.

<sup>41)</sup> N. J. C. Müller 1877. Botan. Unters. Heidelberg 1, 57. Berthold 1882. Jahrb. wiss. Bot. 13, 569.



Ольтманнсъ <sup>42)</sup> тщательно прослѣдилъ измѣненіе реакціи у грибка *Phycomyces*, заставляя его развиваться въ различномъ удаленіи отъ электрической дуговой лампы. Уже черезъ полчаса послѣ начала опыта спорангиеносцы этого грибка, расположенные на разстояніи 80 ст. отъ источника свѣта (при силѣ свѣта, равной 8000 свѣтамъ Гефнера), начинали воспроизводить положительные изгибы; если же разстояніе отъ источника свѣта равнялось лишь 20—30 ст. (а сила свѣта=100.000 НК), изгибы получались отрицательные. Данные эти заставляютъ предполагать, что при опредѣленной интенсивности свѣта, лежащей между двумя указанными, уже не будетъ наступать никакого фототропическаго эффекта. И, дѣйствительно, спорангиеносцы *Phycomyces*, находившіеся въ опытахъ Ольтманнса далѣе 30 и ближе 80 ст., оставались совершенно неискривленными. Черезъ часъ послѣ начала опыта отрицательные изгибы оказались выраженными еще болѣе рѣзко, на разстояніи же въ 60—70 ст. не получилось все же никакой свѣтовой реакціи.

Итакъ, наступленіе положительной или отрицательной реакціи обусловливается не только природою органа, но и интенсивностью вызывающаго реакцію свѣта. Обычное подраздѣленіе растительныхъ органовъ на положительно и отрицательно фототропичные сохраняетъ, поэтому, свое значеніе лишь для обычныхъ условий свѣтовой реакціи. Едва ли можно сомнѣваться, что для каждаго растительнаго органа можно подыскать такіа условія освѣщенія, при которыхъ онъ будетъ выполнять положительные изгибы, а затѣмъ и такіа, которыя вызовутъ уже отрицательный фототропный эффектъ; между этими двумя крайними случаями реагирования располагаются, конечно, переходныя соотношенія, характерныя борьбою между обоими импульсами къ положительной и отрицательной реакціямъ; результатомъ ихъ является внѣшняя свѣтовая индифферентность органа. При изученіи фототропизма корней, причисляемыхъ обычно къ отрицательно фототропнымъ органамъ, оказалось <sup>43)</sup>, что они реагируютъ положительно на слабыя интенсивности свѣта, а отрицательная реакція вызывается у нихъ лишь такими количествами свѣта, которыя вызываютъ отрицательную реакцію даже и у стеблей. Не сомнѣнь ясно, поэтому, какъ относятся они къ тѣмъ условіямъ, которыя они встрѣчаютъ въ природѣ.

Изъ опытовъ Ольтманнса можно сдѣлать еще одинъ весьма важный выводъ. Оказывается, что для того, чтобы вызвать опредѣленную фототропную реакцію, напр. отрицательный изгибъ, приходится примѣнять не одну какую либо одинаковую для даннаго органа интенсивность свѣта, а измѣнять ее, иногда въ очень значительныхъ предѣлахъ, въ зависимости отъ внѣшнихъ условий опыта; особенно сильно отзывается на этомъ предварительное освѣщеніе. Такъ, напримѣръ, *Phycomyces*, возросшій въ темнотѣ, можетъ отвѣтить на свѣтъ опредѣленной интен-

<sup>42)</sup> Stahl 1880. Bot. Ztg. 38, 412. Oltmanns 1897. Flora 83, 1.

<sup>43)</sup> Linsbaur und Vouk 1909. Ber. Bot. Ges. 27. Vouk 1912. Sitzungsber. Wien. Akad. 121 (I), 529.



сивности отрицательнымъ изгибомъ, между тѣмъ какъ другой экземпляръ того же грибка, воспитанный на свѣту, отвѣтитъ на тотъ же свѣтовой импульсъ уже положительнымъ движеніемъ. Иначе говоря, свѣтъ способенъ здѣсь, какъ и у овса, измѣнять „настроеніе“ органа.

Фототропичное настроеніе растительнаго органа опредѣляется, впрочемъ, не только свѣтомъ, но и длиннымъ рядомъ другихъ факторовъ, какъ внѣшнихъ, такъ и внутреннихъ. Изъ факторовъ внутреннихъ укажемъ прежде всего на возрастъ органа. Молодые спорангиосцы *Phycomyces* настроены выше, чѣмъ старыя; послѣдніе и реагируютъ поэтому легче въ отрицательную сторону, чѣмъ первыя. Давно извѣстны примѣры смѣны фототропнаго настроенія у цвѣтовъ нѣкоторыхъ растений, реагирующихъ въ молодости положительно фототропично, а послѣ оплодотворенія дѣлающихся уже отрицательно фототропными; назовемъ хотя бы альпійскую льянку (*Linaria Cymbalaria*)<sup>44)</sup> и т. п.<sup>45)</sup>. Такая смѣна настроенія является, безъ сомнѣнія, въ высшей степени цѣлесообразной для растенія: въ періодъ оплодотворенія цвѣтку необходимо находиться на полномъ свѣту, чтобы воспользоваться помощью насѣкомыхъ, созрѣвающій же плодъ найдетъ вѣрную защиту и пріютъ въ затѣненныхъ мѣстахъ; можно выставить общее предположеніе, хотя, впрочемъ, и не доказанное въ частностяхъ, что фототропныя движенія въ общемъ и цѣломъ приводятъ къ цѣлесообразнымъ для растенія послѣдствіямъ.

Цѣлый рядъ вопросовъ, связанныхъ съ воздѣйствіемъ свѣта въ процессахъ фототропизма, еще ждетъ своей разработки и разрѣшенія. Весьма любопытно, напримѣръ, было бы изученіе вопроса, какое значеніе имѣетъ въ процессѣ свѣтовой чувствительности на правленіе падающаго луча и примѣнимъ ли и къ этому случаю законъ синусовъ, съ которымъ мы познакомились въ главѣ о геотропизмѣ. Немаловажный интересъ представляло бы также изученіе вопроса, какъ отзывается на реакціи величина освѣщеннаго участка растенія.

Нерѣдко зато привлекалъ къ себѣ вниманіе изслѣдователей вопросъ о значеніи качества свѣта; особенно тщательному изученію подвергнутъ онъ былъ недавно въ работѣ Блаува. Изслѣдователь этотъ нашелъ, что всѣ видимыя лучи спектра фототропно активны, но въ весьма различной степени. Для сѣмядоли овса (*Avena*) получились, напримѣръ, слѣдующіе результаты: менѣе преломляемые лучи вплоть до зеленыхъ оказываются лишь весьма слабо активными, вызывая появленіе фототропныхъ искривленій лишь послѣ очень продолжительнаго воздѣйствія; воспримчивость органа быстро начинаетъ возрастать, начиная съ лучей съ длиной волны въ 500  $\mu$ , достигая при 465  $\mu$ , (въ синихъ лучахъ) максимума и снова медленно падая въ фіолетовыхъ и ультра-фіолетовыхъ лучахъ. Кривая фототропной чувствительности *Phycomyces* близка къ

<sup>44)</sup> Hofmeister 1867. Die Lehre von der Pflanzenzelle стр. 293.

<sup>45)</sup> Wiesner 1880. Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich. Denkschriften d. K. K. Akad. Wien. 43. Hansgirg 1890. Ber. Bot. Ges. 8, 333.



предыдущей, но не совпадаетъ съ ней <sup>46)</sup>). Непосредственнымъ слѣдствиемъ, важнымъ для лабораторной практики, является возможность контролировать фототропическія движенія растений въ темной комнатѣ при кратковременномъ освѣщеніи красными лучами, безъ всякой при этомъ боязни внести какія либо возмущенія.

Кромѣ свѣта на фототропизмъ вліяютъ и другіе внѣшніе факторы. Остановимся прежде всего на температурѣ. Такъ какъ фототропизмъ въ основѣ своей является процессомъ роста, ясно, что темпъ реакціи долженъ находиться въ тѣсной зависимости отъ температурныхъ условій. Но и кромѣ этого температура играетъ немаловажную роль и въ процессѣ воспріятія раздраженія. По Нибергу <sup>47)</sup> фототропное раздраженіе можетъ быть воспріято даже ниже 0° и выше 44°, между тѣмъ какъ индуцированный имъ изгибъ органа осуществляется лишь при

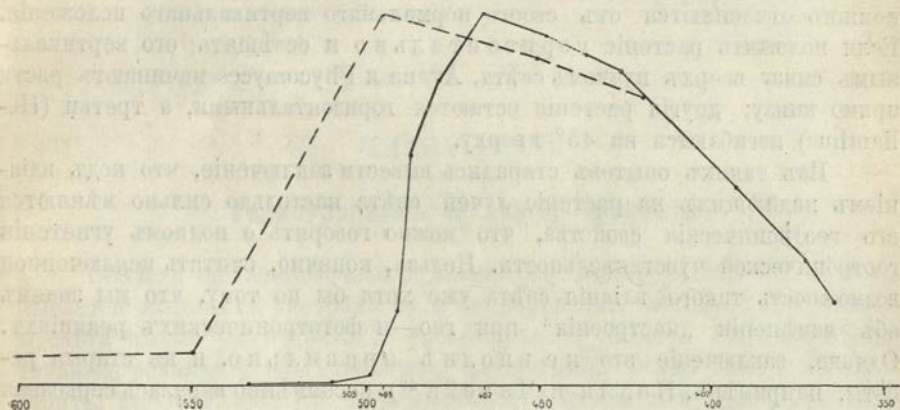


Рис. 157. На оси абсцисс отложены длины световыхъ волнъ въ  $\mu$ ; ординаты изображаютъ величину ихъ фототропнаго воздѣйствія. Пунктирная линия выражаетъ соотношенія для *Rhizomycetes*, сплошная—для овса (*Avena*). По Блау в у.

болѣе благоприятной для роста температурѣ. Изъ этого факта широкой независимости воспріятія световыхъ раздраженій отъ температуры Нибергу считаетъ возможнымъ сдѣлать выводъ, что въ основѣ ихъ лежатъ чисто фотохимическіе процессы, скорость которыхъ, какъ извѣстно, весьма мало измѣняется отъ температуры. Предстоитъ еще выяснитъ, всегда ли наблюдается подобное различіе въ воздѣйствіи внѣшнихъ факторовъ на отдѣльныя фазы, входящія въ сложную цѣпь фототропнаго процесса.

Мы не станемъ далѣе останавливаться на значеніи другихъ внѣшнихъ факторовъ для процессовъ фототропизма и оставимъ незатронутымъ также и интересный, но чрезвычайно сложный вопросъ о сочетаніи

<sup>46)</sup> Иначе реагирующій объектъ изслѣдованъ Weinert'омъ, 1909. Bot. Ztg. 67. О фототропизмѣ въ лучахъ, испускаемыхъ радіемъ, см. Molisch, Sitzungsber. Wien. Akad. 120, I, 305.

<sup>47)</sup> Th. Nybergh 1912. Ber. Bot. Ges. 30, 542.



нѣсколькихъ одновременно воздѣйствующихъ на растеніе свѣтовыхъ раздраженій <sup>48)</sup>. Попробуемъ теперь разобраться въ тѣхъ реакціяхъ, которыя получаются при одновременныхъ или быстро, въ короткихъ интервалахъ слѣдующихъ другъ за другомъ свѣтовыхъ и геотропическихъ раздраженіяхъ. Прежде всего придется отмѣтить характерный фактъ, что растеніе нерѣдко принимаетъ при этомъ далеко не то положеніе, которое можно было бы ожидать при простомъ суммированіи полученныхъ имъ геотропическихъ и фототропическихъ импульсовъ.

Одностороннее освѣщеніе растенія горизонтальнымъ пучкомъ свѣта вызываетъ, какъ намъ уже приходилось отмѣчать, переходъ изъ нормального положенія въ совершенно инныя: нѣкоторыя растенія (*Phycomyces*, *Pilobolus*, *Vicia sativa*) ориентируются въ направленіи падающаго свѣта, другія (*Lepidium*, *Avena*) устанавливаютъ свои оси подъ небольшимъ къ нему угломъ; третія, наконецъ, (*Phaseolus*, *Helianthus*) лишь немного отклоняются отъ своего нормального вертикального положенія. Если положить растеніе горизонтально и освѣщать его вертикальнымъ снизу вверхъ пучкомъ свѣта, *Avena* и *Phycomyces* начинаютъ расти прямо книзу; другія растенія остаются горизонтальными, а третьи (*Helianthus*) изгибаются на 45° вверху.

Изъ такихъ опытовъ старались вывести заключеніе, что подъ вліяніемъ падающихъ на растеніе лучей свѣта настолько сильно мѣняются его геотропическія свойства, что можно говорить о полномъ угнетеніи геотропической чувствительности. Нельзя, конечно, считать исключенной возможность такого вліянія свѣта уже хотя бы по тому, что мы знаемъ объ измѣненіи „настроенія“ при гео—и фототропическихъ реакціяхъ. Однако, заключеніе это не вполне правильно, и въ старыя работы, напримѣръ, Нолля и Чапека <sup>49)</sup> несомѣнно вкралась серьезная ошибка при сравненіи раздражающаго воздѣйствія силы тяжести и силы свѣта. Если тщательно слѣдить за тѣмъ, чтобы оба эти фактора вызывали каждый въ отдѣльности дѣйствительно равныя по силѣ раздраженія, какъ это и было въ опытахъ Гуттенберга <sup>50)</sup>, фототропный импульсъ уже ничѣмъ не отражается на геотропическомъ настроеніи. Гуттенбергу удалось показать на сѣмядоляхъ овса, что вліяніе силы тяжести цѣликомъ уравнивается уже сравнительно очень слабыми интенсивностями свѣта, всего въ 0.0475 НК. Поэтому то и продолжается разрастаніе въ горизонтальномъ положеніи проростковъ, раздражаемыхъ снизу свѣтомъ такой интенсивности. Если же такія растенія поставить вертикально и отбросить на нихъ горизонтальный пучекъ свѣта, получится изгибъ въ 45°; на клиностатѣ же они ориентируются въ направленіи свѣтового луча. При ослабленіи интенсивности свѣта до 0.004 НК.

<sup>48)</sup> Hagem 1911. Bergens Mus. Aarbok, № 3. Wiesner 1912. Ber. Bot. Ges. 30, 235.

<sup>49)</sup> Noll 1892. Heterogene Induktion. Leipzig. Czapek 1895. Sitzungsber. Wien Akad. 104, I, 337.

<sup>50)</sup> Guttenberg 1907. Jahrb. wiss. Bot. 45, 193.



геотропизмъ оказывается уже совершенно не ослабленнымъ, а усиленіе ее до 0.19 НК даетъ полный перевѣсъ на сторону фототропизма.

Другія растенія относятся нѣсколько иначе въ томъ отношеніи, что геотропизмъ у нихъ уравнивается уже гораздо болѣе высокими свѣтовыми интенсивностями: у *Brassica napus*, напримѣръ, эта интенсивность равна 0.4513 НК, для *Lepidium sativum* 0.5735 НК и для *Agrostemma Githago* 0,8533 НК. *Helianthus annuus* оказывается настолько слабо чувствительнымъ въ фототропическомъ отношеніи, что проростки его всегда изгибаются кверху изъ горизонтальнаго положенія, какъ велика ни была бы противодѣйствующая отрицательному геотропизму сила свѣта.

Опыты Гуттенберга показываютъ, между прочимъ, что весь вопросъ о взаимномъ соотношеніи между фототропными и геотропными раздраженіями нуждается въ дальнѣйшей основательной разработкѣ <sup>51)</sup>.

## ГЛАВА XXXVI.

### Термотропизмъ и другіе тропизмы.

Область ориентировочныхъ движеній растеній далеко еще не исчерпывается явленіями геотропизма и фототропизма; помимо силы тяжести и свѣта цѣлый рядъ другихъ раздражителей можетъ вызывать двигательныя реакціи у растительныхъ организмовъ. Ближе всего къ свѣту стоитъ, конечно, тепло, во всякомъ случаѣ поскольку мы имѣемъ здѣсь дѣло съ лучистой энергіей. Въ опытахъ Визнера <sup>1)</sup>, констатированнаго фототропическіе изгибы въ красныхъ и ультракрасныхъ лучахъ, можно было бы приписывать направляющій импульсъ, наряду со свѣтомъ, и тепловымъ лучамъ; мы даемъ вѣдь названіе темныхъ тепловыхъ лучей тѣмъ свѣтовымъ колебаніямъ, которыя проникаютъ сквозь растворъ іода въ сѣроуглеродѣ. Визнеру и удалось получить положительныя изгибы подѣ влияніемъ этихъ лучей у цѣлаго ряда объектовъ, напр. у *Vicia sativa* и крессъ-салата.

Еще шире были поставлены опыты Вортманна <sup>2)</sup> надѣ термотропическими изгибами у спорангиеносцевъ *Phycomyces* и проростковъ *Lepidium*, *Linum* и *Zea*. Какъ источникомъ тепловыхъ лучей

<sup>51)</sup> Сравни также Richter, 1910. Sitzungsber. Wien. Akad. 119, I, 1051; авторъ указываетъ на возможность значительнаго ослабленія геотропической чувствительности у объектовъ Гуттенберга подѣ воздействием такъ называемаго лабораторнаго воздуха. Обращаютъ на себя вниманіе и данныя Нелюбова (Neljubow, 1911. Ber. Bot. Ges. 29, 97).

<sup>1)</sup> Wiesner 1878—80. Die heliotrop. Erscheinungen. (Denkschr. Wien. Akad. 39 и 43).

<sup>2)</sup> Wortmann 1883. Bot. Ztg. 41, 457.



онъ пользовался большой вертикально стоящей металлической пластинкой, поддерживаемой въ нагрѣтомъ состояніи и излучавшей тепловыя лучи со своей передней законченной поверхности. Впрочемъ, провѣрка опытовъ Вортманна Штейеромъ <sup>3)</sup> показала, что избранная имъ постановка не можетъ считаться вполне удачной; болѣе точная обстановка опытовъ у Штейера привела къ значительно инымъ результатамъ: у *Phycomyces* не оказалось и слѣдовъ термотропизма, а проростки *Lepidium* и *Zea* дали положительные изгибы при высокихъ температурахъ и отрицательные—при низкихъ. Штейеръ, впрочемъ, не приводитъ сколько нибудь разработанныхъ данныхъ о термотропизмѣ проростковъ; для выясненія намѣченныхъ имъ соотношеній приходится, поэтому, ждать новыхъ изслѣдованій. Положительный термотропизмъ свойствененъ также и побѣгамъ вполне взрослыхъ растений; такъ, Фёхтингъ <sup>4)</sup> показалъ, что цвѣтоножки *Anemone stellata* слѣдуютъ за положеніемъ солнца лишь благодаря присущему имъ положительному термотропизму. Фототропическій импульсъ не играетъ при этомъ никакой роли, какъ видно уже изъ того, что движенія цвѣтоножекъ продолжаются съ прежней правильностью и подъ непрозрачнымъ колпакомъ, подъ которымъ органы эти продолжаютъ изгибаться по направленію къ наиболѣе сильно нагрѣваемой солнцемъ сторонѣ. Такія же соотношенія встрѣчаемъ мы и у *Anemone nemorosa* и *Tulipa silvestris*; весьма вѣроятно, что къ той же группѣ термотропныхъ растений относится и обыкновенный ленъ (*Linum*) <sup>5)</sup>.

Рядъ опытовъ надъ воздѣйствіемъ тепловыхъ лучей былъ произведенъ также и съ корнями; по Вортманну <sup>6)</sup>, органы эти, развиваясь въ водѣ или влажномъ воздухѣ не отвѣчаютъ изгибами на одностороннее нагрѣваніе, если же ихъ культивировать въ мокрыхъ древесныхъ опилкахъ, они становятся паразитально термотропичными. Изъ этого слѣдуетъ, что тепловой импульсъ передается по проводникамъ тепла, а не въ видѣ лучистой энергіи. Вортманнъ помѣщалъ опилки въ цинковый ящикъ, шириною въ 6 сантиметровъ и нагрѣвалъ одну изъ его длинныхъ сторонъ до 40°C помѣщеннымъ невдалекѣ газовымъ пламенемъ, а другую сторону охлаждалъ до 9°C токомъ холодной воды. Благодаря этому въ опилкахъ на разстояніи 6 сантиметровъ наблюдалось паденіе въ 30°, т. е. на каждый сантиметръ температура измѣнялась въ среднемъ на 5°C. Очевидно, что у каждаго развивавшагося въ этихъ условіяхъ корня одна сторона была теплѣе другой; вмѣстѣ съ тѣмъ корни находились, смотря по своему положенію, въ условіяхъ низкой или сравнительно высокой температуры. Корешки воспроизвели цѣлый рядъ термотропическихъ изгибовъ, измѣняющихся въ зависимости отъ условій роста: росшіе при высокой температурѣ дали отрицательную реакцію, а при низкой—положительную.

<sup>3)</sup> Steyer 1901. Reizkrümmungen bei *Phycomyces*. Leipzig. Diss.

<sup>4)</sup> Voechting 1890. Jahrb. wiss. Bot. 21, 285.

<sup>5)</sup> Pohl 1909. Beihefte Bot. Cbl. 24, 111.

<sup>6)</sup> Wortmann. 1885. Bot. Ztg. 43, 193.



Результатъ этотъ поразительно схожъ съ данными Ольтманна относительно фототропизма *Phycomyces*; его изгибъ мѣняетъ направленіе въ зависимости опять таки отъ интенсивности фактора, въ данномъ случаѣ свѣта. При нѣкоторыхъ среднихъ интенсивностяхъ свѣта спорангиеносцы *Phycomyces* оказывались индифферентными; можно было бы ожидать такого нейтральнаго пункта и здѣсь, въ опытахъ съ термотропизмомъ. И, дѣйствительно, экспериментируя съ чечевицей (*Ervum Lens*), Вортманнъ получалъ, начиная съ 27.5°C вплоть до 50° лишь одни отрицательные изгибы, а съ 26°C книзу до 12° лишь одни положительные; при переходной температурѣ въ 27° наблюдались частью отрицательныя, частью положительныя искривленія, частью же не наблюдалось вовсе никакихъ изгибовъ. Для гороха (*Pisum*) переходная точка лежала при 32°, для кукурузы (*Zea Mays*) еще немного выше, именно около 38°C. У корней нѣкоторыхъ другихъ растений (*Phaseolus*) могли быть вызваны въ условіяхъ опыта лишь отрицательныя искривленія.

Надъ тепловой реакціей корней работаль затѣмъ I. афъ Клеркеръ<sup>7)</sup>, измѣрившій въ концѣ реакціи уголъ отклоненія отъ вертикали изогнувагося корня и получившій, напримѣръ, для гороха (*Pisum*) слѣдующіе результаты: (среднее изъ 28 опытовъ):

Температура . . . . .	26—29°	29—32°	32—35°	35—38°	38—41°
Отклоненіе . . . . .	8.9°	12.9°	27.2°	38.4°	43.9°

Всѣ отклоненія были въ данномъ случаѣ отрицательными; цифры ясно говорятъ за то, что величина раздраженія значительно нарастаетъ съ температурой; при положительной реакціи можно было бы по аналогіи ожидать повышенія реакціи съ удаленіемъ отъ переходной температурной точки. Это и оправдывается на горчицѣ (*Sinapis alba*), корешки которой при температурѣ въ 24—29°C дали отклоненіе лишь въ 2.4°, а при 19—24°C уже цѣлыхъ 19 градусовъ. Дальнѣйшее пониженіе температуры должно приводить, какъ надо уже а priori предполагать по аналогіи съ фототропизмомъ, къ паденію и раздраженія; дѣйствительно, при 14—19°C Клеркеръ нашель у корней *Sinapis* уголъ, равный лишь 10.5°. Было бы чрезвычайно желательно получить на какомъ нибудь растеніи сплошную кривую для разнообразныхъ, начиная отъ самыхъ низкихъ и до самыхъ высокихъ, температуръ. Нужно вообще сказать, что чрезвычайно любопытная область термотропизма нуждается еще въ существенной переработкѣ.

Перехода теперь къ вопросу о причинахъ, непосредственно вызывающихъ въ растеніи термотропный изгибъ, мы, несмотря на слабую разработанность всей этой области, встрѣчаемся и здѣсь съ рядомъ разнообразныхъ представленій. Ванъ-Тигемъ<sup>8)</sup>, первый обратившій вниманіе на явленія термотропизма, развилъ теорію, вполне аналогичную

<sup>7)</sup> Klercker 1891. Oefvers. Vetensk. Akad. Förhandl. Stockholm. 10, 178.

<sup>8)</sup> Van Tieghem 1884. Traité de botanique. Paris.



теоріи Де Кандолля о фототропизмѣ. Исходнымъ пунктомъ для него являются извѣстные соотношенія между температурой среды и скоростью роста (стр. 500). Если органъ растенія находится въ температурныхъ условіяхъ ниже оптимальныхъ, его нагрѣтая сторона будетъ сильнѣе разрастаться, чѣмъ ненагрѣтая и изгибъ долженъ быть отрицательнымъ; выше температурнаго оптимума скорѣе будетъ расти уже менѣе нагрѣтая сторона и изгибъ получится въ направленіи къ источнику тепла, т. е. будетъ положительнымъ. Ясно, что опытные данныя, полученные на корняхъ, совершенно не отвѣчаютъ теоріи Ванъ-Тигема и поэтому Вортманнъ съ полнымъ правомъ и отнесся къ ней вполне отрицательно. Впрочемъ, въ отдѣльныхъ случаяхъ теорія эта, пожалуй, и была бы приложима, какъ напримѣръ, въ изученномъ Фехтингомъ<sup>9)</sup> случаѣ изгибовъ, выполняемыхъ цвѣтоножками распускающихся цвѣтвовъ магноліи (*Magnolia*). Изгибы эти оказываются отрицательными и обусловливаются болѣе быстрымъ ростомъ освѣщенной солнечными лучами стороны цвѣточной почки сравнительно съ затѣненной. Фехтингъ показалъ, вмѣстѣ съ тѣмъ, съ полною очевидностью, что руководящимъ импульсомъ является при этомъ только одно тепло, а не свѣтъ. Однако и здѣсь мы не имѣемъ, по всей вѣроятности, дѣла съ настоящимъ термотропнымъ процессомъ. Такіе изгибы можно было бы получить и на другихъ органахъ, напр. на плодахъ, при условіи, чтобы одна ихъ сторона разрасталась скорѣе другой; но вызывающая такой ускоренный ростъ теплота играетъ роль уже не специфическаго раздражителя, а является уже хорошо извѣстнымъ намъ „формальнымъ условіемъ“. Въ общемъ же мы встрѣчаемся съ совершенно иными соотношеніями, и въ нѣкоторыхъ опытахъ Вортманна, напримѣръ, разрастались особенно сильно именно тѣ части корней, которыя находились въ температурныхъ условіяхъ, не совмѣстимыхъ, въ качествѣ общихъ, съ ростомъ органа вообще (температуры выше максимума).

Опровергнувъ воззрѣніе Ванъ-Тигема, Вортманнъ создаетъ свою теорію, по которой главную роль въ термотропизмѣ играетъ направленіе, въ которомъ тепловые лучи проникаютъ въ растеніе. Прямого доказательства теоріи этой авторъ этотъ, однако, не привелъ; примѣнимость ея, кромѣ того, исчерпывается лишь тѣми случаями, когда термотропныя явленія вызываются лучистой теплотой; если же корни, напримѣръ, развиваются въ опилкахъ, очевидно, и нельзя говорить о какомъ либо опредѣленномъ направленіи тепловыхъ лучей, такъ какъ тепло распределяется здѣсь прежде всего по проводникамъ: здѣсь есть направленіе температурнаго паденія, но нѣтъ направленія излученія. Насколько извѣстно<sup>9)</sup>, термотропизмъ, обусловливаемый лучистой теплотой, не отличается, вмѣстѣ съ тѣмъ, ничѣмъ отъ термотропизма, вызываемаго тепломъ, передающимся по проводникамъ. Можно, поэтому, предполагать,

<sup>9)</sup> Voechting 1888. Ber. Bot. Ges. 6, 167.



что въ обоихъ случаяхъ мы имѣемъ дѣло съ одной и той же причиной раздраженія; всего вѣроятнѣе искать ее въ неравномѣрной температурѣ различныхъ частей растенія, предполагая, вмѣстѣ съ тѣмъ, что растеніе можетъ ощущать эту температурную разность, реагируя на нее изгибами. Но такъ какъ мы не знаемъ, влияетъ ли здѣсь различіе въ температурѣ каждой отдѣльной кѣтки или цѣлаго органа, мы и не можемъ даже и приблизительно опредѣлить необходимую для достиженія порога раздраженія величину этого различія. Совершенно неизслѣдованнымъ остается также вопросъ, какимъ образомъ отзывается на порогъ раздраженія абсолютная высота температуры и какъ отзывается на процессъ раздраженія повышеніе температурнаго различія раздражаемыхъ сторонъ органа. Всѣ эти вопросы являются еще неза тронутымъ изслѣдованіями полемъ.

Свѣдѣнія наши о томъ, можетъ ли какое нибудь чисто физическое или химическое воздѣйствіе тепла <sup>10)</sup> привести къ воспріятію, равны нулю. Мало вѣроятно, чтобы въ основѣ термотропныхъ процессовъ лежали тѣ же явленія воспріятія, какъ и въ явленіяхъ фототропизма. Противъ этого говорятъ установленные еще Вортманномъ факты: термотропные изгибы воспроизводятся и обезглавленными корешками; иначе говоря, кончикъ корня не представляетъ собой органа воспріятія теплового импульса, между тѣмъ какъ въ случаѣ фототропизма за нимъ, по всей вѣроятности, необходимо признать руководящую роль.

Отъ тепловыхъ импульсовъ естественно перейти къ электрическимъ воздѣйствіямъ, распространяющимся, съ одной стороны, въ формѣ волнъ, путемъ излученія, а съ другой и по проводникамъ. Хотя изслѣдованія послѣдняго времени и привели къ основному представленію о близкомъ родствѣ между собой свѣта, тепла и электричества, какъ различныхъ формъ энергіи, отличающихся другъ отъ друга лишь длиною или періодомъ колебанія волнъ, не слѣдуетъ, однако, думать, что ихъ воздѣйствіе на растенія являются также сколько-нибудь однообразнымъ. Наоборотъ, вполне вѣроятно предположеніе, что именно это различіе въ величинѣ волнъ, исчезающе короткихъ по отношенію къ растительной кѣткѣ въ случаѣ свѣта и значительно большихъ по размѣрамъ, сравнительно съ проросткомъ или *Phycomyces*, — въ случаѣ электрическаго колебанія, и должно существенно различнымъ образомъ отразиться на организмѣ. Мы не станемъ, поэтому, дѣлать какихъ либо выводовъ изъ единственнаго пока въ этой области опытнаго изслѣдованія <sup>11)</sup>, констатировавшаго у *Phycomyces* „отрицательный“ электропизмъ; какія либо теоретическія обобщенія необходимо оставить до будущей, болѣе богатой фактами, разработки вопроса.

Гораздо болѣе полно разработана область воздѣйствія электри-

<sup>10)</sup> Мало вѣроятно, что явленія, изученныя Породко, стояли бы въ непосредственной связи съ термотропизмомъ; по всей вѣроятности, онъ имѣлъ дѣло съ трауматотропизмомъ. P o r o d k o 1912. *Verh. Bot. Ges.* 30, 305 и 637.

<sup>11)</sup> Negler 1891. *Verh. d. Ges. d. Naturf.* 108.



ческаго тока. Эльфвингъ <sup>12)</sup> первый наблюдалъ искривленіе корней, наступающее при пропусканиі электрическаго тока черезъ воду, въ которую они были погружены. Изгибы эти бывали то положительными, т. е. кончикъ корня направлялся къ положительному полюсу, то отрицательными, т. е. направленными въ противоположную сторону. Данныя Эльфвинга заставляли предполагать, что направленіе изгиба зависитъ прежде всего отъ природы самого растенія; однако, Брунхорстъ <sup>13)</sup> показалъ, что его обуславливаетъ плотность тока, т. е. отношеніе силы тока къ поперечному сѣченію проводника, по которому онъ идетъ. Ближайшее изслѣдованіе показало далѣе, что при этомъ играетъ роль не та плотность тока, которая имѣется въ окружающей жидкости, а плотность тока въ самомъ реагирующемъ корнѣ <sup>14)</sup>. Токъ высокой плотности вызываетъ положительные изгибы, слабой плотности—отрицательные, а средней оставляетъ органъ индифферентнымъ. На первый взглядъ результатъ этотъ представляетъ много сходства съ измѣненіемъ фототропнаго эффекта въ связи съ измѣненіемъ силы свѣта. Сходство это, однако, лишь совершенно поверхностное, такъ какъ Брунхорстъ доказалъ, что положительные „гальванотропическіе“ изгибы вызываются далеко не раздраженіемъ, а обуславливаются лишь непосредственными поврежденіями, причиняемыми токомъ положительной сторонѣ корня и останавливающими на ней ростъ. По всей вѣроятности, дѣло сводится къ вызываемымъ токомъ химическимъ измѣненіямъ, быть можетъ, къ образованію перекиси водорода ( $H^2O^2$ ), дѣйствующей на ростъ сначала задерживающимъ, а затѣмъ и окончательно останавливающимъ образомъ; во всякомъ случаѣ, каждый корешокъ, давшій положительное искривленіе, оказывается не позднѣе 24 часовъ послѣ начала опыта отмершимъ даже не на одной сторонѣ, а дѣликомъ. Отрицательные изгибы являются, наоборотъ, результатомъ настоящихъ процессовъ раздраженія; къ нимъ примѣнимы даже, какъ кажется, и законности количествъ раздраженія. Во всякомъ случаѣ, при кратковременномъ воздѣйствіи даже и такихъ плотностей тока, которыя вызываютъ при длительномъ опытѣ положительный изгибъ, могутъ быть получены нормальные отрицательные изгибы. Чрезвычайно интересенъ установленный Гасснеромъ <sup>15)</sup> фактъ, что мѣстомъ воспріятія при гальванотропизмѣ корня является какъ разъ его верхушка. По его даннымъ раздраженіе воспринимается исключительно лишь одной верхушкой, а зона роста остается совершенно нечувствительной.

Было бы крайне невѣроятно — болѣе невѣроятно, чѣмъ для свѣта и тепла—предполагать особую, специфическую воспримчивость растений по отношенію къ электричеству; нужно думать, что явленія воспріятія связаны съ процессами, вызываемыми въ органѣ прохожденіемъ тока.

<sup>12)</sup> Elfvig 1882. Bot. Ztg. 40, 257.

<sup>13)</sup> Brunchorst 1884. Ber. Bot. Ges. 2, 204; 1889 Bergens Museum Aarsber. 1888.

<sup>14)</sup> Rother 1907. Zeitschr. f. allg. Physiol. 7, 142.

<sup>15)</sup> Gassner 1906. Bot. Ztg. 64, 149.



Играетъ ли здѣсь роль одностороннее поврежденіе верхушки корня, какъ предполагаетъ Гасснеръ, или же стимуломъ является одностороннее накопленіе продуктовъ электролиза, какъ думаютъ нѣкоторые авторы <sup>16)</sup>, еще не установлено съ полной отчетливостью. Въ первомъ случаѣ явленія гальванотропизма пришлось бы отнести къ области травматотропическихъ процессовъ (сравни стр. 818), а во второмъ — къ хемотропизму, съ которымъ мы вскорѣ и познакомимся. Оба эти предположенія, впрочемъ, не согласуются съ фактомъ исключительной локализации воспріятія въ верхушкѣ органа. Точно также нѣтъ основанія приписывать какой либо роли въ процессѣ тѣмъ продуктамъ электролиза, которые накаплиются во внѣшней средѣ, такъ какъ то или другое воздѣйствіе обуславливается, какъ мы уже видѣли, только тѣмъ токомъ, который проходитъ по тканямъ органа. Необходимо отмѣтить, что Ротертъ, которому мы обязаны критическимъ обзоромъ явленій гальванотропизма, выводитъ изъ наблюденій Шелленберга <sup>17)</sup> возможность существованія положительныхъ изгибовъ, наступающихъ при сравнительно очень низкихъ плотностяхъ тока.

Неравномѣрное распредѣленіе растворимыхъ въ водѣ веществъ можетъ также вызвать ориентировочныя движенія органовъ. Ихъ называютъ обычно хемотропными; изучены они, главнымъ образомъ, на грибахъ и пыльцевыхъ трубкахъ. Хемотропизмъ установленъ изслѣдованіями Миіоши <sup>18)</sup> для нѣкоторыхъ муковыхъ грибовъ, для гифъ *Penicillium*, *Aspergillus* и *Saprolegnia*; но еще значительно ранѣе работъ этого автора были извѣстны явленія, объяснимыя только съ точки зрѣнія хемотропизма. Такъ, напримѣръ, Кильманъ <sup>19)</sup> нашелъ, что вѣтки грибка *Isaria* отклоняются отъ своего первоначальнаго направленія при разрастаніи около проростающихъ споръ грибка *Melanospora parasitica*, и привлекаются послѣдними, а де-Бари <sup>20)</sup> высказалъ предположеніе, что проникновеніе паразитныхъ грибовъ въ ткани питающаго растенія вызывается наличностью „химическихъ раздраженій“. Изслѣдованіе Миіоши не оставили никакого сомнѣнія, что хемотропныя движенія чрезвычайно широко распространены у грибовъ и служатъ обыкновенно цѣлямъ отысканія наилучшихъ въ питательномъ отношеніи субстратовъ; впрочемъ, хемотропическая чувствительность обуславливается не только хорошими въ питательномъ отношеніи веществами <sup>21)</sup>. Чтобы обнаружить хемотропную чувствительность, Миіоши

<sup>16)</sup> Brunchorst 1884. Ber. Bot. Ges. 2, 204. Ewart 1903. Proc. R. Soc. B. 77, 63. Bayliss 1907. Annals of bot. 21, 387.

<sup>17)</sup> Schellenberg 1906. Flora 96, 474. Rotherth 1907, цитировано въ сноскѣ 14.

<sup>18)</sup> Miyoschi 1894. Bot. Ztg. 52, 1.

<sup>19)</sup> Kihlmann 1883. Act. Soc. Fennicae 13.

<sup>20)</sup> De Bary Vgl. Morphologie und Biologie der Pilze, стр. 393. Leipzig.

<sup>21)</sup> Вопросъ о хемотропизмѣ грибовъ заслуживаетъ полной переработки, особенно послѣ того, какъ Кларкъ (Clark 1902. Bot. Gaz. 33, 45) и Фельтонъ (Fulton 1906, ibidem, 41, 81) пришли къ совершенно инымъ результатамъ.



инъецировали листья, напримеръ, традесканціи (*Tradescantia*) изслѣдуемымъ растворомъ и высѣвали на влажный эпидермисъ споры грибка. Пропитывающее листъ вещество диффундировало наружу черезъ устьичныя отверстія и, въ случаѣ положительно-хемотропныхъ его свойствъ, грибныя гифы загибались по направленію къ устьицамъ, между тѣмъ какъ при инъекціи листа, напримеръ, водой, онѣ разрастались по поверхности листа, не обращая никакого вниманія на устьица. Подобные же результаты получены были Миоши и тогда, когда онѣ высѣвали споры грибка на слюдяную пластинку, продырявленную мелкими отверстіями и положенную на хемотропично раздражающую ростъ гифъ желатину. Наконецъ, употреблялись и тончайшія, наполненные различными растворами капилляры, помѣщавшіеся отверстіемъ въ каплю питательной жидкости обыкновенной культуры на предметномъ стеклѣ; вызывавшее раздраженіе вещество начинало диффундировать и вызывало ростъ гифъ по направленію ко все повышающейся концентраціи раздражителя.

Миоши подвергнувъ изслѣдованію большое число разнообразныхъ веществъ въ различныхъ концентраціяхъ и нашелъ, что одни изъ нихъ являются хорошими, другія посредственными притягивающими средствами для разрастающихся гифъ грибовъ, третьи же никогда не вызываютъ притяженія, а, наоборотъ, обуславливаютъ отталкиваніе, если только у нихъ вообще намѣчается какое либо воздѣйствіе. Такое отталкиваніе грибныхъ гифъ наблюдается при воздѣйствіи свободныхъ органическихъ и неорганическихъ кислотъ; его вызываютъ затѣмъ щелочи, спиртъ, нѣкоторыя соли, какъ, напримеръ, калийная селитра, сѣрнокислая магнезія, виннокислый кали и натръ, даже и въ тѣхъ случаяхъ, когда концентрація растворовъ этихъ веществъ сравнительно слаба. Чрезвычайно любопытно наблюденіе, что продукты обмѣна самого грибка нерѣдко дѣйствуютъ отталкивающимъ образомъ на его гифы <sup>22)</sup>. Болѣе или менѣе понятно, что далеко не всѣ вещества оказались одинаковыми въ своемъ притягивающемъ дѣйствіи для различныхъ грибныхъ организмовъ. Плесневые грибки, впрочемъ, очень близки другъ къ другу въ своихъ хемотропныхъ реакціяхъ; сапролегнія же, развивающаяся нормально въ совершенно иныхъ условіяхъ, рѣзко отличается отъ нихъ въ этомъ отношеніи. Ближайшее изслѣдованіе такихъ грибовъ, которые характерны своей узкой спеціализаціей въ дѣлѣ питанія, можетъ дать еще, безъ сомнѣнія, богатый матеріалъ своеобразныхъ примѣровъ хемотропизма. Хорошими хемотропными приманками являются, вообще говоря, соли амміака, фосфаты, пептонъ, аспарагинъ, сахаръ. Изъ неорганическихъ соединений наиболѣе активна въ этомъ отношеніи фосфорно-амміачная соль. Различные сахара, и прежде всего виноградный и тростниковый сахаръ являются отличнымъ привлекающимъ матеріаломъ для плесневыхъ грибовъ; сапролегнія же почти не реагируетъ на нихъ. Къ глицерину и гумми-арабику грибки индиффе-

<sup>22)</sup> Slack и Fulton, цитировано въ сноскѣ 21.



рентны: оба эти вещества не обладают ни привлекающими, ни отталкивающими свойствами; это можетъ, между прочимъ, служить доказательствомъ того, что хемотропное воздѣйствіе не стоитъ ни въ какой связи съ питательнымъ значеніемъ матеріала. Впрочемъ, это видно уже по отталкивающему воздѣйствію калийной селитры, представляющей для многихъ растительныхъ организмовъ питательный матеріалъ первостепеннаго значенія.

Кромѣ специфическихъ свойствъ cadaго вещества, обусловливаемыхъ его, химическимъ строеніемъ, на хемотропное значеніе его влияетъ и концентрація раствора. Такъ, напримѣръ, *Mucor stolonifer* реагируетъ на 0.1% растворъ сахара уже опредѣленно положительнымъ образомъ, но еще рѣзче притягиваетъ его гифы 2% растворъ. Реакція становится все сильнѣе и сильнѣе по мѣрѣ увеличенія концентраціи, но при 15—30% она начинаетъ уже ослабѣвать и при 50% наблюдаются уже явленія отталкиванія. Необходимо, поэтому, точнѣе установить „переходную“ между положительной и отрицательной реакціями концентрацію и опредѣлить величину наименьшей концентраціи, вызывающей реакцію, т. е. такъ называемый порогъ раздраженія. Указанія на наличность отталкивающихъ воздѣйствій приводятся лишь сравнительно рѣдко, такъ какъ нерѣдко наблюдается серьезное поврежденіе объекта еще раньше, чѣмъ концентрація раствора достигнетъ необходимой величины. У *Миоши* мы находимъ, впрочемъ, слѣдующія цифры: 10% растворъ фосфорнаго аммонія на сапролегнію дѣйствуетъ отталкивающимъ образомъ, между тѣмъ какъ 5% еще притягиваетъ; сахароза отталкиваетъ въ 50% растворѣ — плѣсневые грибки и въ 20%—сапролегнію; глюкоза въ 50% — плѣсневые грибки и въ 20% сапролегнію; мясной экстрактъ (его хемотропное дѣйствіе зависитъ, по всей вѣроятности, главнымъ образомъ отъ содержанія фосфатовъ) въ 20%—сапролегнію и нѣкоторые плѣсневые грибки, но не мукоровые. Пороги для хемотропнаго раздраженія лежатъ обыкновенно очень низко, напримѣръ, мясной экстрактъ начинаетъ притягивать сапролегнію уже при 0.005%, глюкоза—*Mucor Mucedo* при 0.01%, а азотнокислый аммоній тотъ же грибокъ при 0.05%. Наряду съ порогомъ раздраженія при одностороннемъ хемотропномъ воздѣйствіи *Миоши* опредѣлялъ его и при двустороннихъ не одинаково сильныхъ раздраженіяхъ; онъ попробовалъ установить, насколько велико должно быть обнаруживаемое хемотропнымъ движеніемъ различіе въ концентраціи раздражителя, воздѣйствующаго на клетку грибка съ двухъ различныхъ сторонъ.

Чтобы получить опредѣленное различіе въ концентраціи, длительно поддерживающееся на обѣихъ сторонахъ объекта, *Миоши* высѣвалъ грибныя споры на коллодонную перепоночку, съ отверстіемъ по срединѣ, и помѣщалъ ее между двумя перекрещивающимися полосками фильтровальной бумаги. Пропуская по этимъ полоскамъ токи различной концентраціи, онъ достигалъ почти полнаго постоянства въ различіи концентраціи растворовъ, омывавшихъ гифы грибовъ. Оказалось, что, на-



примѣръ, при развитіи *Saprolegnia* между растворами сахара въ 0.1 и 0.3% не получается никакого отклоненія гифъ; итътъ его и при соотношеніи въ 0.1 къ 0.5%; но если различіе увеличить, пустивъ съ одной стороны 0.1%, а съ другой 1% растворъ сахара, получится характерное хемотропное искривленіе. И при высшихъ концентраціяхъ необходимо для осуществленія реакціи соблюдать тѣ же соотношенія; при 0.5% растворѣ сахара съ одной стороны необходимо противопоставить ему уже 5% растворъ. Миоши и выводитъ изъ этихъ опытовъ общее заключеніе, что для осуществленія реакціи вообще необходимо соблюдать 10-ти кратное отношеніе концентрацій раздражающихъ растворовъ (законъ Вебера, сравни главу XLII). Было бы, однако, весьма желательно прослѣдить, имѣетъ ли этотъ законъ свою силу и вблизи „переходной“ концентраціи и насколько приложимъ онъ и къ болѣе высокимъ концентраціямъ, обусловливающимъ отрицательные изгибы. Весьма возможно, что такой правильности соотношеній уже не получится; это тѣмъ болѣе вѣроятно, что отталкивающія воздѣйствія болѣе высокихъ концентрацій обусловливаются, какъ надо думать, хотя отчасти уже не химизмомъ среды, а ея осмотическими свойствами<sup>23)</sup>.

Посмотримъ, нельзя ли перенести результаты опытовъ, произведенныхъ Миоши надъ двустороннимъ раздраженіемъ, и на импульсы, получаемые грибомъ при одностороннемъ паденіи концентраціи. Не является ли и въ этомъ случаѣ источникомъ раздраженія то обстоятельство, что ближайшая къ центру диффузіи сторона гифы граничитъ съ болѣе высокой концентраціей раздражителя, чѣмъ другая, антагонистическая сторона? Едва ли можно предполагать, что въ диффузионномъ полѣ устанавливается настолько быстрое паденіе концентраціи, чтобы отношеніе ея на обѣихъ сторонахъ гифы стало бы равно 10 или 5 къ 1. Очевидно, что имѣющіяся изслѣдованія еще недостаточны, чтобы бросить свѣтъ на этотъ интересный вопросъ. Въ чемъ заключается первичный актъ воспріятія при хемотропизмѣ, совершенно не извѣстно; нужно думать, что раздражающее вещество проникаетъ въ плазму и вызываетъ въ ней какія то, ближе неизвѣстныя, химическія измѣненія<sup>24)</sup>. Хемотропное воздѣйствіе могутъ, конечно, оказывать и такія вещества, которыя и не проникаютъ во внутрь кѣлокъ, а вызываютъ лишь одностороннее извлеченіе воды.

Но въ этомъ случаѣ воздѣйствіе ихъ должно было бы быть совершенно независимымъ отъ ихъ химической сущности и стоять въ связи исключительно лишь къ концентраціей ихъ растворовъ. Явленіе такого воздѣйствія носитъ названіе осмотропизма; онъ проявляется, по

<sup>23)</sup> Massart 1889. Arch. de Biologie (ed. Van Beneden et Vambeke) 9, 313. Сравни также данныя объ осмотаксисѣ въ главѣ XLII.

<sup>24)</sup> Предположеніе Породко (Porodko Ver. Bot. Ges. 30, 16) о коагуляціи живаго бѣлка проникающими внутрь веществами можетъ имѣть силу только по отношенію къ опредѣленнымъ химическимъ соединеніямъ; это воздѣйствіе лучше обозначать терминомъ травматотропизма (сравни Porodko, ibidem, 30, 640).



всей вѣроятности, при разнообразныхъ явленіяхъ отталкиванія, вызываемыхъ высокими концентраціями растворенныхъ веществъ.

Кромѣ грибныхъ гифъ явственная хемотропная чувствительность присуща также и пыльцевымъ трубкамъ<sup>25)</sup>, характерно показывающимъ также и явленія отрицательнаго осмотропизма.

Если въ каплю стерильной желатины положить сѣмяпочку или кусочекъ рыльца или столбика *Scilla patula* и посѣять на ея поверхность пыльцу того же самаго растенія, при помѣщеніи препарата въ темную и влажную камеру обыкновенно наблюдается разрастаніе пыльцевыхъ трубокъ по направленію къ кускамъ ткани, завершающееся прониканіемъ ихъ внутрь тканевого комплекса. Грибныя гифы направляются, обычно, по тому же самому пути, какъ и пыльцевыя трубки; нужно думать, поэтому, что привлеченіе трубокъ обусловливается не какими либо специфическими веществами, а обыкновенными сахарами или другими обычными для растительныхъ клѣтокъ соединеніями. Дѣйствительно, удастся доказать присутствіе глюкозы въ тканяхъ рыльца и какого то полисахарида въ сѣмяпочкѣ; и здѣсь мы имѣемъ, такимъ образомъ, оба обычныхъ хемотропныхъ вещества: глюкозу и сахарозу. Миіоши<sup>25)</sup> удалось показать, что пыльцевыя трубки, дѣйствительно, отлично реагируютъ на сахарозу и другія растворимыя углеводы (фруктозу, глюкозу, декстринъ, лактозу); остальные же вещества, вызывающія хемотропную реакцію у грибовъ, а вмѣстѣ съ ними спиртъ, фосфорнокислый аммоній, калийная селитра и яблочнокислый натрій оказались уже отталкивающими или недѣятельными. Не нужно, однако, думать, что всѣ безъ исключенія пыльцевыя трубки реагируютъ только на сахаристыя вещества. Въ этомъ отношеніи значительныя дополненія и исправленія были внесены въ данныя Миіоши изслѣдованіями Лидфорса; авторъ этотъ показалъ, что у тацета (*Narcissus Tazetta*) роль привлекающаго агента уже не принадлежитъ углеводамъ, а должна быть отнесена, какъ показали тщательныя и многостороннія изслѣдованія, на долю бѣлковыхъ веществъ. Любопытно, что продукты расщепленія бѣлковъ оказались опять таки совершенно недѣятельными—Миіоши поставилъ опыты, при помощи уже описаннаго метода, и надъ порогомъ раздраженія при различныхъ концентраціяхъ раздражающаго вещества. У пыльцы *Agarantus* хемотропныя изгибы наступали всегда въ томъ случаѣ, когда на одной сторонѣ концентрація была по меньшей мѣрѣ въ 5 разъ сильнѣе, чѣмъ на другой; это установлено было для концентрацій въ 0,5%, 1% и 2%. Едва ли можно сомнѣваться, что въ природѣ пыльцевыя трубки хемотропно притягиваются выдѣленіями проводящей ткани столбика и сѣмяпочекъ, находя благодаря имъ правильный путь отъ рыльца вплоть до яйцеклѣтки. При копуляціи конъюгаты и оплодотвореніи оогоніевъ антеридіями у многихъ грибныхъ организмовъ

<sup>25)</sup> Molisch 1889. Sitzungsber. Wien. Akad. Miyoshi 1894. Flora 78, 76. Lidfors 1899. Ber. Bot. Ges. 17, 236. Lidfors 1909 Z. f. Bot. 1, 443.



первенствующую роль, по всей вѣроятности, играетъ опять таки хемотропизмъ.

Весьма любопытно, что Миоши установилъ наличность выдѣленія сахарозы у сѣмяпочекъ большаго числа растений и, наряду съ этимъ, отмѣтилъ и способность пыльцевыхъ трубокъ реагировать на это вещество; весьма вѣроятно, поэтому, что сѣмяпочки одного вида должны привлекать къ себѣ пыльцевыя трубки совершенно чуждыхъ видовъ растений. Предположеніе это подтвердилось на цѣломъ рядѣ опытовъ. Въ естественныхъ условіяхъ, однако, проникновеніе въ сѣмяпочку чужихъ пыльцевыхъ трубокъ оказывается исключеннымъ; здѣсь играютъ роль уже другія соотношенія, на которыхъ мы не будемъ останавливаться.

Хемотропная чувствительность приписывается, помимо указанныхъ объектовъ, еще и обыкновеннымъ корнямъ. Впрочемъ, данныя различныхъ авторовъ <sup>26)</sup>, настолько противорѣчатъ другъ другу, что мы не станемъ разбираться въ этомъ крайне спорномъ вопросѣ.

До сихъ поръ мы имѣли дѣло съ хемотропными воздѣйствіями исключительно лишь жидкихъ или растворенныхъ веществъ; несомнѣнно, однако, что хемотропными раздражителями могутъ быть и различныя газообразныя вещества, такъ какъ они также легко диффундируютъ и могутъ представить различную концентрацію активнаго вещества на различныхъ сторонахъ одного и того же растительнаго органа. Такія хемотропныя, обусловленныя газами, искривленія были наблюдаемы Молишемъ <sup>27)</sup> на корняхъ, а позднѣе и на пыльцевыхъ трубкахъ; онъ обозначилъ явленія эти особымъ названіемъ „аэротропизма“. Въ опытахъ Молиша не была исключена возможность раздраженія благодаря неодинаковому распредѣленію влажности <sup>28)</sup> (гидротропизмъ, сравни стр. 815); однако, позднѣйшія изслѣдованія Заммета <sup>26)</sup> съ несомнѣнностью подтвердили наличность аэротропизма. Этотъ авторъ подвергалъ корни воздѣйствію постепенно уменьшающейся концентраціи газа въ смѣси, а съ другой стороны помѣщалъ корешки и въ односторонней сплошной токъ испытываемаго газа. Оказалось, что корни реагируютъ вначалѣ на кислородъ, углекислоту, водородъ, а также и на пары спирта, эфира, амміака и т. п. всегда въ положительную сторону, но потомъ реакція эта постепенно, напр. для углекислоты, переходитъ въ отрицательную. По Молишу аэротропная чувствительность сохраняется и послѣ удаленія верхушки корня; Замметъ подтвердилъ это наблюденіе. Необходимо, поэтому, думать, что воспріятіе раздраженія совершается во всей растущей зонѣ. Позднѣйшія изслѣдованія показали, однако, что корни далеко не являются хорошимъ матеріаломъ для изслѣдованія аэротропизма изъ-за цѣлаго ряда биологическихъ ихъ особенностей, напримѣръ изъ-за сильно выраженаго гидротропизма, съ которымъ мы вскорѣ и будемъ имѣть дѣло. Вслѣдствіе этого, подробныя

<sup>26)</sup> Sammet 1905. Jahrb. wiss. Bot. 41, 611. Lilienfeld 1905. Ber. Bot. Ges. 23, 191. Porodko 1911. Jahrb. wiss. Bot. 49, 307.

<sup>27)</sup> Molisch 1884. Sitzungsber. Wien, 90, I. 111; 1893. Ibidem 102, I, 423.

<sup>28)</sup> Bennet 1904. Bot. Gaz. 37, 241.



изслѣдованія надъ тропизмами, вызываемыми односторонне дѣйствующими газами и были предприняты В. Половцовой<sup>29)</sup> уже не надъ корнями, а надъ стеблевыми побѣгами. Опыты ея показали, что проростки подсолнечника на слабые диффузионные токи  $\text{CO}_2$  реагируютъ сначала въ положительную сторону, а затѣмъ, при болѣе длительномъ ихъ воздѣйствіи—уже отрицательно; сильные токи тотчасъ же вызывали отрицательную реакцію. Совершенно такъ же, какъ подсолнечникъ (*Helianthus*), реагировали и другія двудольныя, между тѣмъ какъ однодольныя оставались совершенно индифферентными, а *Phycomyces* обнаруживалъ почти исключительно одни отрицательныя реакціи. Къ азоту и водороду растенія оставались индифферентными; опыты надъ кислородомъ еще не закончены. Такимъ образомъ, у насъ до сихъ поръ еще нѣтъ сколько нибудь полной картины аэротропныхъ явленій и биологическое ихъ значеніе остается еще совершенно неяснымъ. Обращаютъ на себя вниманіе, между прочимъ, наблюденія Половцовой надъ возможностью аетропетальнаго проведенія раздраженія и указанія ея на минимальную продолжительность времени реакціи.

Перейдемъ теперь къ новому виду тропизмовъ, во многихъ отношеніяхъ близкому къ аэротропизму; именно къ явленіямъ гидротропизма. И здѣсь въ основѣ процесса лежитъ способность растенія воспринимать неравномѣрное распредѣленіе въ окружающей его средѣ газа, именно водяного пара. Саксъ еще въ 1872 году демонстрировалъ наличность гидротропизма у корней чрезвычайно простымъ путемъ<sup>30)</sup>, (рис. 158). Завязавъ съ одной стороны канвою низкій цинковый цилиндръ, онъ наполнилъ его влажными опилками и подвѣсилъ на бечевкахъ такъ, чтобы канвовое дно цилиндра составляло съ горизонтальной плоскостью уголъ въ 30—45°. Въ опилки были посажены сѣмена гороха, и корни проростковъ вскорѣ пробились сквозь канву въ окружающую атмосферу, руководимые въ своемъ движеніи положительнымъ геотропизмомъ. „Если окружающій воздухъ насыщенъ водяными парами или близокъ къ насыщенію, корни продолжаютъ расти въ своемъ прежнемъ вертикальномъ направленіи и выйдя наружу изъ влажныхъ опилокъ; если же воздухъ лишь немного влаженъ, но далекъ отъ насыщенія водяными парами, кончики корней, выйдя изъ петлей канвы, загибаются вбокъ вплоть до соприкосновенія съ нижнею поверхностью влажнаго опилочнаго слоя. Нерѣдко они и продолжаютъ разрастаться дальше, плотно прижимаясь къ наклонной поверхности канвы; иногда кончики корней проникаютъ сквозь канву въ слой опилокъ, выполняя затѣмъ новый геотропическій изгибъ книзу и снова прижимаясь затѣмъ къ влажной средѣ; рядъ такихъ, слѣдующихъ другъ за другомъ изгибовъ вверхъ и внизъ приводитъ къ тому, что корень, какъ ниткой, прошиваетъ канву (рис. 158, m. m.)“.

<sup>29)</sup> W. Polowzow 1909. Unters. über Reizerscheinungen bei Pflanzen. Jena.

<sup>30)</sup> О другомъ методѣ для демонстраціи гидротропизма корней смотри у Molisch'a, 1883. Sitzungsber. Wien. 88, I, 897.



Молишъ <sup>30)</sup> доказалъ, что раздраженіе, вызывающее это положительное гидротропное искривленіе, воспринимается кончикомъ корня. Онъ обертывалъ корень слоемъ влажной, плотно прилежавшей фильтровальной бумаги, оставляя свободнымъ лишь самый кончикъ на протяженіи одного миллиметра. Такой корень подъ воздѣйствіемъ односторонней влажности воспроизводилъ гидротропные изгибы совершенно также, какъ и въ томъ случаѣ, когда различію въ психометрическихъ условіяхъ подвергалась и вся зона роста. Позднѣе Пфѣфферъ <sup>31)</sup> дополнилъ этотъ опытъ, показавъ, что раздраженіе воспринимается исключительно лишь верхушкой корня. Если верхушку корня подвергать со всѣхъ сторонъ воздѣйствію насыщенной водяными парами атмосферы, не получится никакихъ гидротропическихъ изгибовъ, въ какихъ бы психометрическихъ условіяхъ ни была зона роста органа. Выше мы отмѣтили, что при явленіяхъ аэротропизма верхушка корня не играетъ такой первенствующей роли; въ этомъ отношеніи намѣчается, такимъ образомъ, существенное различіе между аэротропизмомъ и гидротропизмомъ. Не слѣдуетъ, однако, какъ намъ кажется, придавать различію этому особеннаго значенія, такъ какъ, напримѣръ, у дупина можно наблюдать гидротропическія движенія и на обезглавленныхъ корешкахъ.

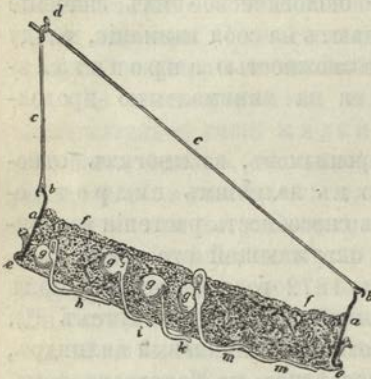


Рис. 158. Гидротропизмъ корней.  
По Саксу.

Отмѣтимъ, что явленія гидротропизма не ограничиваются исключительно лишь реакціями корневыхъ органовъ. Такъ, напримѣръ, доказана наличность положительнаго гидротропизма также и у ризоидовъ печеночниковъ (*Marchantiaeae*) и заростковъ папоротниковъ, у пыльцевыхъ трубокъ и столоновъ (*Nephrolepis*); отрицательный гидротропизмъ присущъ нѣкоторымъ проросткамъ, вродѣ льна (*Linum*) <sup>32)</sup> и картофеля <sup>33)</sup>, хотя далеко не всѣмъ; очень распространенъ этотъ видъ тропизма въ мірѣ грибовъ (*Mucor*, *Phycomyces*, *Coprinus*). Особенно сильной чувствительностью въ гидротропическомъ отношеніи отличаются спорангіеносцы *Phycomyces* <sup>34)</sup>; свойство это приводитъ къ ряду весьма своеобразныхъ явленій. Если споры *Phycomyces* высѣять на кускѣ хлѣба, нетрудно замѣтить, что развивающіеся въ темнотѣ спорангіеносцы занимаютъ, несмотря на свой отрицательный геотропизмъ, не вполне прямостоящее положеніе; пучекъ ихъ обазывается скорѣе нѣсколькими расквитнутымъ въ стороны;

<sup>31)</sup> Pfeffer по Ротерту, (*Rothert 1894 Flora 79, 212*).

<sup>32)</sup> Molisch 1883, цитировано въ сноскѣ 30.

<sup>33)</sup> Voelchting 1902. *Bot. Ztg.* 60, 87; сравни, однако, Singer 1903. *Ber. Bot. Ges.* 21, 163.

<sup>34)</sup> Wortmann 1881. *Bot. Ztg.* 39, 368.



Каждый спорангионосецъ, отдавая при испареніи въ окружающую атмосферу водяные пары, насыщаетъ влагою окружающій воздухъ и заставляетъ сосѣдніе спорангионосцы изгибаться отъ него въ сторону; на совмѣстномъ ростѣ цѣлой культуры грибка и отражается этотъ взаимно отталкивающій импульсъ въ видѣ раскидыванія пучка гифъ въ стороны. Гидротропизмомъ вызывается также и кажущееся притяженіе спорангионосцевъ *Phycomyces* различными твердыми тѣлами, какъ, напримѣръ, кускомъ желѣза <sup>36)</sup>, которое приписывалось прежде (Эльфвингъ <sup>35)</sup> особому „физиологическому дѣйствию на разстояніе“. На самомъ дѣлѣ, желѣзо является нѣсколько гигроскопичнымъ и, благодаря этому, воздухъ около желѣзнаго прута нѣсколько болѣе сухъ, чѣмъ вдали отъ него; *Phycomyces* и склоняется, движимый отрицательнымъ гидротропизмомъ, къ этому, болѣе сухому пространству. Очевидно, *Phycomyces* способенъ реагировать на чрезвычайно незначительныя психрометрическія различія; къ сожалѣнію, мы еще не имѣемъ точныхъ экспериментальныхъ учетовъ этой любопытной чувствительности.

На клиностаѣ *Phycomyces* разростается также весьма своеобразно: спорангионосцы располагаются перпендикулярно къ поверхности вращающагося субстрата, какъ бы повинуваясь выходящей изъ субстрата въ радіальномъ направленіи силѣ; на самомъ дѣлѣ, однако, закономерное расположеніе спорангионосцевъ *Phycomyces* по отношенію къ субстрату вызывается исключительно однимъ лишь гидротропизмомъ, такъ какъ въ абсолютно влажной атмосферѣ оно исчезаетъ безъ слѣда. Необходимо имѣть въ виду, что обыкновенная влажная камера не представляетъ собой идеальнаго абсолютно влажнаго пространства, а, наоборотъ, постоянно показываетъ мѣстныя различія въ упругости водяного пара, достаточно большія, чтобы вызвать ориентировку *Phycomyces* въ ту или другую сторону. У нѣкоторыхъ другихъ растений, напр. у крессъ-салата (*Lepidium sativum*), удается безъ труда наблюдать такія же „ориентировки по отношенію къ субстрату“, какъ и у *Phycomyces*; если выращивать крессъ-салатъ на кубикѣ изъ торфа, вращающемся на оси клиноста, на всѣхъ четырехъ граняхъ кубика, параллельныхъ оси, проростки становятся перпендикулярно къ поверхности, на двухъ же остальныхъ граняхъ они вырастаютъ косо, съ выпуклой стороной, обращенной къ оси. Ориентировки эти уже не могутъ быть объяснены гидротропизмомъ, такъ какъ проростки крессъ-салата не обладаютъ гидротропной чувствительностью; по всей вѣроятности, главную роль въ этихъ явленіяхъ играетъ фототропизмъ, такъ какъ въ тѣхъ условіяхъ, при которыхъ воспроизводится опытъ, обычно не устраняется на-цѣло возможности свѣтовыхъ раздраженій <sup>37)</sup>; въ полной темнотѣ такія «субстратныя» ориентировки, какъ оказывается, безслѣдно исчезаютъ.

<sup>35)</sup> Elfving 1890. Commentationes var. Univ. Helsingfors.

<sup>36)</sup> Engera 1892. Annals Bot. 6, 373; 1906. Rec. Inst. bot. Bruxelles 6, 303. Steyer 1901. Reizkrümmungen bei *Phycomyces*. Diss. Leipzig.

<sup>37)</sup> Dietz. 1888. Unters. Tübingen 2, 478.



Упомянемъ еще о двухъ менѣ извѣстныхъ тропизмахъ. Одинъ изъ нихъ, такъ называемый травматотропизмъ былъ впервые найденъ Дарвиномъ <sup>38)</sup> у корневыхъ органовъ растений. Если верхушкѣ корня нанести одностороннее поврежденіе путемъ ли механическаго воздѣйствія, химическаго реактива или высокой температуры, въ зонѣ роста корня наступаетъ искривленіе, удаляющее кончикъ корня отъ вреднаго агента, т. е. получается всегда одна лишь отрицательная реакція. Такая же, но значительно болѣе слабая травматическая чувствительность оказывается присущей и зонѣ роста корня. Подсѣмядольныя колѣна (гипокотили) нѣкоторыхъ растений также бываютъ способными воспроизводить травматотропныя движенія, наступающія иногда въ качествѣ реакціи на поврежденіе самихъ сѣмядолей. Породко <sup>39)</sup> утверждаетъ, что исходнымъ пунктомъ для раздраженія во всѣхъ случаяхъ травматотропизма является коагуляція плазмы; намъ думается, что возрѣніе это еще очень слабо обосновано, особенно во всѣхъ случаяхъ механическаго поврежденія реагирующихъ органовъ.

Нѣтъ сомнѣній, что травматотропизмъ представляетъ собой типическое проявленіе раздражительности растительныхъ органовъ, сопровождающееся, при этомъ, ярко выраженнымъ процессомъ проведенія раздраженія. Однако, нелегко провести рѣзкую границу между этимъ видомъ тропизмовъ и остальными. Весьма возможно, напримѣръ, что нѣкоторые случаи отрицательнаго хемотропизма и термотропизма являются ничѣмъ инымъ, какъ проявленіями травматотропизма. Тѣмъ не менѣе, намъ кажется еще преждевременнымъ соединеніе въ одну группу, какъ предлагаетъ Породко <sup>40)</sup>, явленій хемотропизма, термотропизма и травматотропизма.

Нѣсколько полнѣе свѣдѣнія наши по отношенію къ реотропизму, констатированному впервые Генсеномъ <sup>41)</sup> опять таки на корняхъ; особенно часто можно встрѣтить его у корней проростковъ; онъ присущъ, однако, и другимъ органамъ. Явленіе реотропизма обнаруживается тѣмъ, что, при культурѣ въ токѣ водѣ, корни воспроизводятъ изгибъ навстрѣчу тока (положительной реотропизмъ). Ньюкомбъ <sup>42)</sup> установилъ для корешковъ крестоцвѣтныхъ, особенно чувствительныхъ въ этомъ направленіи, порогъ раздраженія при скорости струи воды въ 2 сантиметра въ минуту; наилучшіе результаты получались у него при скоростяхъ тока въ 100—500 сант.; при скорости въ 1000 сант. наступали уже отрицательные изгибы, представлявшіе, впрочемъ, какъ нужно думать, результатъ уже чисто механическаго воздѣй-

<sup>38)</sup> Darwin 1881. *Bewegungsvermögen d. Pflanzen*. Stuttgart. Затѣмъ: Spalding 1894. *Annals Bot.* 8, 423. Fitting 1907. *Jahrb. wiss. Bot.* 44, 177. Schütze 1908. *Jahrb. wiss. Bot.* 48, 379. Sperlich 1912. *Jahrb. wiss. Bot.* 50, 549. Günther 1913. *Traumatropismus der Wurzeln*. Diss. Berlin.

<sup>39)</sup> Porodko 1912. *Ber. Bot. Ges.* 30, 630.

<sup>40)</sup> Porodko 1912. *Ber. Bot. Ges.* 30, 16 и 303.

<sup>41)</sup> Jönsson 1883. *Ber. Bot. Ges.* 1, 512.

<sup>42)</sup> Newcombe 1902. *Bot. Gaz.* 33, 177.



ствія, ничего не имѣющаго общаго съ явленіемъ раздраженія. Юэль <sup>43)</sup> приводитъ близкія къ предыдущимъ цифры для корней кукурузы (*Zea Mays*) и вики (*Vicia sativa*); нужно, однако, имѣть въ виду, что реотропизмъ вовсе не является общимъ для всѣхъ вообще корней свойствомъ и что индивидуальныя различія органовъ въ этомъ отношеніи, какъ и указываютъ, впрочемъ, изслѣдователи, могутъ быть чрезвычайно велики <sup>44)</sup>.

Послѣ того какъ Юэль доказалъ, что реотропная реакція наступаетъ и у декапитированныхъ корешковъ, Ньюкомбъ <sup>45)</sup> стремился показать, что раздраженіе можетъ быть воспринято, на ряду съ верхушкой корня, и его растущей зоной и даже болѣе старыми его частями, удаленными отъ верхушки миллиметровъ на 15. Въ послѣднемъ случаѣ должно наступать проведеніе раздраженія по направленію къ верхушкѣ корня. Уже изъ этого ясно, что реотропизмъ и гидротропизмъ—два различныхъ процесса; въ опытахъ Юэля мы находимъ еще и рядъ наблюдений, дѣлающихъ весьма вѣроятнымъ, что процессъ воспріятія обуславливается давленіемъ текущей воды. Поэтому слѣдовало бы, пожалуй, соединить реотропные изгибы въ одну группу съ тѣми, которыя вызываются одностороннимъ прикосновеніемъ (контактомъ). Впрочемъ, реакція на контактъ обычно бываетъ весьма слабо выражена <sup>46)</sup> и поэтому, вслѣдъ за открытіемъ ея Саксомъ <sup>47)</sup> нерѣдко подвергалась полному сомнѣнію или принималась за травматотропное движеніе. Въ ближайшей главѣ мы познакомимся съ весьма характерными движеніями, выполняемыми въ отвѣтъ на прикосновеніе нѣкоторыми другими органами; мы увидимъ тамъ, что наступленіе ихъ обуславливается далеко не любымъ давленіемъ. Новѣйшія изслѣдованія Гриневецкаго <sup>48)</sup> не принесли съ собой сколько нибудь существенныхъ выясненій реотропныхъ явленій; оказалось, что положительныя изгибы наступаютъ въ дистиллированной водѣ и еще рѣзче въ слабыхъ кислотахъ, между тѣмъ какъ въ Кноповской смѣси реакція или вовсе не получается или она становится отрицательной; въ щелочныхъ растворахъ изгиба не получается. Очевидно, что различія эти зависятъ отъ совершенно несравненныхъ другъ съ другомъ условий опыта: кислая реакція среды чрезвычайно сильно задерживаетъ приростъ и благопріятствуетъ изгибамъ, щелочная же задерживаетъ сразу и приростъ и изгибъ, а растворъ Кнопа благопріятствуетъ росту, но задерживаетъ изгибъ.

Мы познакомимся съ реакціями растенія на длинный рядъ разно-

<sup>43)</sup> Juel 1900. Jahrb. wiss. Bot. 34, 507.

<sup>44)</sup> Сравни также Berg 1899. Lunds Univers. Arsskrift. 35.

<sup>45)</sup> Newcombe 1902. Annals Bot. 16, 429.

<sup>46)</sup> Newcombe 1904. Bot. Cbl. Beih. 17, 61.

<sup>47)</sup> Sachs 1873. Arb. Würzburg. 1, 437.

<sup>48)</sup> Hryniewiecki (1908). Z. f. Bot. 1, 775. Мы не станемъ входить въ обсужденіе вопроса, можно ли считать за реотропизмъ тѣ положительныя изгибы, которые наблюдаются у нѣкоторыхъ реотропно чувствительныхъ корней при одностороннемъ воздѣйствіи водяной пыли.



образныхъ вѣдшихъ раздраженій; къ сожалѣнію, намъ придется отказаться отъ разсмотрѣнія эффектовъ, вызываемыхъ одновременнымъ воздействиемъ нѣсколькихъ раздражителей, на подобіе той попытки, которая сдѣлана была нами выше для сочетанія гео- и фототропныхъ явленій.

## ГЛАВА XXXVII.

### Гаптотропизмъ.

Въ концѣ предыдущей главы мы уже упоминали объ изгибахъ, воспроизводимыхъ корнями въ отвѣтъ на раздраженіе ихъ прикосновеніемъ. Эти гаптотропическія или тигмотропическія движенія далеко не такъ распространены въ растительномъ мірѣ, какъ остальные тропизмы, въ особенности фото- и геотропическія реакціи, и съ экологической стороны имѣютъ совершенно иное, чѣмъ обычные тропизмы, значеніе. Особенно рѣзко выражены эти своеобразныя реакціи у такъ называемыхъ лазающихъ или цѣпкихъ растений <sup>1)</sup>; они образуютъ характерныя органы, носящіе названіе «усиковъ» или «прицѣпокъ», единственнымъ назначеніемъ которыхъ является прикрѣпленіе къ соответственнымъ опорамъ при помощи особыхъ хватательныхъ или гаптотропныхъ движеній. Лазающія растенія, какъ и вьющіяся, не обладаютъ достаточной крѣпостью стебля, чтобы самостоятельно удерживаться въ прямостоячемъ положеніи; имъ приходится, поэтому, пользоваться въ качествѣ опоры сосѣдями; въ природѣ роль эту обыкновенно выполняютъ разнообразныя живыя и мертвыя растенія. Прикрѣпленіе къ опорѣ обуславливается нѣсколькими винтообразными завитками усика. Органы эти обыкновенно представляютъ собой ничто иное, какъ безлистные боковыя побѣги или потерявшіе пластинку листовыя органы; изъ этого видно, что у лазающихъ растеній механическія задачи выполняются уже боковыми органами, между тѣмъ какъ главная ось побѣга въ своемъ разрастаніи направляется непосредственно къверху. Уже въ этомъ проявляется существенное различіе растеній лазающихъ отъ растеній вьющіяся; впрочемъ, въ тропической флорѣ известны растенія, лазающія при помощи своего осевого побѣга. Еще важнѣе, можетъ быть, другое отличіе: вьющіяся стебли способны обвиваться лишь около болѣе или менѣе вертикально стоящихъ опоръ, начиная обвиваніе всегда снизу вверхъ и направляя завитки всегда въ строго опредѣленную сторону (налѣво или направо); усики же могутъ обхватывать и горизонтальныя опоры, а завитки воспроизводятъ одинаково хорошо и къверху, и книзу,

<sup>1)</sup> Darwin 1876. Die Bewegungen und Lebensweise der Kletternden Pflanzen. Stuttgart. Pfeffer 1885. Untersuch. Tübingen. 1, 483. Fitting 1903. Jahrb. wiss. Bot. 38, 345; 39, 424.



и налѣво, и направо. Все это указываетъ на совершенно различныя физиологическія приспособленія у обѣихъ экологическо близкихъ другъ къ другу группъ. И, дѣйствительно, въ будущемъ мы увидимъ, что предположеніе это вполне оправдывается.

Начнемъ съ типичныхъ усиковъ, характерныхъ, на примѣръ, для бобовыхъ, тыквенныхъ или страстоцвѣтныхъ (*Passifloraceae*); какъ извѣстно, они представляютъ собой длинныя, тонкія и гибкія образования. У страстоцвѣта (*Passiflora*) они располагаются поодинокѣ въ листовыхъ пазухахъ, у тыквенныхъ же (*Cucurbitaceae*) усики отходятъ отъ стебля сбоку около листа, поодинокѣ или по нѣскольку на одномъ общемъ основаніи <sup>2)</sup>; у бобовыхъ усики располагаются, какъ общее правило, на концахъ обыкновенныхъ зеленыхъ листьевъ. На поперечномъ разрѣзѣ усики обыкновенно бываютъ округлыми, но нерѣдко и отклоняются отъ этой формы, становясь сплюснутыми съ двухъ сторонъ.

Уже анатомическіе признаки <sup>3)</sup> показываютъ обычно на явственную дорзивентральность: безъ труда можно отличить нижнюю и верхнюю ихъ стороны, правый и лѣвый бокъ. Но даже и въ тѣхъ случаяхъ, когда дорзивентральность эта не является столь рѣзко выраженной уже чисто анатомическимъ распредѣленіемъ элементовъ, на наличность ея указываетъ рядъ другихъ признаковъ. Такъ, на примѣръ, усики нерѣдко оказываются завитыми спиралью, особенно на первыхъ порахъ ихъ выхода изъ почки; морфологически «нижняя» ихъ сторона оказывается тогда всегда выпуклой. Вслѣдъ за этимъ наступаетъ періодъ ихъ оживленнаго разростанія: въ теченіе нѣсколькихъ дней они достигаютъ, выпрямляясь, своей окончательной длины. Въ это время они начинаютъ воспроизводить своеобразныя движенія, такъ называемыя круговыя нутаціонныя движенія, напоминающія, на первый взглядъ, круговыя движенія вьющихся растений, но по природѣ своей являющіяся уже автономными (сравни главу XL). Сущность этихъ движеній состоитъ въ томъ, что усики нѣсколько изгибаются въ сторону подъ вліяніемъ болѣе быстро роста одной стороны; подъ вліяніемъ постепеннаго пере-

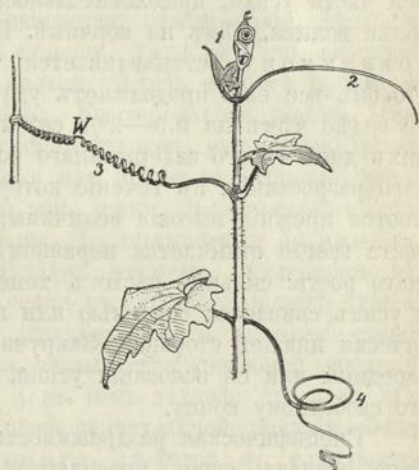


Рис. 159. Конѣцъ стебля *Bryonia dioeca* съ усиками. 1—молодой усикъ, еще свернутый спиралью. 2—стадія раздражимости. 3—усикъ, охватившій опору. 4—старческое завитаніе на себя.

<sup>2)</sup> Съ морфологіей усиковъ тыквенныхъ можно познакомиться у Goebel, Organographie, стр. 610.

<sup>3)</sup> Сравни О. Müller 1887. Cohn's Beiträge z. Biol. 4, 97.



мѣщенія зоны преобладающаго роста на все новыя и новыя стороны, усикъ въ изгибахъ своихъ описываетъ какъ бы поверхность конуса. Ось этого конуса сначала направлена прямо кверху, но затѣмъ она постепенно опускается все дальше и дальше книзу, заходя за горизонтальную плоскость, пока въ этомъ наклонномъ книзу положеніи не прекратятся всѣ эти своеобразныя нутаціи. Совершающееся въ то же самое время раз-  
ростаніе достигаетъ нерѣдко весьма существенныхъ размѣровъ: при благопріятныхъ условіяхъ усикъ удлинняется въ теченіе сутокъ на 50—90%; а въ отдѣльныхъ его зонахъ удлинненіе превышаетъ даже и 100%. Ростъ этотъ идетъ типично интеркалярнымъ путемъ; сама верхушка усика уже не вытягивается болѣе. Наиболѣе интенсивенъ приростъ въ нижней части усика; продолжительность его здѣсь опять таки значительно болѣе велика, чѣмъ на кончикѣ. По истеченіи 3—5 дней ростъ усика, по видимому, останавливается; точныя измѣренія показываютъ, однако, что онъ все еще продолжаетъ удлинняться, хотя уже сравнительно слабо, не болѣе чѣмъ на 0.5—2% своей длины въ 24 часа. Послѣ нѣсколькихъ дней такого задержаннаго роста наступаетъ вновь періодъ усиленнаго разростанія, въ теченіе котораго, однако, уже никогда не достигаются прежнія высокія величины; при этомъ эта вторичная вспышка роста всегда отличается неравномѣрнымъ распредѣленіемъ преобладающаго роста: сильнѣе растетъ теперь уже одна верхняя сторона и усикъ свивается спиралью или штопоромъ, съ вогнутой уже морфологически нижней стороной. Закручиваніе это обыкновенно начинается съ середины или съ основанія усика, распространяясь по направленію къ его свободному концу.

Специфическая раздражимость усиковъ, выражающаяся въ способности обвивать опору, проявляется тогда, когда усикъ достигаетъ одной трети или четверти своей окончательной длины; она сохраняется во все время спонтанныхъ движеній органа, но исчезаетъ вмѣстѣ съ окончательнымъ прекращеніемъ его роста. Чтобы понять, какимъ образомъ усики воспроизводятъ обвиваніе опоры, необходимо сначала изучить искривленія, наступающія при мимолетномъ по своей кратковременности прикосновеніи къ усика какаго либо твердаго тѣла. Если, напримѣръ, прикоснуться къ нижней сторонѣ усика страстоцвѣта (*Passiflora*) или *Cyclanthera pedata* деревянной палочкой или кисточкой, то уже черезъ нѣсколько минутъ, а иногда даже черезъ нѣсколько секундъ (у *Cyclanthera* черезъ 5—7 секундъ, у *Passiflora* и *Sicyos* черезъ 25—30 секундъ) наступаетъ рѣзкое искривленіе, причемъ раздраженная прикосновеніемъ сторона дѣлается вогнутой; изгибъ этотъ осуществляется настолько быстро, что его нерѣдко легко можно прослѣдить невооруженнымъ глазомъ. Примѣрно черезъ 30 секундъ, а у медленно реагирующихъ усиковъ, конечно, позднѣе, искривленіе это оказывается уже законченнымъ и усикъ вновь начинаетъ распрямляться, пока изгибъ не исчезнетъ совершенно; это распрямленіе изгиба требуетъ для своего осуществленія всегда значительно больше времени, чѣмъ его образование.



Для конечнаго результата не безразлично, въ какомъ мѣстѣ усика было произведено раздраженіе путемъ контакта. Нижняя сторона усика, которую мы раздражали выше, не одинаково чувствительна на всемъ своемъ протяженіи. При одинаковой интенсивности раздраженія двигательная реакція наступаетъ гораздо скорѣе, когда раздражается верхняя треть усика, чѣмъ тогда, когда раздражается его середина; при раздраженіи же основанія, разрастающагося съ наибольшою скоростью, реакціи не получается уже никакой. На боковыхъ сторонахъ усика чувствительность также уменьшается по направленію отъ верхушки къ основанію усика; вообще говоря, она здѣсь значительно менѣе рѣзко выражена, чѣмъ на нижней сторонѣ органа, и на боковыхъ сторонахъ усика раздраженное мѣсто становится всегда вогнутымъ, отличаясь лишь меньшими размѣрами изгиба и меньшей скоростью реагированія. Если же, наконецъ, раздражать одну верхнюю сторону усика, обычно не наступаетъ никакой реакціи. Однако, это нельзя считать общимъ правиломъ: такъ, напримѣръ, усики *Cobaea scandens*, *Ficremocarpus scaber*, *Cissus discolor* и др. воспроизводятъ свои изгибы одинаково интенсивно, будетъ ли раздражена прикосновеніемъ спинная или брюшная стороны органа; позднѣе, однако, мы увидимъ, что и эти усики представляютъ собой физиологически дорзивентральные органы. По терминологіи Дарвина <sup>1)</sup> усики такихъ растений нерѣдко обозначаютъ именемъ „всесторонне чувствительныхъ“, противопоставая имъ усики съ „односторонней“ чувствительностью. Фиттингъ <sup>1)</sup>, однако, доказалъ, что и спинная сторона «односторонне» чувствительнаго усика оказывается способной воспринимать контактное раздраженіе, даже и въ томъ случаѣ, когда на такое раздраженіе не слѣдуетъ отвѣта въ видѣ двигательной реакціи. Факты, положенные въ основу вывода Фиттинга, сводятся къ слѣдующему: если прикоснуться деревянной палочкой къ такому усика на реагирующей его сторонѣ, искривленіе намѣчается лишь на мѣстѣ непосредственнаго раздраженія, распространяясь отъ него въ обѣ стороны не болѣе какъ на 2—5 mm.; если же одновременно раздражать въ двухъ пунктахъ, отстоящихъ другъ отъ друга на разстояніи 1½ — 2 ст., получится уже два изгиба, отдѣленныхъ другъ отъ друга оставшимся прямымъ участкомъ усика. Если же провести палочкой по всей раздражительной сторонѣ отъ ея основанія къ вершинѣ, весь усикъ начинаетъ закручиваться, начиная съ верхушки, образуя тѣсную спираль. При раздраженіи у „всесторонне“ чувствительнаго усика одной изъ его сторонъ и одновременно или непосредственно слѣдующимъ за нимъ раздраженіи и противоположной стороны никакого искривленія уже не получается, въ томъ, конечно, случаѣ, когда интенсивности обоихъ раздраженій близки другъ—другу. Если такой же опытъ воспроизвести съ «односторонне» чувствительнымъ усикомъ, т. е. подвергнуть раздраженію одновременно и нижнюю, и верхнюю стороны, то съ перваго взгляда можно было бы ожидать наступленія совершенно такой же реакціи, которая обнаруживается при раздраженіи одной лишь нижней стороны. На самомъ дѣлѣ получаютъ совершенно иныя соотно-



шенія: усикъ остается неизогнутымъ. Если на верхней сторонѣ такого усика подвергнуть раздраженію лишь небольшой участокъ, а одновременно съ этимъ провести твердымъ тѣломъ по всей нижней сторонѣ усика, искривленіе намѣчается лишь на тѣхъ частяхъ нижней стороны органа, которыя лежатъ противъ неподвергнувшихся раздраженію зонъ верхней его стороны. Такимъ образомъ, чувствительность къ раздраженію контактомъ также велика на верхней сторонѣ усика, какъ и на нижней; основное же между ними различіе состоитъ въ томъ, что искривленіе наступаетъ лишь послѣ раздраженія нижней стороны усика, между тѣмъ какъ раздраженіе верхней стороны его или не вызываетъ никакого видимаго эффекта, или же приводитъ къ уничтоженію реакціи на нижней сторонѣ. Поэтому необходимо раздѣлять всѣ вообще усики, слѣдуя Фиттингу, на «всесторонне гаптотропно чувствительные» и «односторонне гаптотропно чувствительные».

Попробуемъ теперь нѣсколько ближе проанализировать движенія, воспроизводимыя усиками въ отвѣтъ на раздраженія и начнемъ съ ближайшаго импульса, обуславливающаго реакцію. Уже Дарвиномъ высказаны были въ этомъ отношеніи нѣкоторыя предположенія. Онъ думалъ, что усики реагируютъ на опредѣленное давленіе и для опредѣленія его величины помѣщали на способныя къ изгибамъ части усика куски легкой проволоки, нити и т. п., избѣгая, при этомъ, съ возможной тщательностью всякихъ толчковъ. Оказалось, что у *Passiflora* изгибы усиковъ вызываются кускомъ платиновой проволоки въ 1.23 mgr. вѣса или обрѣзкомъ бумажной нити въ 2.02 mgr.; у другихъ растений замѣтныя искривленія наступаютъ лишь при значительно болѣе крупныхъ нагрузкахъ— въ 4—9 mgr. По Пфефферу<sup>1)</sup>, которому мы обязаны подробной обработкой процессовъ воспріятія при контактныхъ раздраженіяхъ усиковъ, опыты Дарвина не отвѣчаютъ существу дѣла, такъ какъ удается воздѣйствовать на растение даже и значительно болѣе сильными давленіями безъ какой либо непосредственной на нихъ реакціи; статическое давленіе, само по себѣ, никогда не вызываетъ искривленій, и въ опытахъ Дарвина, несмотря на всѣ предосторожности, по всей вѣроятности, наступали сотрясенія при самомъ наложеніи груза или послѣ него; на самомъ дѣлѣ раздраженіе является слѣдствіемъ лишь такихъ сотрясеній. Если же не устранять сотрясеній, то искривленія усиковъ могутъ быть вызваны и гораздо болѣе легкими тѣлами, чѣмъ у Дарвина, какъ, напримѣръ, кусочкомъ бумажной нити въ 0.00025 mgr. вѣсомъ, легко переносимымъ токами воздуха. Изслѣдованія Пфеффера приводятъ насъ, такимъ образомъ, къ слѣдующему представленію о способности усиковъ къ воспріятію раздраженія.

Начнемъ съ вопроса, обладаютъ ли жидкости такимъ же воздѣйствіемъ на усики, какъ и твердыя тѣла. Мы тотчасъ же отмѣтимъ здѣсь глубокое различіе между ними, такъ какъ даже при самыхъ ничтожныхъ ударахъ, наносимыхъ твердымъ тѣломъ на поверхность усика, тотчасъ



же наблюдается его искривленіе, между тѣмъ какъ даже значительно болѣе рѣзкая по своей силѣ струя воды не вызываетъ и намека на реакцію. Пфефферъ заставлялъ воздѣйствовать на чувствительную сторону усика болѣе или менѣе сильную струю воды, водныхъ растворовъ различныхъ веществъ, жидкихъ маселъ и, наконецъ, ртути, не вызывая этимъ никакой реакціи даже и въ томъ случаѣ, когда ртутная струя чисто механически повреждала усикъ. Фактъ этотъ чрезвычайно важенъ; онъ показываетъ намъ, между прочимъ, что усики не могутъ быть раздражены дождевыми каплями; наличность такой раздражительности была бы для нихъ, очевидно, совершенно бесполезной или даже прямо вредной. Но если къ струѣ жидкости, примѣнявшейся Пфефферомъ, были примѣшаны какія нибудь мелкія твердыя тѣла, какъ, на примѣръ, мелкіе кристаллики жира (въ маслѣ), взмученныя частички глины (въ водѣ), случайныя примѣси къ ртути, раздраженіе наступало безошибочно. Можетъ казаться, что усики оказываются способными различать агрегатное состояніе тѣлъ, реагируя на твердыя и не отвѣчая на жидкія тѣла. Но и это оказывается несправедливымъ; усики неспособны отличать отъ жидкости 10—14% желатину, представляющую собой, при обыкновенной температурѣ, безъ всякаго сомнѣнія, типичное твердое тѣло. Последнее обстоятельство привело къ ряду чрезвычайно любопытныхъ опытовъ; оказалось, прежде всего, возможнымъ фиксировать въ опредѣленномъ положеніи усики, не сообщая имъ, въ то же время, никакого раздраженія, при помощи влажной 14% желатины; а затѣмъ желатиной этой Пфефферъ воспользовался, въ видѣ слоя на концѣ стеклянной палочки, для того, чтобы изслѣдовать воздѣйствіе различныхъ видовъ прикосновеній на раздражительность усиковъ. Прижимая къ усикамъ покрытую желатиномъ палочку, можно вызвать статическое давленіе, остающееся постояннымъ или постепенно возрастающее; можно подвергнуть усикъ воздѣйствію отдѣльныхъ или многихъ сразу, слабыхъ или сильныхъ ударовъ; можно, наконецъ, потирать поверхность усика о желатиновый слой; оказывается, что ни въ одномъ изъ этихъ случаевъ искривленія не наступаетъ. Раздраженіе не обуславливается, такимъ образомъ, ни статическимъ давленіемъ, ни ударомъ или сотрясеніемъ; также недействительна оказалась и цѣлая серія слѣдующихъ другъ за другомъ сотрясеній, осуществляющихся, на примѣръ, при потираніи.

Далѣе Пфефферъ показалъ, что удары и сотрясенія, воспроизводимые при помощи всякихъ иныхъ, помимо желатины, твердыхъ тѣлъ, приводятъ къ явленіямъ раздраженія, въ тѣхъ случаяхъ, конечно, когда интенсивность ихъ оказывается достаточно высокой. Положительную реакцію вызывали, на примѣръ, тонкія и гладкія стеклянныя нити, кусочки воска, пропускной бумаги и животного пузыря, одинаково въ сухомъ и пропитанномъ водой состояніи; при помощи взвѣшенной въ водѣ глины можно было съ легкостью демонстрировать значеніе скорости паденія струи для процесса воспріятія. Выстѣ съ тѣмъ выяснилось, что статическое давленіе, вызываемое и твер-



дыми тѣлами, не приводитъ къ двигательной реакціи; такъ, напримѣръ, остаются совершенно неэффективными воздѣйствія стеклянныхъ палочекъ или иголокъ, осторожно придавливаемыхъ, безъ всякаго тренія, къ поверхности усика и оставляемыхъ въ такомъ положеніи безъ какихъ либо внезапныхъ измѣненій въ величинѣ давленія. Никакого раздраженія не наступало и тогда, когда небольшой, до 4 мм. длиною участокъ усика подвергался постоянному давленію отъ какого либо твердаго предмета, неоднороднаго на различныхъ точкахъ соприкосновенія (заржавленная игла, наждачная бумага). Во всѣхъ этихъ случаяхъ, однако, наступало раздраженіе, какъ только тѣла эти въ воздѣйствіи своемъ на усикъ вызвали легкое треніе; при этомъ площадь контакта могла быть сравнительно очень мала. Чрезвычайно важно также, что рядъ небольшихъ ударовъ, не вызывающихъ по одиночкѣ раздраженія, обусловливалъ, суммируясь другъ съ другомъ, появленіе искривленія. Однако далеко не необходимо, для наступленія раздраженія, воспроизвести цѣлый рядъ другъ за другомъ слѣдующихъ прикосновеній; изгибъ можетъ быть вызванъ и одиночнымъ прикосновеніемъ, состоящимъ, въ сущности, всегда изъ большаго числа отдѣльныхъ раздраженій, при условіи, конечно, что прикосновеніе это достаточно интенсивно.

Основываясь на своихъ разностороннихъ изслѣдованіяхъ, Пфефферъ даетъ слѣдующую характеристику способности усиковъ къ воспріятію тактильныхъ раздраженій: „Для осуществленія раздраженія необходимо, чтобы на чувствительной зонѣ усика одновременно или въ достаточно быстрой послѣдовательности было раздражено ударомъ или тягою достаточной интенсивности нѣсколько обособленныхъ пунктовъ сравнительно небольшой протяженности. Наоборотъ, реакція не наступаетъ, когда раздраженіе падаетъ съ примѣрно одной и той же интенсивностью на всѣ точки сравнительно крупнаго участка поверхности органа, такъ что въ сжатіи сосѣднихъ точекъ этой поверхности не можетъ быть рѣзкихъ различій (желатина)“. Поэтому то усики и не могутъ быть раздражены ни механическимъ сотрясеніемъ, ни дождевыми каплями. „Вообще говоря, необходимымъ условіемъ для раздраженія является чисто мѣстное, достаточно быстро протекающее сжатіе; раздраженіе не можетъ быть вызвано обыкновеннымъ статическимъ давленіемъ даже и высокой интенсивности и въ томъ случаѣ, когда оно является распределеннымъ на пространственно другъ отъ друга раздѣленные пункты“.

Чтобы выразить въ одномъ словѣ подробно обозначенныя въ опредѣленіи Пфеффера механическія условія раздраженія усиковъ, назовемъ ихъ, вмѣстѣ съ названнымъ ученымъ, „контактомъ“, хотя слово это скорѣе подходило бы къ обозначенію статическаго давленія. Мы будемъ говорить, такимъ образомъ, что усикамъ присуща контактная чувствительность. Мы встрѣтимся съ ней и у другихъ растительныхъ объектовъ; бросается въ глаза ея несомнѣнное сходство съ осязательной чувствительностью кожи высшихъ животныхъ.

Можно было предположить, что воспріятіе раздраженія совершается



въ эпидермисѣ; и, дѣйствительно, Пфефферъ уже давно указаль на присутствіе у многихъ усиковъ особыхъ гистологическихъ приспособленій, такъ называемыхъ „чувствительныхъ поръ“, облегчающихъ воспріятіе путемъ своеобразныхъ деформаций плазмы эпидермальныхъ клѣтокъ. Такія поры свойственны, однако, лишь семействамъ тыквенныхъ (*Cucurbitaceae*) и сапиндовыхъ (*Sapindaceae*), а у необыкновенно чувствительныхъ усиковъ страстоцвѣта (*Passiflora*) ихъ нѣтъ и слѣда; очевидно, поэтому, что наличность подобныхъ приспособленій вовсе еще не является необходимымъ условіемъ для воспріятія раздраженія. Поэтому мы и не станемъ останавливаться на знакомствѣ съ чувствительными порами, отсылая интересующихся къ подробному описанію, данному Габерландтомъ <sup>4)</sup>.—Авторъ этотъ, наряду съ чисто анатомическими данными касается и физиологической стороны контактной раздражительности. Онъ высказываетъ предположеніе, что давленіе, направленное строго по радіусу, вызываетъ лишь сжатіе протоплазмы, но не приводитъ къ раздраженію ея, и что для воспріятія контактнаго раздраженія, слѣдовательно, необходимы тангентальныя натяженія въ протоплазмѣ. Намъ уже не придется останавливаться на томъ, соотвѣтствуетъ ли это предположеніе существу процесса. Укажемъ лишь, что Габерландтъ, повидимому, предполагаетъ, что механическій изгибъ усика не вызываетъ самъ по себѣ раздраженія лишь потому, что наступающія при этомъ тангентальныя напряженія черезчуръ слабы. На самомъ же дѣлѣ, какъ нужно думать, раздраженія эти всетаки несравненно сильнѣе, чѣмъ тѣ, которыя вызываются тѣми исчезающими по своей легкости бумажными ниточками, о которыхъ мы говорили на стр. 824.

Чрезвычайно любопытно, что усики, обладающіе такой тонкой способностью различать механическіе импульсы разной природы, реагируютъ и на такія раздраженія, которыя, казалось бы, крайне далеки отъ типично контактныхъ. Корренсъ <sup>5)</sup> показалъ, что при внезапномъ измѣненіи температуры (охлажденіи или согрѣваніи) усики выполняютъ совершенно такія же движенія, какъ и при контактномъ раздраженіи; по Фиттингу <sup>6)</sup> и механика роста оказывается при этомъ совершенно такой же, какъ и при контактныхъ изгибахъ. Корренсъ показалъ затѣмъ, что и химическія раздраженія могутъ вызвать изгибъ усика; такимъ воздѣйствіемъ обладаютъ самыя разнообразныя вещества, въ родѣ іодныхъ растворовъ, укусной кислоты, хлороформа, амміака. Пфефферъ, наконецъ, вызываль появленіе изгибовъ при помощи слабыхъ индукціонныхъ токовъ, а Фиттингъ — пораненій.

Къ явленіямъ этимъ, уже не имѣющимъ біологическаго значенія, мы вернемся въ концѣ нашей главы. Укажемъ покамѣстъ лишь на то, что по наличности ихъ мы можемъ судить о сравнительной широтѣ

<sup>4)</sup> Haberlandt 1906. Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize. Leipzig. 2. Aufl.

<sup>5)</sup> Correns 1896. Bot. Ztg. 54, 1.

<sup>6)</sup> Fitting 1903. Jahrb. wiss. Bot. 38, 545.



воспріятія растительныхъ усковъ, способныхъ, однако, на всѣ разнообразныя импульсы извнѣ отвѣчать лишь одною формою реакціи, именно изгибомъ.

Перейдемъ теперь къ процессу изгиба, слѣдующему за раздраженіемъ. Необыкновенно быстрый ходъ искривленія явился, внѣ сомнѣнія, основаніемъ для того представленія, по которому оно наступаетъ благодаря быстрому паденію тургора на вогнутой сторонѣ, лишь позднѣе фиксируясь въ процессѣ роста <sup>7)</sup>. На самомъ дѣлѣ, однако, тургоръ здѣсь не играетъ сколько нибудь существенной роли и наступленіе изгиба обуславливается своеобразнымъ ростовымъ процессомъ. Измѣривъ подъ микроскопомъ отстояніе мѣтокъ, нанесенныхъ тушью въ определенныхъ другъ отъ друга разстояніяхъ на верхней и нижней сторонѣ, Фиттингъ <sup>1)</sup> установилъ, что непосредственно послѣ раздраженія мѣтки начинаютъ раздвигаться на выпуклой сторонѣ усика съ гораздо большей скоростью, чѣмъ раньше; удлиненіе, наступающее въ теченіе нѣсколькихъ минутъ, можетъ быть настолько значительнымъ, что, при перечисленіи его на часовые промежутки, достигаетъ 50, 100 и даже 160%; величина его, такимъ образомъ, значительно превышаетъ то разрастаніе, которое свойственно нераздраженному усика въ продолженіе цѣлыхъ сутокъ; при этомъ совершенно безразлично, имѣемъ ли мы дѣло съ молодымъ или взрослымъ органомъ. Въ то же самое время мѣтки на нижней (вогнутой) сторонѣ, усика нѣсколько сближаются, такъ что получается укорачиваніе, достигающее до 1% въ часъ. Уже по этимъ измѣреніямъ видно, что ускореніе роста при раздраженіи наступаетъ не только во всѣхъ тканяхъ раздражаемой половины усика, располагающихся на выпуклой его сторонѣ начиная отъ срединной осевой линіи, но что оживленіе ростоваго движенія наступаетъ и у значительной части тканей вогнутой стороны; иначе говоря, та такъ называемая нейтральная линія, которая при изгибѣ не удлиняется и не укорачивается, располагается въ усикѣ уже ближе къ вогнутой сторонѣ, а морфологическая ось органа на самомъ дѣлѣ значительно разрастается. Это непосредственно подтверждается измѣреніями прироста на боковыхъ сторонахъ усика, испытывающихъ, само собою разумѣется, тѣ же самыя ростовыя измѣненія, какъ и осевая линія.

Изъ данныхъ этихъ измѣреній нельзя, однако, сдѣлать непосредственнаго вывода, что основнымъ и единственнымъ факторомъ, вызывающимъ искривленіе, является ускореніе роста, достигающее максимума въ области раздраженія, съ одновременнымъ прекращеніемъ роста на вогнутой сторонѣ. Наблюдаемое уменьшеніе разстоянія между мѣтками на вогнутой сторонѣ можетъ быть или активнымъ, или же вызываться сдавливаніемъ, наступающимъ при изгибѣ. Возможно также, что ускореніе роста оказывается активнымъ не всюду, гдѣ оно наблюдается, а что, напримѣръ, болѣе глубокіе слои слѣдуютъ за усиленнымъ

<sup>7)</sup> Darwin 1876, цитировано въ сноскѣ 1. Mc Dougal 1896. Ber. Bot. Ges. 14, 151.



ростомъ периферическихъ уже совершенно пассивно. Къ сожалѣнью, всѣ эти вопросы остаются еще до сихъ поръ неразрѣшенными.

Послѣ окончанія изгиба наступаетъ на нѣкоторое время остановка въ ростѣ, а затѣмъ начинается, какъ мы уже имѣли случай видѣть, обратное распрямленіе усика. Измѣренія показываютъ, что прежняя выпуклая сторона остается при этомъ совершенно неизмѣнной, а мѣтки на вогнутой сторонѣ начинаютъ расходиться подъ вліяніемъ роста, уже гораздо болѣе слабого по сравненію съ ростомъ на выпуклой сторонѣ при формированіи изгиба, но всетаки весьма интенсивнаго сравнительно съ разрастаніемъ нераздраженного усика. И при этомъ разрастаніи нейтральная линія оказывается отодвинутой за морфологически среднюю. Если соотношенія эти изобразить графически, мы получимъ, напримѣръ, рис. 160.

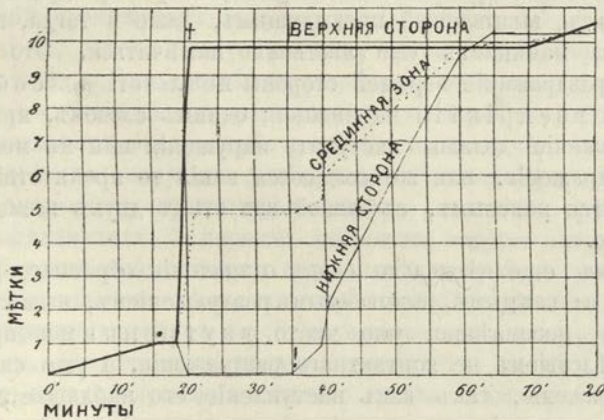


Рис. 160. Графическое изображение прироста усика *Sicyos angulatus* в %. По Фиттингу<sup>3)</sup>. \*—начало раздраженія, +—изгибъ уже вполне законченъ, !—начало обратнаго выпрямленія.

Приведенныя данныя достаточны, чтобы показать необыкновенную сложность вызываемаго раздраженіемъ двигательнаго процесса; изгибъ является, дѣйствительно, результатомъ не простаго укорачиванія раздражаемой области, а осуществляется благодаря ускоренію роста, особенно ярко выраженному на выпуклой сторонѣ, непосредственно противолежащей мѣсту раздраженія и распространяющемуся отъ него на нѣсколько миллиметровъ къ низу и къ верху. За воспріятіемъ должно, очевидно, слѣдовать проведеніе раздраженія, какъ въ направленіи поперечномъ оси органа, такъ и вдоль усика. При этомъ проведеніе это оказывается безусловно необходимымъ звеномъ процесса; безъ передачи раздраженія съ раздраженнаго прикосновеніемъ мѣста на выпуклую сторону усика не могла бы быть осуществленной никакая реакція. Весьма любопытно, что и воспріятіе, и проведеніе раздра-

<sup>3)</sup> Fitting 1902, Ber. Bot. Ges. 20, 373.



женія, и отвѣтъ на него протекають здѣсь съ такою быстротой, которая во много разъ превышаетъ скорость всѣхъ описанныхъ до сихъ поръ тропистическихъ движеній.

Если прослѣживать ходъ роста на усикѣ, одновременно и одинаково сильно раздражаемомъ на обѣихъ сторонахъ, окажется, что результатъ раздраженія одинаковъ, будемъ ли мы имѣть дѣло съ всестороннее гаптотропно восприимчивымъ органомъ или не всесторонне восприимчивымъ. Усикъ продолжаетъ разрастаться какъ ни въ чемъ ни бывало; никакого ускоренія роста не наблюдается. Отсюда необходимо вывести заключеніе, что отсутствіе изгиба при двустороннемъ раздраженіи обуславливается не тѣмъ, что, — какъ можно было бы предположить въ особенности для всесторонне гаптотропно — чувствительныхъ усиковъ, — что оба раздраженія вызываютъ одинаковыя реакціи на обѣихъ противоположныхъ сторонахъ. Наоборотъ, второе раздраженіе уничтожаетъ эффектъ, вызываемый предыдущимъ, даже и тогда, когда искривленіе усика начинаетъ уже явственно намѣчаться. Это доказываетъ также, что раздраженіе верхней стороны не влечетъ съ собой невозможности воспріятія на нижней; однимъ словомъ, при двустороннемъ раздраженіи должны наступать нарушенія или въ механизмѣ передачи раздраженія, или же создаются какія то препятствія самой реакціи; остается неяснымъ, съ какой изъ этихъ двухъ возможностей мы имѣемъ дѣло.

Скажемъ еще нѣсколько словъ о значеніи обратнаго искривленія, слѣдующаго за каждымъ, вызываемымъ раздраженіемъ, изгибомъ. Оно обуславливается, несомнѣнно, уже чисто внутренними причинами и является слѣдствіемъ не контактнаго раздраженія, а уже самой реакціи на это раздраженіе, такъ какъ наступленіе его наблюдается, со всѣми характерными явленіями ускоренія роста, и послѣ всякаго чисто механическаго изгибанія усика. Весьма вѣроятно, поэтому, что въ основѣ его лежитъ тотъ же самый автотропизмъ, которымъ объяснялось образованіе обратныхъ изгибовъ геотропныхъ органовъ. За причину автотропизма мы считали тамъ сжатіе вогнутой стороны органа; поэтому, если бы такое толкованіе было примѣнимо и къ усикамъ, можно было бы ожидать наступленія второго періода ускоренія роста лишь въ случаѣ дѣйствительно осуществившагося ранѣе изгиба. Фиттингу же удалось показать, что два краткихъ періода ускоренія роста, раздѣленныхъ періодомъ покоя, наступаютъ и у такихъ усиковъ, у которыхъ возможность воспроизведенія изгиба была устранена чисто механически. Мы не можемъ, во всякомъ случаѣ, съ увѣренностью говорить о радикальномъ различіи или сходствѣ автотропизма усиковъ и автотропизма геотропныхъ органовъ. Если бы природа обоихъ процессовъ была одна и та же, тогда причиной автотропизма надо было бы считать уже не осуществившейся на дѣлѣ изгибъ, а лишь одно напряженіе, сопровождающее стремленіе органа изогнуться.

Познакомившись съ двигательными реакціями, воспроизводимыми усиками въ отвѣтъ на кратковременное прикосновеніе, перейдемъ теперь



къ вопросамъ, связаннымъ съ процессомъ обвиванія ими опоры въ естественныхъ условіяхъ роста растительныхъ организмовъ. Отысканіе опоры значительно облегчается благодаря нутаціоннымъ движеніямъ усиковъ, подкрѣпленнымъ такими же движеніями самаго стебля; можно было бы сказать, что усикъ разыскиваетъ вокругъ себя подходящую для него опору. Если при этомъ гаптотропно реагирующій участокъ усика прикоснется къ какому-нибудь твердому тѣлу, всѣ дальнѣйшія нутаціонныя движенія являются какъ бы специально приспособленными къ тому, чтобы цѣликомъ были выполнены всѣ условія къ полному гаптотропному раздраженію: усикъ испытываетъ, какъ и въ случаѣ нашихъ опытовъ, изложенныхъ выше, рядъ треній объ опору. Тотчасъ же получается изгибъ, благодаря которому въ соприкосновеніе съ опорой приходятъ новыя части органа; а такъ какъ получающееся при этомъ раздраженіе, какъ мы видѣли, распространяется въ обѣ стороны на нѣсколько миллиметровъ, черезъ короткий промежутокъ времени усикъ воспроизводитъ уже полный оборотъ, въ томъ, конечно, случаѣ, когда опора не черезчуръ толста и не черезчуръ тонка. При соотвѣтственной толщинѣ опоры усикъ можетъ и не быть въ состояніи воспроизвести индуцированный соприкосновеніемъ изгибъ; въ результатѣ раздраженія создается напряженіе, выражающееся въ видѣ давленія на опору; его легко удастся демонстрировать, подставляя усикъ опоры изъ сравнительно слабого матеріала, вродѣ бумаги: усикъ ихъ раздавливаетъ. За первымъ оборотомъ вокругъ опоры слѣдуетъ, если кончикъ усика еще остается свободнымъ, второй и третій; появленіе ихъ обусловливается тѣмъ, что при изгибахъ все новыя и новыя части усика прижимаются къ опорѣ и оказываются, поэтому, тактильно раздраженными. Естественно, однако, возникаетъ вопросъ, почему же получающіяся при раздраженіи изгибы усика фиксируются въ видѣ оборотовъ вокругъ опоры, между тѣмъ какъ при кратковременномъ раздраженіи органа за каждымъ изгибомъ въ одну сторону слѣдуетъ и обратный выгибъ въ другую. Оказывается, что этотъ обратный выгибъ осуществляется и у усиковъ, обхватывающихъ опору, выражаясь въ томъ, что образовавшійся оборотъ становится изъ плотно обхватывающаго опору сравнительно свободнымъ; какъ только усикъ перестанетъ плотно прилегать къ опорѣ, тотчасъ же станутъ возможными дальнѣйшія раздраженія его поверхности благодаря его собственнымъ движеніямъ или передвиженію опоры, съ легкостью воспринимаемая усикомъ, остающимся еще долго вполне воспримчивымъ къ раздраженіямъ. Новый импульсъ вызываетъ новое искривленіе и, въ концѣ концовъ, рядъ такихъ слѣдующихъ другъ за другомъ процессовъ приводитъ къ длительному „схватыванію“ опоры. Необходимой стадіей этого захватыванія является временное разрыхленіе первоначально тугихъ оборотовъ; безъ него было бы невозможнымъ подкрѣпленіе старыхъ тактильных импульсовъ новыми раздраженіями, такъ какъ простое давленіе усика на опору не даетъ еще необходимыхъ условій для воспроизведенія раздраженія. Мы указывали уже, что раздраженіе распространяется, начиная отъ мѣста контакта къверху и книзу органа. Основная часть усика, оказывается, однако,



уже по чисто механическимъ причинамъ неспособной слѣдовать получаемому ею импульсу искривленія; дѣйствительно, въ моментъ захватыванія усикъ растянутъ между мѣстомъ его прикрѣпленія къ растенію и опорой. Но когда уже образовавшійся на опорѣ оборотъ становится болѣе свободнымъ, оказывается возможнымъ искривленіе и на соприкасающихся съ опорой основныхъ частяхъ усика, новымъ оборотомъ укладываемыхся вокругъ опоры, продвигая, въ то же время, передъ собою прежніе, уже рыхло лежащіе завитки. Процессъ этотъ нетрудно выяснитъ себѣ по рис. 161. Когда же обороты усика окажутся уже длительно закрѣпленными вокругъ опоры, всякое дальнѣйшее передвиженіе изгиба по направленію къ основанію усика является уже невозможнымъ.

Сформировавшись, обороты усиковъ уже не разрастаются далѣе въ длину; въ нихъ, точно такъ же какъ и въ остальныхъ частяхъ органа на-

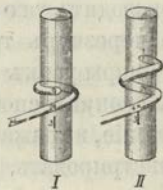


Рис. 161. I—Усикъ, успѣвшій охватить опору однимъ завиткомъ. На него наносится тушь мѣтка, вертикально проходящая по усикѣ и опорѣ; тушевыя отмѣтки на усикѣ обозначены цифрами 1 и 2, на опорѣ—3. На усикѣ отмѣчена еще точка 4, далеко отстоящая отъ опоры. II—Тотъ же усикъ, черезъ нѣсколько часовъ. Прежній завитокъ передвинулся къверху; точка 4 лежитъ уже на опорѣ.

По наброску Фиттинга.

мѣрѣ въ одномъ мѣстѣ (рис. 159, W) должно наступить измѣненіе этого направленія; нерѣдко наблюдается и нѣсколько подобныхъ смѣнъ направлений завивовъ. Механическую неизбежность этого легко продемонстрировать на каждой бечевкѣ или каучуковой трубкѣ; для этого необходимо прикрѣпить ее обоими концами неподвижно и скручивать спиральными оборотами. Винтовое закручиваніе укрѣпившагося на опорѣ усика напоминаетъ отмѣченное выше автономное скручиваніе старѣющихъ усиковъ, не нашедшихъ подходящей опоры; основой его и здѣсь является усиленное разрастаніе верхней стороны органа. Оба эти явленія, однако, далеко не идентичны: это видно уже потому, что скручиваніе послѣ схватыванія опоры наступаетъ и у такихъ усиковъ, у которыхъ его нѣтъ при старѣніи (*Vitis*). По Фиттингу <sup>6)</sup> скручиваніе это обусловлено опять таки ускореніемъ роста, захватывающимъ и срединную зону органа. Ближайшая причина процесса остается еще далеко не вполне ясной. Во всякомъ случаѣ ее нельзя считать

начинаютъ разыгрываться новыя, весьма существенныя и важныя явленія роста. Удлиненіе основной части усика вскорѣ останавливается, даже и въ томъ случаѣ, когда размѣры ея еще далеко не достигаютъ той предѣльной величины, которая могла бы быть достигнута безъ соприкосновенія съ опорой. Вслѣдъ за остановкой роста въ длину начинается винтообразное закручиваніе основной части усика, въ высшей степени важное съ точки зрѣнія укрѣпленія растенія, такъ какъ при помощи него тѣло растительнаго организма подтягивается къ опорѣ. По чисто механическимъ основаніямъ направленіе образующихся спиральныхъ завитковъ (сравни рис. 159,з) не можетъ быть одинаковымъ на всемъ протяженіи усика: по крайней



связанной съ тою тягой, которую выдерживаетъ на себѣ усикъ; яснѣе выступаетъ какая то зависимость между скручиваніемъ усика и процессомъ захватыванія имъ опоры.—Между тѣмъ какъ конечнымъ результатомъ геотропическаго или фототропическаго изгиба, можно сказать даже большинства разсмотрѣнныхъ нами тропическихъ изгибовъ является опредѣленная по отношенію къ раздраженію ориентировка неизогнутой части органа, при изгибахъ усиковъ мы получаемъ, въ концѣ концовъ, искривленіе, распространяющееся на весь органъ цѣликомъ.

Изъ ряда дальнѣйшихъ измѣненій въ строеніи усика, охватившаго опору, укажемъ на слѣдующія: охватывающая опору часть, а съ ней и свободная основная часть усика нерѣдко значительно утолщаются, образуя массы механическихъ элементовъ, повышающихъ функціональную цѣнность органа <sup>9)</sup>. Нѣкоторые усики выдѣляютъ секреты, способствующіе прочности захвата ими опоры <sup>3)</sup>. Впрочемъ, объ этихъ и близкихъ къ нимъ морфогенныхъ процессахъ, вызываемыхъ контактнѣмъ раздраженіемъ, мы уже имѣли случай говорить на стр. 528. Укажемъ еще на любопытный фактъ, что функціонирующіе усики обладаютъ значительно большею жизнеспособностью, чѣмъ тѣ, которые не нашли себѣ опоры; послѣдніе обыкновенно быстро погибаютъ, отсыхаютъ и, въ концѣ концовъ, сбрасываются растеніемъ.

Явленія гаптотропизма наблюдаются, однако, не только у усиковъ, служащихъ растенію специфическими приспособленіями для лазанія и потерявшими, въ процессѣ приспособленія къ этой функціи, способность воспроизводить какое либо иное отправление; его можно наблюдать, какъ побочную функцію, и у такихъ органовъ, которые продолжаютъ нести свои прежнія, основныя отправления. Такъ, напримѣръ, обыкновенные корни чувствительны на прикосновеніе въ верхушечной своей части и въ зонѣ роста, реагируя на него гаптотропными искривленіями (сравни стр. 819). Движеніямъ этимъ, равно какъ и несомнѣнно гаптотропнѣмъ искривленіямъ сѣмядоли овса (*Avena*) <sup>10)</sup> едва ли можно приписать какое либо биологическое значеніе; у нѣкоторыхъ воздушныхъ корней способность эта оказывается, однако, настолько рѣзко повышенной, что можно говорить о настоящихъ „корняхъ-прицѣпкахъ“ <sup>11)</sup>. Контактная раздражительность свойственна также значительному большинству листьевъ, въ особенности ихъ черешкамъ <sup>12)</sup>. Растенія изъ разнообразнѣйшихъ семействъ, вродѣ *Clematis*, *Maurandia*, *Lophospermum*, *Tropaeolum*, *Solanum jasminoides* охватываютъ опору при помощи своихъ листовыхъ черешковъ, между тѣмъ какъ пластинки этихъ же самыхъ листьевъ представляютъ собой вполне развитыя и типичныя ассимиляціонныя поверхности. У *Fumaria officinalis* цѣпкой является даже сама ассимилирующая пла-

<sup>9)</sup> Treub 1882—3. *Annales Buitenzorg* 3. Ewart 1898. *Annales Buitenzorg* 15, 187.

<sup>10)</sup> Van der Wolk 1911. *Kon. Akad. Amsterdam. Proceedings*.

<sup>11)</sup> Литературу смотри у Ewart 1898; цитировано въ сноскѣ 9.

<sup>12)</sup> Darwin 1876; цитировано въ сноскѣ 1.



стинка листа. Упомянемъ здѣсь и о *Nepenthes*, у которой одна изъ частей листа функционируетъ въ качествѣ прищѣпки, другая является аппаратомъ, выполняющимъ функціи ассимиляціи углекислоты, а третья служитъ задачамъ залавливанія насѣкомыхъ. Къ числу растений, щипляющихъ своими стеблевыми органами, чувствительными къ тактильному раздраженію и обвивающими опору, необходимо отнести *Lophospermum*, у котораго на ряду съ упомянутыми выше раздражительными листовыми черешками имѣются и раздражительныя междоузлія. Всѣ эти примѣры тактильной раздражительности сравнительно еще слабо изучены съ физиологической точки зрѣнія; не можетъ считаться вполне установленнымъ даже и фактъ одинаковаго хода ихъ изгибовъ и ихъ чувствительности по сравненію съ обыкновенными усиками. Поэтому мы и не станемъ на нихъ долѣе останавливаться; скажемъ лишь нѣсколько словъ о нашей обыкновенной повиликѣ (*Cuscuta*). Это замѣчательное растеніе заслуживаетъ нашего вниманія въ особенности потому, что оно является связующимъ звеномъ между лазящими и вьющимися растеніями.

*Cuscuta* <sup>13)</sup> въ развитіи своемъ представляетъ двѣ правильно сменяющія другъ-друга стадіи: сначала она является растеніемъ, вьющимся налѣво, выполняющимъ при помощи круговыхъ движеній верхушки круто стоящія завивы, прикладывающіяся исключительно лишь къ вертикально стоящимъ опорамъ; черезъ нѣсколько времени наступаетъ другая стадія развитія, въ которой стебель *Cuscuta* обладаетъ уже свойствами усика или прищѣпки и формируетъ уже не такія крутыя, но зато тѣснѣе охватывающія питающее растеніе завивы; они осуществляются при соприкосновеніи съ твердымъ тѣломъ, но не съ влажной желатиной, что и показываетъ очевидное сходство раздражимости этого стебля съ чувствительностью усиковъ или прищѣпокъ; отъ послѣднихъ стебель *Cuscuta* отличается сохраняющимся и въ стадіи контактной чувствительности явственно выраженнымъ геотропизмомъ, заставляющимъ его охватывать исключительно однѣ вертикальныя опоры. Отмѣтимъ мимоходомъ, что одной изъ реакцій *Cuscuta* на тактильное раздраженіе является, между прочимъ, и образованіе присосокъ.

Гаптотропныя движенія широко распространены и у насѣкомоядныхъ растений; биологическое ихъ значеніе здѣсь уже совершенно иное, чѣмъ у прищѣпокъ или усиковъ. Смыслъ ихъ для растительнаго организма коренится въ томъ, что путемъ ихъ воспроизведенія растенія захватываютъ и перевариваютъ небольшихъ животныхъ. Къ сожалѣнію, обширная область двигательныхъ реакцій насѣкомоядныхъ до сихъ поръ еще очень слабо разработана, такъ что свѣдѣнія наши о наиболѣе важныхъ вопросахъ еще очень недостаточны. Въ изложеніи нашемъ мы будемъ касаться исключительно лишь листьевъ рослянки (*Drosera*) <sup>14)</sup>. У нашей

<sup>13)</sup> Приведенныя данныя заимствованы изъ работы Peirce 1894, *Annals Bot.* 8, 53. Недавно, впрочемъ, Spisar (1910. *Ber. Bot. Ges.* 28, 329) опубликовалъ рядъ наблюдений, не вполне сходящихся съ данными Пирса.

<sup>14)</sup> Darwin 1876. *Insektenfressende Pflanzen*. Stuttgart.



средне-европейской росянки (*Drosera rotundifolia*) листья представляют собой почти круглыя пластинки, сидящія на концѣ длинныхъ черешковъ. Верхняя сторона пластинки нѣсколько вогнута и усажена такъ называемыми щупальцами. Каждое изъ нихъ представляетъ собой железку, сидящую на ножкѣ, длина которой тѣмъ меньше, чѣмъ ближе къ серединѣ листа сидитъ щупальце и тѣмъ больше, чѣмъ ближе къ периферіи располагается оно; срединныя железки направлены вертикально вверхъ, а боковыя отогнуты кнаружи (рис. 162). Каждая железка несетъ на себѣ слизистый секретъ, сверкающій на солнцѣ на подобіе капелекъ росы; эта игра свѣтовыхъ лучей и послужила, очевидно, поводомъ къ обозначенію растенія именемъ „росянки“. Клейкое слизистое выдѣленіе задерживаетъ маленькихъ насѣкомыхъ, случайно оказавшихся на листѣ; благодаря выдѣленіямъ железокъ, на которыхъ мы не станемъ теперь



Рис. 162. Листья росянки (*Drosera rotundifolia*), налѣво—сверху, направо—сбоку. Увеличено. По Дарвину.

останавливаться (сравни стр. 304), совершается затѣмъ процессъ перевариванія заловленной добычи. Залавливаніе насѣкомаго, даже самаго незначительнаго по размѣрамъ, какойнибудь изъ железокъ листа тотчасъ

же отражается на положеніи железокъ, какъ заловившей добычу, такъ и всѣхъ остальныхъ, сидящихъ на пластинкѣ даннаго листа: всѣ онѣ начинаютъ воспроизводить изгибы, приводящія железистыя головки щупалець къ соприкосновенію съ добычей и позволяющіе имъ, такимъ образомъ, принять участіе въ перевариваніи ея. Предположимъ, что насѣкомое опустилось на одну или нѣсколько короткихъ срединныхъ железокъ; въ этомъ случаѣ всѣ онѣ остаются неизогнутыми, но подъ вліяніемъ исходящаго отъ нихъ импульса всѣ периферическія расположенныя щупальца изгибаются по радіусамъ къ центру пластинки листа. Если же насѣкомое окажется заловленнымъ одной изъ периферическихъ железокъ, двигательная реакція начинается съ передвиженія одной этой железки съ заловленной ею добычей по направленію къ центру листа; когда добыча на сгибающемся конутри щупальцѣ придетъ въ соприкосновеніе съ центральными железками, отъ нихъ уже исходитъ импульсъ и на остальные периферическія щупальца, немедленно начинающія склоняться конутри. Необходимо, такимъ образомъ, отличать движеніе щупалець, какъ отвѣтъ на прямое раздраженіе, отъ реакціи на переданное извнѣ



раздраженіе; вмѣстѣ съ тѣмъ становится очевиднымъ, что импульсъ, вызывающій реакцію, можетъ исходить исключительно лишь отъ центральныхъ железокъ. При этомъ, однако, эта способность посылать двигательный импульсъ присуща не только сидящимъ въ самомъ центрѣ листовой пластинки шупальцамъ, но и вообще всѣмъ покрывающимъ ея срединную часть. Если, на примѣръ, вызвать раздраженіе въ двухъ точкахъ листа росянки, лежащихъ другъ противъ друга на половинѣ разстоянія отъ центра до края, на одной половинкѣ листа всѣ шупальца окажутся изогнутыми къ одному изъ раздраженныхъ пунктовъ, а на другой — къ другому. По выраженію Дарвина на такомъ листѣ сформировываются два „колеса“, спицами которыхъ служатъ ножки шупалецъ, а оси отмѣчены собранными въ одномъ мѣстѣ головками ихъ. На рис. 162 изображенъ результатъ такого односторонняго эксцентрическаго раздраженія листа росянки.—Подойдемъ нѣсколько ближе къ процессу непосредственнаго раздраженія одиночнаго шупальца. Намъ придется для этого познакомиться съ видомъ раздражимости, мѣстомъ воспріятія раздраженія и, наконецъ, самимъ процессомъ двигательной реакціи.

Росянка реагируетъ на механическія, химическія и термическія раздраженія. Наиболѣе дѣйствительными механическими раздраженіями являются контактные, какъ у прицѣпокъ или усиковъ. Дарвинъ <sup>14)</sup> показалъ, что индифферентною жидкостью, вроде воды, не вызывается никакого двигательнаго эффекта, даже если капли ея съ значительной силой падаютъ на распростертые железки; Пфедферъ <sup>15)</sup> доказалъ, что покрытыя желатиновымъ слоемъ стеклянныя палочки точно такъ же, какъ и въ случаѣ усиковъ, не вызываютъ никакихъ двигательныхъ реакцій. Зато твердыя, нерастворимыя въ выдѣленіи железокъ тѣла поразительно незначительнаго вѣса могутъ вызвать при достаточно долгомъ контактѣ весьма энергическія двигательныя реакціи, если только осуществится прониканіе ихъ сквозь окружающій железки секретъ вплоть до самой ткани головки. Раздраженіе можно вызвать и путемъ прикосновенія кистью или деревянной палочкой, но въ этомъ случаѣ для полученія реакціи необходимо уже нѣсколько слѣдующихъ другъ за другомъ прикосновеній. Въ этомъ отношеніи железки росянки отличаются отъ обыкновенныхъ усиковъ: у нихъ достаточно уже одного прикосновенія, представляющаго, въ сущности, уже цѣлый рядъ сочетанныхъ другъ съ другомъ отдѣльныхъ тактильных раздраженій. Дарвину, опять таки, обязаны мы доказательствомъ, что воспріятіе раздраженія совершается цѣликомъ въ железкѣ, Габерландтъ <sup>4)</sup> же нашелъ въ эпидермальномъ ея слоѣ своеобразныя приспособленія, по формѣ своей отвѣчающія чувствительнымъ порамъ усиковъ. Самъ изгибъ выполняется исключительно лишь движеніемъ ножки шупальца и при этомъ главнымъ образомъ ея основаніемъ, особенно сильно изгибающимся, между тѣмъ какъ верхняя часть ножки

<sup>15)</sup> Pfeffer 1885. Unters. Tübingen 1, 483.



остается почти совершенно прямой. Это особенно ясно замѣтно на боковыхъ щупальцахъ, сидящихъ на длинныхъ ножкахъ. Механизмъ самого движенія остается еще пока неизвѣстнымъ. Впрочемъ, послѣ того какъ Баталинъ <sup>16)</sup> доказалъ наличность ускореннаго при процессѣ искривленія железокъ роста, весьма вѣроятнымъ будетъ предположеніе, что не только характеръ воспріятія, но и само воспроизведеніе движенія протекаетъ совершенно такъ же, какъ у прицѣпокъ или усиковъ.

Щупальца реагируютъ на механическое раздраженіе съ чрезвычайной быстротой. Уже черезъ 10 секундъ Дарвину удавалось замѣтить, при помощи лупы, начало изгиба; искривленіе, замѣтное невооруженному глазу, наступало нерѣдко уже по истеченіи менѣе чѣмъ минуты. Изгибъ заставляетъ перемѣститься головку щупальца въ сравнительно короткое время на значительное разстояніе; боковыя, отогнутыя книзу щупальца перемѣщаются приэтомъ нерѣдко на  $270^{\circ}$ , выполняя все это движеніе въ теченіе одного лишь часа. Черезъ нѣсколько времени послѣ окончанія изгиба и у росянки наступаетъ обратное искривленіе, иначе говоря, распрямленіе щупалець, даже и въ случаѣ наличности контакта съ дѣйствующимъ въ качествѣ раздражителя тѣломъ. Правда, что это обратное искривленіе совершается значительно болѣе медленно, чѣмъ у усиковъ—по Дарвину въ теченіе почти 24 часовъ—но въ основѣ своей оно, по всей вѣроятности, вполне идентично съ аналогичными процессами у прицѣпокъ. Тотчасъ же послѣ выпрямленія—а можетъ быть и раньше—щупальце оказывается способнымъ воспринять новое раздраженіе.

Мы указывали уже, что росянка отвѣчаетъ и на химическія раздраженія. Прибавимъ теперь, что химическія раздраженія оказываются, вообще говоря, значительно болѣе дѣйствительными, чѣмъ механическія, что и отражается на быстротѣ вызываемаго ими движенія, а также и на продолжительности искривленія. Въ другихъ же отношеніяхъ изгибы, обусловливаемые химическими раздраженіями, протекаютъ совершенно такъ же, какъ и подѣ механическимъ импульсомъ. Дарвинъ установилъ раздражающее дѣйствіе самыхъ разнообразныхъ веществъ, приводимыхъ, въ видѣ растворовъ, въ соприкосновеніе съ листомъ росянки. Въ числѣ ихъ есть и совершенно индифферентныя вещества, и несомнѣнные яды, какъ напр. сулема и, наконецъ, питательныя вещества, тотчасъ же абсорбируемая растеніемъ, вродѣ аммонійныхъ солей или фосфатовъ или же претерпѣваюція сначала глубокой процессъ распада подѣ влияніемъ переваривающихъ энзимовъ железистаго выдѣленія; таковы, напримѣръ, бѣлки и содержація бѣлковыя вещества тѣла животныхъ.—Термическая раздражимость обнаруживается у росянки лишь при сравнительно высокихъ температурныхъ импульсахъ; если нагрѣвать листья (лучше всего въ чистой водѣ) до  $40-50^{\circ}$ , щупальца начинаютъ изгибаться совершенно такъ же, какъ и при химическомъ раздраженіи <sup>17)</sup>.

<sup>16)</sup> Batalin 1877. Flora 60, 36.

<sup>17)</sup> Darwin 1876, цитировано въ сноскѣ 14. Veneske 1909. Z. f. Bot. 1, 107.



Скажемъ нѣсколько словъ и объ изгибѣ щупальца въ отвѣтъ на переданное съ другихъ железокъ раздраженіе. О процессѣ передачи раздраженія мы почти ничего не знаемъ. Не установлено даже, по какимъ тканямъ передается оно, по паренхимѣ ли листа <sup>12)</sup> или по его сосудистымъ пучкамъ <sup>16)</sup>. Мы знаемъ, что передача двигательныхъ импульсовъ можетъ исходить исключительно отъ короткихъ срединныхъ железокъ, но не отъ длинныхъ, сидящихъ по краямъ листа. Переданный съ одной железки на другую импульсъ, распространяясь снизу вверхъ, непосредственно воздѣйствуетъ на воспроизводящую движеніе зону; на переданныя съ другихъ железокъ раздраженія реагируютъ и лишеныя головокъ щупальца <sup>14)</sup>, потерявшія уже способность непосредственнаго воспріятія: изъ этого слѣдуетъ, что раздраженіе можетъ вылиться въ двигательную реакцію и не достигнувъ головки железки. Фактъ этотъ, помимо своего большого общаго значенія, интересенъ еще потому, что позволяетъ составить правильное представленіе о нѣкоторыхъ любопытныхъ процессахъ въ клѣткахъ листа росянки, именно о такъ называемой „агрегаціи“ въ клѣточномъ сокѣ клѣтокъ щупалецъ. При раздраженіи головки щупальца въ ея клѣткахъ обнаруживаются своеобразныя измѣненія. Сначала значительно возрастаетъ скорость плазматическихъ токовъ <sup>18)</sup> и вакуоля распадается на рядъ мелкихъ вакуолекъ. Затѣмъ наступаетъ сокращеніе объема этихъ вакуолекъ, обусловленное; по всей вѣроятности, выдѣленіемъ изъ ихъ содержимаго нѣкоторыхъ составныхъ частей, именно сахара и органическихъ кислотъ. Сократившіяся вакуоли оказываются лежащими, окруженныя своими плазматическими обложками, въ выступившемъ изъ нихъ наружу клѣточномъ соку, процессъ этотъ особенно рѣзокъ и нагляденъ въ томъ случаѣ, когда въ вакуоляхъ имѣется красный пигментъ. Такой своеобразный процессъ распространяется, начиная отъ раздраженной железки книзу вдоль по щупальцу, переходя отъ клѣтки къ клѣткѣ, обнаруживаясь затѣмъ и въ щупальцахъ, раздражаемыхъ вторичнымъ порядкомъ. Можно было бы думать, что съ этимъ распространеніемъ агрегаціи связана и передача гаптотропнаго раздраженія. Болѣе точныя наблюденія показываютъ, однако, что во вторично раздражаемыхъ щупальцахъ агрегація наступаетъ не одновременно съ изгибомъ, а лишь позднѣе, когда на железкѣ появляется переваривающій секретъ. При этомъ и у вторично раздражаемыхъ щупалецъ агрегація распространяется сверху къ основанію ихъ; иначе говоря, навстрѣчу пути, проходимаго раздраженіемъ. Несомнѣнно, поэтому, что весь этотъ любопытный процессъ <sup>19)</sup> непосредственно связанъ не съ процессомъ изгиба щупалецъ, а съ выдѣлительной ихъ функ-

<sup>18)</sup> de Vries 1886. Bot. Ztg. 44, 1.

<sup>19)</sup> Необходимо, однако, отмѣтить, что по Дарвину (цитировано въ сноскѣ 14) нѣкоторый, хотя, правда, слабый агрегаціонный процессъ совершается и въ лишённыхъ головки щупальцахъ. Пфефферъ (Pfeffer, Physiologie II, стр. 468) предполагаетъ, что импульсъ къ нему исходитъ изъ какой-либо непосредственно раздраженной железки. Фактъ этотъ заслуживаетъ подробнаго пересмотра.



цій. Явленіе агрегаціи наблюдается и у щупалець *Drosophyllum*, не обладающихъ способностью воспроизводить изгибы.

Не говоря уже о томъ, что при непосредственномъ раздраженіи щупальца импульсъ поступаетъ въ зону, воспроизводящую движеніе сверху, между тѣхъ какъ при раздраженіи непрямою передача раздраженія идетъ снизу кверху, оба случая раздраженія существенно отличны другъ отъ друга и въ другомъ отношеніи. При раздраженіи, исходнымъ пунктомъ котораго является головка железки, какой природы, химической, термической или механической оно бы ни было, выпуклой становится всегда одна и таже сторона щупальца, именно внѣшняя. При раздраженіи же непрямою направленіе изгиба зависитъ, какъ ясно изъ примѣровъ, приведенныхъ на стр. 836, отъ того, откуда исходитъ раздраженіе. И здѣсь одна изъ сторонъ щупальца дѣлается выпуклой; весьма вѣроятно, что въ извѣстныхъ условіяхъ опыта выпуклой можетъ стать и внутренняя сторона щупальца. Если это такъ, тогда собственно тропистическія искривленія наступаютъ лишь при непрямою раздраженіи, прямое же раздраженіе приводитъ къ такъ называемымъ настіямъ. Подъ настіями <sup>20)</sup> мы понимаемъ (сравни стр. 723) такіе изгибы, направленіе которыхъ опредѣляется самимъ растеніемъ. Появленіе ихъ можетъ быть обусловлено одинаково и вполне опредѣленно направленными импульсами, и диффузными раздраженіями. Съ какимъ изъ этихъ двухъ случаевъ мы имѣемъ дѣло у росянки, мы еще не знаемъ точно; весьма вѣроятно, однако, что исходящій изъ головки щупальца импульсъ распространяется по всѣмъ сторонамъ ножки съ одинаковою интенсивностью; въ этомъ случаѣ одной изъ этихъ сторонъ (верхней или нижней) необходимо приписать большую способность къ реагированію, чѣмъ другимъ. Подтверженіе этому представленію можно найти въ двигательныхъ реакціяхъ усиковъ. Органы эти реагируютъ на контактные раздраженія чисто тропистически, а на химическія раздраженія, пораненія и тепловые импульсы отвѣчаютъ уже настіями. И нагрѣваніе, и охлажденіе одинаково вызываютъ изгибъ въ одну и ту же сторону <sup>20)</sup>: нижняя сторона становится вогнутой и усикъ скручивается на себя, начиная съ свободнаго конца. Такой эффектъ получается одинаково и при уравниваніи температуры усика со всѣхъ его сторонъ при помощи процессовъ проведенія тепла, и при одностороннемъ паденіи на усикъ лучистой теплоты; необходимо думать, поэтому, что всякое нагрѣваніе вызываетъ во всѣ точкахъ усика одинаковое повышеніе температуры; результатъ же раздраженія, выливающейся во вполне опредѣленное и всегда однообразно ориентированное искривленіе, обуславливается физиологической дорзивентральностью усика. Чрезвычайно любопытно, приэтомъ, что и тѣ усики, которые оказываются всесторонне гаптотропно чувствительными на контактные раздраженія, на тепловыя раздраженія отвѣчаютъ всегда лишь однимъ способомъ: ихъ

<sup>20)</sup> *Cоргrens 1896. Bot. Ztg. 54, 1.* Сравни также *Книер 1913. Handwörterbuch der Naturw. 8. 281. Jena.*



нижняя сторона становится вогнутой. Фактъ этотъ показываетъ наличность известной дорзивентральности и у этихъ органовъ.

Фиттингъ показалъ, что у нѣкоторыхъ, хотя далеко не у всѣхъ усиковъ можно вызвать искривленія при помощи пораненій; такіе изгибы получаются всегда во вполне опредѣленномъ, независимомъ отъ мѣста травмы направленіи. Ихъ можно вызвать, отрѣзывая отъ усика его кончикъ или болѣе крупные куски, или же нанося разнообразныя, проникающія вплоть до центральнаго цилиндра, пораненія. Замѣчательно, что при пораненіяхъ у основанія органа изгибъ намѣчается на его концѣ, изъ чего мы должны вывести заключеніе о необыкновенно быстрой передачѣ раздраженія на сравнительно очень далекія разстоянія.

У росянки и усиковъ мы познакомились, такимъ образомъ, съ любопытными переходами отъ тропистической къ настической реакціи. Нѣсколько ниже (стр. 877) мы будемъ говорить о настическихъ движеніяхъ другихъ насѣкомоядныхъ (*Dionaea*, *Aldrovandia*), вызываемыхъ механическими и химическими раздраженіями. На гаптотропныхъ изгибахъ низшихъ растительныхъ организмовъ мы не можемъ здѣсь останавливаться <sup>21)</sup>.

## ГЛАВА XXXVIII.

### Никтинастическія движенія (движенія сна).

Многіе растительные органы, въ особенности зеленые листья и покроволистки цвѣтовъ занимаютъ вечеромъ иное, сравнительно съ дневнымъ, положеніе. Такъ, на примѣръ, лепестки вѣнчика или околоцвѣтника въ теченіе дня оказываются изогнутыми такъ, что цвѣтокъ оказывается „раскрытымъ“; къ вечеру же, благодаря противоположному изгибу лепестковъ, цвѣтокъ „закрывается“. Такія же движенія наблюдаются и у цѣлыхъ соцвѣтій, на примѣръ, у сложноцвѣтныхъ (*Compositae*): они раскрываются, когда краевые цвѣты соцвѣтія или всѣ вообще цвѣты выгибаются кнаружи, и закрываются, когда они смыкаются, загибаясь назадъ, вовнутрь соцвѣтія. Зеленые листья могутъ также воспроизводить движенія, напоминающія раскрываніе и закрываніе цвѣтовъ: таковы, на примѣръ, случаи смыканія ихъ около почекъ и послѣдующаго ихъ расправленія, попарнаго складыванія ихъ своими верхними сторонами и расхожденію затѣмъ и т. д.; въ другихъ случаяхъ, однако, удобнѣе употреблять болѣе общія выраженія „ночное“ положеніе вмѣсто „закрыванія“ и „дневное“ положеніе вмѣсто „раскрыванія“; укажемъ хотя бы на зонтики моркови (*Daucus*), вечеромъ пониклые

<sup>21)</sup> *Mucorineae*: Errera 1884. Bot. Ztg. 42, 497. Trzebinsky 1902. Anzeiger d. Akad. zu Krakau. Водоросли: Nordhausen 1900. Jahrb. wiss. Bot. 34, 235.



книзу, а днемъ направленные прямо кверху. Наряду съ выраженіемъ „ночное положеніе“ употребляютъ также и „положеніе сна“, хотя, въ сущности, разсматриваемыя въ настоящей главѣ явленія не имѣютъ абсолютно ничего общаго съ процессами сна животныхъ организмовъ. Дѣйствительно, какъ мы вскорѣ увидимъ, здѣсь и намека нѣтъ на какія либо явленія утомленія; какъ разъ наоборотъ, воспроизводимыя растеніями движенія требуютъ отъ организма значительныхъ затратъ энергіи и преодолеваютъ нерѣдко довольно крупныя сопротивленія. Въмѣстѣ съ тѣмъ, если „движенія сна“ совершенно устранить какими либо подходящими условіями опыта, отсутствіе ихъ не будетъ чѣмъ либо вреднымъ отзываться на растеніи.

Движенія сна листьевъ и цвѣтовъ обуславливаются, прежде всего, свѣтомъ и теплотою; тѣмъ не менѣе, въ нихъ нѣтъ ничего общаго ни съ фототропизмомъ, ни съ термотропизмомъ. Свѣтъ и тепло вызываютъ искривленія при „движеніяхъ сна“ не потому, что они падаютъ съ одной стороны, какъ типично для обычныхъ тропизмовъ; между тѣмъ какъ въ случаѣ фототропизма и термотропизма тепло и свѣтъ должны быть неравномѣрно распредѣлены въ пространственномъ отношеніи, при движеніяхъ, которымъ посвящена настоящая глава, факторы эти должны варіировать уже во времени. Растеніе реагируетъ, такимъ образомъ, на смѣну освѣщенія или на температурныя измѣненія и реагируетъ, приэтомъ, не тропизмами, а настіями. Поэтому движенія раскрыванія и закрыванія цвѣтовъ необходимо обозначать какъ термонастическія и фотонастическія движенія, прибавляя для процессовъ развертыванія приставку эпи,—а для процессовъ свертыванія—гипо, т. е. примѣняя, напримѣръ, термины: фотозинастическія и фотогипонастическія движенія. А такъ какъ въ природѣ фотонастическія и термонастическія движенія воспроизводятся, главнымъ образомъ, подъ вліяніемъ смѣны дня и ночи, ихъ можно обозначать общимъ собирательнымъ терминомъ „никтинастическихъ“ движеній. Терминъ этотъ достаточно широкъ, чтобы объять и рядъ реакцій, вызываемыхъ смѣною влажности, т. е. такъ называемыхъ гидронастическихъ движеній; на нихъ мы, впрочемъ, не станемъ останавливаться, какъ на сравнительно маловажныхъ.

Основанія, заставляющія насъ поставить никтинастическія движенія въ непосредственную связь съ гаптотропными, заключаются въ томъ, что механизмъ этихъ движеній въ большинствѣ случаевъ совершенно совпадаетъ съ механизмомъ движеній усиковъ. Это оправдывается для всѣхъ никтинастическихъ процессовъ, обусловленныхъ ростомъ. Съ этихъ движеній, въ особенности съ термонастическихъ движеній различныхъ цвѣтовъ<sup>1)</sup> мы и начнемъ.

Если какой нибудь весенній цвѣтокъ (тюльпанъ или крокусъ) помѣстить въ условія повышенной температуры, напримѣръ, перенести въ нагрѣтую комнату, тотчасъ же наступаетъ усиленное разрастаніе

<sup>1)</sup> Pfeffer 1873. Physiologische Untersuchungen. Leipzig.



на верхней сторонѣ листочковъ околоцвѣтника, благодаря которому цвѣтокъ мало по малу раскрывается. Въ зависимости отъ степени согрѣванія верхняя сторона лепестковъ становится болѣе или менѣе выпуклой и цвѣтокъ оказывается болѣе или менѣе широко открытымъ. Уже вполне замѣтныя изгибанія лепестковъ наступаютъ у крокуса при повышеніи температуры всего на полградуса. При значительномъ повышеніи температуры (напримѣръ, съ  $10^{\circ}$  до  $20^{\circ}$ ) образовавшійся изгибъ не остается постояннымъ, даже если температурныя условія длительно остаются при своемъ наивысшемъ уровнѣ; черезъ нѣсколько времени наступаетъ обратное искривленіе лепестковъ, приводящее къ закрыванію цвѣтка. Тюльпанъ закрывается въ этихъ условіяхъ уже черезъ два часа, крокусъ нѣсколько поздне. Этимъ движеніемъ, однако, цвѣтокъ не возвращается къ своему прежнему положенію, которое онъ занималъ при болѣе низкой температурѣ; воспроизводя его, лепестки принимаютъ новое положеніе

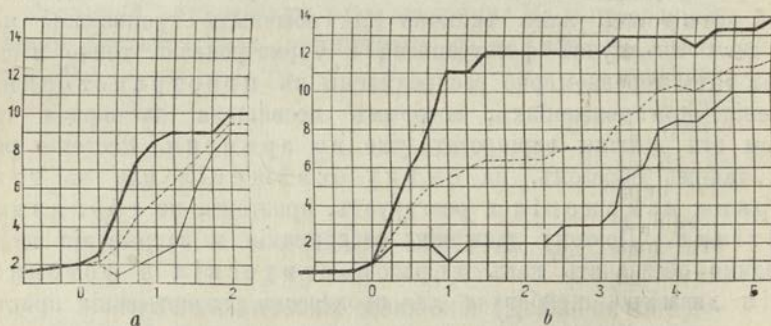


Рис. 163. Ростъ термонастически раздраженныхъ цвѣтовъ по Видерсгейму <sup>2)</sup>. Приростъ въ %/о верхней стороны (жирная линия), нижней стороны (тонкая линия) и средней линіи (пунктиръ). *a*—тюльпанъ *Duc van Toll* при переходѣ отъ  $7.5^{\circ}\text{C}$ . къ  $26^{\circ}\text{C}$ . *b*—крокусъ при переходѣ отъ  $9.3^{\circ}\text{C}$  къ  $20.8^{\circ}\text{C}$ .—На абсциссахъ изображено время въ часахъ, считая отъ начала раздраженія. Ординаты даютъ приростъ въ %/о.

равновѣсія, отвѣчающее уже повышенной температурѣ. При медленномъ поднятіи температуры раскрываніе цвѣтовъ происходитъ также медленнѣе и не приводитъ къ такимъ рѣзкимъ явленіямъ избыточнаго изгиба.

Для того, чтобы изучить гричины изгиба лепестковъ и возврата ихъ къ прежнему положенію, необходимо установить скорость роста листочковъ околоцвѣтника на ихъ верхней и нижней сторонахъ въ теченіе этихъ двигательныхъ процессовъ; для этого можно воспользоваться мѣтками, нанесенными у основанія лепестковъ, такъ какъ здѣсь скорость роста достигаетъ наивысшихъ предѣловъ и изгибъ особенно рѣзокъ. Разстояніе между мѣтками опредѣляется микрометрическимъ путемъ. Результаты подобныхъ измѣреній изображены графически на рис. 163. Оказывается, что у тюльпана (рис. 163 *a*), перенесеннаго изъ  $7.5^{\circ}\text{C}$  въ  $26^{\circ}\text{C}$ , вмѣстѣ съ переменной температурныхъ условій начинается усиленный ростъ верхней стороны листочковъ околоцвѣтника, приводящій въ теченіе одного часа къ значительному удлиненію, достигающему до 7%.



нѣсколько укорачивается, а средняя линія показываетъ приростъ, являющійся весьма значительно ускореннымъ какъ по отношенію къ росту при 7.5°C, такъ и къ опредѣленному затѣмъ при 26°C росту. Въ теченіе втораго часа начинаетъ наростать и нижняя сторона лепестковъ съ одновременнымъ, опять таки, ускореніемъ роста срединной линіи; этимъ и обуславливается обратное движеніе лепестковъ. При сравненіи рис. 163 съ рис. 160 на стр. 829 тотчасъ же бросается въ глаза необыкновенное сходство механизма этого двигательнаго процесса съ явленіями, развертывающимися при движеніяхъ усиковъ; намъ уже не разъ приходилось отмѣчать, говоря о движеніяхъ усиковъ, что ихъ термонастическія движенія воспроизводятся, съ механической точки зрѣнія, совершенно подобно гаптотропнымъ движеніямъ. Единственное различіе между усиками и цвѣткомъ тюльпана состоитъ въ томъ, что встрѣчная реакція на нижней сторонѣ лепестковъ начинается еще прежде, чѣмъ разрастаніе верхней стороны этихъ органовъ войдетъ въ свои нормальныя границы. Иначе говоря, недостаетъ того періода остановки роста, который наблюдается у усиковъ между двумя періодами ускореннаго роста. Впрочемъ, различіе это далеко не существенно, какъ и показываетъ цвѣтокъ крокуса (рис. 163 b), у котораго, дѣйствительно, и наблюдается періодъ остановки роста, совершенно точно такъ же, какъ у прицѣпокъ. Обратный изгибъ лепестковъ наступаетъ у этого цвѣтка значительно позже, чѣмъ у тюльпана, лишь черезъ 3, примѣрно, часа.

Сходство между термонастическими движеніями цвѣтовъ и движеніями усиковъ станетъ еще болѣе разительнымъ, если сравнить процессы, наступающіе при искусственной задержкѣ изгиба. Видерсгеймъ <sup>2)</sup> установилъ у лепестковъ, механически задержанныхъ въ своихъ искривленіяхъ, наличие двухъ, слѣдующихъ другъ за другомъ, раздѣленныхъ періодомъ покоя ускореній роста, отвѣчающихъ такимъ же періодамъ, найденнымъ Фиттингомъ у поставленныхъ въ такія же условія усиковъ. Отсюда можно съ полнымъ правомъ вывести заключеніе, что и у цвѣточныхъ покроволистиковъ обратное движеніе осуществляется не только послѣ совершившагося изгиба, но и послѣ изгиба, лишь намѣченнаго внутреннимъ напряженіемъ. Дальнѣйшія аналогіи съ движеніями усиковъ выражаются, между прочимъ, и въ томъ, что во время выполненія цвѣтами ихъ настическихъ движеній, одинаково при закрываніи или открываніи, удается вызвать новое раздраженіе путемъ повышенія температуры; иначе говоря, или вовсе не создается привычки къ раздраженію, или же она формируется лишь очень постепенно, такъ что удается при помощи соотвѣстнаго повышенія температуры поддерживать въ теченіе ряда часовъ двигательный процессъ, приводящій къ открыванію цвѣтка <sup>3)</sup>.

Не слѣдуетъ, однако, упускать изъ виду и характерныя отличія между движеніями усиковъ и движеніями цвѣточныхъ покрововъ. Они

<sup>2)</sup> Wiedersheim 1904. Jahrb. wiss. Bot. 40, 230.

<sup>3)</sup> Jost 1898. Jahrb. wiss. Bot. 31, 345.



выступают особенно ясно, если обратить внимание на воздѣйствіе охлажденія на движеніе листиковъ околоцвѣтника. Охлажденіе вызываетъ у цвѣтовъ какъ разъ обратный нагрѣванію процессъ; подъ вліяніемъ паденія температуры нижняя сторона лепестковъ начинаетъ разрастаться скорѣе, и цвѣтокъ закрывается. Усики же, даже и такъ называемые всесторонне гантотропно чувствительные, отвѣчаютъ и на охлажденіе, и на нагрѣваніе совершенно одинаковыми искривленіями. Впрочемъ, если не принимать въ расчетъ направление изгиба, характеръ движенія цвѣточныхъ покрововъ совершенно одинаковъ, какъ при повышеніи температуры, такъ и при паденіи ея; изгибъ сопровождается усиленнымъ ростомъ срединной линіи. Это видно, на примѣръ, изъ данныхъ Пфеффера <sup>4)</sup> относительно быстроты роста срединной линіи лепестковъ крокуса (*Crocus*), выраженныхъ въ ‰ часовыхъ удлиненій:

	При 17 — 18° С.		Первые 1/2 часа.	При 7 — 7 1/2° С.	
	Отъ 4 ч. дня до 9 ч. утра.	Отъ 9 ч. утра до 12 ч. дня.		Вторые 1/2 часа.	Слѣдующіе 3 часа.
<i>Crocus</i> I . . .	0.64	0.70	4.65	1.87	0.41
<i>Crocus</i> II . . .	0.67	0.74	6.21	3.27	0.34

Наступаетъ ли вслѣдъ за закрываніемъ цвѣтка при длительной низкой температурѣ автотропное противодѣйствіе въ видѣ движенія, приводящаго къ открыванію органа, еще неизвѣстно; вѣроятность этого, впрочемъ, достаточно велика.

Мы видѣли, такимъ образомъ, что смѣна температурныхъ условий отзывается на средней скорости роста покроволисточковъ цвѣтка въ высшей степени рѣзко, повышая ее далеко за тѣ предѣлы, въ которыхъ идетъ разрастаніе при условіи полнаго постоянства температуры. Даже такія температуры, которыя оказываются черезчуръ высокими или черезчуръ низкими для длительного осуществленія роста, въ первый моментъ своего воздѣйствія вызываютъ ускореніе роста <sup>5)</sup>. Ускореніе это оказывается одностороннимъ и наступаетъ, въ зависимости отъ того, повышается или спадаетъ температура, на нижней или верхней сторонѣ лепестковъ. При сильныхъ раздраженіяхъ реакція настолько интенсивна, что органъ переходитъ за положеніе равновѣсія, отвѣчающее новымъ условіямъ, и возвращается къ нему путемъ регулировочныхъ ростовыхъ движеній, возникающихъ на противоположной разраставшейся сторонѣ лепестковъ.

Цвѣты крокусовъ или тюльпановъ могутъ открываться и закрываться нѣсколько разъ въ теченіе дня. У большинства же цвѣтовъ, реагирующихъ не на температурные импульсы, быстро смѣняющіеся въ теченіе сутокъ, а связанныхъ своими реакціями со смѣною свѣта и темноты или же съ комбинированнымъ свѣтовымъ и температурнымъ импульсами,

<sup>4)</sup> Pfeffer 1875. Periodische Bewegungen. Leipzig.

<sup>5)</sup> Burgerstein 1902. Bewegungserscheinungen der Perigonblätter von Tulipa und Crocus. Jahresber. Erherzog.—Rainer-Gymnasium. Wien.



околоцвѣтники открываются и закрываются съ большею или меньшею регулярностью уже въ опредѣленные часы дня; по этимъ движеніямъ и построилъ Линней свои „цвѣточные часы“. — Необходимо отличать, затѣмъ, такіе цвѣты, которые способны раскрываться и закрываться нѣсколько разъ въ теченіе своей жизни, отъ такихъ, которые раскрываются лишь одинъ разъ, чтобы затѣмъ безвозвратно увянуть. Кромѣ этого всѣ цвѣтковые растенія можно распределить на двѣ категоріи, не исполнѣ рѣзко, впрочемъ, отграниченныя другъ отъ друга: съ дневнымъ и съ ночнымъ цвѣтеніемъ. У первыхъ цвѣты раскрываются обыкновенно рано утромъ, иногда даже до восхода солнца, у вторыхъ же развертываніе цвѣточныхъ почекъ падаетъ на вечеръ, а иногда и на ночное время.

Ночью цвѣтутъ, на примѣръ, „царица ночи“ (*Cereus grandiflorus*), ночная свѣча (*Oenothera*), нѣкоторыя гвоздичныя и пасленовыя. Типичными дневными цвѣтами являются различныя виды кислицъ (*Oxalis*) и головки сложноцвѣтныхъ (*Compositae*). Большинство дневныхъ цвѣтовъ закрывается съ уменьшеніемъ интенсивности дневного свѣта, т. е. къ вечеру, между тѣмъ какъ у ночныхъ цвѣтовъ закрываніе вѣнчиковъ вызывается уже нарастаніемъ свѣтовой интенсивности.

Впрочемъ, у этихъ цвѣтовъ наблюдаются, обычно, не только такія, сравнительно несложныя, реакціи на воздѣйствія смѣны освѣщенія. Какъ показали Ольтманнсъ <sup>6)</sup>, можно и при помощи свѣта вызвать закрываніе цвѣтка, а затемняя его, заставить его раскрыться. Первичное дѣйствіе свѣта, раскрывающее цвѣтокъ, зависитъ, по всей вѣроятности, отъ раздраженія, вызываемаго смѣной факторовъ; вторичное же обусловливается уже раздраженіемъ, связаннымъ съ длительностью или высокой интенсивностью фактора; можетъ быть, здѣсь играетъ роль и „количество раздраженія“. „Закриваніе свѣтомъ“ можетъ быть достигнуто особенно отчетливо у нѣкоторыхъ сложноцвѣтныхъ, на примѣръ у козлородника (*Tragoragon*); „открываніе темнотой“ совершается у различныхъ ночныхъ цвѣтовъ. Но даже и въ тѣхъ случаяхъ, когда свѣтъ не вызываетъ непосредственнаго закрыванія цвѣтка, а темнота не даетъ импульса къ его развертыванію, нетрудно замѣтить, что долговременное освѣщеніе создаетъ предрасположеніе къ быстрому закрыванію при затемнѣніи, а долгое затемнѣніе — къ быстрому раскрыванію органовъ при освѣщеніи.

По всей вѣроятности, всѣ эти фотонастическія движенія цвѣтовъ осуществляются тѣмъ же порядкомъ, какъ и термонастическія, т. е. одна изъ сторонъ начинаетъ расти съ повышенной скоростью, обгоняя общій повышенный темпъ прироста.

Никтинастическія ростовыя движенія свойственны, затѣмъ, и большому числу зеленыхъ листьевъ самыхъ разнообразныхъ растительныхъ группъ: ихъ воспроизводятъ, на примѣръ, листья *Alsineae*,

<sup>6)</sup> Oltmanns, 1895. Bot. Ztg. 53, 31.



Compositae, Solanaceae, Balsaminaceae и т. д. <sup>7)</sup>. Простые, обыкновенно, листья этих растений днем распростерты почти горизонтально, вечером же ориентируются в вертикальной плоскости путем искривления черешков или основанія самой пластинки. Приэтомъ наблюдается или вечернее опусканіе листьевъ, (*Amarantus*, рис. 164, *Impatiens*, *Polygonum Convolvulus*, *Sida Nanaea*) или же, наоборотъ, поднятіе кверху, приводящее къ смыканію листьевъ вокругъ конечной почки (*Chenopodium*, *Brassica*, *Polygonum aviculare*, *Stellaria*, *Linum*). Причинная связь этихъ движеній со смѣною освѣщенія можетъ быть легко установлена для цѣлаго рода листовыхъ органовъ; у недотроги (*Impatiens*), на примѣръ, можно вызвать въ серединѣ дня вполне замѣтное опусканіе листьевъ, затѣнивъ растеніе. Увеличеніе интенсивности свѣта не вызываетъ однако, такихъ же противоположныхъ затемнѣнію эффектовъ, какъ у упомянутыхъ выше цвѣтвовъ: подъ его воздѣйствіемъ листья также

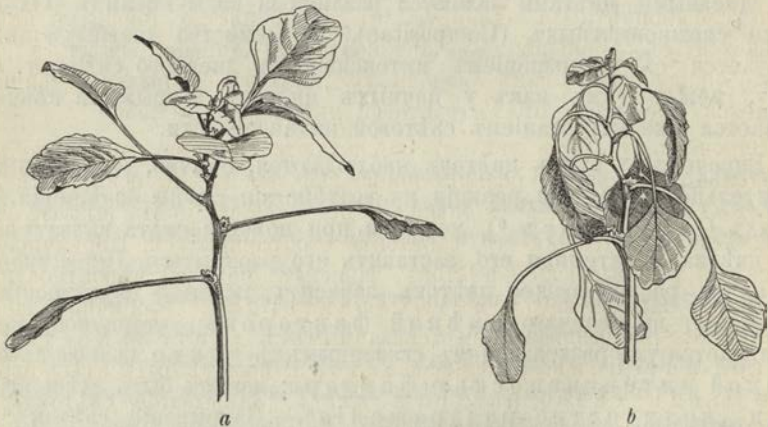


Рис. 164. *Amarantus Blitum*. *a*—въ дневномъ, *b*—въ ночномъ положеніи.  $\frac{1}{3}$  ест. вел.

начинаютъ принимать ночное положеніе, хотя и очень медленно. Существуют ли такіе листовые органы, которые реагируютъ на смѣну свѣта и темноты подобно цвѣтамъ кислицы (*Oxalis*) или головкамъ сложноцвѣтныхъ (*Compositae*), мы не знаемъ; не изслѣдованъ также вопросъ, не могутъ ли быть вызваны никтинастическія движенія зеленыхъ листьевъ температурными колебаніями, какъ это характерно для цвѣтвовъ крокуса и тюльпана.

Механизмъ изгиба выясненъ измѣреніями Пфеффера <sup>4)</sup> и Видерсгейма <sup>2)</sup>. Распредѣленіе роста отвѣчаетъ цѣликомъ тому, что мы отмѣтили у термонастичныхъ цвѣтвовъ. У *Impatiens parviflora*, на примѣръ, при затемнѣніи листа въ полдень наступаетъ значительное ускореніе роста на верхней сторонѣ черешковъ. Послѣ слѣдующаго затѣмъ періода покоя начинается примѣрно черезъ два часа послѣ начала затемнѣнія ускореніе роста уже на нижней сторонѣ органа. Первоначаль-

<sup>7)</sup> Batalin 1873. *Flora* 56, 450.



ный ускоренный ростъ верхней стороны листа опускаетъ его верхушкою книзу, послѣдующее же разрастаніе нижней стороны вновь нѣсколько подымаетъ его, не возвращая, однако, къ прежнему свѣтовому положенію. Едва ли нужно упоминать о томъ, что оба эти движенія связаны съ ускореннымъ ростомъ срединной зоны органовъ.—Является ли причиной обратнаго движенія листьевъ автотропизмъ или какія либо другія, еще болѣе сложныя явленія, нельзя сказать съ такой же опредѣленностью, какъ въ случаѣ усиковъ или цвѣтка тюльпана; мы увидимъ вскорѣ, на чемъ основано это различіе.

Всѣ указанные никтинастическіе листовые органы воспроизводятъ свои перемѣщенія лишь постольку, поскольку у нихъ сохраняется способность къ росту. Соотвѣтственно этому убываетъ вмѣстѣ съ возрастомъ листа и амплитуда его движеній. Есть и такіе листья, однако, которые сохраняютъ никтинастическія движенія и во вполне выросшемъ состояніи; какъ и слѣдовало ожидать, къ этой группѣ листовыхъ органовъ относятся тѣ, которые отличаются присутствіемъ такъ называемыхъ „сочлененій“. Мы уже имѣли случай познакомиться со своеобразной ролью сочлененій при воспроизведеніи фото- и геотропическихъ движеній. Оказывается, вмѣстѣ съ тѣмъ, что если не всѣ, то, во всякомъ случаѣ, значительное большинство снабженныхъ сочлененіями листьевъ воспроизводятъ никтинастическія движенія; таковы, напримѣръ, безчисленныя бобовыя (*Leguminosae*), многія кислицевыя (*Oxalideae*) и марантовыя (*Marantaceae*), отдѣльныя молочайныя (*Euphorbiaceae*), родъ *Phyllanthus*, *Zygophyllaceae* (*Portiera*), водяные папоротники (*Marsilea*) и многіе другіе <sup>\*)</sup>. Въ большинствѣ случаевъ въ воспроизведеніи движенія принимаетъ участіе не одно какое либо сочлененіе, а сразу нѣсколько; такъ, напримѣръ, у двояко-перистаго сложнаго листа одно сочлененіе расположено у основанія главнаго черешка, по одному находится у основаній вторичныхъ черешочковъ и, наконецъ, каждый отдѣльный листочекъ въ основаніи своемъ несетъ по сочлененію. Совмѣстная дѣятельность всѣхъ этихъ сочлененій вызываетъ сложное передвиженіе всего листа. У стыдливой мимозы (*Mimosa pudica*), напримѣръ, въ своемъ дневномъ положеніи черешокъ листа образуетъ со стеблемъ направленный вверхъ острый уголъ, равный примѣрно 60°; изъ двухъ паръ вторичныхъ черешочковъ одна, базальная, отходитъ отъ главнаго черешка почти подъ прямымъ угломъ, а другая пара, апикальная, нѣсколько склоняется впередъ, образуя между собой уголъ, близкій къ 60°; листочки располагаются въ горизонтальной плоскости, отходя отъ вторичныхъ черешковъ почти подъ прямымъ угломъ. Совершенно иной видъ принимаетъ листъ въ ночномъ положеніи: главный черешокъ сгибается внизъ на 80—100°, всѣ четыре вторичныхъ черешочка, подаваясь впередъ, складываются параллельно другъ другу, образуя продолженіе основнаго черешка; листочки приподнимаются вверхъ и складываются попарно своими верхними сторонами; въ то же самое время

<sup>\*)</sup> H a n s g i r g 1893. Physiologische und phykophytologische Untersuchungen. Стр. 131. Prag.



они нѣсколько повертываются вокругъ своей оси и оказываются сидящими на вторичномъ черешкѣ уже подъ острымъ, направленнымъ впередъ, угломъ; благодаря этому, каждая базальная пара листочковъ черепицеобразно прикрываетъ сосѣдную апикальную пару. Картина ночнаго и дневнаго листорасположенія у мимозы изображена на рис. 169 (стр. 864). Въ большинствѣ случаевъ особенно ярко замѣтными бываютъ движенія тѣхъ сочлененій, которыя несутъ на себѣ листочки; при ночномъ положеніи листочки бываютъ направленными или къверху, какъ у мимозы, или книзу, какъ у многихъ другихъ растений. Совершенно такія же движенія, какъ и у мимозы, выполняютъ листочки акацій

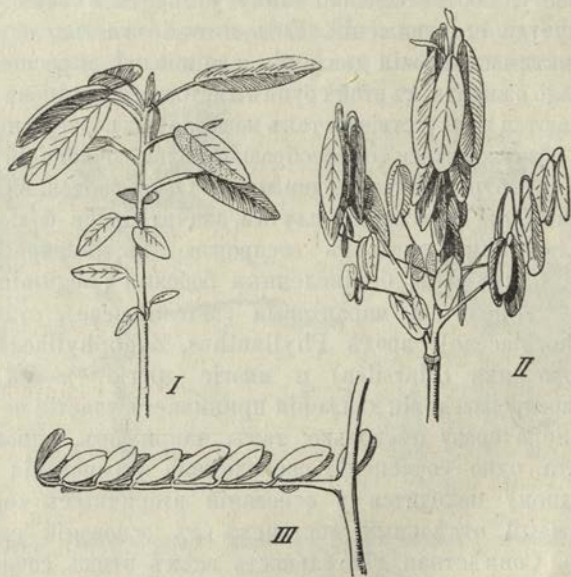


Рис. 165. I—*Desmodium gyrans* въ дневномъ положеніи. II—онъ же во ночномъ положеніи. III—*Coronilla rosea* въ положеніи сна. По Дарвину.

(*Acacia*), *Hippocrepis*, а также и визеля (*Coronilla*, рис. 165, III); у визеля, однако, листочки складываются верхушками къзади, вмѣсто того, чтобы склоняться впередъ, какъ у мимозы. У клевера (*Trifolium*) конечный листочекъ просто приподнимается къверху, боковые же не только приподнимаются, но и поворачиваются приэтомъ на  $90^{\circ}$ . Простые изгибы книзу характерны для сочлененій бѣлой акаціи (*Robinia*), *Amicia*, фасоли (*Phaseolus*) и для *Desmodium gyrans* (рис. 165, I и II); у *Phyllanthus* изгибъ осложняется скручиваніемъ, такъ что въ ночномъ положеніи листочки одной пары соприкасаются другъ съ другомъ своими верхними сторонами. Въ этомъ многообразіи приспособленій, которое было бы не трудно усложнить еще болѣе рядомъ новыхъ примѣровъ<sup>8)</sup>, красною нитью проходитъ характерная для ночнаго положенія листьевъ вертикальная ориентировка пластинокъ.



Пфефферъ <sup>9)</sup> изучилъ воздѣйствіе на листья, бывшіе до того долгое время на непрерывномъ свѣту, короткаго затемнѣнія (сравни стр. 856); оказывается, что различныя растенія разнo реагируютъ на него. Между тѣмъ какъ фасоль (*Phaseolus*) не реагируетъ почти вовсе <sup>10)</sup>, у другихъ растеній вызывается движеніе (поднятіе или опусканіе листьевъ), являющееся, во всякомъ случаѣ, чисто транзиторнымъ, т. е. приводящее въ концѣ концовъ листь даже и въ условіяхъ длительного затемнѣнія въ то же самое положеніе, которое онъ занималъ на свѣту. Продолжительность каждаго такого колебательнаго движенія опять таки крайне разнообразна, смотря по растенію; такъ, напримѣръ, она довольно велика у *Albizzia*. На усиленіе интенсивности свѣта всѣ никтинастическіе листья отвѣчаютъ реакціей: но и здѣсь, опять таки, наблюдается цѣлый рядъ различій, въ особенности во времени реакціи. Между тѣмъ какъ у *Albizzia* и близкихъ къ ней растеній реакція наступаетъ сравнительно очень быстро, у фасоли (*Phaseolus*) она занимаетъ нѣсколько часовъ.

Изъ всего сказаннаго необходимо сдѣлать выводъ, что въ основѣ воспроизводимыхъ въ природѣ никтинастическихъ движеній могутъ лежать весьма разнообразныя причины. Передвиженія листочковъ *Albizzia* и *Mimosa* одинаково вызываются и возрастаніемъ интенсивности свѣта и его паденіемъ; у фасоли же вечернее опусканіе листа, а у *Mimosa* такое же вечернее опусканіе первичнаго черешка представляетъ лишь поздно наступающее слѣдствіе утренняго освѣщенія листа. Оба послѣднихъ растенія отличаются еще и тѣмъ, что вечернее затемнѣніе не вызываетъ у фасоли, какъ мы уже и указывали, никакихъ реакцій, между тѣмъ какъ у *Mimosa* оно вызываетъ импульсъ, противодѣйствующій индуцированному ранѣе опусканію черешка. Отмѣтимъ, наконецъ, чрезвычайно любопытное различіе въ реагированіи на одно и то же раздраженіе, которое наблюдается у черешковъ и листочковъ *Mimosa*.

Какъ и можно было ожидать, сочлененія подвижныхъ листьевъ обладаютъ чувствительностью и по отношенію къ температурнымъ измѣненіямъ; эту способность, однако, уже не такъ легко доказать въ цѣломъ рядѣ случаевъ. Тѣ же листовые органы, какъ напримѣръ, у *Mimosa*, *Acacia lophantha* и *Phaseolus multiflorus*, которые хорошо реагируютъ въ отсутствіи свѣта, съ легкостью выполняютъ передвиженія и въ зависимости отъ смѣны температуры; можно даже показать <sup>11)</sup>, что повышение температуры играетъ какъ бы роль увеличенія свѣтовой интенсивности, а охлажденіе вызываютъ такую же реакцію, какъ и затемнѣніе. Соотношенія эти усложняются, однако, тѣмъ, что при быстромъ по-

<sup>9)</sup> Pfeffer 1907. Unter. über die Entstehung d. Schlafbeweg. d. Blattorgan. Abh. Kegl. Sächs. Ges. d. Wiss. 30, 239.

<sup>10)</sup> По Пфефферу (Pfeffer 1907; цитировано въ списокѣ 9). Лепешкинъ (Lereschkin 1907. Beih. Bot. Cbl. 24, (1), 308) при затемнѣннн отмѣчаетъ опусканіе листа, не оговаривая, однако, ничѣмъ это разительное расхожденіе съ данными Пфеффера.

<sup>11)</sup> Jost 1898. Jahrb. wiss. Bot. 31, 345.



вышеніи температуры, причѣмъ играетъ роль не только относительная, но и абсолютная ея высота (около 30°C)<sup>12)</sup>, опять таки индуцируется процессъ „закрыванія“ листочковъ. Возникаетъ, такимъ образомъ, вопросъ, является ли это, вызываемое быстрымъ нагрѣваніемъ, закрываніе листочковъ идентичнымъ съ закрываніемъ подъ воздѣйствіемъ охлажденія или затемнѣнія, или же между этими обоими процессами сходство лишь чисто наружное. Возможность послѣдняго показываютъ намъ растенія вродѣ Robinia и Phaseolus, отвѣчающія на рѣзкое нагрѣваніе уже не ночнымъ расположеніемъ листьевъ, а поднимающія свои листочки въ то положеніе, которое они занимаютъ на keresztül интенсивномъ свѣту. Съ положеніемъ этимъ мы уже познакомились у Robinia на стр. 781 и признали его за фототропную реакцію; укажемъ, однако, что нерѣдко такіа вертикальнѣя положенія листочковъ, наблюдающіяся у Robinia въ природѣ, не стоятъ въ тѣхъ соотношеніяхъ со свѣтомъ, которыя обуславливались бы ихъ фототропнымъ реагированіемъ; необходимо, поэтому, предполагать, что вертикальное расположеніе листочковъ у Robinia вызывается, быть можетъ, совершенно независимыми отъ направленія свѣта импульсами, являясь, напримѣръ, слѣдствіемъ перегрѣванія листа или чрезчуръ высокой свѣтовой интенсивности. Послѣ изслѣдованія Кошанина едва ли можно долѣе сомнѣваться въ правильности такого воззрѣнія. — Положеніе листьевъ, вызванное высокой температурой или яркимъ свѣтомъ носитъ названіе „дневнаго сна“ листьевъ; подобныя явленія, повидимому, совершенно не наблюдаются у листьевъ, не снабженныхъ сочлененіями, но свойственны нѣкоторымъ цвѣтамъ (сравни стр. 846). Какъ и тамъ, и здѣсь было бы весьма интересно изучить вопросъ, играетъ ли основную роль въ этомъ процессѣ количество свѣта и количество тепла, или же опредѣляющими являются прежде всего интенсивности этихъ факторовъ.

Переходя къ вопросу о механическихъ причинахъ нитинастическихъ движеній при помощи сочлененій, необходимо прежде всего указать на то, что изгибы воспроизводятся ими безъ всякихъ ростовыхъ явленій, такъ что послѣ двухъ взаимно противоположныхъ движеній размѣры сочлененія остаются безъ всякаго измѣненія<sup>4)</sup>). Такимъ образомъ, мы имѣемъ дѣло здѣсь уже не съ нутаціонными, а съ вариационными движеніями. Очевидно, поэтому, что стремленіе выпуклой стороны расширится зависитъ отъ измѣненій въ тургорномъ напряженіи. Конечно, если мы возьмемъ совсѣмъ молодыя еще сочлененія, то въ нихъ, наряду съ тургорными импульсами, возможны также и ростовыя движенія. Измѣненіе длины половины сочлененія подъ вліяніемъ осмотическихъ силъ можетъ быть одинаково обусловлено и колебаніемъ въ величинѣ тургорнаго давленія, и измѣненіемъ крѣпости клѣточной оболочки. На самомъ дѣлѣ, однако, эластическія свойства клѣточной оболочки не подвергаются

<sup>12)</sup> Košanin 1905. Einfluss von Temperatur und Aetherdampf auf die Lage der Laubblätter. Diss. Leipzig.



измѣненіямъ и предположеніе объ участи въ процессѣ этого фактора отпадаетъ <sup>13)</sup>. Такимъ образомъ, остается лишь выяснитъ, какія измѣненія въ тургорномъ давленіи обѣихъ половинокъ сочлененія могутъ привести къ образованію изгиба.

Возможны слѣдующія сочетанія:

- 1) Тургорное давленіе нарастаетъ въ становящейся выпуклой половинѣ сочлененія.
- 2) Тургорное давленіе падаетъ въ половинѣ, становящейся вогнутой.
- 3) Оба эти процесса наступаютъ одновременно.
- 4) Въ обѣихъ половинкахъ сочлененія наступаютъ измѣненія тургора въ одномъ направленіи, но различныя по силѣ.
- 5) Однородныя измѣненія тургора въ обѣихъ половинкахъ сочлененія протекаютъ неодинаково быстро, но въ концѣ концовъ вполне уравниваются. Когда завершится этотъ процессъ, сочлененіе должно принять первоначальную выпрямленную форму.

Для того, чтобы разбраться во всѣхъ этихъ возможностяхъ, можно воспользоваться изученіемъ сопротивленія органа на изгибъ. Еще Брюкке <sup>14)</sup> показалъ, что при затемнѣніи сочлененія въ значительной степени теряютъ способность изгибаться. Для опредѣленія ея онъ воспользовался статическимъ моментомъ самого листа и въ случаѣ, напримѣръ, основнаго сочлененія у мимозы ставилъ опытъ примѣрно слѣдующимъ образомъ: растеніе осторожно наклонялось до тѣхъ поръ, пока намѣченный черешокъ не оказывался въ горизонтальномъ положеніи, т. е. пока не создавались условія наивысшаго давленія вѣса листа на основное сочлененіе; когда это оказывалось осуществленнымъ, измѣрялась величина угла, образуемаго черешкомъ со стеблемъ растенія ( $\alpha$ ). Затѣмъ растеніе оборачивалось на  $180^\circ$  и, когда и въ этомъ положеніи черешокъ оказывался горизонтальнымъ, снова измѣрялся уголъ, образуемый имъ со стеблемъ ( $\alpha'$ ). Разность этихъ величинъ ( $\alpha - \alpha'$ ) можетъ служить мѣриломъ способности сочлененія къ изгибу, такъ какъ съ паденіемъ ея будетъ, конечно, уменьшаться и эта разность. Въ двухъ своихъ опытахъ надъ мимозой Брюкке нашель одинаковыя угловыя разности и вечеромъ, и утромъ, и въ полдень; въ двухъ же другихъ вечернія разности оказались значительно меньшими, чѣмъ утреннія ( $12^\circ$  вмѣстѣ  $21^\circ$  и  $15^\circ$  вмѣстѣ  $27^\circ$ ). Пфефферъ <sup>4)</sup> установилъ для фасоли (*Phaseolus*) дневную разность въ  $18-20^\circ$ , а ночную въ  $9-10^\circ$  и констатировалъ для цѣлага ряда растеній характерное вечернее паденіе гибкости органа. Швенденеръ, однако, категорически отрицалъ общность процесса уменьшенія гибкости при переходѣ органа въ ночное положеніе. Нѣсколько позднѣе Видерсгеймъ указалъ на нѣсколько опытовъ, говорящихъ противъ закономѣрной правильности этого явленія и самъ Пфефферъ недавно высказалъ допущеніе, что ночное положеніе можетъ быть осуществлено, безъ сомнѣнія, и внѣ какихъ

<sup>13)</sup> Lepeschkin. 1909. Beih. bot. Centr. 24, I, 317.

<sup>14)</sup> Brücke 1848. Arch. f. Anat. u. Physiologie (Ostwald's Klassiker № 95).



либо измѣненій въ способности сочлененія къ изгибу <sup>15</sup>). Весьма вѣроятно, что обычно наступающее къ вечеру повышение тканевого напряженія (сравни стр. 485), связанное, по всей вѣроятности, съ уменьшеніемъ транспираціоннаго тока, отзывается и повышеніемъ крѣпости сочлененій.—Какого либо опредѣленнаго вывода о механизмѣ движенія сочлененій теперь уже нельзя дѣлать, разъ большая часть опытныхъ изслѣдованій привела къ совершенно отрицательнымъ результатамъ.

Тоже приходится сказать и о второмъ методѣ изслѣдованія, отъ котораго одно время ждали вполне опредѣленныхъ и законченныхъ отвѣтовъ. Пфефферъ удалялъ на одномъ листѣ фасоли верхнюю половину сочлененія, а на другомъ листѣ нижнюю половину и укрѣплялъ листья въ особомъ динамометрическомъ приборѣ, который позволялъ отсчитывать давленіе расширяющейся половины сочлененія. Результатъ, къ которому привели эти опыты, весьма любопытенъ: обѣ половинки сочлененія реагировали совершенно одинаково; при затѣненіи наступало повышение напряженія, при освѣщеніи—его паденіе въ каждой изъ половинокъ сочлененія. Поэтому и направленіе движеній, воспроизводимыхъ листомъ съ одною лишь половиною сочлененія всегда противоположны другъ другу, смотря по тому, какая изъ двухъ половинокъ, верхняя или нижняя, остается на лицо. Листъ съ верхней половиною сочлененія при затѣненіи опускается, а при освѣщеніи подымается; листъ съ одной нижней половиною долженъ подыматься въ темнотѣ и опускаться на свѣту. И эти опыты были повторены другими изслѣдователями, пришедшими, впрочемъ, къ совершенно инымъ результатамъ <sup>16</sup>). Однако Видерсгеймъ <sup>15</sup>) показалъ, что если операція надъ листомъ произведена правильно, она приводитъ, въ большинствѣ случаевъ, къ тому самому результату, о которомъ говоритъ Пфефферъ. Недавно новое подтвержденіе этому далъ Лепешкинъ <sup>13</sup>).—На основаніи своихъ опытовъ Пфефферъ считалъ возможнымъ сдѣлать выводъ, что съ дѣйствительнымъ положеніемъ вещей согласуется лишь пятая изъ намѣченныхъ выше возможностей, т. е., что при ночномъ положеніи величина тургорнаго давленія увеличивается въ обѣихъ половинкахъ сочлененія, и лишь скорость этого нарастанія больше въ верхней половинѣ. Такимъ образомъ, затѣненіе само по себѣ, согласно Пфефферу, является непосредственнымъ импульсомъ не только для ночнаго расположенія листьевъ, но и для наступающей вслѣдъ за нимъ скорѣе или позже обратной реакціи.—Если бы такія измѣненія дѣйствительно наступали въ сочлененіяхъ, они должны были бы неминуемо сопровождаться уменьшеніемъ ихъ гибкости. Но такъ какъ такое уменьшеніе, какъ показываютъ новѣйшія изслѣдованія, наступаетъ далеко не всегда, Пфефферъ отказался отъ своего первоначальнаго воззрѣнія, замѣнивъ его предпо-

<sup>15</sup>) Schwendener 1898. Sitzungsber. Berlin. 176. Wiedersheim 1904. Jahrb. wiss. Bot. 40, 230. Pfeffer 1911. Abh. Kgl. Ges. Leipzig 32, 163.

<sup>16</sup>) Schwendener 1898, цитировано въ сноскѣ 15. Jost 1898, цитировано въ сноскѣ 11.



ложеиіемъ, что никтинастическія движенія нормальныхъ сочлененій воспроизводятся путемъ измѣненія въ противоположномъ направленіи напряженія въ двухъ антагонистически дѣйствующихъ половинкахъ сочлененія. Предположеніе это высказывалось уже и прежде нѣкоторыми другими авторами.

Лепешкинъ, подтвердившій, какъ было указано выше, правильность опытовъ Пфеффера надъ удаленіемъ половинокъ сочлененія, приходитъ, однако, на основаніи своихъ наблюденій, къ предположенію о неодинаково сильномъ повышеніи тургора въ обѣихъ половинкахъ сочлененія, наступающему при затѣненіи. Авторъ этотъ даетъ, вмѣстѣ съ тѣмъ, и объясненіе увеличенію тургорнаго давленія при затѣненіи; остановимся, поэтому, нѣсколько ближе на его соображеніяхъ. Лепешкинъ исходитъ изъ факта, установленнаго Трэндле<sup>17)</sup> и имъ самимъ, что подъ вліяніемъ свѣта значительно возрастаетъ проницаемость протоплазмы для нѣкоторыхъ солей, какъ наприкладъ, для селитры. Лепешкинъ указываетъ, что явленіе это разыгрывается также и въ сочлененіяхъ фотонастическихъ растений, смѣняясь при затѣненіи обратнымъ процессомъ уменьшенія проницаемости протоплазмы для солей. Съ этими измѣненіями проницаемости Лепешкинъ связываетъ и измѣненія въ тургорномъ напряженіи; онъ предполагаетъ, что увеличеніе проницаемости обуславливаетъ уменьшеніе тургора, а уменьшеніе ея—увеличеніе тургорнаго давленія. На основаніи ряда наблюденій и расчетовъ, передавать которые мы здѣсь не будемъ, онъ приходитъ для фасоли (*Phaseolus*) къ слѣдующимъ величинамъ осмотическаго давленія (въ атмосферахъ):

	На свѣту.	Въ темнотѣ.	
Половинка сочлененія	верхняя . . .	11.3	15.5
	нижняя . . .	11.7	13.4

Если бы данныя эти были совершенно непререкаемыми, не было бы уже мѣсто сомнѣнію, что воззрѣніе Лепешкина окончательно установлено. На самомъ дѣлѣ, однако, вносимыя въ непосредственныя данныя наблюденій поправки настолько велики и расчеты, производимые авторомъ, настолько сложны, что удивительно точное совпаденіе результатовъ становится прямо непонятнымъ. Кромѣ того Пфефферъ<sup>15)</sup> совершенно правильно выдвинулъ противъ объясненія Лепешкина возраженіе, что если паденіе тургора и объясняется безъ труда увеличеніемъ проницаемости плазмы, то едва ли можно выводить возрастаніе тургора непосредственно изъ повышенія непроницаемости протоплазматической пленки; въ послѣднемъ случаѣ непосредственнымъ препятствіемъ къ полному развитію тургорнаго напряженія явились бы прежде всего выдиффундировавшія наружу изъ кѣлокъ вещества.—Нужно ждать новыхъ изслѣдованій этого вопроса въ намѣченномъ Лепешкинымъ направленіи; едва ли можно сомнѣваться,

<sup>17)</sup> Tröndle 1910. Jahrb. wiss. Bot. 48, 171.



что открыты имъ измѣненія проницаемости плазмы въ высшей степени важны для объясненія никтинастическихъ движеній.—Покаместъ же необходимо признать, что механизмъ никтинастическихъ сочленовныхъ движеній далеко еще не выясненъ. Еще болѣе загадочны, чѣмъ обыкновенныя никтинастическія движенія, явленія такъ называемаго „дневнаго сна“ растений.

Пфефферъ <sup>4)</sup> установилъ, что у кислицы (*Oxalis*) положеніе „дневнаго сна“, принимаемое листьями на прямыхъ солнечныхъ лучахъ, связано непосредственно съ повышеніемъ гибкости сочлененій, обусловленнымъ паденіемъ тургора въ обѣихъ половинкахъ сочлененія, болѣе сильнымъ, приэтомъ, въ той половинѣ, которая становится вогнутой. Нельзя, однако, думать, что положеніе „дневнаго сна“ всегда связано непосредственной причинной зависимостью съ увеличеніемъ гибкости органа; дѣйствительно, Кошанину удалось показать, что при дневномъ снѣ, вызванномъ повышеніемъ температуры, точно такъ же какъ и при всѣхъ термонастическихъ движеніяхъ не наблюдается никакого измѣненія въ гибкости сочлененія.

Дальнѣйшія изслѣдованія должны показать, существуетъ ли на самомъ дѣлѣ такое отличіе между фото—и термонастическими явленіями. вмѣстѣ съ тѣмъ необходимо установить болѣе рѣзкую границу между „дневнымъ сномъ“ и фототропнымъ вертикальнымъ расположеніемъ листьевъ, чѣмъ это оказывается возможнымъ теперъ. Весьма возможно, что нѣкоторыя явленія вертикальнаго расположенія (*Profilstellung*) обусловливаются комбинаціей фототропизма и никтинастии.

Признавая возможность комбинированія фототропныхъ и никтинастическихъ движеній, мы должны, конечно, вспомнить и о возможности воздѣйствія геотропизма на движенія сна. Дѣйствительно, если имѣть въ виду, что листъ, выполняя никтинастическое движеніе, принимаетъ совершенно иное, чѣмъ прежде, положеніе по отношенію къ силѣ тяжести, станетъ естественнымъ вопросъ, не принимаетъ ли сила тяжести участія въ возвращеніи его въ прежнее положеніе. Однако, такого воздѣйствія силы тяжести до сихъ поръ еще не удалось установить; сила тяжести вноситъ, безъ сомнѣнія, свои импульсы, но они выливаются въ иную форму. Еще Пфефферъ <sup>4)</sup> нашелъ, что, если перевернуть растеніе фасоли вверхъ ногами, оно продолжаетъ воспроизводить движенія сна, но уже въ обратномъ по отношенію къ растенію направленіи, а, слѣдовательно, въ прежнемъ по отношенію къ силѣ тяжести. Изъ этого можно было бы заключить, что въ данномъ случаѣ мы имѣемъ уже не никтинастическія, а чисто геотропическія движенія и что растеніе при затѣненіи начинаетъ отвѣчать на геотропическіе импульсы уже иначе, чѣмъ ранѣе. И дѣйствительно, мы уже встрѣчались съ подобными измѣненіями геотропическаго равновѣсія, наступающими у корней и корневищъ подъ вліяніемъ освѣщенія. Наблюденію Пфеффера можно дать и иное объясненіе <sup>18)</sup>: воздѣйствіе силы тяжести можетъ, по-

<sup>18)</sup> Pfeffer 1904. Pflanzenphysiologie, 2 Aufl. 2, 508. Leipzig.



Пфефферу, приводитъ къ тому, что радіально построенное сочлененіе становится физиологически дорзивентральнымъ. Такая, вызываемая силой тяжести, индукція оказывается, однако, весьма неустойчивой. Въ полномъ согласіи съ этимъ стоитъ то обстоятельство, что, какъ показалъ Фишеръ<sup>19)</sup>, никтинастическія движенія фасоли быстро угасаютъ на клиностабѣ. Любопытно, однако, что у другихъ растений соотношенія оказываются совершенно иными. У *Amicia*, *Acacia*, *Mimosa* движенія сна продолжаютъ и въ перевернутомъ состояніи прежнимъ, нисколько неизмѣнившимся порядкомъ. У нихъ, слѣдовательно, дорзивентральность индуцируется весьма стойко. Соответственно этому, растенія эти продолжаютъ свои движенія и на клиностабѣ. Всѣ эти явленія заслуживаютъ въ полной мѣрѣ переработки, тѣмъ болѣе, что мы знаемъ теперь, что дорзивентральные органы способны воспроизводить даже и на клиностабѣ геотропическіе изгибы.

До сихъ поръ мы знакомились съ реакціями, вызываемыми отдѣльными термонастическими или фотонастическими раздраженіями. Въ природѣ раздраженія эти повторяются съ извѣстною правильностью, вызывая появленіе такъ называемыхъ періодическихъ движеній. Если же перенести въ темноту и держать при постоянной температурѣ растеніе, воспроизводившее нѣкоторое время подобныя періодическія движенія, нерѣдко можно бываетъ замѣтить продолженіе ихъ въ правильной періодической послѣдовательности. Особенно ясны они у мимозы (*Mimosa*) и акацій (*Acacia lophanta*). Растенія эти продолжаютъ утромъ раскрывать свои листочки, а вечеромъ вновь ихъ складывать примѣрно въ то же самое время, какъ и растенія, находящіяся подъ влѣяніемъ смѣны дня и ночи. Способность къ воспроизведенію этихъ періодическихъ движеній теряется лишь мало-по-малу; въ длительно затѣненномъ листѣ наступаютъ глубокія измѣненія, приводящія сначала къ потерѣ подвижности, такъ называемому „оцѣпенѣнію отъ темноты“<sup>20)</sup>, а затѣмъ и къ полному отмиранію органа. Это состояніе оцѣпенѣнія обуславливается недостаткомъ свѣта лишь посредственно; оказывается, что можно вызвать полную неподвижность листьевъ мимозы (*Mimosa*) и на полномъ свѣту, устранивъ лишь доступъ къ нимъ углекислоты<sup>21)</sup>. Съ другой стороны, листья, выросшіе въ темнотѣ, сохраняютъ при затѣненіи свою жизненность и способность къ движеніямъ гораздо долѣе, чѣмъ органы, разившіеся на свѣту. Повидимому, всякое нарушеніе функционированія хлорофильнаго аппарата вызываетъ глубокія поврежденія листа, приводящія къ оцѣпенѣнію<sup>22)</sup>.

Періодическія движенія при постоянныхъ вѣншихъ условіяхъ, отмѣченныя нами только что, воспроизводятся также и тѣми листьями, у которыхъ никтинастическія движенія обуславливаются росто-

<sup>19)</sup> A. Fischer 1890. Bot. Ztg., 48, 673.

<sup>20)</sup> Sachs 1863. Flora 46, 449.

<sup>21)</sup> Voechting 1891. Bot. Ztg. 49, 113.

<sup>22)</sup> Jost 1895. Jahrb. wiss. Bot. 27, 403.



выми явлениями; примѣромъ могутъ служить листья табака (*Nicotiana*) и многіе цвѣты. Немало листовыхъ органовъ, съ другой стороны, становятся или совершенно неподвижными уже послѣ кратковременнаго пребыванія въ темнотѣ, не теряя, однако, способности къ движеньямъ (тюльпанъ, *Robinia Pseudacacia*), или же начинаютъ воспроизводить въ темнотѣ совершенно неправильныя движенья.

Періодическія движенья представляютъ глубокой интересъ съ самыхъ разнообразныхъ точекъ зрѣнія. Они съ ясностью показываютъ намъ, прежде всего, что всѣ наши изслѣдованія надъ простыми никтинастическими движеньями страдаютъ крупнымъ недостаткомъ. Въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ мы не въ состояніи провести точной границы между непосредственнымъ слѣдствіемъ даннаго раздраженія и періодическимъ движеньемъ органа. Если листъ переходитъ въ положеніе сна значительно скорѣе вечеромъ, чѣмъ утромъ, мы объясняемъ это тѣмъ, что тотъ же конечный результатъ былъ бы достигнутъ и безъ всякаго раздраженія, благодаря лишь одному періодическому движенью; и если при затѣненіи растенія въ утренніе часы за движеньемъ сна вскорѣ слѣдуетъ раскрываніе органовъ, то въ такомъ обратномъ движеньи не слѣдуетъ искать признаковъ автотропизма, а естественно сводить лишь на простыя періодическія явленія. Періодическія движенья особенно рельефно выступаютъ при затемненіи растенія; если же растеніе подвергнуть непрерывному освѣщенію, движенья эти, по крайней мѣрѣ, у нѣкоторыхъ растеній, мало-помалу совершенно исчезаютъ. Такъ напримѣръ, Пфефферъ <sup>23)</sup> установилъ, что у *Albizzia lophantha*, а также и у недотроги (*Impatiens*) въ условіяхъ непрерывнаго освѣщенія періодическія движенья мало-помалу ослабѣваютъ и растеніе принимаетъ, въ концѣ концовъ, длительное дневное положеніе (рис. 166). Результатъ этотъ можно было предвидѣть уже заранѣе, такъ какъ еще Шюбелеръ <sup>23)</sup> указывалъ на то, что на крайнемъ сѣверѣ Норвегіи періодическія движенья растеній исчезаютъ съ наступленіемъ вѣчнаго лѣтняго дня и возстаиваются лишь съ возобновленіемъ ночей.

Попробуемъ разбраться въ причинахъ, вызывающихъ періодическія передвиженія листьевъ, находящихся въ темнотѣ. Старые авторы держались воззрѣнія, что мы имѣемъ въ данномъ случаѣ автономныя движенья, иначе говоря, что 12-ти часовой двигательный ритмъ оказывается укрѣпленнымъ въ жизненномъ обиходѣ растенія наслѣдственнымъ порядкомъ. Противъ такого воззрѣнія выступилъ Де-Кандолль <sup>24)</sup>, указавъ, что удается перемѣстить на цѣлыхъ двѣнадцать часовъ двигательный ритмъ мимозы, освѣщая ее въ теченіе ночи и затемняя днемъ. Результатъ этотъ, однако, не исключаетъ возможности, что именно эти движенья и являются автономными и лишь временно принаровленными къ вышнимъ условіямъ. Однако, какъ мы уже

<sup>23)</sup> Schübeler 1873. Die Pflanzenwelt Norwegens. Christiania.

<sup>24)</sup> De Candolle 1806. Mém. prés. par divers savants 1, 349.



и указывали выше, сначала Беру, а затѣмъ Пфефферу<sup>25)</sup> удалось совершенно устранить періодическія движенія, по крайней мѣрѣ, у нѣкоторыхъ растений, путемъ непрерывнаго освѣщенія. Такія неподвижныя растенія не находятся, однако, въ состояніи оцѣпенѣнія, какъ тѣ, которыя прекращаютъ свои движенія въ темнотѣ; при затемнѣніи они тотчасъ же принимаютъ характерное ночное положеніе. Это видно, напримѣръ, изъ графики на рис. 166. Если же такой листь, затѣнивъ, оставить въ темнотѣ, онъ начинаетъ воспроизводить рядъ движеній, выраженныхъ графически на рис. 167. Листъ, затѣненный въ 8 часовъ утра, тотчасъ же перешелъ въ положеніе сна, изъ котораго сталъ выходить вечеромъ; къ 11 часамъ ночи онъ достигъ уже высшей точки своего дневнаго положенія; затѣмъ тотчасъ же послѣдовало обратное движеніе, смѣнившееся на слѣдующій день въ 3 часа пополудни вторымъ „раскрывательнымъ“ движеніемъ; новое движеніе сна смѣнилось опять таки раскрываніемъ листьевъ, достигшимъ максимума



Рис. 166. Графика движеній листа *Albizzia*, воспроизводящая сначала, при нормальной суточной періодичности дня и ночи (ночь затушевана, день свѣтлый), нормальныя движенія, быстро замирающія затѣмъ на непрерывномъ свѣту. 31/вп 1905 снова затѣнено. По Пфефферу.

въ 9 часовъ утра третьяго дня. Такимъ образомъ, непосредственное затѣненіе вызвало появленіе по меньшей мѣрѣ трехъ двигательныхъ процессовъ, ритмически смѣняющихся другъ друга.

На основаніи этихъ и близкихъ къ нимъ наблюденій Пфефферъ приходитъ къ слѣдующему представленію: одиночное никтинастическое раздраженіе приводитъ не къ одиночному же раскрыванію или закрыванію органа, а вызываетъ цѣлый рядъ слѣдующихъ другъ за другомъ въ опредѣленномъ ритмѣ движеній. Если съ соответственной періодичностью привходятъ новыя и новыя раздраженія, напримѣръ, если раздраженіе затемнѣніемъ привходитъ какъ разъ въ тотъ моментъ, когда листь и самъ собой, подъ импульсовъ повторно возвращающейся реакціи переходитъ въ ночное положеніе, или если раздраженіе свѣтомъ совпадаетъ съ переходомъ органа въ дневное положеніе, послѣдствіе и новое раздраженіе комбинируются другъ съ другомъ, движеніе приобретаетъ большую амплитуду и при постоянствѣ внѣшнихъ условий въ дальнѣйшемъ еще рѣзче и яснѣе отражается въ рядѣ послѣдствій. Та-

<sup>25)</sup> Bert 1870. Mém. Soc. phys. Bordeaux, стр. 41. Pfeffer 1875, цитировано въ сноскѣ 4.



кимъ образомъ, періодическія движенія, фактически воспроизводимыя растеніемъ, являются результатомъ комбинаціи прямой индукціи съ послѣдствіемъ.

Противъ этого возрѣнія говоритъ, однако, цѣлый рядъ новыхъ опытныхъ данныхъ:

1) Пфефферу<sup>26)</sup> удалось, смѣняя шестичасовые періоды освѣщенія такими же періодами темноты, вызвать, на примѣръ, у *Mimosa Spegazzinii*

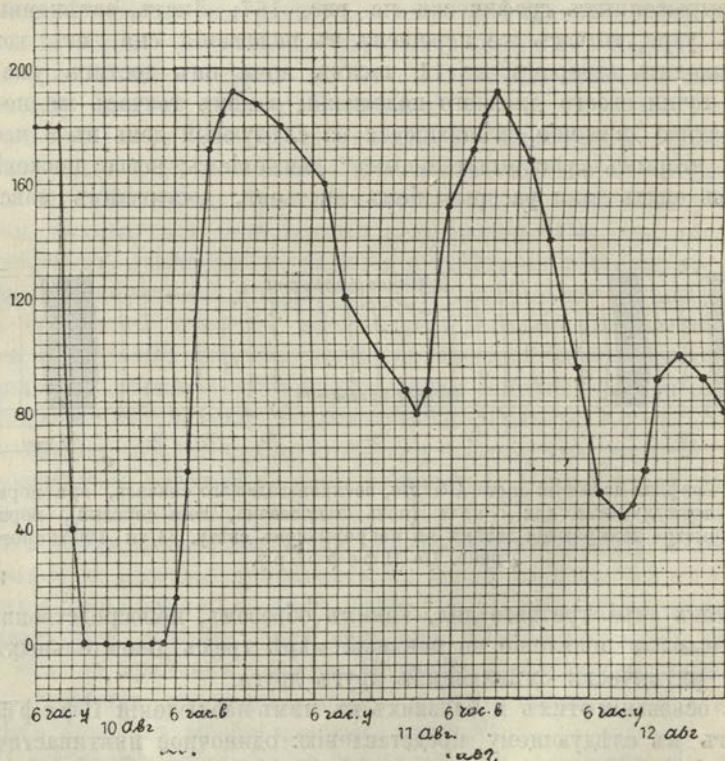


Рис. 167. Графика движеній листа *Albizzia*, прекратившаго свои движенія послѣ 4-дневнаго непрерывнаго освѣщенія и перенесеннаго затѣмъ въ 8 часовъ утра 10 Августа въ темное помѣщеніе. По Пфефферу.

6-ти часовой ритмъ въ движеніяхъ сна. Перенесенныя въ полную темноту, растенія эти продолжали воспроизводить движенія, но уже не съ 6-ти часовымъ, а уже съ обычнымъ 12-ти часовымъ ритмомъ. Фактъ этотъ говоритъ за то, что періодичность, обнаруживающаяся при полномъ постоянствѣ внѣшнихъ условий, не является сколкомъ съ прежняго, укоренившагося въ организмѣ ритма, а совершенно независима отъ него.

<sup>26)</sup> Pfeffer 1907, цитировано въ сноскѣ 9; сравни также Semon, Biolog. Centralbl. 25, 241; 28, 225.



2) Если фасоль (*Phaseolus*) подвергать непрерывному освѣщенію, ея періодическія движенія вскорѣ исчезаютъ; но если въ то же самое время затѣнять сочлененіе листа, періодическія движенія продолжаютъ совершаться въ томъ же темпѣ, какъ и у нормально освѣщеннаго растенія. Очевидно, что въ данномъ случаѣ мы имѣемъ періодическое движеніе, въ основѣ своей чисто автономное.

3) Эти автономныя движенія съ характернымъ 12-ти часовымъ ритмомъ вполне рѣзко проявляются, какъ показали Штоппель<sup>27)</sup> и у растеній фасоли (*Phaseolus*), выкультивированныхъ при постоянной температурѣ и полной темнотѣ непосредственно изъ сѣмянъ.

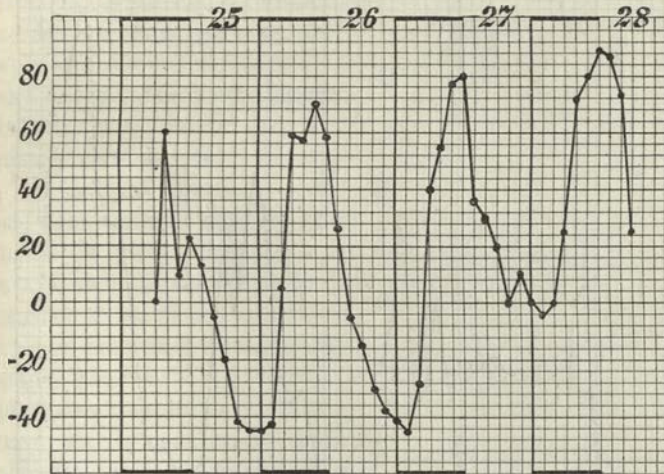


Рис. 168a. *Calendula*. Графика движенія цветковъ съ 25 по 28 Октября. Растеніе было въ темнотѣ съ 22 Октября. По Штоппелю.

4) Тотъ же изслѣдователь<sup>28)</sup> доказалъ еще раньше наличие такой же 12-ти часовой періодичности у цветковъ ноготка (*Calendula*), находящихся въ полной темнотѣ (рис. 168a).

Всѣ эти данныя уже не позволяютъ сомнѣваться въ существованіи въ суточномъ ритмѣ чисто автономныхъ движеній; весьма вѣроятно, что и тѣ движенія, которыя были отмѣчены Пфефферомъ у растеній на непрерывномъ свѣту послѣ одиночнаго затемнѣнія, представляли собой также автономныя движенія, не являясь вовсе послѣдствіями. Тѣмъ не менѣе несомнѣнно, что тѣ періодическія движенія, которыя намъ приходится наблюдать у растеній, подверженныхъ смѣнѣ дня и ночи, являются индуцированными этими внѣшними факторами; еще Де-Кандоль показалъ, что нормальный ритмъ можетъ быть передвинутъ на 12 часовъ. Иначе говоря, движенія индуцированныя могутъ оказываться

<sup>27)</sup> Stoppel 1912. Ber. Bot. Ges. 30 (29); сравни также замѣчанія А. Meyer'a въ Z. f. Bot. 5, 242.

<sup>28)</sup> Stoppel 1910. Z. f. Bot. 2, 369.



сильнѣе движеній автономныхъ. Впрочемъ, это бываетъ далеко не всегда; если, напримѣръ, значительно ускорить, сравнительно съ обычнымъ 12-ти часовымъ, свѣтовой ритмъ, цвѣты ноготка (*Calendula*) наряду съ индуцированными явлениями показываютъ и чисто автономныя движенія. При смѣнѣ свѣта и темноты съ темпомъ 4:4 каждое отдѣльное раздраженіе выливается въ реакцію, но наряду съ этими отдѣльными отвѣтами явственно выступаетъ и общая кривая періодичности (рис. 168 б); если смѣну свѣта и темноты ускорить въ еще большей

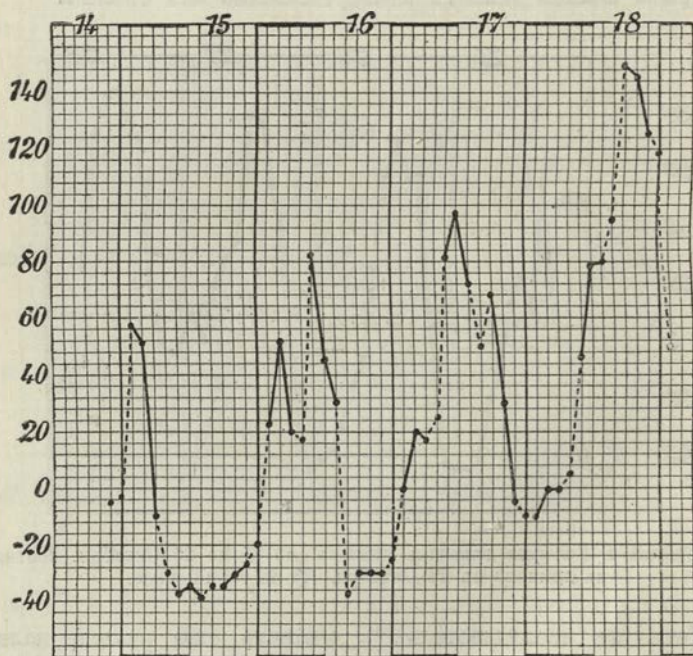


Рис. 168 б. *Calendula*. Графика движенія цвѣтѣвъ, бывшихъ до 12 апрѣля въ условіяхъ нормальной смѣны дня и ночи. Затѣмъ примѣнены 4-хъ часовые промежутки свѣта и темноты. По Штоппелю. Прерывистой линіей изображены движенія на свѣту, сплошной—въ темнотѣ.

степени, сдѣлавъ промежутки 2-хъ часовыми, замѣтными останутся только одни автономныя движенія (рис. 168 с).

Подобныя же наблюденія были сдѣланы и надъ другими объектами; между ними наблюдаются, въ частности, и различія: такъ, напримѣръ, *Albizzia* съ легкостью слѣдуетъ своими реакціями за весьма разнообразными измѣненіями въ нормальной смѣнѣ дня и ночи, между тѣмъ какъ фасоль (*Phaseolus*) реагируетъ гораздо туже. *Albizzia* реагируетъ вполне отчетливо и на 2-хъ часовые промежутки свѣта и темноты, между тѣмъ какъ у фасоли (*Phaseolus*) автономная періодичность явственно выступала уже при 6-ти часовыхъ промежуткахъ; такимъ образомъ, у однихъ



объектовъ легко достигнуть преобладанія индукціи надъ автономной періодичностью, у другихъ, наоборотъ, сравнительно трудно.

До сихъ поръ мы называли эти періодическія движенія автономными. Нужно, однако, сознаться, что мы не имѣемъ никакихъ опредѣленныхъ данныхъ, на основаніи которыхъ мы могли бы съ увѣренностью говорить объ автономности ихъ. Нерѣдко чрезвычайно трудно рѣшить вопросъ, что въ каждомъ данномъ случаѣ должно получить названіе автономнаго и что—нѣтъ. Если автономными движеніями называть просто такія, которыя возникаютъ при постоянствѣ всѣхъ внѣшнихъ факторовъ, тогда разсмотрѣнныя нами періодическія движенія несомнѣнно автономны. Если же, какъ показали Штоппель и Книпъ<sup>29)</sup>, удастся по желанію смѣщать во времени періодичность автономной кривой у ноготка (*Calendula*), такъ что максимальное раскрываніе цвѣтка наступаетъ 24 часа спустя послѣ начала послѣдняго затѣненія, то можно, пожалуй, смотрѣть на весь этотъ періодическій циклъ, какъ на индуцированный затѣненіемъ. Намъ не придется далѣе останавливаться на этихъ сложныхъ вопросахъ, въ виду отсутствія сколько нибудь опредѣленныхъ, рѣшающихъ дѣло опытныхъ данныхъ; укажемъ лишь, что мы сравнительно слабо ориентированы даже въ вопросѣ, насколько широко распространены у растений эти автономныя періодическія движенія. Наличие свѣта нерѣдко затушевываетъ ихъ и поэтому приходится вести изученіе на затѣненныхъ растеніяхъ; между тѣмъ растенія, находящіяся въ темнотѣ, часто страдаютъ, впадая въ состояніе оцѣпененія.

Не станемъ мы останавливаться и на механизмѣ періодическихъ движеній. Отмѣтимъ лишь, что, по Пфефферу, при нутаціонныхъ движеніяхъ, точно такъ же, какъ при движеніяхъ варіаціонныхъ, на антагонистическихъ сторонахъ наступаютъ при послѣдствіи взаимно противоположныя процессы. Это особенно отчетливо видно на сочлененіяхъ, такъ какъ у нихъ при расширеніи выпуклой стороны и одновременномъ сокращеніи вогнутой гибкость всего сочлененія остается неизмѣнной.

Читатель видитъ, что картина никтинастическихъ движеній, которую мы можемъ теперъ набросать, страдаетъ крайней неполнотой. Для

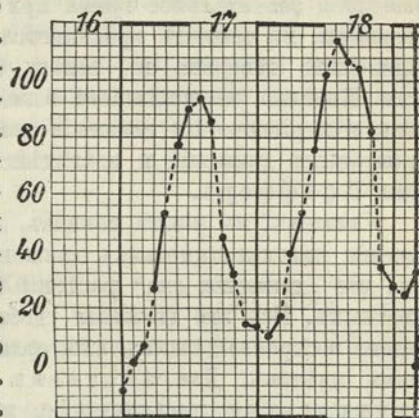


Рис. 168 с. *Calendula arvensis*. Графика движенія цвѣтковъ. Сначала непрерывное освѣщеніе съ 11—16 Августа; затѣмъ въ теченіе 2 дней (17 и 18 Августа) 2-хъ часовые промежутки свѣта и темноты.

(Сравни графику 168b). По Штоппелю.

<sup>29)</sup> Stoppel und Knier 1911. Z. f. Bot. 3, 369.



движеній нутаціонныхъ мы, по крайней мѣрѣ, можемъ указать механизмъ искривленія; для движеній варіаціонныхъ же механизмъ этотъ еще далеко не ясенъ.—Въ обоихъ случаяхъ намъ остается неизвѣстнымъ, ведетъ ли къ единичному искривленію каждый единичный импульсъ смѣны свѣта и темноты, или же въ результатѣ его получается цѣлый рядъ перемежныхъ движеній. И на самомъ дѣлѣ нерѣдко, хотя и не всегда <sup>30)</sup> наблюдаются подобныя серіи двигательныхъ реакцій, зависящихъ, какъ можно предполагать, уже не отъ послѣдствія предшествовавшей періодичности, теряющей почву при постоянствѣ внѣшнихъ условій, а исключительно лишь отъ автономно производимыхъ растеніемъ движеній. То обстоятельство, что у *Albizzia*, на примѣръ, проведенной значительное время при 6-ти часовыхъ промежуткахъ свѣта и темноты, въ темнотѣ проявляется вновь 12-ти часовой ритмъ, весьма убѣдительно говоритъ въ пользу существованія автономной періодичности. Конечно, не исключена возможность и того, что въ иныхъ случаяхъ и періодическія движенія являются результатомъ сочетанія индуцированныхъ движеній и послѣдствія, какъ это предполагалъ въ свое время Пфефферъ.

Скажемъ, въ концѣ концовъ, нѣсколько словъ и о биологическомъ значеніи никтинастическихъ движеній; конечно, едва ли нужно доказывать, что „движенія сна“ растеній не имѣютъ ничего общаго со „сномъ“ животныхъ. Всѣ эти движенія удобнѣе разбить на двѣ группы соответственно воспроизводящимъ ихъ органамъ—зеленымъ листьямъ и лепесткамъ цвѣтовъ. Для листьевъ въ существенно важнымъ является ихъ вертикальное положеніе, которое они принимаютъ къ вечеру; менѣе существенно направленіе, въ которомъ они ориентированы, т. е. поднимаются ли они кверху, или опускаются книзу. Посмотримъ, какую выгоду могутъ они извлечь изъ своего ночнаго вертикальнаго положенія. Еще Дарвинъ <sup>31)</sup> указалъ, что находящійся въ вертикальномъ положеніи листъ теряетъ значительно меньше тепла путемъ лучеиспусканія въ теченіе ночи, чѣмъ въ горизонтальномъ положеніи. Такое охлажденіе было бы, однако, губительнымъ для листа лишь въ очень холодныя ночи, а между тѣмъ какъ разъ при такихъ рѣзко пониженныхъ температурныхъ условіяхъ никтинастическія движенія обычно отсутствуютъ. Они бывають, наоборотъ, особенно отчетливы въ теплыя лѣтнія ночи и постоянно наблюдаются и у тропическихъ растеній, въ условіяхъ, когда нельзя и думать о какомъ либо губительномъ воздѣйствіи низкой температурѣ. Поэтому Шталь <sup>32)</sup> видитъ выгоду ночнаго положенія въ томъ, что на вертикально висящихъ листьяхъ не осѣдаетъ роса; возрѣніе свое онъ постарался поддѣржать, насколько возможно, рядомъ экспери-

<sup>30)</sup> Швенденеръ (*Schwendener*, 1897—8. *Sitzungsber. Berlin*) высказалъ сомнѣніе въ ихъ существованіи; точно также не замѣтили ихъ у *Robinia* Гостъ (*Jost*, 1898, цитир. въ сноскѣ 11) и Пантанелли (*Pantanelli* 1900, *Atti. soc. dei Naturalisti. Modena* [4], 2).

<sup>31)</sup> Darwin 1881. *Das Bewegungsvermögen der Pflanzen*. Stuttgart.

<sup>32)</sup> Stahl 1897. *Bot. Ztg.* 55, 71.



ментальных провѣрокъ; по его мнѣнію, осѣданіе росы на листьяхъ влечетъ за собою вредное для листьевъ уменьшеніе испаренія <sup>33)</sup>, непосредственно связанное со смачиваніемъ листовой поверхности.

Биологическое значеніе никтинастическихъ движеній у цвѣтотвъ, пожалуй, еще менѣе ясно. Едва ли можно говорить здѣсь о стремленіи обезпечить повышенную интенсивность испаренія, какъ у зеленыхъ листьевъ. По всей вѣроятности, различные цвѣты извлекаютъ изъ своихъ движеній и различную выгоду. Особенно чувствительно реагирующіе на тепло цвѣты весеннихъ растений защищаются закрываніемъ своихъ вѣнчиковъ, какъ можно думать, отъ излишняго охлажденія, предохраняя, въ тоже самое время, свою пыльцу отъ поврежденія ея дождемъ. Цвѣты, распускающіеся вечеромъ, очевидно приспособлены къ посѣщающимъ ихъ сумеречнымъ наѣikomъ, переносящимъ пыльцу съ цвѣтка на цвѣтокъ; для дневныхъ наѣikomъ цвѣты эти остаются совершенно недоступными. Возможно, что у иныхъ типовъ растений раскрываніе и закрываніе ихъ цвѣтовъ влечетъ за собой какія либо еще совершенно неизвѣстныя намъ преимущества.

## ГЛАВА XXXIX.

### Сеймонастія.

Въ предыдущей главѣ, говоря о никтинастическихъ движеніяхъ, мы нерѣдко упоминали о мимозѣ (*Mimosa*), умалчивая, при этомъ, что растеніе это чувствительно не только къ смѣнѣ свѣтовыхъ и температурныхъ импульсовъ. Между тѣмъ всякому, имѣющему дѣло съ мимозой, прежде всего бросится въ глаза, конечно, совѣзмъ не никтинастическая раздражительность этого растенія. Дѣйствительно, стоитъ лишь слегка прикоснуться къ листу мимозы, чтобы вызвать чрезвычайно характерное передвиженіе его. Новое положеніе покоя, которое получается при этомъ, обыкновенно совпадаетъ цѣликомъ съ положеніемъ сна; главный черешокъ опускается внизъ, вторичные черешки нагибаются впередъ, образуя какъ бы продолженіе главнаго черешка, а листочки складываются попарно своими верхними сторонами, наклоняясь въ то же время косо впередъ (рис. 169). Если оставить въ покоѣ листъ мимозы, раздраженный сотрясеніемъ, черезъ нѣсколько минутъ станетъ замѣтнымъ, что немедленно за достиженіемъ органомъ положенія, вызваннаго раздраженіемъ, выступаютъ на сцену обратныя регулировочныя движенія, благодаря которымъ листъ уже черезъ нѣсколько минутъ вновь возвращается въ свое нормальное положеніе. Новое раздраженіе сотрясеніемъ вызоветъ у такого расправившагося листа новое движеніе складыванія и т. д.

<sup>33)</sup> По Реннеру (*Renner 1911. Ber. Bot. Ges. 29, 125*) вертикальная поверхность испаряетъ больше, чѣмъ горизонтальная.



Несмотря на все вышнее сходство этих движений с движениями сна, воспроизведение их обуславливается уже совершенно иным порядкомъ. Вместе съ тѣмъ, движения эти рѣзко различаются и по скорости ихъ воспроизведения: реакція на сотрясеніе одна изъ наиболѣе быстрыхъ вообще въ растительномъ мѣрѣ и протекаетъ въ теченіе лишь нѣсколькихъ секундъ. Благодаря этой рѣзкости и быстротѣ реакціи движения мимозы принадлежатъ къ числу издавна извѣстныхъ проявленій раздражительности у растений; ихъ уже давнымъ—давно сравнивали, основываясь, въ сущности, лишь на быстротѣ и внезапности процесса,—съ явлениями раздражительности въ животномъ мѣрѣ; даже и въ тѣ времена, когда рѣзкой гранью между міромъ животныхъ и міромъ растений ставилось какъ разъ отсутствіе у послѣднихъ раздражительности и спо-

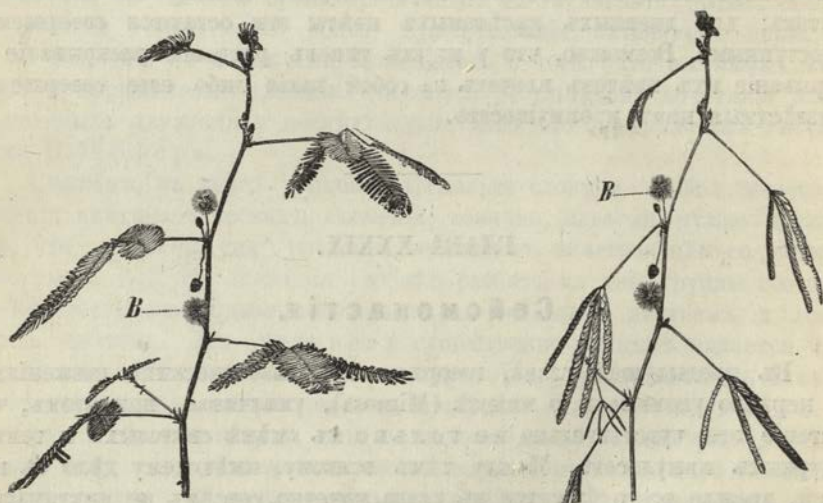


Рис. 169. *Mimosa pudica*. Слева въ дневномъ положеніи (въ покой). Справа раздраженная сотрясеніемъ. Уменьшено. Изъ «Учебника для В. У. Заведеній».

собности къ движениямъ, движения мимозы признавались за типичныя явленія раздраженія.

Понятно, поэтому, что эти движения „чувствительныхъ“ растений сыграли, наряду съ геотропическими явлениями, самую основную роль въ исторіи физиологій процессовъ раздраженія.

Познакомимся нѣсколько ближе съ реакціей мимозы на раздраженіе сотрясеніемъ. Выше было указано, что въ воспроизведеніи изгиба принимаютъ участіе всѣ три группы сочлененій листьевъ. Чтобы разобраться въ измѣненіяхъ, наступающихъ при этомъ, удобнѣе всего изучить явленія, разыгрывающіяся въ томъ крупномъ сочлененіи, которое сидитъ у основанія первичнаго черешка. Изгибъ его получается не только тогда, когда все растеніе цѣликомъ раздражено сотрясеніемъ; для этого достаточно небольшого удара по самому сочлененію. Нетрудно показать далѣе, что чувствительность эта присуща не всему сочлененію, а лишь его



нижней половинѣ: достаточно легонько прикоснуться къ ней деревянной палочкой или чѣмъ либо въ этомъ родѣ, чтобы тотчасъ же вызвать передвиженіе листа, между тѣмъ какъ верхняя половина сочлененія можетъ получать значительно болѣе сильные удары, безъ какой либо реакціи въ отвѣтъ на нихъ. И если и здѣсь, въ концѣ концовъ, удастся энергичными ударами вызвать реакцію, нужно думать, что осуществленіе ея связано съ передачей сотрясенія сверху на нижнюю сторону сочлененія. Что это такъ, съ несомнѣнностію доказывается опытами съ оперативнымъ вмѣшательствомъ, впервые поставленными еще въ 1790 году Линдсеемъ <sup>1)</sup>. Дѣйствительно, послѣ удаленія верхней половины сочлененія листъ остается способнымъ воспроизводить двигательныя реакціи, если же будетъ удалена нижняя половина, онъ погружается въ состояніе полной оцѣпенѣлости.

Процессы, разыгрывающіеся при изгибѣ сочлененія, выяснились при изученіи измѣненій гибкости и объема обѣихъ половинокъ сочлененія. Между тѣмъ какъ въ ночномъ положеніи листьевъ гибкость сочлененія убываетъ или остается неизмѣнной, при раздраженіи сотрясеніемъ она оказывается рѣзко повышенной. Брюкке <sup>2)</sup> нашелъ, что разность угловъ ( $\alpha - \alpha_1$ ), при обоихъ положеніяхъ (сравни стр. 851) въ 2—3 раза больше послѣ раздраженія сотрясеніемъ, чѣмъ въ нераздраженномъ состояніи и обнаружили этимъ основное различіе между движеніями сна и отвѣтами на сотрясеніе, поражающими, съ перваго взгляда, своимъ сходствомъ. Измѣненія объема сочлененія были точно и подробно изслѣдованы Пфефферомъ <sup>1)</sup>. Путемъ микроскопическихъ измѣреній ему удалось установить, что при изгибѣ верхняя половина сочлененія лишь сравнительно немного увеличивается въ объемѣ, между тѣмъ какъ нижняя весьма рѣзко уменьшается въ объемѣ. А такъ какъ двигательная реакція сохраняется цѣликомъ и послѣ осторожнаго удаленія эпидермальнаго слоя, а центральному сосудистому пучку нельзя приписывать какого либо значенія изъ за его неподатливости, становится очевиднымъ, что наблюдаемое при изгибѣ сокращеніе объема можетъ быть обусловленнымъ исключительно лишь сжатіемъ паренхимныхъ клѣтокъ на нижней сторонѣ сочлененія. Сжатіе это сопровождается потерей упругости, легко измѣримой путемъ установленія необходимаго для удержанія листа въ прежнемъ положеніи противовѣса. Пфефферу пришлось примѣнять для этого усилія, колебавшіяся въ 9 опытахъ между 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub> и 5 атмосферами. На эту величину падаетъ, такимъ образомъ, упругое напряженіе нижней половины сочлененія, въ то время какъ въ верхней не наступаетъ, по всей вѣроятности, никакихъ измѣненій.

Съ чѣмъ именно связано это паденіе напряженія въ нижней части сочлененія, трудно сказать вполне опредѣленнымъ образомъ. Въ выясненіи этого вопроса имѣютъ основное значеніе опыты съ отрѣзанными листьями. Тотчасъ же послѣ срѣзыванія они впадаютъ въ состояніе полной непо-

<sup>1)</sup> Цитировано у Pfeffer 1873. *Physiolog. Untersuchungen*. Leipzig.

<sup>2)</sup> Brücke 1848. *Arch. f. Anat. und. Physiol.* (Ostwald's Klassiker № 95).



движности, но если ихъ держать въ пространствѣ, насыщенномъ водяными парами, къ нимъ черезъ нѣсколько времени возвращается ихъ чувствительность и основное сочлененіе воспроизводитъ при соприкосновеніи изгибы съ радіусомъ до 5 mm. (У нормальныхъ сочлененій радіусъ изгиба достигаетъ лишь 3—4 mm). При раздраженіи отрѣзаннаго листа изъ поверхности сръза выдѣляется нѣкоторое количество жидкости, всасываемой назадъ при постепенномъ распрямленіи изгиба, если только она была предохранена отъ испаренія. Жидкость эта выдѣляется паренхимными клѣтками раздражительной половины сочлененія и лишь при очень энергичныхъ раздраженіяхъ выдѣляется она и изъ верхней половины сочлененія (въ значительно меньшихъ при этомъ количествахъ и значительно поздиѣ). Едва ли можно поэтому сомнѣваться, что процессъ выдѣленія совершается воспринимающими раздраженіе клѣтками нижней стороны сочлененія. При этомъ сначала наступаетъ переполненіе межклетниковъ, а изъ нихъ избытокъ жидкости появляется и на свободной поверхности сръза. Въ связи съ замѣщеніемъ въ межклетникахъ воздуха выдѣляющейся изъ клѣтокъ водой находится явленіе, отмѣченное еще Линдсеемъ и правильно объясненное Брюкке. Въ моментъ раздраженія нижняя сторона сочлененія дѣлается болѣе темной, такая же перемѣна окраски получается и тогда, когда межклетники наполняются водой подъ колоколомъ воздушнаго насоса. Потемнѣніе это наступаетъ и тогда, когда воспроизведеніе изгиба устранено механическихъ противодѣйствіемъ<sup>1)</sup>; изъ этого слѣдуетъ также, что смѣна оттѣнковъ окраски зависитъ не отъ укорачиванія сочлененія и связаннаго съ нимъ скупиванія хлорофильныхъ зеренъ.

Внезапное паденіе напряженнаго состоянія нижней половины сочлененія связано очевиднымъ образомъ съ измѣненіемъ въ тургорѣ составляющихъ ее клѣтокъ; при этомъ возможны два предположенія<sup>2)</sup>: или возрастаетъ эластичность оболочекъ, или же уменьшается давленіе внутренняго содержимаго клѣтокъ; и въ томъ и въ другомъ случаѣ въ результатѣ получится выхожденіе воды изъ клѣтокъ. Величина клѣтки зависитъ, въ условіяхъ постоянства внутренняго ея давленія, отъ растяжимости оболочки; поэтому и можно, само собой разумѣется, ожидать измѣненія объема клѣтки въ сторону ея сокращенія въ зависимости отъ уменьшенія растяжимости оболочекъ. Возможность эта не можетъ быть непосредственно исключена для сочлененій мимозы; но такъ какъ такихъ измѣненій въ растяжимости оболочки не наступаетъ, уже ни въ всякаго сомнѣнія, у клѣтокъ тычиночныхъ нитей *Synagaeae*, воспроизводящихъ чрезвычайно близкія къ мимозѣ двигательныя реакціи, да кромѣ того, такъ какъ вѣроятность мгновеннаго измѣненія растяжимости клѣточной стѣнки сама по себѣ крайне мала, мы и не станемъ останавливаться на этомъ предположеніи. Въ случаѣ уменьшенія внутренняго давленія въ клѣткѣ прежде всего, конечно, необходимо имѣть въ виду паденіе осмотическаго давленія, легко осуществимаго въ необходимыхъ

<sup>1)</sup> Pfeffer 1890. *Abh. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. Leipzig*. 16, 326.



предѣлахъ  $2\frac{1}{2}$ —5 атмосферъ и обуславливаемого, съ своей стороны, или сочетаніемъ осмотически дѣятельныхъ веществъ въ болѣе крупныя молекулы, или же измѣненіемъ проницаемости протоплазмы, допускающей выходъ содержаго изъ кѣтки. Въ пользу выхода изъ кѣтки содержаго изъ кѣтокъ сочлененія говоритъ и наблюденный Пфефферомъ <sup>4)</sup> фактъ нахождения въ жидкости, переполняющей при изгибѣ межкѣтнички, неопредѣленныхъ ближе веществъ, выпадающихъ въ кристаллахъ. Выводъ этотъ, однако, далеко не можетъ считаться непререкаемымъ; какихъ либо прямыхъ подтвержденій для него, хотя бы въ видѣ плазмолитическихъ измѣреній, мы еще не имѣемъ <sup>4)</sup>.

Такимъ образомъ, у насъ еще нѣтъ сколько нибудь полной картины механизма движеній стыдливой мимозы. Вполнѣ установленнымъ мы можемъ считать лишь паденіе напряженія на нижней сторонѣ сочлененія. Распиреніе верхней стороны сочлененія обуславливается лишь устраненіемъ противовѣса; вмѣстѣ съ тѣмъ, въ наступающемъ сжатіи нижней стороны сочлененія участвуетъ и вѣсъ всего листового органа; впрочемъ, сокращеніе раздражительной половины сочлененія наступаетъ, въ отвѣтъ на раздраженіе, и у горизонтально лежащаго или поставленнаго кверху ногами растенія, т. е. при устраненіи или извращеніи воздѣйствія вѣса листового органа; очевидно, что вѣсъ этотъ самъ по себѣ не является безусловно необходимымъ для воспроизведенія изгиба. Сочлененія, расположенныя у основанія вторичныхъ черешковъ и листочковъ во вѣтвяхъ своихъ изгибахъ вполнѣ аналогичны, насколько мы знаемъ, главнымъ сочлененіямъ; у первыхъ при раздраженіи сокращается внутренняя сторона, а у послѣднихъ—верхняя.

Опусканіе внизъ главнаго черешка происходитъ, какъ мы уже указывали, съ довольно большой скоростью. Такъ, напримѣръ, по даннымъ Бера <sup>5)</sup> движеніе это заканчивается у горизонтально лежащаго растенія въ 4—7 секундъ; у вертикально стоящихъ растеній, по Брунну <sup>6)</sup>, движеніе приходитъ къ концу обыкновенно лишь черезъ 30 секундъ, съ явственнымъ замедленіемъ, начиная съ 6—8 секунды. Какъ скорость, такъ и амплитуда движенія чрезвычайно различны. Такъ, напримѣръ, съ повышеніемъ температуры растетъ и скорость движенія; амплитуда его становится меньше подъ влияніемъ паровъ эфира и увеличивается съ возрастомъ листа. Между раздраженіемъ и началомъ движенія протекаетъ около  $\frac{1}{4}$  секунды <sup>7)</sup>. Вслѣдъ за достиженіемъ листомъ предѣльнаго по склоненію положенія черешокъ начинаетъ вновь приподниматься и черезъ 10—15 минутъ листъ оказывается опять въ своемъ первоначальномъ положеніи. Затѣмъ онъ подымается еще нѣсколько выше, опускаясь вновь ниже нормальнаго положенія и вновь подымается; лишь послѣ нѣсколькихъ такихъ колебательныхъ движеній онъ достигаетъ по-

<sup>4)</sup> Hilburg. 1881. Unters. Tübingen 1, 23.

<sup>5)</sup> Bert 1870. Mém. Soc. des. sc. phys. Bordeaux.

<sup>6)</sup> Brunn 1908. Cohn's Beitr. z. Biol. 9, 307.

<sup>7)</sup> Bose 1906. Plant Response стр. 267. London.



ложения равновѣсія и остается неподвижнымъ. При этомъ къ нему возвращается и вся его раздражимость; такимъ образомъ, листья мимозы могутъ быть раздражаемы, съ получениемъ двигательнаго отвѣта на раздраженіе каждые четверть или полчаса. Раздражимость проявляется, однако, уже и раньше достиженія листомъ его нормальнаго положенія, примѣрно минутъ черезъ пять послѣ перваго раздраженія; къ этимъ соотношеніямъ намъ придется вернуться нѣсколько ниже, когда мы подойдемъ ближе къ знакомству съ характеромъ раздраженія и изучимъ методику, при помощи которой особенно удобно изучать эти любопытные процессы.

Мы уже указывали, что двигательная реакція осуществляется въ отвѣтъ уже на легкое прикосновеніе къ чувствительной части сочлененія; необходимо, поэтому, посмотреть, не отвѣчаютъ ли осуществляющіяся при этомъ соотношенія тѣмъ, съ которыми мы встрѣтились у прищипокъ и усиковъ.—Уже то обстоятельство, что двигательная реакція листьевъ мимозы вызывается каплями дождя, т. е. одинаково и жидкими, и твердыми тѣлами, съ полной ясностью показываетъ намъ коренное различіе между чувствительностью мимозы и усиковъ. Импульсомъ, вызывающимъ реакцію, и въ томъ, и въ другомъ случаѣ можетъ быть лишь ударъ; статическое давленіе не вызываетъ раздраженія и у мимозы. Такъ, напримѣръ, въ опытахъ Пфеффера не наступало раздраженія даже и при постепенномъ повышеніи давленія на чувствительную часть сочлененія вплоть до 30 граммовъ. Но, вмѣстѣ съ тѣмъ, мимоза реагируетъ на всякій ударъ, достаточный по своей интенсивности, и такой одиночный ударъ вызываетъ обыкновенно движеніе съ полной его амплитудой. При раздраженіи же усиковъ, какъ мы видѣли, вызываютъ двигательную реакцію лишь такіе удары, которые неодинаково сильно раздражаютъ пространственно близкіе участки: у этихъ органовъ необходимо всегда нѣсколько одновременныхъ или слѣдующихъ другъ за другомъ прикосновеній, суммирующихся въ своемъ дѣйствіи другъ съ другомъ. Мимоза же воспринимаетъ, наоборотъ, каждую, внезапно наступающую деформацию клѣтокъ раздражительной части сочлененія, отвѣчая на нее двигательной реакціей. Этой раздражимости дается названіе „сейсмонастической“<sup>8)</sup>.

Въ процессѣ воспріятія раздраженія участвуютъ у мимозы, быть можетъ, и своеобразныя волосковидныя образования, встрѣчающіяся, впрочемъ, не только на поверхности раздражимаго сочлененія. При изгибѣ этихъ, состоящихъ изъ толстостѣнныхъ клѣтокъ, волосковъ, должна наступать, какъ думаютъ нѣкоторые авторы<sup>9)</sup>, болѣе рѣзкая деформация разнообразно въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ сочетанной съ ними чувствительной паренхимы, чѣмъ это было бы возможнымъ при равномерномъ давленіи на вышнюю поверхность сочлененія.

<sup>8)</sup> Pfeffer. Pflanzenphysiologie 2. Aufl. Leipzig.

<sup>9)</sup> Haberlandt 1901. Sinnesorgane im Pflanzenreich etc. Leipzig. Сравни критическія замѣчанія Реннера (Renner 1908. Flora 99, 127; 100, 141), а затѣмъ и Haberlandt 1908. Flora 99, 280.



Мимоза реагируетъ, однако, не только на сотрясеніи, но и на пораненія, и двигательныя реакціи въ отвѣтъ на надрѣзъ или на обжогъ зажигательнымъ стекломъ оказываются еще болѣе рѣзкими и интенсивными, чѣмъ на механическое раздраженіе. Факты эти показываютъ, что раздраженіе способно воспринимать не только сами реагирующія сочлененія, но и другія, не принимающія участія въ воспроизведеніи реакціи, ткани. Такъ, напримѣръ, если сдѣлать надрѣзъ въ пластинкѣ листа, въ ближайшемъ сочлененіи, а затѣмъ въ наиболѣе отдаленныхъ наступаютъ изгибы; иначе говоря, наблюдается характерно выраженное проведеніе раздраженія, о которомъ намъ придется еще сказать нѣсколько словъ ниже. Самъ механизмъ движенія остается при раздраженіи пораненіемъ и различными другими способами, о которыхъ рѣчь ниже, повидимому тѣмъ же самымъ, какъ и при механическомъ сотрясеніи.—Мимоза отвѣчаетъ и на химическія раздраженія <sup>10)</sup>. Нѣкоторыя вещества, вызывающія двигательную реакцію, вродѣ паровъ соляной кислоты, настолько сильно повреждаютъ растеніе, что оно окончательно погибаетъ; но другіе химическіе раздражители, вродѣ, напримѣръ, амміака, могутъ быть осторожно дозированы, такъ что раздраженіе наступаетъ уже безъ всякаго поврежденія органовъ и можетъ быть повторено другъ за другомъ нѣсколько разъ. Высокая температура и интенсивное освѣщеніе также вызываютъ движеніе листьевъ мимозы (стр. 849); имѣемъ ли мы здѣсь дѣло съ явленіями, стоящими ближе къ раздраженію путемъ сотрясенія или къ тѣмъ, которыя вызываються смѣною въ интенсивности свѣтовыхъ или температурныхъ факторовъ, еще не можетъ считаться установленнымъ.

Чрезвычайно любопытно, что мимоза можетъ быть раздражена и электрическими индукціонными ударами <sup>5)</sup>; этотъ фактъ особенно интересенъ потому, что эти импульсы могутъ быть съ гораздо большей легкостью и удобствомъ дозируемы и измѣряемы, чѣмъ какое либо механическое раздраженіе. Такъ, путемъ примѣненія удара, получаемого при размыканіи тока былъ воспроизведенъ длинный рядъ опытовъ надъ величиною необходимаго для воспріятія раздраженія и надъ возможностью суммированія недѣятельныхъ самихъ по себѣ (лежащихъ ниже порога раздраженія) ударовъ <sup>6)</sup>.

Если отъ индукціонныхъ ударовъ, вызывающихъ рѣзкую двигательную реакцію, спускаться ко все болѣе и болѣе слабымъ токамъ, мы придемъ, наконецъ, къ такимъ, которые уже не вызываютъ болѣе никакой реакціи. Однако, эти, лежащія ниже порога раздраженія импульсы не проходятъ безслѣдно для организма; наличность ихъ воспріятія становится ясной потому, что, суммируясь, они могутъ вызвать двигательную реакцію органа. Для того, чтобы такое наложеніе раздраженій другъ на друга могло осуществиться, необходимо, чтобы отдѣльныя раздраженія достигали каждое опредѣленной интенсивности, были достаточно многочисленны и были распределены во времени съ опредѣленными другъ между другомъ промежутками. Чѣмъ больше интенсивность

<sup>10)</sup> Correns 1892. Flora 75, 87.



каждаго импульса, тѣмъ меньше ихъ нужно числомъ и тѣмъ крупнѣе могутъ быть между ними промежутки. Если продолжительность перерывовъ между раздраженіями будетъ болѣе 6 секундъ, необходимо для наступленія реакціи настолько повысить интенсивность отдѣльныхъ ударовъ, что они станутъ уже выше порога раздраженія; такимъ образомъ, возможность суммировки раздраженій оказывается ограниченной съ одной стороны предѣломъ; съ другой стороны предѣлъ намѣчается, по всей вѣроятности, тѣмъ, что при очень слабыхъ индукціонныхъ ударахъ интервалы между ними должны быть настолько малы, что отдѣльные импульсы оказываются уже не различимыми и въ своей совокупности дѣйствуютъ <sup>11)</sup> какъ статическое давленіе, на которое, какъ мы уже знаемъ, мимоза не реагируетъ. Поэтому въ приложеніи къ данному случаю раздражительности уже не имѣетъ силы та правильность соотношеній между величиной раздраженія и продолжительностью его, примѣнимость которой мы установили въ видѣ закона количества раздраженія для явленій фото- и геотропизма. Законъ этотъ совершенно не примѣнимъ къ явленіямъ раздраженія мимозы, такъ какъ здѣсь имѣетъ значеніе не продолжительность длительного въ своей интенсивности раздраженія, а, наоборотъ, быстрота измѣненія имъ своей интенсивности.

Величина достигающаго порога раздраженія импульса, само собою разумѣется, далеко не постоянна; она въ широкихъ предѣлахъ зависитъ отъ внутреннихъ и внѣшнихъ условій. Особенно рѣзко отзываются на ней температурныя воздѣйствія и анестетики, а также и вліяніе предшествовавшихъ раздраженій. Съ повышеніемъ температуры порогъ раздраженія сначала понижается, а затѣмъ вновь начинаетъ возрастать. Эфирный наркозъ повышаетъ порогъ раздраженія. Послѣ каждаяго раздраженія, превышающаго порогъ раздраженія, нормальный листъ воспроизводитъ движеніе съ максимальной его амплитудой. Понятно, поэтому, что непосредственно послѣ реакціи новымъ раздраженіемъ, каково бы оно ни было по своей высотѣ, уже нельзя вызвать новаго двигательнаго отвѣта. У молодыхъ листьевъ, а также и у находящихся подъ эфирнымъ наркозомъ величина изгиба при раздраженіи зависитъ отъ интенсивности раздражающаго импульса; иначе говоря, близкіе къ порогу раздраженія удары вызываютъ уже не максимальныя по своей величинѣ реакціи. При воспроизведеніи растеніемъ такой субмаксимальной реакціи можно достигнуть повышенія амплитуды реакціи, примѣнивъ второе быстро слѣдующее за первымъ раздраженіе; этотъ второй индукціонный ударъ долженъ по силѣ своей значительно превышать первый. Если же реакція достигла своей максимальной величины, должно протечь уже нѣкоторое, опредѣленное время, пока, въ процессѣ автоматической обратной саморегулировки, листъ не станетъ снова воспримчивымъ къ новымъ раздраженіямъ; обыкновенно для этого достаточно

<sup>11)</sup> Весьма вѣроятно, что индукціонные удары воздѣйствуютъ на растеніе совершенно такъ же, какъ и механическіе. Сравни стр. 878 для *Dionaea*.



промежутковъ въ двѣ минуты, послѣ чего листь, еще далеко не возвратившійся въ свое нормальное положеніе, оказывается уже способнымъ къ новому двигательному отвѣту на раздраженіе. Если воздѣйствовать на листь рядомъ импульсовъ до истеченія этого необходимаго промежутка покоя, наличность ихъ не препятствуетъ ни возврату чувствительности, ни воссозданію нормальной гибкости сочлененія. Новое раздраженіе наступаетъ при этомъ лишь по истеченіи опредѣленнаго времени и подъ воздѣйствіемъ импульса достаточной интенсивности. Воздѣйствующіе на листь въ періодъ возврата къ нормальному положенію импульсы, даже и лежащіе ниже порога раздраженія, вызываютъ повышеніе его.

Всѣ эти данныя относительно порога раздраженія предполагаютъ наличность оптимальныхъ ви́шнихъ условий. Оказывается, дѣйствительно, что способность этого растенія воспринимать ударныя раздраженія угасаетъ гораздо легче и раньше всѣхъ другихъ видовъ раздражительности. Такъ, напримѣръ, уже при температурахъ ниже 15° и выше 40°, когда ростъ и движенія сна совершаются еще безпрепятственно, мимоза переходитъ въ состояніе оцѣпенѣнія<sup>12)</sup>, т. е. уже не реагируетъ на ударныя раздраженія. Соответственно этому различаютъ оцѣпенѣніе, наступающее вслѣдствіе холода или вслѣдствіе жары; наряду съ ними необходимо отмѣтить и оцѣпенѣніе, вызываемое продолжительнымъ пребываніемъ въ темнотѣ. Совершенно также вліяютъ и различныя другіе ви́шніе факторы. По Фиттингу, впрочемъ, не подтверждается фактъ существованія установленнаго Саксомъ оцѣпенѣнія отъ сухости, зависящаго отъ недостатка влаги въ почвѣ или воздухѣ; едва ли можно, однако, сомнѣваться, что сейсмонастическая чувствительность нарушается еще такими дозами эфира и хлороформа, которыя нисколько не препятствуютъ воспроизведенію нигтинастическихъ движеній.

Перейдемъ теперь къ упомянутому только что процессу проведенія раздраженія. Если растеніе мимозы находится въ возможно хорошихъ условіяхъ существованія, то вслѣдъ за прикосновеніемъ къ основному сочлененію черешка наступаетъ не только опусканіе книзу всего листа, а черезъ нѣсколько времени положеніе, соответствующее раздраженію, будетъ занято и всѣми его листочками. Если, наоборотъ, прикоснуться къ одному изъ крайнихъ листочковъ, двигательная реакція воспроизводится не только раздраженнымъ листочкомъ, но и парнымъ ему, а затѣмъ обнаруживается далѣе и на всѣхъ ближе къ основанію листа сидящихъ листочкахъ, складывающихся всегда попарно и одновременно. Обыкновенно явленіе это ограничивается однимъ вторичнымъ черешкомъ; лишь въ томъ случаѣ, когда листь оказывается особенно чувствительнымъ, двигательная реакція распространяется и на другіе вторичные черешки, на которыхъ и начинаютъ попарно складываться листочки, по направленію уже снизу кверху. Въ видѣ исклю-

<sup>12)</sup> Sachs 1863. Flora 46, 449. Fitting 1903. Jahrb. wiss. Bot. 39, 504.



ченія раздраженіе можетъ быть передано и вплоть до основнаго сочлененія, вызывая этимъ опусканіе всего листа. Гораздо болѣе рѣзкіе и далеко распространяющіеся процессы проведенія раздраженія наступаютъ при нанесеніи растенію пораненій. Если, напримѣръ, обжечь пламенемъ спички или зайчикомъ закигательнаго стекла какойнибудь изъ конечныхъ листочковъ, раздраженіе быстро распространяется по направленію къ основанію вторичнаго черешка и тотчасъ же переходитъ и на всѣ три остальныхъ черешочка, вызывая на нихъ попарное складываніе листочковъ, идущее уже снизу вверхъ. Сочлененія вторичныхъ черешковъ переходятъ также въ положеніе раздраженія, а вскорѣ затѣмъ наступаетъ и опусканіе внизъ всего черешка благодаря изгибу его основнаго сочлененія. Этимъ, впрочемъ, еще и не ограничивается весь ходъ процесса. Черезъ нѣсколько времени внезапно опускается внизъ главный черешокъ ближайшаго внизу иливерху листа и раздраженіе и здѣсь захватываетъ всѣ остальные сочлененія. Раздраженіе можетъ исходить и отъ ствола, отъ корня и даже отъ боковаго корня растенія. Если, напримѣръ, сдѣлать глубокой надрѣзъ на стеблѣ мимозы, стараясь при этомъ не производить сотрясеній, черезъ нѣкоторое время на сосѣднихъ листьяхъ обнаруживается двигательная реакція, распространяющаяся постепенно все дальше и дальше. При наиболѣе благопріятныхъ условіяхъ проведеніе раздраженія осуществляется вплоть до полуметра разстоянія и совершается со скоростью, хотя и незначительной по сравненію со скоростью проведенія импульса по нервной системѣ животнаго, но, во всякомъ случаѣ, значительно превышающей всѣ остальные, извѣстныя для растеній скорости передачи раздраженія. Линсбауеръ <sup>13)</sup> наблюдалъ при перерѣзываніи черешка скорости передачи, достигавшія до 100 миллиметровъ въ секунду; при простыхъ надрѣзахъ скорость передачи была уже значительно меньше, а при обжогѣ равнялась лишь 7 миллиметрамъ. Такая же скорость передачи раздраженія наблюдается въ растительномъ мѣрѣ только при пораненіи усиковъ, достигая, по Фиттингу <sup>14)</sup>, 10 миллиметровъ въ секунду. При гаптотропныхъ же раздраженіяхъ усиковъ скорость проведенія импульса уже значительно меньше и то же разстояніе проходитъ лишь въ 1—3 минуты; наиболѣе быстрый фототропическій импульсъ распространяется со скоростью лишь 0.3 миллиметра въ минуту <sup>15)</sup>. Скорость передачи раздраженія по нерву животнаго въ среднемъ въ 1000 разъ превышаетъ скорость, наблюдаемую у мимозы.

Очевидно, мы не можемъ считать идентичными процессы передачи раздраженія по нерву высшаго животнаго и по тканямъ мимозы. Къ сожалѣнію, этотъ чрезвычайно любопытный процессъ изученъ лишь для раздраженій, вызываемыхъ пораненіями. Основнымъ положеніемъ, которое удалось твердо установить, является то, что раздраженіе пере-

<sup>13)</sup> Linsbauer 1908. Wiesner—Festschrift. Wien. стр. 396.

<sup>14)</sup> Fitting 1903. Jahrb. wiss. Bot. 39, 424.

<sup>15)</sup> Rother 1894. Cohn's Beitr. z. Biol., 7, 137.



дается исключительно лишь по тканямъ сосудистаго пучка. Всякое пораненіе стебля мимозы можетъ вызвать двигательную реакцію лишь въ томъ случаѣ, когда имъ затронуть центральный цилиндръ съ пробѣгающими въ немъ сосудистыми пучками. Основываясь на этомъ, Пфефферъ <sup>16)</sup> старался сдѣлать вѣроятнымъ, что передача раздраженія связана съ передвиженіемъ воды въ сосудистомъ пучкѣ растенія. Безразлично, при этомъ, какимъ образомъ вызывается это движеніе, необходимо лишь, чтобы оно было внезапнымъ, такъ какъ передвиженія воды, связанныя съ процессомъ испаренія, какъ извѣстно, не вызываютъ никакихъ реакцій. Въ пользу передачи раздраженія такими грубо-механическими путями говорятъ и результаты наркотизированія, убиванія или сильнаго охлажденія небольшихъ участковъ на пути проведенія импульса. Оказывается, что раздраженіе можетъ быть передано и чрезъ такіе измѣненные въ жизненномъ отношеніи участки, т. е. что передача раздраженія является осуществимой и по мертвымъ элементамъ. Однако, согласно новымъ изслѣдованіямъ Фиттинга <sup>14)</sup> между проведеніемъ раздраженія въ неповрежденномъ и частично убитомъ нагрѣваніемъ стеблѣ наблюдается существенное различіе: въ послѣднемъ случаѣ возможно лишь базипетальная передача, между тѣмъ какъ въ неповрежденномъ органѣ раздраженіе проводится въ обоихъ направленіяхъ. Не вполне еще, однако, выяснено, можно ли дѣлать изъ этого опыта выводъ, что проведеніе раздраженія черезъ мертвыя мѣста идетъ инымъ порядкомъ, чѣмъ черезъ живыя. Представленіе Пфеффера основано, такимъ образомъ, на измѣненіи гидростатическаго давленія въ сосудахъ; выступающую изъ клѣтокъ жидкость онъ считаетъ чистой водой. Въ подтвержденіе своихъ представлений онъ указывалъ, между прочимъ, и на воспроизведенный еще Дютроше <sup>17)</sup> опытъ, который показываетъ, что раздраженіе можетъ передаваться и по зонамъ, лишеннымъ корового слоя.

Тщательныя изслѣдованія Габерландта <sup>18)</sup> въ корнѣ расптали, однако, теорію Пфеффера. Изслѣдователь этотъ нашель, что капли жидкости въ указанномъ только что опытѣ выступаютъ вовсе не изъ сосудовъ, а изъ трубчатыхъ клѣтокъ ситовидной части, соответствующихъ вмѣстилищамъ дубильныхъ веществъ другихъ бобовыхъ, но характерно отличающихся отъ нихъ наличностью значительнаго числа тонкихъ сквозныхъ поръ въ поперечныхъ перегородкахъ. Сквозь эти поры можетъ, до извѣстной степени, осуществляться передвиженіе содержимаго этихъ трубчатыхъ клѣтокъ, и при каждомъ пораненіи такой клѣтки обильно выступаетъ наружу, какъ и у ситовидныхъ трубокъ, жидкій сокъ, характерный растворенными въ немъ составными частями. Двигательная реакція получается, при этомъ, лишь тогда, когда при пораненіи стебля наступаетъ измѣненіе давленія въ этихъ трубча-

<sup>16)</sup> Pfeffer 1873. Jahrb. wiss. Bot. 9, 308.

<sup>17)</sup> Dutrochet 1837. Mém. pour servir à l'hist. des végétaux et des animaux. Paris.

<sup>18)</sup> Haberlandt 1890. Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze. Leipzig.



тыхъ клѣткахъ, передающееся затѣмъ вдоль одинаково и по мертвымъ, и по живымъ ихъ комплексамъ. Габерландтъ показалъ, далѣе, что въ опытахъ Дютроше удалаясь не вся коровая ткань вплоть до сосудовъ древесины, но, по всей вѣроятности, оставалась нетронутой вся ситовидная часть съ ея проводящими раздраженіе трубчатыми клѣтками. Поэтому, онъ и считаетъ эти элементы за специфически проводящіе раздраженіе у мимозы.

Противъ идей Габерландта можно, однако, выставить рядъ соображеній, изъ которыхъ приведемъ здѣсь нѣсколько наиболее существенныхъ <sup>19)</sup>. Уже анатомическая природа трубчатыхъ клѣтокъ Габерландта съ ихъ отовсюду замѣнутыми оболочками, пронизанными лишь чрезвычайно тонкими плазматическими нитями, представляется сравнительно мало приспособленной къ быстрой передачѣ вдоль волны гидростатическаго напора. И дѣйствительно, не удается продавливать и чисто искусственно сквозь эти трубчатые клѣтки воду, даже и путемъ примѣненія сравнительно высокихъ давленій. Еще болѣе существеннымъ возраженіемъ является тотъ фактъ, что у нѣкоторыхъ другихъ растений, какъ, напримѣръ, у близкаго къ мимозамъ рода *Neptunia*, такихъ трубчатыхъ клѣтокъ нѣтъ вовсе, да нѣтъ ихъ и у самой мимозы въ ея боковыхъ корешкахъ, и тѣмъ не менѣе, эти растенія и органы оказываются способными воспринимать и проводить раздраженія. Оказалось затѣмъ, что, по даннымъ Фиттинга, раздраженіе отъ пораненія усиковъ во всѣхъ своихъ подробностяхъ совпадаетъ съ ходомъ раздраженія, вызываемаго пораненіемъ у мимозы; и у нихъ раздраженіе наступаетъ лишь тогда, когда пораненіемъ задѣтъ центральный цилиндръ, и здѣсь выступаетъ наружу капелька жидкости. Но, въ случаѣ усиковъ, жидкость выступаетъ уже изъ полостей ситовидныхъ трубокъ, а не трубчатыхъ клѣтокъ, которыхъ здѣсь вовсе нѣтъ. Поэтому и является весьма вѣроятнымъ, что проводящей раздраженіе системой является у мимозы совокупность ситовидныхъ трубокъ. Распределеніе ихъ по растенію не противорѣчитъ этому представленію; а, вмѣстѣ съ тѣмъ, ихъ крупныя сквозныя сообщенія являются болѣе пригодными для передачи гидростатическаго импульса, чѣмъ тонкія поры трубчатыхъ клѣтокъ Габерландта.

Если передача раздраженія у мимозы и близкихъ къ ней растеній происходитъ, дѣйствительно, путемъ гидростатическихъ импульсовъ въ ситовидныхъ трубкахъ, мы имѣемъ здѣсь дѣло съ такимъ типомъ проведенія раздраженія, который въ высшей степени далекъ отъ отмѣченныхъ нами, напримѣръ, при фототропическихъ изгибахъ. Въ этихъ случаяхъ проведенія отъ клѣтки къ клѣткѣ передается опредѣленное состояніе протоплазмы, вызванное гдѣ либо воздѣйствіемъ внѣшняго фактора, у мимозы же передается само раздраженіе, въ видѣ импульса. Нужно, дѣйствительно, думать, что внезапное пере-

<sup>19)</sup> Fitting 1903. Jahrb. wiss. Bot. 39, 424; 1906. Ergebnisse d. Physiologie, 5, 155.



движеніе жидкости по трубкамъ, достигнувъ сочлененія. вызываетъ въ немъ реакцію благодаря такому же сотрясенію, которое приводитъ къ двигательной реакціи и въ качествѣ внѣшняго импульса. Дальнѣйшее различіе по сравненію съ другими явленіями раздраженія намѣчается еще и въ томъ, что проведеніе раздраженія обыкновенно осуществляется лишь послѣ воспріятія раздраженія, иначе говоря послѣ того, какъ создается опредѣленное состояніе возбужденія, между тѣмъ какъ у мимозы едва ли можно говорить о какомъ либо процессѣ воспріятія, связаннымъ съ перерѣзываніемъ любого сосудистаго пучка; процессъ воспріятія наступаетъ, нужно думать, лишь вслѣдъ за проведеніемъ импульса и оказывается локализованнымъ въ самомъ сочлененіи. Только лишь тогда, когда пораненіемъ задѣто сочлененіе, можетъ наступить сначала воспріятіе раздраженія, а затѣмъ и реакція на него. Выступающая, при этомъ, изъ клѣтокъ сочлененій жидкость поступаетъ въ клѣтки, проводящія раздраженія и, слѣдовательно, и здѣсь передается дальше не состояніе возбужденія протоплазмы, а двигательный импульсъ жидкаго содержимаго. Лишь въ самомъ сочлененіи, быть можетъ, передача раздраженія совершается путемъ проведенія его отъ клѣтки къ клѣткѣ.

Не мало есть, однако, и такихъ фактовъ, которые не укладываются въ рамки этихъ представленій. Такъ, напримѣръ, Габерландтъ нашелъ, что раздраженіе можетъ быть передано и чрезъ участокъ стебля, совершенно лишенный всей коровой части вмѣстѣ съ ея ситовидными и трубчатыми клѣтками. Ему пришлось, поэтому, создать особую вспомогательную гипотезу, чтобы примирить результаты этого рѣзко, казалось, расходящагося съ первоначальной теоріей наблюденія. Однако, нужно было бы, прежде всего, провѣрить повторными изслѣдованіями вѣрность самого наблюденія; тѣмъ болѣе, что Фиттингъ получилъ при его воспроизведеніи совершенно обратные результаты. Авторъ этотъ обращаетъ вниманіе на другое обстоятельство, говорящее противъ участія въ проведеніи раздраженія передвиженія массъ жидкости по полостямъ ситовидныхъ трубокъ. У цѣлаго ряда растений (*Neptunia*, *Biorhizum*, усики нѣкоторыхъ тыквенныхъ), быстро и интенсивно проводящихъ раздраженіе, никогда не наблюдается выступленія капель жидкости при пораненіи; а между тѣмъ наличность его была бы неизбѣжна при осуществленіи передвиженія содержимаго трубокъ.—И здѣсь, какъ оказывается, мы не въ состояніи дать сколько нибудь законченнаго и опредѣленнаго объясненія для процесса проведенія раздраженія даже и для такого объекта, который послужилъ предметомъ изслѣдованія громаднаго числа авторовъ <sup>20)</sup>.

<sup>20)</sup> Также затруднительно и для процессовъ раздраженія усиковъ пораненіемъ принятіе грубо механическихъ воздѣйствій передвиженія жидкаго содержимаго трубокъ. Мы знаемъ совершенно опредѣленно, что удары, приносимые извнѣ жидкими тѣлами, не вызываютъ на усики никакого эффекта; было бы, поэтому, трудно объяснимымъ появленіе двигательныхъ реакцій подъ воздѣйствіемъ наступающихъ внутри организма передвиженій жидкости.



Не поддается также категорическому рѣшенію вопросъ, одинаковъ ли ходъ проведенія раздраженій, вызванныхъ прикосновеніемъ и пораненіемъ. Фиттингомъ <sup>21)</sup> было указано, что представленіе о чисто механической передачѣ раздраженія встрѣчается здѣсь съ еще большими трудностями, чѣмъ въ случаѣ раздраженія пораненіемъ.

Описанная выше раздражительность свойственна не одной только мимозѣ. Своей высокой чувствительностью выдѣляются также два бобовыхъ растения, *Neptunia oleracea* и *Desmanthus plenus* и одно изъ сем. кислицевыхъ—*Biophytum sensitivum*. Вмѣстѣ съ тѣмъ повидимому всѣ бобовыя и кислицевыя, а можетъ быть, и всѣ листья, обладающія сочлененіями, обладаютъ чувствительностью по отношенію къ сотрясеніямъ. хотя, конечно гораздо менѣе выраженной, чѣмъ у выше названныхъ растений <sup>22)</sup>.

Для осуществленія двигательныхъ реакцій у этихъ органовъ необходимо прибѣгнуть къ значительно болѣе сильнымъ раздраженіямъ и поставить растения въ наиболѣе благоприятныя внѣшнія условія существованія. Нерѣдко также недостаточно бываетъ уже одного удара, для того чтобы вызвать вполне замѣтную реакцію, постепенно наступающую лишь послѣ ряда суммирующихся въ своемъ дѣйствіи отдѣльныхъ раздраженій (*Robinia*, виды *Oxalis*). По чувствительности своей растения эти приближаются къ типу усиковъ: близко сходными являются у нихъ и процессъ воспріятія, и скорость воспроизведенія реакціи; такимъ образомъ, раздраженія, вызываемыя прикосновеніемъ и ударомъ не рѣзко ограничены другъ отъ друга, и между мимозой и типичными усиками въ видѣ крайнихъ членовъ ряда лежитъ цѣлый рядъ переходныхъ звеньевъ. Мы не станемъ останавливаться на всѣхъ нихъ въ отдѣльности; бросимъ лишь бѣглый взглядъ на явленія раздражительности у *Biophytum*, такъ какъ здѣсь мы встрѣтимся съ весьма любопытными во многихъ отношеніяхъ процессами.

Листья этого, относящагося къ семейству кислицевыхъ, растения парво-перисто сложны. У основанія главнаго черешка и каждого отдѣльнаго листочка находится по сочлененію. Къ сеймонастическимъ движеніямъ способны, однако, лишь сочлененія листочковъ; раздраженіе вызываетъ опусканіе листочковъ внизъ. Черезъ нѣсколько минутъ послѣ такого опусканія начинается обратное поднятіе листочковъ, которое впрочемъ, вскорѣ оказывается прерваннымъ и смѣненнымъ новымъ періодомъ опусканія. Это вторичное опусканіе уже не достигаетъ прежней глубины и вскорѣ замѣняется новымъ поднятіемъ и т. д.; такимъ образомъ, путемъ сложнаго ряда періодическихъ колебаній вверхъ и внизъ листъ возвращается, въ концѣ концовъ, къ своему начальному положенію покоя <sup>23)</sup>. Такія же колебательныя движенія извѣстны и для другихъ двигательныхъ реакцій на раздраженія (напримѣръ, и для термонастиче-

<sup>21)</sup> Fitting 1906. *Ergebn. der Physiologie* 5, 246.

<sup>22)</sup> Hansgirg 1893. *Physiologische und phyko-phytologische Untersuchungen*. Prag.

<sup>23)</sup> Darwin 1881. *Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen*. Stuttgart. Haberlandt 1898. *Annales Buitenzorg*. Suppl. 2, 33.



скихъ движеній), выполняемыхъ нѣкоторыми растеніями изъ семейства кислицевыхъ, вродѣ, напримѣръ, *Averrhoa* <sup>24)</sup>.

Смыслъ сеймонастическихъ двигательныхъ реакцій всѣхъ упомянутыхъ выше листьевъ для жизненнаго процесса всего растенія еще очень неясенъ. Обыкновенно говорятъ, что движенія листьевъ мимозы представляютъ собой движенія угрозы; при помощи нихъ растеніе отпугиваетъ животныхъ, могущихъ повредить листовую систему.

Такія биологическія объясненія, вообще говоря, не поддаются строгому доказательству; къ этой обще-отрицательной ихъ сторонѣ въ нашемъ спеціальному случаѣ присоединяется еще и новое затрудненіе. Для того, чтобы испугать животное, необходимо сколько нибудь быстрое движеніе; лишь тогда можно думать объ испугѣ крупнаго животного передъ рѣзко мѣняющимся обликомъ растительнаго организма, или даже о сбрасываніи мелкихъ животныхъ съ быстро складывающихся листьевъ <sup>25)</sup>. Въ большинствѣ же случаевъ реагирующіе на сотрясеніе листья воспроизводятъ движенія даже при наиболѣе сильныхъ сотрясеніяхъ настолько медленно, что приведенное выше толкованіе далеко не представляется вѣроятнымъ.

Сеймонастическія движенія наблюдаются и у упомянутыхъ на стр. 840 насѣкомоядныхъ растеній *Dionaea* и близкой къ ней *Aldrovandia*; здѣсь смыслъ этихъ движеній гораздо болѣе ясенъ; они служатъ цѣлямъ залавливанія животной добычи. Залавливаемая этимъ путемъ насѣкомья, какъ мы уже говорили, перевариваются затѣмъ и усваиваются растеніемъ. Листовая пластинка *Dionaea* состоитъ изъ двухъ полукруглыхъ половинокъ, соединенныхъ посерединѣ въ видѣ сочлененія срединной жилкой и заканчивающихся на концахъ своеобразными длинными зубцами. На верхней сторонѣ каждой половинки листа располагается по три длинныхъ щетинки, съ сочлененіемъ у основанія. Прикосновеніе къ каждой изъ этихъ щетинокъ вызываетъ внезапное движеніе половинокъ листа, захлопывающихся другъ на друга, сближаясь своими верхними поверхностями; при этомъ зубцы одной половинки приходятся въ промежутки между зубцами другой. Необходимый для этого изгибъ осуществляется, главнымъ образомъ, въ срединной жилкѣ листа или въ ткани, непосредственно къ ней примыкающей. До сихъ поръ, впрочемъ, еще

<sup>24)</sup> Darwin 1881, цитировано въ сноскѣ 23.

<sup>25)</sup> Приведемъ сообщеніе намъ письменное мнѣніе проф. Гейнрихера (Heinricher) о биологическомъ значеніи движеній листьевъ мимозы. „На вопросъ о биологическомъ смыслѣ движенія листочковъ мимозы мнѣ хотѣлось бы отвѣтить Вамъ задачей того впечатлѣнія, которое произвело на меня это растеніе въ ботаническомъ саду Пенанга. Тамъ я впервые встрѣтился съ *Mimosa pudica* въ видѣ густыхъ зарослей сорной растительности, достигающей высоты въ  $\frac{1}{3}$  метра и выше. Если ступить ногой въ такую низкую кустарную заросль, въ ней образуется, благодаря чрезвычайно быстро наступающей реакціи, какъ бы пустое выжженное пространство, увеличивающееся съ каждымъ дальнѣйшимъ движеніемъ. То же самое явленіе наступаетъ и при прикосновеніи къ кусту дикой козы или какаго-нибудь другаго животного; мнѣ представляется, поэтому, что растеніе, дѣлая незамѣтными свои листовые органы, предохраняетъ ихъ отъ поѣданія травоядными животными“.



не установлено, является ли причиной искривления падение тургора в клетках или явление роста <sup>26</sup>). Наличие последнего была бы, пожалуй, и маловероятна, так как ростовые искривления получаются, обыкновенно, лишь в ответ на контактные раздражения, между тем как раздражения ударом вызывают движения, совершающиеся путем сокращения. У *Dionaea* же мы, несомненно, имеем дело с раздражением ударного типа, так как оно может быть вызвано и струей воды и влажной желатиновой поверхностью. Кроме того, восприятие раздражения осуществляется, до известной степени, и всей поверхностью листа, как верхней так и нижней, а не только одними чувствительными щетинками. Захлопывание листьев вызывается, помимо удара, еще и поранением, химическими и электрическими воздействиями, а также и температурными колебаниями; было бы крайне интересно выяснить, к каким и тем же результатам приводят все эти разнообразны раздражения, или нет.

Как у мимозы, и у *Dionaea* лист нервно отвечает на единичное раздражение двигательной реакцией, достигающей своей максимальной величины; могут быть, однако, и такие импульсы, которые приводят лишь к субмаксимальным реакциям. Доказана также и возможность суммирования недостающих до порога раздражения импульсов при раздражении электрическими ударами <sup>27</sup>); в этом отношении сходство с мимозой очень полно. При этом, однако, промежутки между одиночными раздражениями могут быть весьма велики, даже до 3 минут; чем длиннее промежутки, тем больше требуется раздражений: при интервалах в 20 секунд достаточно лишь 2 индукционных ударов, между тем как при интервале в 3 минуты реакция наступает только после 8—9 ударов.—Раздражение одной половинки листа чрезвычайно быстро передается на другую половинку, так что обе половинки начинают захлопываться, повидимому, вполне одновременно. Проведение раздражения представляет собой, как надо думать, настоящую передачу возбуждения и совершается не по системе сосудистых пучков, а по основной ткани.—Вслед за захлопыванием половинок листа тотчас же начинается, как и у мимозы, медленное их раскрывание.

По Броуну и Шарпу <sup>28</sup>) два недостигающих порога раздражения импульса, из которых один—электрический, а другой—механический, могут суммироваться в вызывающий двигательную реакцию импульс. Нужно думать, поэтому, что раздражение ударом и электрическим током одинаково воспринимаются этим растением. Однако, это уже не приложимо по отношению к другим раздражениям. Этого нельзя еще с уверенностью сказать о воздѣй-

<sup>26</sup>) Batalin 1877. *Flora* 60, 33.

<sup>27</sup>) Burdon—Sanderson 1882. *Biol. Cbl.* 2, 481. Steinach 1908. *Pflügers Archiv.* 125.

<sup>28</sup>) Brown and Sharp 1910. *Bot. Gaz.* 49, 290.



ствѣ горячей воды (65°), приводящей при соприкосновеніи съ верхней или нижней поверхности листа къ его захлопыванію; впрочемъ, воздѣйствіе этого раздражителя должно быть еще подвергнуто болѣе подробному изученію; вполнѣ несомнѣнна, наоборотъ, невозможность суммированія въ случаѣ химическихъ раздраженій.

Химическое раздраженіе можно вызвать путемъ азотистыхъ веществъ и у такихъ листьевъ, которые сеймонастически совершенно перестали реагировать; вмѣстѣ съ тѣмъ, реакція на такія раздраженія отличается своей необыкновенно малой, сравнительно съ нормальной, скоростью.

Сеймонастическія движенія наблюдаются, помимо листьевъ, еще и на тычиночныхъ нитяхъ, рыльцахъ и столбикахъ. Нѣкоторыя тычинки чрезвычайно близко напоминаютъ листья мимозы своей чувствительностью и механизмомъ своихъ искривленій; само собой разумѣется, что воспроизводимыя ими движенія играютъ въ жизни растенія совершенно иную роль. Въ нашемъ изложеніи мы будемъ придерживаться данныхъ Пфеффера<sup>29)</sup>, подробно изучившаго въ этомъ отношеніи группу *Sutagaeae*, въ частности обыкновенный луговой василекъ (*Centaurea*, рис. 170). Всѣ пять пыльниковъ въ цвѣткѣ этого растенія срастлись между собою и образуютъ трубку, окружающую столбикъ; отъ этой трубки книзу отходятъ пять свободныхъ тычиночныхъ нитей, прикрѣпленныхъ ниже къ основанію вѣнчика. Если прикоснуться къ этимъ нитямъ, онѣ тотчасъ же сокращаются, опуская внизъ трубку пыльниковъ; при этомъ высыпавшіяся внутрь трубки пыльцевыя зерна какъ бы выметаются наружу щеточкою волосковъ, сидящей на концѣ столбика; ясно, поэтому, что движеніе это представляетъ собой приспособленіе къ перекрестному опыленію цвѣтовъ василька помощью насѣкомыхъ. Если наблюденія производить надъ цвѣтами, у которыхъ удаленъ вѣнчикъ<sup>30)</sup>, окажется, что тычиночныя нити въ состояніи, готовомъ къ воспріятію, изогнуты кнаружи (рис. 170, А); въ сокращенномъ же послѣ раздраженія состояніи они выпрямляются (В). На прикосновеніе реагируетъ лишь непосредственно затронутая нить и настоящей передачи раздраженія отъ одной нити къ другой не наблюдается; тѣмъ не менѣе, со-

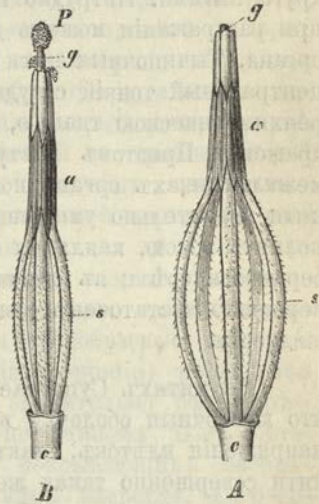


Рис. 170. Тычинки василька (*Centaurea jacea*), послѣ удаленія вѣнчика цвѣтка. А—въ нераздраженномъ, В—въ раздраженномъ состояніи. с—основаніе вѣнчика, s—тычиночныя нити, а—пыльники, g—рыльце, p—пыльца. Увел. Изъ «Учебника для В. У. Заведеній».

<sup>29)</sup> Pfeffer 1873. *Physiol. Unters.* Leipzig.

<sup>30)</sup> Juel 1906. *Bot. Studier til Kjellmans I.*



кращеніе одной изъ тычиночныхъ нитей связаннымъ съ нимъ искривленіемъ всей системы вызываетъ раздраженіе, а, слѣдовательно, и сокращеніе всѣхъ остальныхъ нитей. По Линсбауеру <sup>31)</sup> между прикосновеніемъ и сокращеніемъ протекаетъ у обладающихъ высокою чувствительностью тычинокъ *Centaurea americana* менѣе одной секунды. Само сокращеніе продолжается 7—13 секундъ, а въ слѣдующія 50—60 секундъ тычиночныя нити снова возвращаются къ своей первоначальной длинѣ, становясь, приэтомъ, вновь раздражимыми. Опыты эти могутъ быть воспроизведены и надъ отдѣльными изолированными другъ отъ друга нитями. Нетрудно констатировать этимъ путемъ, что укорачиваніе при раздраженіи можетъ достигать 10, 20, даже 30% прежней длины органа. Тычиночныя нити василька построены сравнительно очень просто: центральный тонкій сосудистый пучекъ окруженъ со всѣхъ сторонъ паренхиматическою тканью, исключительно лишь и отвѣчающей на раздраженіе. Приэтомъ наступаетъ паденіе клѣточного напряженія и въ межкѣлѣтникахъ органа появляется, какъ и у мимозы, вода; общій объемъ нити значительно уменьшается. Если межкѣлѣтники предварительно переполнить водою, капля ея при раздраженіи выступитъ наружу изъ поверхности срѣза; въ обычныхъ же условіяхъ объемъ межкѣлѣтниковъ совершенно достаточенъ для воспріятія всей выдѣленной клѣтками нити жидкости.

На нитяхъ *Centaureae* удается доказать съ полною опредѣленностью, что клѣточные оболочки не принимаютъ никакого участія въ паденіи напряженія клѣтокъ, такъ какъ эластичность ихъ въ сократившейся нити совершенно такая же, какъ и въ нити напряженной, но не способной къ воспроизведенію двигательной реакціи благодаря хлороформированію. Въ теченіе процесса раздраженія оболочки точно также остаются неизмѣнными, такъ какъ того же груза, который растягиваетъ сократившуюся нить до ея первоначальной величины, оказывается достаточно, чтобы предотвратить всякое сокращеніе при раздраженіи <sup>32)</sup>. При сокращеніи наступаетъ уменьшеніе внутренняго напряженія клѣтокъ нити, по всей вѣроятности, паденіе осмотического давленія, достигающее, по даннымъ Пфеффера, отъ 1 до 3 атмосферъ. Растиеніемъ используется приэтомъ далеко не вся сила эластического сокращенія оболочки: дѣйствительно, сократившаяся подъ вліяніемъ раздраженія нить еще значительно укорачивается при плазмолизѣ, а нить напряженная и вытянутая можетъ быть и еще вытянута въ длину безъ нарушенія предѣла упругости ея оболочекъ. Лишенные при помощи плазмолиза внутренняго напряженія нити могутъ быть растянуты вдвое, не показывая приэтомъ никакого длительнаго удлиненія. Иначе говоря, тычиночныя нити *Centaureae* въ отношеніи

<sup>31)</sup> Linsbauer 1903. Sitzungsber. Wien. 114, I, 809.

<sup>32)</sup> Pfeffer 1873. *Physiol. Unters.* Leipzig; 1890. *Abh. K. Ges. d. Wiss. Leipzig*, 16, 326.



растяжимости представляют собой совершенно исключительное явление среди остальных растительных органов (сравни стр. 707).

Раздражимыя тычиночныя нити встрѣчаются, кромѣ группы *Synagaeae*, и у многихъ другихъ сложноцвѣтныхъ (*Compositae*) изъ другихъ подсемействъ<sup>33)</sup>; изгибы тычинокъ въ отвѣтъ на прикосновенія наблюдаются также и у кактусовъ (*Cacteae*), *Cistineae*, *Mesembryanthemaceae*, *Tiliaceae*, *Portulacaceae* и *Berberideae*. Тычиночныя нити этихъ растений воспроизводятъ частью характерно настическія движенія, реагируя на прикосновеніе къ любой ихъ сторонѣ изгибомъ конутри (*Berberis*, *Opuntia*) или же кнаружи (*Sparmannia*); есть и такія нити, которыя въ своихъ реакціяхъ болѣе или менѣе явственно проявляютъ признаки тропистическихъ движеній. Такъ, напримѣръ, у портулака (*Portulaca*) тычиночная нить изгибается въ обратную предшествовавшему изгибу сторону, а у *Abutilon* по направленію къ раздраженній прикосновеніемъ сторонѣ. У *Sparmannia* настическій и тропистическій отвѣты комбинируются другъ съ другомъ; вмѣстѣ съ тѣмъ тычиночныя нити этого растенія характерны своей ярко выраженной передачей раздраженія. Для нѣкоторыхъ случаевъ (въ особенности для тычинокъ *барбариса*)<sup>34)</sup> можетъ считаться доказаннымъ, что всѣ явленія раздражимости и реакціи въ главномъ совпадаютъ съ процессами, наблюдаемыми у мимозы. Въ другихъ случаяхъ встрѣчаются своеобразныя примѣры чувствительности; такъ, напримѣръ, у опунціи (*Opuntia*) продольная тяга влечетъ за собой, по Габерландту, значительно болѣе рѣзкую реакцію, чѣмъ ударное раздраженіе. Мы не станемъ здѣсь останавливаться на волосковидныхъ образованіяхъ, покрывающихъ поверхность чувствительныхъ тычиночныхъ нитей; какъ извѣстно, Габерландтъ<sup>35)</sup> приписываетъ имъ значеніе воспринимающихъ раздраженіе клѣтокъ или же считаетъ ихъ за особыхъ стимуляторовъ. Всѣ вообще движенія тычинокъ стоятъ, въ большинствѣ случаевъ, въ непосредственной связи съ процессомъ опыленія цвѣтовъ.

Наряду съ немногими „раздражимыми“ столбиками (*Arctotis*<sup>36)</sup>, извѣстенъ рядъ рылецъ, обѣ губы которыхъ сближаются до взаимнаго соприкосновенія въ отвѣтъ на раздраженіе отъ прикосновенія; такія рыльца встрѣчаются особенно часто въ семействахъ норичниковыхъ (*Scrophularineae*), *Acanthaceae*, *Pedalineae*, *Bignoniaceae* и *Capparidaceae*. Мы остановимся нѣсколько на *Mimulus*<sup>37)</sup>. Двигательная реакція у этого растенія выражается въ сокращеніи всего рыльца цѣликомъ; при этомъ внутренняя сторона его укорачивается примѣрно раза въ два

<sup>33)</sup> Hansgirg 1890. Bot. Cbl. 43, 409.

<sup>34)</sup> Pfeffer 1873, цитировано въ сноскѣ 29. Juel 1906, цитировано въ сноскѣ 30.

<sup>35)</sup> Haberlandt 1906. Sinnesorgane zur Perzeption mechan. Reize. 2 Aufl. Leipzig.

<sup>36)</sup> Minden 1901. Flora, 88, 238.

<sup>37)</sup> Lutz 1911. Z. f. Bot., 3, 289. Lloyd Plant World 14, 257. Рефератъ въ Bot. Cbl. 119, 515.



силнѣе, чѣмъ наружная, приводя этимъ къ полному смыканію нормально отверстыхъ губъ рыльца. Рыльце остается замкнутымъ лишь нѣсколько минутъ послѣ минованія раздраженія, начиная затѣмъ мало-помалу раскрываться. Если же раздраженіе оказывается длительнымъ, остается длительно замкнутымъ и рыльце цвѣтка, въ противоположность большинству сеймонастическихъ органовъ. Для реакціи достаточно раздраженіе одной изъ губъ рыльца. Раздраженіе быстро передается на другую губу рыльца, даже и въ томъ случаѣ, когда сосудистый пучекъ разрушенъ перерѣзываніемъ; очевидно, что передача раздраженія можетъ осуществляться здѣсь по паренхиматическимъ тканямъ. Съ ойкологической точки зрѣнія движенія эти важны для растенія, быть можетъ, потому, что наступленіе ихъ предотвращаетъ самоопыленіе цвѣтка<sup>38)</sup>: дѣйствительно, насѣкомое, посѣтившее цвѣтокъ, покидая его, уже не можетъ оставить на рыльцѣ собранную имъ пыльцу.

## ГЛАВА XL.

### Общій обзоръ паратоническихъ движеній. Движенія автономныя.

Въ первой главѣ мы указали, что движенія могутъ быть непосредственно наблюдаемы далеко не у всѣхъ растеній. Но уже теперь, послѣ знакомства съ явленіями движенія и измѣненія вѣшной формы, воспроизводимыми неподвижно прикрѣпленными къ мѣсту произрастанія растеніями, не имѣя еще сколько нибудь близкаго представленія о способности къ передвиженію свободно подвижныхъ растительныхъ организмовъ, приходится признать, что тотъ признакъ полной неподвижности, который широкая публика считаетъ отличительнымъ для растительнаго міра, совершенно не отвѣчаетъ дѣйствительности. Точныя наблюденія познакомили насъ съ громаднымъ разнообразіемъ двигательныхъ реакцій у растеній, лишь потому менѣе бросающихся въ глаза по сравненію съ движеніями въ животномъ мірѣ, что скорость ихъ, по большей части, значительно меньше. Само собой разумѣется, конечно, что съ научной точки зрѣнія скорость двигательнаго процесса не представляетъ собой чего либо особенно существеннаго; для насъ интересенъ прежде всего характеръ движенія, его причины, тѣ приспособленія, при помощи которыхъ оно осуществляется и, наконецъ, то значеніе, которое оно играетъ въ жизни организма. Изученіе этихъ вопросовъ и привело, въ особенности въ послѣдніе годы, къ установленію поразительнаго совпаденія между двигательными реакціями

<sup>38)</sup> Kniep 1913. Handw. Naturwiss. 8, 296.



растительныхъ организмовъ, съ которыми мы познакомились въ главахъ XXXII—XXXIX и нѣкоторыми движеніями въ мірѣ животныхъ; эта аналогія выступить еще ярче, когда въ одной изъ слѣдующихъ главъ (XLII) мы перейдемъ къ изученію такъ называемыхъ локомоторныхъ движеній свободно передвигающихся растительныхъ организмовъ.

Всѣ разсмотрѣнныя нами до сихъ поръ движенія были названы въ главѣ XXXII паратоническими, индуцированными или движеніями въ отвѣтъ на раздраженіе; имъ противоположались движенія автономныя или спонтанныя. Различіе между этими двумя группами движеній было намѣчено въ общихъ чертахъ уже тогда; переходя теперь къ ближайшему изученію автономныхъ движеній, намъ придется нѣсколько точнѣе очертить отличіе ихъ отъ паратоническихъ; съ этою цѣлью постараемся дать общимъ чертамъ двигательныхъ реакцій нѣсколько болѣе опредѣленную характеристику, чѣмъ это было сдѣлано нами до сихъ поръ <sup>1)</sup>.

Двигательныя реакціи на раздраженія осуществляются лишь въ условіяхъ постоянного воздѣйствія наружнаго міра на растеніе, причемъ воздѣйствіе это двоякаго рода: съ одной стороны, внѣшній міръ привноситъ съ собою тѣ общія (формальныя) условія существованія, внѣ которыхъ одинаково невозможны и двигательныя реакціи на раздраженіе и всякія иныя жизненныя проявленія; но съ другой стороны внѣшній міръ даетъ начало и специфическимъ раздраженіямъ. Намъ придется теперь остановиться на этихъ обѣихъ группахъ воздѣйствій внѣшняго міра на организмъ; начнемъ съ раздраженій.

Еще раньше мы обозначили двигательныя реакціи названіемъ индуцированныхъ движеній <sup>2)</sup>. Мы хотѣли этимъ сказать, что тѣ факторы, которые являются раздражителями, даютъ лишь импульсъ къ тому, чтобы организмъ уже за счетъ собственныхъ запасовъ энергіи воспроизвелъ то или другое движеніе. Иначе говоря, причина, вызывающая раздраженіе, никогда не привноситъ съ собою энергіи, необходимой для совершенія того или иного процесса. Это ясно уже изъ того, что между энергетической цѣнностью раздраженія и количествомъ энергіи, затрачиваемой при воспроизведеніи на него реакціи, не бываетъ никакого сколько нибудь опредѣленнаго соотношенія. Въ тѣхъ случаяхъ, когда имѣетъ силу законъ количества раздраженія, между величиною возбужденія и прилагаемымъ къ организму раздраженіемъ существуетъ, правда, нѣкоторая пропорціональная зависимость. Однако, она, прежде всего, не является постоянной, такъ какъ съ повышеніемъ количества раздраженія возбужденіе нарастаетъ далеко не пропорціональнымъ порядкомъ, а, во вторыхъ, въ цѣломъ рядѣ явленій раздраженія (напримѣръ,

<sup>1)</sup> Сравни въ особенности Pfeffer 1893. Reizbarkeit der Pflanzen (Verhandl. d. Ges. d. Naturf. u. Aerzte). Noll 1896. Sinnesleben der Pflanzen. Ber. Senkenberg. Ges. Frankfurt. Fitting. 1905—06. Ergebnisse der Physiologie 4, 684; 5, 133; 1907. Jahrb. wiss. Bot. 44, 177.

<sup>2)</sup> Pfeffer 1893, цитировано въ сноскахъ 1. Physiologie I, 9 и II, 80.



гаптотропизмъ, сейсмонастіяхъ) законъ количества раздраженія безусловно непримѣнимъ<sup>3)</sup>. Реакція связана затѣмъ всегда съ затратою энергіи, между тѣмъ какъ само раздраженіе можетъ выражаться одинаково и въ потерѣ, и въ добычѣ энергіи; примѣромъ перваго случая можетъ служить раздраженіе путемъ охлажденія (сравни стр. 844). Принято говорить, что раздраженіе вызываетъ реакцію, индуцируетъ ее и поэтому и сложилось названіе индуцированныхъ движеній; растеніямъ приписывается затѣмъ способность „воспринимать“ раздраженіе (перципировать) и отвѣчать на нихъ движеніями; поэтому мы и говоримъ о двигательныхъ реакціяхъ въ отвѣтъ на раздраженія. Всѣ вызывавшія реакціи раздраженія, съ которыми мы до сихъ поръ познакомились, принадлежали къ ряду внѣшнихъ факторовъ: реакцію вызывали свѣтъ, теплота, электричество, сила тяжести, химическія и механическія воздѣйствія тѣль; однако, наряду съ такими внѣшними факторами несомнѣнно могутъ существовать, какъ и при процессахъ формообразованія растеній, и внутренніе факторы, играющіе роль раздраженій, съ которыми намъ и придется ближе познакомиться въ настоящей главѣ.

Если процессы раздраженія въ сущности своей являются процессами индукціи, представляютъ собой примѣръ воздѣйствія такъ называемой „освобождающей причины“, ясно, что вполне аналогичныя имъ явленія мы можемъ найти и внѣ организмовъ; такими „освобождающими“ факторами мы чрезвычайно часто пользуемся въ нашихъ механизмахъ; а такъ какъ здѣсь, въ связи съ болѣе простыми соотношеніями, гораздо яснѣе и всѣ причинныя зависимости, чѣмъ у организмовъ, намъ будетъ значительно легче и удобнѣе выяснитъ основную сущность явленій „освобожденій“ на механическихъ примѣрахъ, чѣмъ на организованныхъ существахъ<sup>4)</sup>. Возьмемъ для примѣра звонокъ, приводимый въ дѣйствіе электричествомъ. Существенными его частями являются самъ звонокъ, элементы и проводка. Электрической звонокъ представляетъ собой механизмъ, приводимый въ дѣйствіе токомъ, даваемымъ элементами. Въ обыкновенное время, однако, провода, по которымъ электрической токъ достигаетъ до звонка, оказываются прерванными и лишь при „замыканіи“ цѣпи звонокъ начинаетъ звонить. На этомъ замыканіи цѣпи намъ придется нѣсколько остановиться, такъ какъ оно и представляетъ собой ту „освобождающую причину“, которая вызываетъ къ дѣйствію механизмъ звонка. Для прерыванія и замыканія тока служитъ кнопка, въ которой механическое сочетаніе концовъ проволокъ достигается надавливаніемъ на металлическую пружину. Ясно уже съ перваго взгляда, что величина усилія при нажатіи кнопки не стоитъ ни въ какомъ количественномъ отношеніи съ силою звукового сигнала, даваемого звонокомъ. Смотри по тому, какъ построена наша кнопка, достаточно будетъ или легкаго надавливанія пальцемъ, или же придется за-

<sup>3)</sup> Сравни Kniep 1913. Handwörterbuch der Naturwiss. 8, 285. Jena. Fitting тамъ же, стр. 249.

<sup>4)</sup> Сравни Pfeffer 1893, цитировано въ сноскѣ 1.



тратить все усиліе, на которое способенъ человѣкъ, для того чтобы замкнуть токъ; но какъ только давленіе оказалось достаточнымъ, чтобы замкнуть цѣпь, звонокъ начинаетъ функционировать и функционируетъ совершенно однообразно, пока въ электрическомъ токѣ, протекающемъ черезъ него, не наступитъ какихъ либо измѣненій. Если мы перестанемъ давить на кнопку, пружина ея вернется въ свое первоначальное положеніе, токъ окажется разомкнутымъ и колокольчикъ замолкнетъ.

Нетрудно построить разнообразныя другія „кнопки“, въ которыхъ замыканіе тока происходило бы уже не механическимъ путемъ, а какънибудь иначе, при помощи магнетизма, электричества, теплоты или свѣта. Намъ, конечно, нечего останавливаться на подробностяхъ устройства всѣхъ этихъ аппаратовъ; достаточно отмѣтить, что для каждого новаго „освобождающаго фактора“ необходимы и новыя, соотвѣтственныя приспособленія. Определеннымъ образомъ построенная „кнопка“ вызываетъ, такимъ образомъ, „реакцію“ звонка лишь на какуюнибудь одну „освобождающую причину“; ея механизмъ работаетъ лишь подъ определеннымъ вѣшнимъ импульсомъ и можно, пожалуй, сказать „чувствителенъ только къ одному определенному воздѣйствію“. Ясно, кромѣ того, что совершенно безрезультатнымъ останется всякое механическое давленіе, примѣненное въ системѣ проводовъ помимо кнопки, или, иначе говоря, всякая освобождающая причина, чтобы вызвать реакцію, должна имѣть свое специфическое „мѣсто воспріятія“.

Схема электрическаго звонка можетъ сослужить намъ хорошую службу для объясненія многихъ явленій раздражительности. Такъ, напримѣръ, намъ ясно, что нельзя искать въ надавливаніи на кнопку источника той силы, которая движетъ молоточкомъ звонка; совершенно также не слѣдуетъ думать, что источникомъ силы, необходимой для механической работы, производимой усикомъ при его изгибѣ, является „контактъ“, что у мимозы ту же роль играетъ „сотрясеніе“, а при гео- или фототропическихъ движеніяхъ—сила тяжести или свѣтъ. Намъ приходилось, впрочемъ, отмѣчать, что въ самомъ началѣ изслѣдованій надъ геотропизмомъ была сдѣлана попытка признать за силой тяжести роль источника энергіи, необходимой для воспроизводимаго органомъ движенія. Но тѣ основныя принципы, которые для геотропическихъ явленій были установлены лишь въ теченіе длиннаго ряда лѣтъ и благодаря серьезной работѣ, въ примѣненіи къ явленіямъ фототропизма оказались уже само собою разумѣющимися. Никому и не приходила въ голову мысль, что стебли растений непосредственно привлекаются силою солнечнаго луча, а корни ея отталкиваются. Даже и самое старое объясненіе фототропическихъ явленій (принадлежащее Де-Кандоллю), названное нами механическимъ, не является механическимъ съ теперешней нашей точки зрѣнія, такъ такъ и оно считалось съ „раздраженіемъ“, вызывавшимся дѣйствіемъ свѣта.

Если мы, въ качествѣ примѣра, остановимся на фототропическихъ процессахъ, мы должны будемъ провести параллель между фототропическимъ изгибомъ и звономъ колокольчика; оба эти явленія предста-



вляють собою реакціи, вызванныя освобождающими причинами. Работа звонка для насъ съ механической точки зрѣнія вполне понятна; мы знаемъ, что аппаратъ этотъ долженъ функционировать при прохожденіи по нему электрическаго тока именно такъ, а не иначе, потому что это опредѣляется уже всѣми подробностями его устройства, но намъ остается совершенно неяснымъ, почему при паденіи на растеніе односторонняго свѣтового пучка оно воспроизводитъ тотъ или иной изгибъ; мы можемъ лишь предполагать, что осуществленіе этого процесса вытекаетъ изъ „устройства механизма“ растительнаго организма съ такою необходимостью и опредѣленностью, какъ и функционированіе электрическаго колокольчика изъ устройства всей проводки и звонка. Совершенно безразлично, при этомъ, что у растенія роль энергетической основы процесса беретъ на себя сила тургора или роста, а у звонка — сила электричества. Нажиму на кнопку въ случаѣ звонка соотвѣтствуетъ у растенія воздѣйствіе солнечнаго луча; и здѣсь мы, опять таки, ясно представляемъ себѣ подробности воспринимающаго аппарата у нашей механической модели, и не имѣемъ даже и отдаленнаго представленія о строеніи его у организма. Мы можемъ лишь установить, гдѣ находится воспринимающій аппаратъ у растенія; въ нѣкоторыхъ случаяхъ, какъ мы видѣли, онъ совпадаетъ въ своемъ пространственномъ расположеніи съ зоною реакціи, въ другихъ же отдѣленъ отъ нея; интимное же строеніе его, по всей вѣроятности, уже недоступно даже и микроскопическому изслѣдованію и намъ не приходится высказывать о его функционированіи даже и самыхъ отдаленныхъ предположеній. То же самое приложимо и ко всѣмъ остальнымъ явленіямъ раздражительности: строеніе и работа воспринимающихъ аппаратовъ всюду и вездѣ одинаково неизвѣстна, даже и въ тѣхъ случаяхъ, когда условія, при которыхъ они функционируютъ, могли быть подвергнуты болѣе или менѣе точному изученію.

Очень многія растенія воспроизводятъ изгибы, не отличающіеся отъ фототропныхъ, или отличающіеся отъ нихъ только совершенно несущественно, подъ воздѣйствіемъ совершенно иныхъ раздраженій. Смотря по природѣ раздраженія движенія эти получаютъ названіе гео—хемо—, термотропическихъ и т. п. Весьма возможно, что всѣ эти изгибы являются результатомъ одного и того же механическаго устройства растительнаго органа, но необходимы, очевидно, совершенно особые, въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ, воспринимающіе аппараты; для каждаго раздраженія долженъ быть и специфическій пріемникъ, точно также, какъ кнопка нашего звонка должна быть различно устроена, смотря по тому, хотимъ ли мы, чтобы она работала нажимомъ, электричествомъ, свѣтомъ и т. п. — Наряду съ примѣрами одинаковаго реагирования растенія при различныхъ импульсахъ извнѣ, можно привести не мало и обратныхъ, т. е. различнаго реагирования на одни и тѣ же внѣшнія воздѣйствія. Такъ, напримѣръ, подъ воздѣйствіемъ силы тяжести корень реагируетъ положительно геотропично, а стебель — отрицательно; одинъ и тотъ же внѣшній факторъ можетъ вызвать у одного раститель-



наго органа искривленіе, у другого скручиваніе, а та же самая неравнобѣрность въ освѣщеніи, которая обычно обусловливаетъ происхожденіе фототропическихъ изгибовъ, можетъ отозваться и на симметріи растенія, вызвавъ одностороннее образованіе органовъ, вродѣ формированія корней, корневыхъ волосковъ или половыхъ органовъ на затѣненной сторонѣ.

Растеніе представляетъ собой, такимъ образомъ, безконечно болѣе сложное устройство, чѣмъ тотъ простой механизмъ, которымъ мы воспользовались, чтобы уяснить процессы, связанные съ освобождающими импульсами. Чтобы пополнить нашу параллель съ растеніемъ, намъ пришлось бы поставить не только различныя кнопки къ нашему аппарату, чтобы онъ отвѣчалъ уже на различныя внѣшнія воздѣйствія, но нужно было бы позаботиться и о томъ, чтобы электрической токъ въ аппаратѣ приводилъ бы въ дѣйствіе уже не одинъ только колокольчикъ. Пришлось бы, на примѣръ, приспособить прохожденіе тока черезъ лампу накаливанія или вольтметръ. Очевидно, если мы будемъ пускать нашъ токъ то въ одномъ, то въ другомъ направленіи, и работа нашего аппарата будетъ совершенно различна. По какому изъ трехъ возможныхъ направленій пойдетъ токъ въ каждомъ данномъ случаѣ, будетъ опредѣляться или внѣшними условіями, или внутренними подробностями строенія всего механизма. Въ качествѣ такихъ внѣшнихъ факторовъ можетъ явиться или само вызывающее процессъ раздраженіе или какой либо иной факторъ; внутреннія соотношенія могутъ приводить въ процессъ, на примѣръ, такимъ порядкомъ, что по самой конструкціи аппарата сначала пускается въ ходъ вольтметръ, а затѣмъ, послѣ того какъ въ немъ отложилось опредѣленное количество серебра, начинаетъ дѣйствовать и звонокъ; затѣмъ, послѣ опредѣленнаго промежутка работы звонка или вольтметра можетъ загораться лампа накаливанія и т. д.

Но и со всѣми этими приспособленіями мы бы и далеко еще не приблизились къ громадной сложности организма. Прежде всего вспомнимъ о томъ, что одинъ и тотъ же внѣшній факторъ можетъ вызывать у растенія совершенно различныя реакціи. Такъ, на примѣръ, свѣтъ, воздѣйствуя на растеніе совершенно равномерно со всѣхъ сторонъ и съ постоянной интенсивностью, вызываетъ опредѣленную реакцію организма на получаемое имъ раздраженіе; реакція эта выражается въ измѣненіи скорости роста. Совершенно иной результатъ получится, когда на растеніе воздѣйствуетъ односторонній пучекъ свѣта; на такой свѣтовой импульсъ растеніе реагируетъ уже фототропными изгибами. Въ противѣсъ этимъ пространственнымъ различіямъ въ интенсивности свѣта можно поставить различія ея во времени, вызывающія, какъ мы уже видѣли, появленіе никтинастическихъ движеній. Процессы раздраженія при фототропизмѣ, никтинастіи и этиолированіи различаются, при этомъ, безъ сомнѣнія не только тѣмъ, что одинъ и тотъ же воспринимающій аппаратъ даетъ начало различнымъ реакціямъ. По всей вѣроятности, различія между этими процессами начинаются уже съ самаго начала воспріятія раздраженія, съ процессовъ и аппаратовъ воспріятія.



Попробуемъ нѣсколько обосновать наше предположеніе для процессовъ этиологизація и фототропизма.

Раздраженіе интенсивностью свѣта можетъ быть, предположительно, объяснено тѣмъ, что въ каждой клѣткѣ образуется нѣкоторое, пропорціональное интенсивности свѣта количество какого то вещества, задерживающаго ростъ протоплазмы. Если бы каждая клѣтка реагировала бы на такой импульсъ совершенно изолированно отъ всѣхъ другихъ, то при затемненіи растенія всѣ органы его должны были бы одинаково быстро вытягиваться. Опытъ же намъ показываетъ обратное; разрастаніе листьевъ въ темнотѣ совершенно иное, чѣмъ разрастаніе стеблей. Мы видимъ, такимъ образомъ, что несмотря на значительную вѣроятность полнаго однообразія въ воспріятіи свѣтового импульса, реакція, вызываемая имъ, получается крайне различная; надо думать, что различіе это обуславливается корреляціей отдѣльныхъ частей организма между собой.

Иначе, и уже гораздо сложнѣе протекають процессы раздраженія въ случаѣ фототропизма. Въ свое время мы съ полнымъ основаніемъ смогли признать несостоятельной „теорію этиологизація“, полагавшуюся нѣкоторыми авторами въ основу объясненія явленій фототропизма. Тѣ же самыя доводы могли бы мы привести и тогда, если кому нибудь пришло бы въ голову объяснять термотропные или хемотропные изгибы тѣмъ, что раздражаемый объектъ растетъ въ каждомъ своемъ продольномъ сѣченіи съ той именно скоростью, которая отвѣчаетъ данной температурѣ или данной концентраціи химическаго раздражителя; факты рѣзко расходяться съ возможностью такого объясненія, такъ какъ нерѣдко бываетъ, что та сторона, которая всего больше удалена отъ температурнаго оптимума, разрастается скорѣе, чѣмъ противоположная (сравни стр. 806). Фототропныя реакціи подсѣмядольчаго колѣна *Panicum* съ ясностью показали намъ, что основой фототропическихъ изгибовъ не является простое одностороннее этиологизація; мы видѣли, что эти органы, отвѣчающіе на уменьшеніе интенсивности свѣта явленіями этиологизація, способны воспроизводить фототропныя изгибы лишь въ отвѣтъ на раздраженія, исходящія изъ верхушки органа (стр. 786). Рядъ другихъ опытовъ съ проростками злаковъ (стр. 793) ясно показываетъ также, что неодинаковое освѣщеніе обѣихъ половинокъ органа еще вовсе не является необходимымъ условіемъ для фототропнаго раздраженія. Нужно думать, какъ предполагаетъ Фиттингъ, что фототропное дѣйствіе свѣта основано на томъ, что онъ вызываетъ опредѣленную «полярность» строенія въ чувствительномъ органѣ. Растенію должна быть, поэтому, присуща способность воспринимать направленіе обусловленной одностороннимъ паденіемъ свѣтового луча полярности. Очевидно, должны ощущаться организмомъ и расхожденія между этой вновь намѣченной полярностью и той полярностью, которая характерна для всего строенія даннаго органа.

Говоря о „воспріятіи“ или „ощущеніи“ и употребляя цѣлый рядъ терминовъ, обозначающихъ, въ сущности, процессы пси-



хической жизни, мы слѣдуемъ укоренившемуся обычаю<sup>5)</sup>, изъ котораго, пожалуй, можно было бы вывести заключеніе, что двигательныя реакціи растений на раздраженія совпадаютъ съ такими же явленіями въ животной жизни. Посмотримъ, насколько правильна была бы эта точка зрѣнія.

Въ послѣдніе годы нерѣдко проводились параллели между явленіями раздраженія у растений и у животныхъ организмовъ. Одни изъ авторовъ приступали къ этому съ вполне научной, серьезной точки зрѣнія; имъ, дѣйствительно, и удалось показать, что между обѣими группами процессовъ имѣется немало характерныхъ аналогій<sup>6)</sup>. Съ другой стороны вопросы эти затронуты и въ популярной научной литературѣ падкими на сенсаціонныя обобщенія писателями, старавшимися распространить въ широкой публикѣ представленіе, что въ области явленій раздраженія между растениями и высшими животными нѣтъ никакой грани и что, слѣдовательно, и у растений мы должны признавать наличность вполне выраженной психической дѣятельности. Доказательства, приводимыя въ подтвержденіе этихъ представленій, оказываются, однако, въ высшей степени недостаточными и сводятся, въ концѣ концовъ, лишь на нѣсколько примѣровъ цѣлесообразнаго реагирования, которымъ безъ труда можно было бы противопоставить и обратныя примѣры. Особенно легко получить „впечатлѣніе“ о „сознательномъ“ поведеніи, наблюдая быстрыя и опредѣленныя движенія низшихъ растений, съ которыми мы познакоимся лишь въ XIII главѣ. Но если бы мы, основываясь на этихъ наблюденіяхъ, и стали приписывать растительнымъ организмамъ хотя бы самую примитивную психическую дѣятельность, наши физиологическія объясненія процессовъ передвиженія отъ этого бы не выиграли ни на югу. Когда передъ физиологомъ ставится вопросъ объ идентичности природы движеній, вызываемыхъ въ растительномъ и животномъ мірѣ раздраженіями, — а вопросъ этотъ вполне законенъ, такъ какъ между обоими царствами, безъ всякаго сомнѣнія, нѣтъ рѣзкой границы, — можно, не сходя съ строго физиологической почвы, подвергнуть обсужденію лишь одно, есть ли у растений „рефлекторныя движенія“, или нѣтъ. Защитниками этого представленія являются, на примѣръ, Чапекъ и Ольтманнсъ<sup>7)</sup>. Но если отправляться отъ той точки зрѣнія, что типичныя рефлекторныя движенія, какъ и показываетъ ихъ названіе, получаютъ лишь тогда, когда воспринятое какимъ либо образомъ раздраженіе передается по нерву въ клѣтку ганглія и переработанное въ ней проводится далѣе уже къ двигательному органу, — тогда придется отнести отрицательно къ существованію у растений рефлекторныхъ движеній уже по одному тому, что у нихъ нѣтъ ничего аналогичнаго нервамъ. Однако, болѣе

<sup>5)</sup> Сравни Haberlandt 1903. Biol. Cbl. 25, 446.

<sup>6)</sup> Сравни Polowzow 1909. Untersuchungen über Reizerscheinungen bei den Pflanzen. Jena.

<sup>7)</sup> Oltmanns 1892. Flora 75, 183. Czapek 1898. Jahrb. wiss. Bot. 32, 175.



правильно, съ нашей точки зрѣнія, будетъ, если мы скажемъ, что для физиолога, въ сущности, безразлично, совершается ли проведеніе раздраженія по специально сформированнымъ клѣткамъ (нервамъ) или же по невыдающей ничѣмъ своей специализованности протоплазмѣ. Но тогда остается неразрѣшеннымъ еще вопросъ о существованіи у растений центрального органа, функционирующаго въ качествѣ ганглія животнаго и перерабатывающаго, такимъ образомъ, полученное имъ раздраженіе. Мы знаемъ, однако, что большую часть обладающихъ раздражимостью органовъ можно разрѣзать не только въ поперечномъ, но и въ продольномъ направленіи на рядъ участковъ, реагирующихъ совершенно также, какъ и цѣлые органы; весьма вѣроятно, поэтому, что у растений нѣтъ физиологическаго центрального органа<sup>8)</sup>, или же онъ долженъ тотчасъ же возобновляться послѣ каждаго расчлененія растительнаго тѣла.—Впрочемъ, и въ мірѣ животныхъ есть немало такихъ процессовъ раздраженія, которые протекаютъ совершенно независимо отъ нервной системы; нѣтъ сомнѣнія, что между этими процессами и тѣми явленіями, которыя мы наблюдаемъ у растений, существуетъ близкое и кровное сходство.

Отрицая, такимъ образомъ, наличность настоящихъ рефлексовъ у растений, мы съ тѣмъ большей опредѣленностью постараемся подчеркнуть, что простѣйшія формы передачи раздраженій наблюдаются у нихъ повсемѣстно и съ полной отчетливостью. Основываясь на великолѣпномъ обзорѣ явленій раздражительности, данномъ Фиттингомъ<sup>9)</sup>, и на всемъ томъ, что было уже не разъ высказано нами по этому поводу, отмѣтимъ лишь вкратцѣ, что въ растительномъ мірѣ существуютъ, по всей вѣроятности, два типа проведенія раздраженія, изъ которыхъ ни одинъ не совпадаетъ съ проведеніемъ раздраженія по животному нерву. Одинъ изъ этихъ типовъ отвѣчаетъ прямолинейному проведенію импульса по сосудистымъ пучкамъ на сравнительно крупныя разстоянія и съ значительной скоростью; по всей вѣроятности, механизмъ этого проведенія сводится къ грубо-физической передачѣ на разстояніи самого раздраженія (сравни стр. 873). Въ другихъ случаяхъ, наоборотъ, передается по паренхимѣ отъ клѣтки къ клѣткѣ уже состояніе возбужденія. Возможно, что приэтомъ, если представлять себѣ реакцію раздраженія состоящей изъ ряда сравнительно простыхъ процессовъ, въ толщѣ ткани совершается передача химическаго измѣненія, вызывая всюду, по мѣрѣ своего распространенія, состояніе возбужденія протоплазмы. Если же въ результатъ раздраженія получается тропистическій изгибъ, передается, по всей вѣроятности, и неизвѣстное ближе „поляризованное состояніе“, намѣтившееся еще въ органѣ воспріятія.

Въблагъ взгляда на всѣ эти процессы проведенія, точно также какъ и на всю систему разсмотрѣнныхъ нами явленій раздражитель-

<sup>8)</sup> Fitting 1906. Ergebnisse der Physiologie 5, 239.

<sup>9)</sup> Fitting 1905—06, цитировано въ сноскѣ 1.



ности достаточно, чтобы убѣдиться, насколько проста приведенная нами выше схема механизма по сравненію съ живымъ организмомъ растенія. Въ организмѣ осуществляются, безъ сомнѣнія, нерѣдко цѣлыя цѣпи освобождающихъ факторовъ, обуславливающихъ теченіе процессовъ между начальнымъ раздраженіемъ и конечнымъ, выражающимся во внѣшней реакціи, отвѣтомъ. Особенно ясной станетъ передъ нами вся сложность этихъ соотношеній въ организмѣ, когда мы вспомнимъ, что одно и то же раздраженіе вызываетъ, напримѣръ, у прицѣпокъ или тропистическое движеніе, или же, въ зависимости отъ мѣста его приложенія, наоборотъ, прекращаетъ тропистическое раздраженіе, не вызывая, вмѣстѣ съ тѣмъ, никакого самостоятельнаго, выражающагося въ какой либо видимой реакціи, раздраженія.

Простыя схемы, вродѣ нашего электрическаго звонка, могутъ помочь намъ въ пониманіи отдѣльныхъ сторонъ процесса раздраженія, вродѣ, напримѣръ, соотношеній между величиной силы, примѣняемой въ видѣ раздраженія и величиной реакціи на него. Уже обыкновенная электрическая кнопка показываетъ намъ, что для осуществленія „воспріятія“ всегда необходима нѣкоторая высота освобождающаго импульса. Всякое нажатіе, не достаточно сильное, чтобы сжать пружину кнопки до контакта, остается ниже „порога раздраженія“ и не вызываетъ, поэтому, реакціи. Съ другой стороны, всякое нажатіе, приводящее къ установленію контакта, тотчасъ же вызываетъ наступленіе реакціи въ полномъ ея объемѣ. Съ такими же соотношеніями встрѣтились мы и у мимозы. Въ другихъ же процессахъ, напримѣръ, при геотропическихъ явленіяхъ (стр. 743 и 761) измѣненіе интенсивности освобождающей силы приводило къ измѣненію и характера реакціи. Нетрудно, впрочемъ, построить и такую кнопку, которая бы вводила въ цѣпь, по мѣрѣ увеличенія силы нажатія, все болѣе и болѣе элементовъ; въ такомъ случаѣ работа аппарата должна была бы нарастать въ опредѣленной зависимости отъ величины освобождающей силы. Положительная вначалѣ, а затѣмъ, при повышеніи свѣтовой интенсивности, рѣзко отрицательная реакція фототропнаго растенія могла бы быть также переданной электрической моделью, въ которой бы получалось искривленіе хотя бы металлическаго стержня сначала въ одну сторону, а затѣмъ, при увеличеніи давленія на кнопку, и въ другую. Всѣ такія конструкціи аппаратовъ интересны съ той точки зрѣнія, что они съ ясностью показываютъ, что процессы регулировки, сопутствующіе всякому явленію раздраженія и отличающіеся обычно своею цѣлесообразностью, не представляютъ собой, въ сущности, ничего характернаго для органической природы; ихъ можно всюду и вездѣ встрѣтить и въ нашихъ машинахъ. Мы не станемъ, однако, настаивать на этихъ предствленіяхъ, такъ какъ начинающій легко можетъ вывести изъ нихъ заключеніе, что процессы, протекающіе въ растеніи, гораздо проще, чѣмъ это есть на самомъ дѣлѣ. Укажемъ, поэтому, еще разъ на ту сложную цѣпь явленій, которая располагается въ организмѣ между моментомъ воспріятія раздраженія и двигательной на него реакціей, цѣлью, сведенной на минимумъ въ нашихъ механическихъ схемахъ.



Но если мы, какъ видно изъ сказаннаго, не видимъ принципиальнаго различія между освобождающимъ импульсомъ въ механизмѣ и раздраженіемъ въ организмѣ, тогда и само понятіе раздраженія становится излишнимъ. Мы сохранили его въ нашемъ изложеніи, во-первыхъ, какъ историческое наслѣдіе нашей науки, а во-вторыхъ и потому, что употребляя этотъ терминъ, мы выдвигаемъ живую протоплазму, въ качествѣ арены, на которой разыгрываются всѣ сложные процессы раздраженій и подчеркиваемъ этимъ, что самъ процессъ „освобожденія“, ровно какъ вся длинная цѣпь явленій вплоть до самой реакціи остается еще совершенно неясной <sup>10)</sup>.

Для безпрепятственнаго функціонированія всякаго механизма, а также, конечно, и организма необходима наличность ряда опредѣленныхъ условій. Такими формальными условіями <sup>11)</sup> могутъ быть, наряду съ внутренними, и различные внѣшніе факторы; ихъ значеніе частью само собой понятно, частью же еще совершенно неясно. Необходимость воды и нѣкоторыхъ питательныхъ веществъ не требуетъ, конечно, дальнѣйшихъ поясненій; легко представить себѣ, конечно, и необходимость кислорода: наличность его обуславливаетъ возможность дыханія, съ которымъ обыкновенно связаны и двигательныя реакціи высшихъ растений. Сюда же нужно отнести температурныя и свѣтотворныя воздѣйствія; опредѣленное количество тепла, выражающееся въ опредѣленной температурѣ, принадлежитъ къ числу наиболѣе общихъ формальныхъ условій существованія растительныхъ организмовъ, между тѣмъ какъ опредѣленная интенсивность свѣта является необходимой для нѣкоторыхъ, но далеко не для всѣхъ проявленій раздражительности. Къ числу такихъ формальныхъ условій нужно отнести, въ концѣ концовъ, и отсутствіе вредныхъ воздѣйствій окружающей среды, напирѣмъ, отсутствіе ядовъ или наркотиковъ, могущихъ, въ зависимости отъ концентраціи, или задержать явленіе раздраженія, или совершенно приостановить всѣ процессы раздражительности, или, наконецъ, привести организмъ къ полному отмиранію. Когда эфирный наркозъ вызываетъ у мимозы сначала потерю чувствительности на раздраженія сотрясеніями, а затѣмъ лишь останавливаетъ и другія ея жизненныя проявленія, на непрічастныхъ къ наукѣ это производитъ особое впечатлѣніе, напоминая имъ, что и у животныхъ наркозъ неодновременно угнетаетъ различныя функціи организма. А такъ какъ первыми оказываются пораженными отравленія коровыхъ частей большихъ полушарій головного мозга, это и могло бы быть основой для представленія, что сходство между явленіями раздраженія въ растительномъ и животномъ царствахъ, на которое мы уже и указывали, особенно глубоко и существенно.

<sup>10)</sup> Pfeffer, 1893. Цитировано въ сноскѣ 1.

<sup>11)</sup> Pfeffer, Physiologie II, 76.



Однако изъ указанныхъ фактовъ нельзя вывести въ этомъ отношеніи сколько нибудь опредѣленныхъ заключеній.

Недостатокъ въ томъ или иномъ формальномъ условіи существованія вызываетъ прежде всего явленія оцѣпенѣнія: мы говоримъ объ оцѣпенѣніи отъ холода и жары, оцѣпенѣніи отъ сухости и т. д.; если явленіе оцѣпенѣнія оказывается чрезчуръ длительнымъ, оно переходитъ уже въ процессъ отмиранія организма.

Всѣ эти факты не представляютъ для насъ чего либо новаго. Мы упоминаемъ объ нихъ, чтобы присовокупить къ нимъ нѣсколько общихъ замѣчаній. Прежде всего скажемъ нѣсколько словъ о томъ, какое значеніе имѣетъ интенсивность всѣхъ этихъ факторовъ. Въ этомъ отношеніи мы можемъ воспользоваться чрезвычайно богатымъ выборомъ фактического матеріала, такъ какъ при изслѣдованіи почти всѣхъ жизненныхъ явленій намъ приходилось отмѣчать, что воздѣйствіе формальныхъ условій находится въ непосредственнѣйшей связи съ ихъ интенсивностью, выражаясь обычно въ одновершинной кривой съ тремя кардинальными точками, минимумомъ, оптимумомъ и максимумомъ. Нерѣдко приходится встрѣчаться съ мнѣніемъ, что такая форма зависимости присуща исключительно лишь организмамъ. На самомъ дѣлѣ это не такъ. Укажемъ прежде всего, что и въ неорганической природѣ можно найти процессы съ характерно выраженными минимумомъ, оптимумомъ и максимумомъ <sup>11а)</sup>. Такъ, на примѣръ, для растворимости  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  въ водѣ мы имѣемъ минимальную точку при  $0^\circ$ , максимальную при  $100^\circ$  и оптимальную при  $33^\circ$ . Еще болѣе напоминаютъ соотношенія у организмовъ явленія, наблюдаемыя у бегола <sup>12)</sup>; соединеніе это плавится при  $96^\circ$  и при охлажденіи остается жидкимъ при температурахъ выше  $+25^\circ$  и ниже  $-5^\circ$ ; температуры же выше минимума ( $-5^\circ$ ) и ниже максимума ( $+25^\circ$ ) отзываются на кристаллизаци, какъ оказывается, далеко не одинаково, а при  $10^\circ$  намѣчается ярко выраженный оптимумъ, такъ какъ при этой температурѣ въ единицу времени выдѣляется значительно больше кристалловъ, чѣмъ при всѣхъ другихъ. Можно думать, конечно, что сходство этихъ явленій съ процессами, наблюдаемыми у организмовъ, лишь самое внѣшнее. И дѣйствительно, думается намъ, что всѣ оптимальныя кривыя, которыя такъ часто выражаютъ собой зависимость того или иного жизненнаго процесса отъ внѣшнихъ факторовъ, связаны происхожденіемъ своимъ съ тѣми условіями, о которыхъ намъ пришлось подробно говорить на стр. 200 по поводу кривыхъ ассимиляціоннаго процесса. Мы видимъ, что оптимальная кривая можетъ быть истолкована какъ результирующая двухъ кривыхъ, изъ которыхъ одна выражаетъ процессъ стимулированія, а другая—процессъ угнетенія организма однимъ и тѣмъ же факторомъ.

Если, такимъ образомъ, температура играетъ двойную роль уже въ одиночномъ жизненномъ процессѣ, вродѣ ассимиляціи, неудивительно,

<sup>11а)</sup> Eggera 1896. Rev. Univ. Bruxelles 1.

<sup>12)</sup> Сравни T a m m a n 1898, цитировано по Eggera 1900. Génération Spontanée (Revue Univ. Bruxelles, 5).



что формы кривых зависимости других процессов от температуры оказываются совершенно иными, чѣмъ тѣ, которыя типичны для ассимиляціоннаго процесса. И, дѣйствительно, кривыя температурной зависимости для ассимиляціи, дыханія и роста рѣзко отличаются другъ от друга. Едва ли можно сомнѣваться, что тѣ же соотношенія осуществляютя и для остальныхъ формальныхъ условий. Еще больше, конечно, размахъ этихъ расхожденій для различныхъ организмовъ. Остановимся для примѣра лишь на зависимости двигательныхъ реакцій на раздраженія отъ кислорода; типическіе анаэробы не нуждаются для нихъ въ этомъ газѣ, присутствіе котораго вызываетъ у нихъ даже явленія опѣпѣнія, аэробные же организмы впадаютъ въ опѣпѣніе уже въ отсутствіи кислорода. Чрезвычайно любопытно также, что и у настоящихъ аэробовъ ярко выступаютъ разительныя отличія въ положеніи кислороднаго минимума: такъ, напримѣръ, Корренсъ <sup>13)</sup>, констатируетъ, что для воспроизведенія гаптотропныхъ движеній усиковъ *Passiflora* необходимо присутствіе, по крайней мѣрѣ, 6% нормального содержанія кислорода въ атмосферѣ, между тѣмъ какъ отвѣты мимозы на сотрясенія и передвиженія шупалець росянки (*Drosera*) могутъ осуществляться и въ бескислородномъ пространствѣ. Весьма вѣроятно также, что отдѣльныя звенья каждаго процесса раздраженія стоятъ въ различныхъ отношеніяхъ къ наружнымъ формальнымъ условіямъ; впрочемъ, вопросъ этотъ долженъ быть переработанъ сначала до конца, такъ какъ имѣющіяся въ этомъ направленіи данныя чересчуръ рѣзко противорѣчатъ другъ другу.

Остановимся, въ концѣ концовъ, на вопросѣ: каково же, собственно, дѣйствіе формальныхъ условий? Связано ли ихъ воздѣйствіе съ тѣмъ запасомъ энергіи, который имъ присущъ, или же и они являются освобождающими причинами? Въ громадномъ большинствѣ случаевъ мы не сможемъ дать точнаго отвѣта на этотъ вопросъ: можно лишь съ увѣренностью сказать, что нѣкоторыя необходимыя питательныя вещества, доставляющія матеріалъ для постройки или жизненнаго обихода, играютъ энергетическую роль, между тѣмъ какъ температура, а съ ней и большинство другихъ формальныхъ условий являются, безъ сомнѣнія, лишь освобождающими факторами. Естествененъ, поэтому, вопросъ, какимъ же образомъ провести различіе между формальными условіями и „специфическими раздражителями“? Въ нѣкоторыхъ случаяхъ это и удастся, если, напримѣръ, данное формальное условіе представляетъ собой общій, необходимый для большого числа или даже всѣхъ безъ исключенія жизненныхъ явленій раздражитель, вродѣ, напримѣръ, температуры, а тотъ внѣшній факторъ, который мы обозначаемъ названіемъ собственно раздражителя является импульсомъ для какого либо одиночнаго процесса, вродѣ двигательной реакціи на раздраженіе. Въ другихъ случаяхъ, однако, такое раздраженіе оказывается неосуществимымъ, и при одновременномъ воздѣйствіи на организмъ цѣлага ряда

<sup>13)</sup> Correns 1892. Flora, 75, 87.



факторовъ не удастся установить, какіе изъ нихъ нужно считать за формальныя условія, и какія—за специфическихъ раздражителей.

Если мы предположимъ, что всё формальныя условія даны въ оптимальныхъ ихъ интенсивностяхъ, что постоянство ихъ обезпечено на достаточно длительный промежутокъ времени и что въ то же самое время устранена возможность воздѣйствія на организмъ какихъ либо внѣшнихъ воздѣйствій, ни одна изъ разсмотрѣнныхъ нами двигательныхъ реакцій не будетъ имѣть почвы для осуществленія. Но было бы грубой ошибкой думать, что въ этихъ условіяхъ растенія остаются совершенно неподвижными. Прежде всего ясно само собой, что условія, въ которыя мы поставили растеніе, вполне благоприятны для роста, а каждый приростъ представляетъ собой движеніе. Многіе растительныя органы разрастаются, при полномъ однообразіи внѣшнихъ факторовъ, болѣе или менѣе прямолинейно, другіе же воспроизводятъ при ростѣ разнообразныя изгибы, уже не зависящіе отъ внѣшнихъ импульсовъ, но чрезвычайно напоминающіе двигательныя реакціи на специфическія раздраженія. Варіаціонныя искривленія также не всегда исчезаютъ при полномъ отсутствіи раздражителей извнѣ. Такія ростовыя и варіаціонныя движенія, которыя не могутъ быть сведены происхожденіемъ своимъ къ опредѣленнымъ внѣшнимъ импульсамъ, но стоятъ въ такой же зависимости, какъ и двигательныя реакціи на раздраженія, отъ формальныхъ условій, получаютъ названіе автономныхъ или спонтанныхъ движеній. Каждое движеніе вызывается, само собой разумѣется, своею причиною и терминъ „спонтанное“ движеніе ни въ какомъ случаѣ не является однозначущимъ съ „безпричиннымъ“ движеніемъ. Если мы не можемъ указать никакихъ внѣшнихъ импульсовъ для такого движенія, изъ этого слѣдуетъ лишь необходимость принятія причинъ внутреннихъ. Сущность этихъ причинъ, какъ намъ представляется, заключается, по всей вѣроятности, не въ энергетическихъ измѣненіяхъ, а въ превращеніяхъ, воздѣйствующихъ въ качествѣ освобождающихъ причинъ. Иначе говоря, спонтанныя движенія являются, надо думать, такими же отбѣтами на раздраженія, но раздраженія эти уже не внѣшнія, а внутреннія и ближе намъ неизвѣстны. Противопоставляя движеніямъ спонтаннымъ всё изученныя нами до сихъ поръ подъ именемъ индуцированныхъ, т. е. „вызванныхъ раздраженіями“, мы бы, по всей вѣроятности, не подошли бы къ выясненію сущности ихъ различія. Весьма вѣроятно, хотя и не поддается непосредственному доказательству, что и автономныя движенія являются точно также индуцированными, но индуцированными уже внутренними раздраженіями. Намъ необходимо познакомиться теперь съ этими автономными движеніями. Они распадаются, какъ уже было указано, смотря по способамъ ихъ воспроизведенія, на варіаціонныя и нутаціонныя.



Говоря о никтинастических движениях сочленений, мы отметили, что периодические движения могут совершаться и при постоянной температурѣ въ полной темнотѣ; примѣромъ можетъ служить обыкновенная фасоль (*Phaseolus*). Мы не знаемъ, однако, являются ли всѣ эти передвиженія листьевъ автономными, или же нѣкоторые изъ нихъ могутъ осуществиться лишь послѣ того, какъ растение было въ теченіе нѣкотораго времени подъ воздѣйствіемъ смѣны внѣшнихъ факторовъ. Подобныя послѣдствія суточной периодичности необходимо, конечно, строго отличать отъ настоящихъ автономныхъ движеній. Можно быть увѣреннымъ въ отсутствіи послѣдствія лишь тогда, когда периодичность у находящагося въ постоянныхъ условіяхъ растения имѣетъ совершенно другую фізіономію, чѣмъ типичная суточная. Если, напримеръ, помѣстить въ темноту растение клевера, листочки его будутъ выполнять весьма оживленныя передвиженія вверхъ и внизъ, безъ какихъ либо, однако, соотношеній къ суточной периодичности <sup>14</sup>). Здѣсь уже мы имѣемъ дѣло съ настоящими автономными движеніями и при этомъ периодическими автономными движеніями. На свѣту растение продолжаетъ ихъ воспроизводить своимъ чередомъ, но въ большинствѣ случаевъ они становятся уже незамѣтными, такъ какъ ихъ покрываютъ своимъ большимъ размахомъ нормальныя паратоническія (никтинастическія) движенія. Къ числу растений, вполне отчетливо воспроизводящихъ автономныя периодическія движенія и на свѣту, принадлежитъ относящееся къ сем. кислицевыхъ *Averrhoa bilimbi*. Ея перисто-сложныя листочки воспроизводятъ и въ условіяхъ постоянного освѣщенія и температуры рядъ колебаній <sup>15</sup>), быстро опускаясь внизъ и медленно затѣмъ подымаясь кверху. Бросающіяся въ глаза автономныя движенія воспроизводитъ также *Oxalis hedysaroides* <sup>16</sup>). Исслѣдованія Пфелфера <sup>14</sup>) показали, что при передвиженіяхъ никтинастическихъ листьевъ въ темнотѣ, представляютъ ли они послѣдствія или являются настоящими автономными движеніями, гибкость сочлененій остается неизмѣнной. Нужно думать, поэтому, что на вогнутой части ихъ сочлененій клѣтки теряютъ въ своемъ напряженіи ровно столько, сколько приобрѣтаютъ на выпуклой.

У *Averrhoa* и большинства никтинастическихъ листьевъ наблюдаются исключительно лишь простыя маятникообразныя колебанія автономно передвигающихся листьевъ; гораздо сложнѣе разыгрываются процессы у знаменитаго *Desmodium gyrans* <sup>15</sup>). Растеніе это несетъ тройчатые листья (рис. 171); конечный листочекъ сравнительно великъ и воспроизводитъ ярко выраженныя никтинастическія и мало замѣтныя автономныя движенія; оба маленькіхъ боковыхъ листочка (см. рис. 171) не участвуютъ въ никтинастическихъ движеніяхъ, но воспроизводятъ зато столь быстрыя при извѣстной температурѣ автономныя движенія,

<sup>14</sup>) Pfeffer 1873. *Periodische Bewegungen*. Leipzig.

<sup>15</sup>) Darwin 1881. *Das Bewegungsvermögen der Pflanzen*. Stuttgart.

<sup>16</sup>) Molisch 1904. *Ber. Bot. Ges.* 22, 372.



что ихъ можно легко прослѣдить невооруженнымъ глазомъ. Между 30—35°C періодъ движенія листочка можетъ быть законченъ уже въ полминуты. Ниже и выше этого оптимальнаго температурнаго пункта скорость движенія становится меньше, а при 16° и 42° наступаетъ уже состояніе оцѣпенія <sup>17)</sup>. При сравнительно низкихъ температурахъ измѣненія въ напряженіи сочлененій этихъ листочковъ наступаютъ попеременно на верхней и нижней сторонѣ, при болѣе высокихъ эта смѣна въ напряженіи обходитъ вокругъ сочлененія, заставляя расширяться одну сторону за другой. Поэтому, при медленномъ поднятіи температуры листочекъ *Desmodium* сначала воспроизводитъ качательныя движенія, а затѣмъ начинаетъ описывать своей верхушкой эллипсъ, длинная ось котораго располагается параллельно главному черешку листа, а, въ концѣ концовъ, вычерчиваетъ уже правильный кругъ <sup>17)</sup>. Движеніе это обыкновенно неравномерно и идетъ толчками. Особенно рѣзкіе толчки получаютъ тогда, когда движеніе задерживается на нѣсколько времени какимъ либо вышнимъ препятствіемъ и этимъ вызывается накопленіе напряженія. По Шталю <sup>18)</sup> напряженія эти, обусловленныя задержкою бокового листочка о конечную большую пластинку, вызываютъ, выравниваясь, значительное сотрясеніе и увеличеніе, въ связи съ этимъ, испаренія этого конечнаго листочка. Весьма трудно сказать, связано ли какое либо биологическое значеніе и съ другими автономными движеніями.

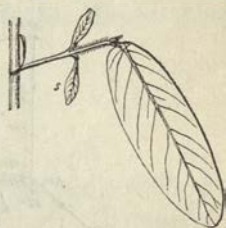


Рис. 171. Листъ *Desmodium gyrans*. Уменьшено.  
По Пфефферу.

Весьма своеобразныя автономныя движенія свойственны также цвѣтамъ нѣкоторыхъ орхидныхъ и Stylidiaceae; по всей вѣроятности, они представляютъ собой варіаціонныя движенія. У *Stylidium adnatum* <sup>19)</sup> осциллирующія движенія производитъ колонка (гимностелій) цвѣтка, сначала плотно прилегающая къ одному изъ листиковъ околоцвѣтника, а затѣмъ, подъ вліяніемъ накапливающагося напряженія, съ силою отрывающаяся отъ него; внезапный скачекъ, воспроизводимый при этомъ колонкой, производитъ впечатлѣніе двигательной реакціи на раздраженіе. Такія же осциллирующія движенія воспроизводятся и орхиднымъ *Megaclinium falcatum* <sup>20)</sup>; они локализируются здѣсь въ узкой базальной части нижней губы цвѣтка; механизмъ ихъ остается совершенно неяснымъ. Возможно, что здѣсь мы имѣемъ дѣло съ явленіями роста, тѣмъ болѣе, что, вообще говоря, въ основѣ автономныхъ періодическихъ движеній гораздо чаще лежатъ процессы роста, чѣмъ смѣны тургорнаго напряженія.

<sup>17)</sup> Hosseus 1903. Beeinfl. d. autonom. Variationsbewegungen durch einige äuss. Faktoren. Diss. Leipzig.

<sup>18)</sup> Stahl 1897. Bot. Ztg. 55, 71.

<sup>19)</sup> Gad 1880. Bot. Ztg. 38, 216. Hosseus 1903, цитировано въ сноскъ 17.

<sup>20)</sup> Morgen 1842. Mém. Acad. Bruxelles, 15.







измѣняющія ихъ форму и позволяющія водорослямъ до извѣстной степени передвигаться съ мѣста на мѣсто; на рис. 175 изображена нить спирогиры (*Spirogyra*) чрезъ короткіе, слѣдующіе другъ за другомъ промежутки времени <sup>22)</sup>). Мы не можемъ, конечно, приводить здѣсь всѣ разнообразныя случаи автономной нутаціи, описанныя въ литературѣ и ограничимся нѣсколькими примѣрами особенно закономѣрныхъ, правильныхъ нутацій.

Наиболѣе извѣстна такъ называемая круговая нутація <sup>24)</sup>, подъ вліяніемъ которой направленная косо вверхъ или вбокъ точка роста растенія описываетъ круги или эллипсы. Движеніе это совершенно совпадаетъ съ тѣми явленіями, которыя мы уже видѣли у *Desmodium*, отличаясь отъ него лишь тѣмъ, что двигательной силой является неравномѣрное разрастаніе сторонъ органа, съ ускореніемъ, правильно переходящимъ на все новыя и новыя периферическія части. Иначе говоря,



Рис. 174. *Yucca filamentosa*. Два соцветія. I—12 часовъ дня 27 Мая 1900; II—9 ч. 30 м. утра 28 Мая 1900; III—2 ч. 30 м. дня 28 Мая 1900. По фотографическому снимку. Уменьшено.

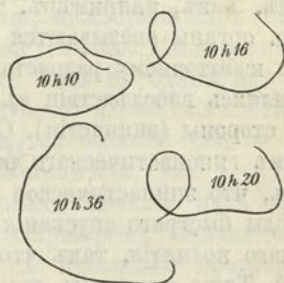


Рис. 175. *Spirogyra princeps*. Клѣточная нить, зарисованная чрезъ короткіе промежутки времени. По Гофмейстеру <sup>23)</sup>.

круговая нутація съ внѣшней стороны оказывается совершенно подобной движеніямъ, выполняемымъ верхушкою вьющихся растеній; какъ и у нихъ, конецъ побѣга при нутаціи вращается около своей продольной оси, устраняя этимъ возможность скручиванія <sup>25)</sup>.

Такія нутаціонныя движенія особенно рѣзко выражены у усиковъ; они здѣсь, несомнѣнно, въ высшей степени важны, облегчая отысканіе необходимой опоры. Круговая нутація свойственна, однако, и цѣлому ряду другихъ органовъ, напримѣръ, многимъ проросткамъ, столонамъ

<sup>24)</sup> No 11 1885. Bot. Ztg. 45, 664. Wortmann 1887. Bot. Ztg. 45, 49.

<sup>25)</sup> Являются ли автономныя движенія усиковъ идентичными съ движеніями вьющихся растеній, трудно сказать, тѣмъ болѣе, что мы еще не вполне ясно представляемъ себѣ механизмъ послѣднихъ (сравни стр. 773). Нѣкоторые авторы утверждали, что автономныя движенія усиковъ ничѣмъ не связаны съ явленіями геотропизма; на самомъ дѣлѣ, однако, и они мало-по-малу исчезаютъ на клиностаѣ. Сравни Pfeffer, Physiologie 2, 392 и Wortmann 1887; цитировано въ сноскѣ 24.



и т. д., нерѣдко переходя, при сѣуживаніи описываемаго концомъ органа эллипса, въ маятникообразныя нутаціи, особенно ясно выраженный, на примѣръ, у *Allium scorodoprasum*. Точное наблюденіе показываетъ, при этомъ, что при маятникообразной нутаціи колебанія органа совершаются далеко не въ одной и той же плоскости, точно также какъ при круговой нутаціи далеко не всегда описываются одни круги или эллипсы. Поэтому между этими обѣими формами нутаціи и нельзя провести строгой границы.

Тоже нужно сказать и дальѣйшемъ разграниченіи, которое проводилось между періодическими и эфемерными нутаціями. Типическія эфемерныя или однократныя нутаціи встрѣчаются у многихъ органовъ, изогнутыхъ на первыхъ шагахъ своего развитія, и лишь позднѣе выпрямляющихся. Такъ, на примѣръ, еще у зародыша наблюдаются нерѣдко весьма характерныя для даннаго растительнаго вида искривленія сѣмядолей, подсѣмядольнаго колѣна и корешка, получающіяся частью автономнымъ порядкомъ, частью же зависящія отъ недостатка мѣста въ зародышевомъ мѣшкѣ<sup>26)</sup>. Извѣстны также изгибы молодыхъ частей въ почкѣ. Такъ, на примѣръ, тычинки, лепестки цвѣтовъ, зеленые листья и др. органы оказываются нерѣдко загнутыми въ почкѣ внутрь благодаря избыточному разрастанію нижней части органа (гипонастии), выпрямляясь впоследствии въ связи съ усиленнымъ ростомъ уже верхней ихъ стороны (эпинастии). Само образование „почекъ“ и является результатомъ гипонастическаго разрастанія листовыхъ органовъ. Нерѣдко бываетъ, что эпинастическое развертываніе листа совершается не сразу, а періоды быстрого опусканія пластинки чередуются съ періодами ея медленнаго поднятія, такъ что получается рядъ періодическихъ нутацій. Такіе переходы отъ эфемерныхъ къ періодическимъ нутаціямъ намѣчаются и тогда, когда эпинастическій ростъ переходитъ за необходимые въ экономіи растенія предѣлы; примѣромъ можетъ служить развертываніе почекъ конскаго каштана (*Aesculus*), у которыхъ загнутые вначалѣ кверху листики изгибаются затѣмъ книзу, а затѣмъ уже, благодаря вторичному гипонастическому росту, принимаютъ почти горизонтальное положеніе. Такимъ образомъ, окончательная ориентировка въ пространствѣ дорзивентральныхъ органовъ обусловливается, наряду съ діагеотропизмомъ и діафототропизмомъ еще и эпинастией и гипонастией; эти процессы или идутъ въ ногу съ воздѣйствіемъ внѣшнихъ факторовъ, или же рѣзко имъ противодѣйствуютъ. Мы не можемъ, къ сожалѣнію, останавливаться на этихъ воздѣйствіяхъ эпинастии и гипонастии, усложняющихся еще и тѣмъ, что наряду съ автономными, есть еще и индуцированныя настии (на примѣръ, фотонастия).

Своеобразныя нутаціи выполняются листьями папоротниковъ и другихъ растений съ длительно сохраняющимся верхушечнымъ ростомъ (на примѣръ, *Drosophyllum*)<sup>27)</sup>. Такіе органы обыкновенно закручены спи-

<sup>26)</sup> Hannig 1906. Bot. Ztg. 64, 1.

<sup>27)</sup> Сравни Goebel. Organographie, стр. 580, рис. 336.



рально на своей верхушкѣ. У папоротниковъ закручиваніе это гипонастическое и при выпрямленіи его обыкновенно сначала наступаетъ сравнительно слабое эпинастическое искривленіе, предшествующее полному выпрямленію органа. Также совершаются и нутаціи разнообразныхъ проростковъ, сводящіяся къ усиленному разрастанію опредѣленной стороны стебелька, обычно называемой задней; и здѣсь на изгибъ верхушки получается отвѣтъ въ видѣ изгиба въ обратную сторону зоны максимальнаго роста. Визнеръ <sup>28)</sup> говоритъ въ такихъ случаяхъ о „волнообразной“ нутаціи, называя „простыми“ тѣ случаи нутаціи, когда часть стебля ниже загнутаго крючкомъ конца остается совершенно прямой (ленъ, *Linum*).

Наряду съ автономными изгибами въ одной плоскости бываютъ и пространственныя нутаціи, дающія начало скручиваніямъ и завивамъ. Примѣрами могутъ служить, между прочимъ, цвѣтоножки валлиснеріи (*Vallisneria*) и многихъ альпійскихъ фіалокъ (*Cyclamen*), скручивающіяся спирально послѣ оплодотворенія <sup>29)</sup>, завязи *Streptocarpus*, листья *Juncus* овъ, обозначаемыхъ въ садовой практикѣ именемъ *Juncus spiralis*, листья рогаза (*Turpha*) и многихъ другихъ узколистныхъ однодольныхъ, нижняя губа цвѣтка *Himantoglossum*, междуузлія харь (*Chara*) и описанныя уже выше старческія скручиванія усиковъ. Мы ограничимся лишь голымъ указаніемъ на эти примѣры, такъ какъ ни одинъ изъ нихъ не является, повидимому, сколько-нибудь глубоко изученнымъ. Весьма вѣроятно, поэтому, что многія изъ нихъ окажутся позднѣе уже не автономными, а индуцированными, какъ это, на примѣръ, уже и удалось сдѣлать въ отношеніи пониклыхъ цвѣточныхъ почекъ мака (*Papaver*) и концевъ стебля дикаго винограда (*Ampelopsis*); пониканіе это можно было бы считать, по сходству его съ нутаціями проростковъ, автономнымъ, если бы изслѣдованія Фѣхтинга и Шольца <sup>30)</sup> не показали, что въ основѣ этихъ движеній лежитъ положительный геотропизмъ. Новѣйшія изслѣдованія <sup>31)</sup> показали, вмѣстѣ съ тѣмъ, что и у нѣкоторыхъ проростковъ изгибы ихъ не являются чисто автономнаго происхожденія, а воспроизводятся при содѣйствіи геотропическихъ импульсовъ.

Мы видимъ, такимъ образомъ, что фізіологическое изслѣдованіе автономныхъ движеній находится еще въ самомъ зачаткѣ, а съ біологической стороны понятно лишь отчасти. Все это и заставляетъ насъ коснуться ихъ лишь вскользь.

<sup>28)</sup> Wiesner 1878. Sitzungsber. Wien. 77, I.

<sup>29)</sup> Hildebrand 1906. Ber. Bot. Ges. 24, 559.

<sup>30)</sup> Voechting 1882. Bewegungen d. Blüten und Früchte. Bonn. Scholtz 1892. Cohn's Beiträge z. Biol. 5, 373.

<sup>31)</sup> Neubert 1902. Jahrb. wiss. Bot. 38, 119. Sperlich 1912. Jahrb. wiss. Bot. 50, 502.



## ГЛАВА ХЛІ.

### Автономныя локомоторныя движенія.

До сихъ поръ мы разсматривали движенія исключительно лишь неподвижно прикрѣпленныхъ къ мѣсту растений; намъ остается еще разсмотрѣть явленія перемѣны мѣста у свободно передвигающихся растительныхъ организмовъ или ихъ частей.

Съ перваго взгляда можетъ казаться, что мы здѣсь имѣемъ дѣло съ явленіями совсѣмъ иного порядка, но болѣе близкое изученіе покажетъ намъ, что новыми здѣсь являются лишь способъ реагирования, т. е. возможность свободной перемѣны мѣста, а въ связи съ этимъ и тѣ органы, при помощи которыхъ совершается передвиженіе. Весь-же комплексъ импульсовъ и условій, при которыхъ оно происходитъ, остается въ сущности тѣмъ-же, что и при разсмотрѣнныхъ нами выше явленіяхъ роста и движенія. Вышними факторами, вліяющими на направление движенія, являются тѣ-же самыя раздраженія, съ которыми мы встрѣчались у высшихъ растений. Поэтому, быть можетъ, слѣдовало бы разсматривать явленія передвиженія одновременно съ движеніями изгиба. Но разъ мы проводимъ разграниченіе между этими двумя типами явленій, необходимо обратить вниманіе на рядъ аналогій, наблюдающихся между ними; съ такими аналогіями намъ нерѣдко придется встрѣчаться и дальше.

Въ связи съ только что изученными нами автономными движеніями изгиба, разсмотримъ автономныя локомоторныя движенія; въ слѣдующей-же главѣ перейдемъ къ движеніямъ индуцированнымъ.

Съ автономными передвиженіями протоплазмы въ клѣткахъ мы встрѣчаемся почти у всѣхъ растений; ихъ размахъ является здѣсь, само собой разумѣется, ограниченнымъ твердой клѣточной оболочкой. Для многихъ-же нисшихъ организмовъ передвиженія являются по существу неограниченными въ тѣхъ случаяхъ, когда эти организмы обладаютъ способностью ползать по твердому субстрату или плавать въ водѣ. Начнемъ съ послѣдняго случая. Плавательныя движенія наблюдаются въ теченіе всей жизни у многихъ флагеллатъ, т. е. у самыхъ низшихъ организмовъ, которыхъ можно отнести съ одинаковымъ правомъ къ растеніямъ и животнымъ. У водорослей, грибовъ и бактерій отдѣльныя клѣтки обладаютъ хотя-бы временной способностью къ плаванію. Это такъ называемыя зооспоры или бродяжки, которыя обезпечиваютъ вегетативное размноженіе и распространеніе въ пространствѣ этихъ организмовъ. Кромѣ того и половыя клѣтки нерѣдко являются подвижными, у нисшихъ формъ какъ мужскія, такъ и женскія, у вышедифференцированныхъ только мужскія. Подвижность сперматозоидовъ присуща не только мхамъ и папоротникамъ, но болѣе или менѣе выражена даже у голосѣмянныхъ. Всѣ эти подвижныя формы, окружены-ли



онѣ оболочкой (бактеріи, флагеллаты), или нѣтъ (зооспоры, сперматозоиды), снабжены особыми нитевидными придатками (жгутиками или рѣсничками), функционирующими въ качествѣ органовъ движенія. Они являются выростами кожистаго слоя протоплазмы и сохраняютъ ея природу; для функционированія имъ необходимо соприкасаться съ водой, иначе говоря, выступить черезъ поры оболочки наружу. Въ процессѣ плаванія обыкновенно не играютъ роли измѣненія формы самой клѣтки.

Какъ типъ такого организма, плавающего при помощи рѣсничекъ, разсмотримъ сначала зооспоры водорослей <sup>1)</sup>. Онѣ представляютъ собой голыя образованія, возникшія въ одной материнской клѣткѣ по большей части по нѣсколько сразу. Онѣ обладаютъ всѣми существенными составными частями растительной клѣтки, т. е. протоплазмой и ядромъ, а также и хлоропластами. Онѣ обыкновенно вытянуты въ длину, овальны или грушевидны, съ ясно выраженной полярностью, но не всегда правильно построены въ радіальномъ къ длинной оси направленіи. Полюсъ, обращенный впередъ при движеніи, обыкновенно не содержитъ хлорофилла и снабженъ большею частью на концѣ, а нерѣдко и сбоку, двумя, четырьмя, иногда и большимъ числомъ жгутиковъ. Задній конецъ обыкновенно болѣе закругленъ чѣмъ передній и окрашенъ хлоропластами. Благодаря всему этому движеніе не является простымъ, такъ какъ оно состоитъ не только въ поступательномъ движеніи въ направленіи длинной оси, но одновременно происходитъ и вращеніе вокругъ этой оси. Такъ, по крайней мѣрѣ, бываетъ въ извѣстныхъ случаяхъ, въ другихъ движеніе еще сложнѣе. Такъ, на примѣръ, поступательное движеніе можетъ идти не по прямой линіи, а по растянутой винтообразной и тогда обороту вокругъ оси соотвѣтствуетъ оборотъ этой спирали; ось зооспоры оказывается параллельной оси движенія. Наконецъ, есть еще третій видъ движенія, когда передній конецъ зооспоры подвигается по винтообразной, а задній по прямой линіи.

Не встрѣчая вышнихъ препятствій чисто механическихъ или въ видѣ раздраженій, зооспора передвигается въ томъ направленіи, которое было принято ею раньше, пробѣгая по большей части совершенно прямолинейный путь; однако, нѣкоторыя зооспоры двигаются, повидимому, всегда по кривой или передвигаются уже совершенно неправильными зигзагами. Встрѣтивъ механическое препятствіе, зооспора или продолжаетъ на мѣстѣ свое вращательное движеніе или, какъ часто случается, производитъ рѣзкое движеніе назадъ или-же начинаетъ двигаться въ обратную сторону, рѣзко измѣнивъ направленіе оси движенія. Въ этомъ случаѣ обращеннымъ впередъ оказывается уже задній конецъ; но черезъ короткій промежутокъ времени зооспора опять подвигается впередъ. Кромѣ случая обратнаго движенія направленіе вращательнаго движенія мѣняется лишь у отдѣльныхъ плавающихъ растений, у большинства-же оно остается постояннымъ, и его направленіе является характернымъ для даннаго вида.

<sup>1)</sup> Nägeli, 1860. Beitr. z. wiss. Bot. Heft 2, стр. 96. Leipzig.



Всѣ эти явленія можно хорошо наблюдать у зооспоръ только при замедленномъ ихъ движеніи; проще всего это достигается замѣной водной среды растворомъ гумми-арабика. Абсолютная быстрота движенія зооспоръ, зависящая въ сильной мѣрѣ отъ ряда внѣшнихъ условій, не очень велика; она кажется только часто весьма значительной подъ микроскопомъ, потому что путь намъ представляется увеличеннымъ. Быстрѣ всего двигаются зооспоры *Fuligo varians* <sup>2)</sup>, проходящія почти миллиметръ въ секунду; быстрота передвиженія зооспоры *Ulva* (0,15 mm. въ секунду) <sup>3)</sup> считается уже весьма значительной; гораздо медленнѣе передвигаются напр. сперматозоиды папоротника (0,015—0,030 mm. въ секунду) <sup>4)</sup>.

Эти сѣменные нити папоротниковъ (мы рассмотримъ ихъ подробнѣе въ слѣдующей главѣ), отличаются отъ зооспоръ водорослей лишь своей формой, а не движеніемъ. Они извиты въ видѣ пробочника; два или четыре изгиба къ заднему концу у нихъ крупнѣе и въ то-же время толще. Жгутики расположены на переднихъ, болѣе узкихъ изгибахъ. Здѣсь также не наблюдается измѣненій формы при движеніи.

Легко доказать, что именно жгутики и обуславливаютъ движеніе. Если, напримѣръ, зооспору раздѣлить на двѣ части, то двигается только часть, снабженная жгутиками. Если чисто механически удалить жгутики, то всякое движеніе прекращается, и зооспора опускается на дно; и, наоборотъ, можно иногда наблюдать, что оторванный жгутикъ продолжаетъ нѣкоторое время двигаться.

Механическія явленія, разыгрывающіяся въ жгутикѣ и приводящія къ движенію зооспоры, не могутъ быть изучены во всѣхъ подробностяхъ подъ микроскопомъ. О движеніи жгутика можно заключить потому, что онъ становится болѣе или менѣе невидимымъ. Бючли <sup>5)</sup> высказалъ предположеніе, что жгутикъ функционируетъ на подобіе парходнаго винта, такъ что зооспора, у которой онъ прикрѣпленъ на переднемъ концѣ, какъ-бы вбуравливается въ воду. Нужно, однако, имѣть въ виду, что парходный винтъ не можетъ измѣнять своей формы и приводится въ движеніе вращеніемъ оси, у жгутика-же нѣтъ такой вращающейся оси и поэтому при вращеніи ему приходилось-бы постоянно возстановлять свою винтообразную форму. Въ покоящемся состояніи жгутикъ можетъ быть болѣе или менѣе вытянутъ; при переходѣ въ дѣятельное состояніе образуется винтъ благодаря тому, что жгутикъ сокращается винтообразно. При движеніи жгутика волна сокращенія постоянно должна оббѣгать вокругъ его оси.

Примѣненіе освѣщенія при темномъ полѣ зрѣнія (пара-

<sup>2)</sup> Hofmeister, 1867. Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig.

<sup>3)</sup> Strasburger, 1878. Wirkung der Lichten und der Wärme auf Schwärm-sporen. Jena.

<sup>4)</sup> Pfeffer, 1884. Unters. Tübingen, 1, 363.

<sup>5)</sup> Bütschli, 1883. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches: Protozoa. Heidelberg.



болоидный конденсоръ) показало <sup>6)</sup>, что движеніе жгутика во всякомъ случаѣ происходитъ не такъ. Правда, и при этомъ способѣ наблюденія лишь рѣдко можно различить самый жгутикъ; но, какъ при быстромъ вращеніи проволоки мы видимъ сплошную поверхность, которую она описываетъ, или пространство, которое она разсѣкаетъ, такъ, наблюдая функционирующій жгутикъ въ темномъ полѣ, мы вмѣсто него видимъ свѣтящееся пространство. И это „свѣтящееся пространство“ не имѣетъ формы тѣла вращенія, какъ должно было быть въ томъ случаѣ, если-бы жгутикъ вращался какъ винтъ. У различныхъ формъ наблюдаются совершенно различныя свѣтящіяся фигуры, которыя показываютъ, что жгутики функционируютъ скорѣе какъ „весла“, а не какъ винтъ; они производятъ сокращенія, начинающіяся у основанія жгутика и передвигающіяся къ его верхушкѣ. Въ извѣстный моментъ жгутикъ представляетъ собой волнообразную линію, лежащую почти пѣликомъ въ одной изогнутой поверхности. На рис. 176 а изображены свѣтящіяся фигуры, соответствующія 4 жгутикамъ зооспоры *Ulothrix*, види-

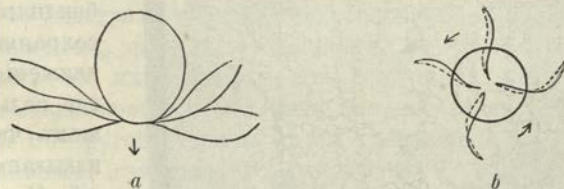


Рис. 176. Зооспоры *Ulothrix*. а—сбоку, б—сверху. Отмѣнены свѣтящіяся пространства, описываемыя жгутиками. По Улеля.

мая сбоку; на рис. 176 б тѣ-же фигуры, видимыя сверху. Въ послѣднемъ случаѣ видно, что онѣ почти линейной формы и вмѣстѣ съ тѣмъ изогнуты. При помощи этого изгиба и происходитъ вращеніе зооспоры вокругъ длинной оси. У бактерій жгутики функционируютъ на заднемъ концѣ клѣтки, у нѣкоторыхъ водорослей и флагеллатъ они расположены сбоку вблизи передняго конца клѣтки. Нерѣдко работаетъ сразу нѣсколько жгутиковъ, различныхъ по своему функционированію и формѣ.

У низшихъ организмовъ кромѣ плавательныхъ движеній наблюдаются также ползательныя, обусловленныя, во всякомъ случаѣ до извѣстной степени, прилипаніемъ организма къ субстрату. Нѣкоторыя ползательныя движенія происходятъ, повидимому, съ помощью выдѣленія слизи: десмидіевыя <sup>7)</sup>, осцилляріи <sup>8)</sup>. Движеніе діатомей (*Diatomeae*) <sup>9)</sup>, какъ думаютъ, производится экстра-

<sup>6)</sup> Uehla, 1911. Bot. Centralbl., 31, 643.

<sup>7)</sup> Stahl, 1880. Bot. Ztg., 38, 393. Aderhold, 1888. Jen. Zeitschr. f. Naturv., 22, 310.

<sup>8)</sup> Correns, 1897. Ber. Bot. Ges. 15, 139.

<sup>9)</sup> O. Müller. 1897. Ber. Bot. Ges., 15, 70; ibidem 26a 676; 1908 ibidem 27, 27. Lauterborn, 1896. Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig. Schütt 1899. Jahrb. wiss. Bot., 33, 594. Palmer, 1910. Bot. Cbl., 117, 222.



целлюлярной протоплазмой. Мы не будем останавливаться дольше на этих движенияхъ, такъ какъ физиологически они еще не вполне изучены. Намъ остается еще разсмотрѣть передвиженіе голыхъ протоплазматическихъ массъ, ползающихъ по субстрату, измѣняя свою форму. Этотъ видъ движенія извѣстенъ подъ названіемъ „амёбиднаго“ потому, что онъ былъ сначала подробно изученъ на амёбахъ; въ растительномъ



Рис. 177. Плазмодій *Fuligo varians*, расплзающийся по куску фильтровальной бумаги. Фотографическій снимокъ. Нѣсколько уменьшено.

царствѣ оно наблюдается почти исключительно у слизистыхъ грибовъ (*Mucormycetes*). Зооспоры, выходящія изъ споры, передвигаются вначалѣ съ помощью жгутика; позже онѣ начинаютъ передвигаться путемъ амёбиднаго движенія, сохраняя этотъ видъ движенія и тогда, когда сольются въ большомъ числѣ въ такъ называемый плазмодій. Наконецъ, съ наступленіемъ плодоношенія движенія прекращаются. Благодаря своей весьма значительной величинѣ плазмодіи являются исключительно удобнымъ объектомъ для изученія процессовъ движенія, наблюдаемыхъ и безъ сложныхъ оптическихъ инструментовъ. Такіе плазмодіи, въ особенности изъ группы *Physagaee*, встрѣчаются на гниющей листьѣ, на старомъ корьѣ въ видѣ богато развѣтвленныхъ, сѣтевидно переплетающихся нитей различной толщины (рис. 177); тончайшіе анастомозы сѣти можно увидѣть только подъ микроскопомъ. Де Бари <sup>10)</sup> такъ описываетъ внѣшній видъ ихъ и движенія:

„Въ одномъ мѣстѣ, на „передней сторонѣ“ плазмодія главныя вѣтви особенно богато развѣтвлены, на концахъ вѣтвей наблюдаются вздутія, онѣ разстилаются по субстрату вѣерообразно и связаны особенно бога-

<sup>10)</sup> De Bary. 1864. Die Mycetozoen. 2 Aufl., стр. 37 Leipzig.



тymi анастомозами. Отдѣльныя вѣтви и анастомозы многопетливой сѣти, образующей переднюю сторону, собраны или толстыми тяжами цилиндрической, или полуцилиндрической формы съ булавовидно вздутыми, нерѣдко лопастными концами; или они плоско растянуты, такъ что передній конецъ представляетъ тонкую продыравленную, какъ сито, пластинку съ выемчатымъ, большею частью, нѣсколько вздутымъ краемъ; болѣе толстыя вѣтви пронизываютъ его какъ вздувшіяся вены, напоминая сосуды брыжжейки.—„Плазмодіи жидкой консистенціи, ихъ легко можно размазать пальцемъ въ слизистую кашицу, но въ то-же время они настолько плотны, что при разрѣзываніи острымъ ножомъ получается гладкая поверхность разрѣза. Они большею частью плотно прилегаютъ къ естественному субстрату, подъ водою-же отъ нихъ можно отдѣлить въ неповрежденномъ видѣ довольно крупныя куски въ формѣ пластичныхъ, гибкихъ, но ни въ какомъ случаѣ не капельно-жидкихъ тѣлъ“.

— „Уже простымъ глазомъ видно, что плазмодій постоянно измѣняетъ свою форму, выпуская новыя развѣтвленія, и втягивая постоянно другія; при этомъ весь плазмодій ползетъ и передвигается впередъ“. Но гораздо отчетливѣе это выступаетъ подъ микроскопомъ.—„Главныя вѣтви постоянно измѣняются, онѣ то утолщаются, то становятся тоньше, то здѣсь, то тамъ на ихъ поверхности появляется сначала небольшое возвышеніе, вытягивающееся медленно или внезапно въ новую вѣтвь; въ то же время съ другой стороны вѣтви уменьшаются и постепенно сливаются съ главнымъ стволомъ. Въ одномъ мѣстѣ видно, какъ двѣ вѣтви растутъ по направленію другъ къ другу; ихъ концы соприкасаются и въ ближайшій моментъ сливаются въ анастомозъ. Въ другомъ мѣстѣ на анастомозѣ появляется гдѣ нибудь перетяжка, превращающая его въ тонкій нитевидный соединительный мостикъ; онъ разрывается, анастомозъ раздѣляется на двѣ вѣтви, медленно сливающіяся съ главнымъ стволомъ. Гораздо оживленнѣе, чѣмъ въ большихъ вѣтвяхъ, эти движенія выступаютъ въ микроскопическихъ вѣточкахъ; онѣ въ постоянномъ движеніи, то вытягиваются, то опять втягиваются, ихъ можно сравнить съ тонкими щупальцами; видно, какъ онѣ постоянно мѣняютъ форму, даютъ развѣтвленія и втягиваютъ ихъ обратно, образуютъ анастомозы и вновь раздѣляются, иногда же вырастаютъ до большихъ размѣровъ и получаютъ отличительныя свойства крупныхъ вѣтвей.—Непрерывная смѣна движеній наблюдается во всѣхъ частяхъ плазмодія, но легко замѣтить, что на переднемъ концѣ движенія оживленнѣе, чѣмъ на противоположной сторонѣ, и, въ то время какъ здѣсь преимущественно выпускаются новыя вѣтви, тамъ больше втягиваются старыя. Такимъ образомъ плазмодій ползетъ по субстрату“. Направленіе движенія нерѣдко мѣняется.

Наряду съ измѣненіемъ вѣшной формы всего плазмодія и связанной съ нимъ перемѣной мѣста, внутри него замѣтно также оживленное движеніе. Плазмодій состоитъ изъ безцвѣтной, прозрачной, какъ вода, основной субстанціи протоплазмы, въ которой включены многочисленные зернышки то углекислой извести, то пигментовъ. Струйчатое



движеніе протоплазмы дѣлается легко замѣтнымъ благодаря этимъ зернышкамъ, пассивно увлекаемымъ теченіемъ. Такъ, въ каждой вѣтви сначала замѣчается оживленное теченіе въ центрѣ; периферическая плазма остается неподвижной какъ во внѣшнемъ своемъ слое, состоящемъ изъ гіалиновой плазмы, такъ, обыкновенно, и нѣсколько дальше конутри, гдѣ уже есть зернышки. Движеніе происходитъ какъ будто бы въ каналѣ, идя нѣкоторое время въ одномъ направленіи, а затѣмъ въ противоположномъ. Движеніе впередъ продолжается, по большей части, дольше, чѣмъ движеніе назадъ; періоды отъ начала одного поступательнаго движенія до начала другого оказываются постоянными для каждой опредѣленной стадіи развитія плазмодія<sup>11)</sup>. Въ пленчатыхъ лопастныхъ развѣтвленіяхъ замѣчаются, по большей части, многочисленные токи, нерѣдко идущіе рядомъ въ противоположныхъ направленіяхъ; здѣсь часто видно, какъ начинается движеніе въ томъ мѣстѣ, гдѣ раньше тока не было; отсюда можно заключить, что предобразованныхъ каналовъ, по которымъ идетъ теченіе, не существуетъ. Еще отчетливѣе видно это, если наблюдать, какъ теченіе распространяется вбокъ, и казавшаяся до тѣхъ поръ твердой стѣнка канала становится жидкой и начинаетъ двигаться. Въ оживленно выдвигающіеся концы развѣтлений постоянно вливается сильный токъ зернышекъ, такъ что часто кажется, что этотъ токъ и обуславливаетъ поступательное движеніе конца вѣтви. Меньшіе выступы, однако, очень часто состоятъ изъ одной гіалиновой плазмы безъ всякихъ зернышекъ, такъ что связь между внутреннимъ передвиженіемъ зернышекъ и измѣненіемъ внѣшней формы сомнительна. Въ простѣйшей формѣ мы встрѣчаемъ амебoidное движеніе у нѣкоторыхъ амебъ<sup>12)</sup>. *Pelomyxa repardi* или *Amoeba blattae*, на примѣръ, состоятъ изъ плоскаго, удлиненаго комочка протоплазмы, ползущаго впередъ по субстрату безъ большихъ измѣненій формы. Внутри видно, какъ по оси ея идетъ единственный токъ зернышекъ, рассыпающійся на подобіе фонтана на обращенномъ впередъ концѣ амебы. Съ задняго конца токи собираются въ одинъ осевой токъ. Опоясывающая амебу зона, остающаяся въ покоѣ, отдѣляетъ передніе, рассыпающіеся по сторонамъ, токи отъ заднихъ, собирательныхъ. Иногда, впрочемъ, обратные краевые токи доходятъ прямо до задняго конца и, загибаясь, вливаются здѣсь въ идущій впередъ центральный токъ (рис. 178). Это теченіе носить названіе „фонтановиднаго“.

Въ противоположность ему у другихъ амебъ наблюдается совсѣмъ иной способъ передвиженія, изученный подробно Дженнингсомъ<sup>13)</sup>. Рис. 179 А представляетъ такую амебу сбоку; на рисункѣ видно, что къ субстрату прилегаетъ только тонкій передній конецъ отъ *x* до *a*, а задній округлый, возвышающійся надъ субстратомъ, оказывается на

<sup>11)</sup> Vouk 1900. Sitzungsber. Wien. Akad., 119, 1; 1912 Denkschr. Wien. Akad., 88, 653.

<sup>12)</sup> Rhumbler 1903. Z. f. wiss. Zool., 83, 1.

<sup>13)</sup> Jennings 1904. Public. No. 16, Carnegie-Institut of Wash.; сравни Biol. Cbl., 1903.



вѣсу. Все тѣло амобы пронизывается токами въ направленіи стрѣлокъ. Общее направленіе тока является поступательнымъ безъ признаковъ какого-либо обратнаго тока. Если постороннее тѣло пристанетъ къ поверхности амобы, то видно, какъ оно поднимается на заднемъ концѣ и подвигается впередъ на поверхности амобы. Достигнувъ точки *a*, оно остается лежащимъ на субстратѣ, а протоплазма переливается черезъ него, и лишь тогда, когда задній конецъ амобы поравняется съ нимъ, оно вновь захватывается токомъ и увлекается впередъ. На рис. 179 В изображено это движеніе въ схематическомъ видѣ; видно, что тѣло *k* отъ стадія 3 до стадія 5 не двигается съ мѣста.

Подробное описаніе амебиднаго движенія выясняетъ намъ явленія движенія протоплазмы, окруженной клѣточной оболочкой у высшихъ растений<sup>2)</sup>. Мы можемъ прямо сравнить ее съ миксомицетомъ, заключеннымъ въ клѣткѣ. Къ клѣточной стѣнкѣ всегда прилегаютъ большей или меньшей толщины слой протоплазмы, остающійся въ покоѣ. Къ нему

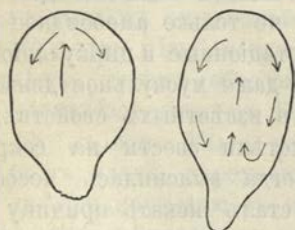


Рис. 178. *Amoeba blattae*. Токи плазмы по Румблеру<sup>12)</sup>.

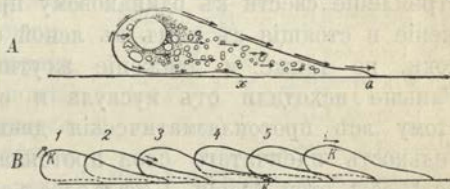


Рис. 179. Амёба, по Дженнингсу<sup>13)</sup>, сбоку. А — прикрѣпленіе ея къ субстрату, В — схема движенія впередъ.

примыкаетъ движущаяся протоплазма, занимающая пространство между вакуолей и периферической плазмой; отъ нея отходятъ тяжи, похожіе на анастомозы и щупальцы плазмодія, пронизывающіе сѣтью клѣточный сокъ; постоянное измѣненіе ихъ формы и положенія указываетъ на движеніе, остающееся тѣсно ограниченнымъ благодаря ограниченному пространству клѣтки. Но какъ у плазмодія, такъ и здѣсь мы видимъ, что зернышки въ отдѣльныхъ нитяхъ протоплазмы и въ пристѣнномъ слоѣ протоплазмы передвигаются по теченію. Направленіе этихъ токовъ мѣняется, какъ и тамъ, отъ времени до времени, и даже на сосѣднихъ участкахъ одного и того же тяжа движеніе нерѣдко происходитъ въ двухъ противоположныхъ направленіяхъ, иначе оно бы привело къ одностороннему скопленію зернышекъ.

Наряду съ этимъ сравнительно неправильнымъ движеніемъ протоплазмы, извѣстнымъ подъ именемъ циркуляціи, различаютъ еще другую форму — ротацию. При ней пристѣнная протоплазма — опять за исключеніемъ периферическаго слоя различной толщины — струится въ направленіи, остающемся постояннымъ, по замкнутому пути, вытянутому, обыкновенно, соотвѣтственно длинной оси клѣтки; нерѣдко, особенно у очень длинныхъ клѣтокъ, хорошо замѣтны его завороты. Скорость теченія протоплазмы больше всего непосредственно около вакуоли,



которая пассивно вовлекается во вращательное движение по тому же направлению. Это показывает, что ту роль, которую играет субстрат у амёб, играет здѣсь уже не клѣточный сокъ, а периферическія массы плазмы; если бы вакуоли функционировала въ качествѣ „опоры“ для движенья, въ ней наблюдалось бы теченіе, противоположное теченію протоплазмы.

Часто и при ротации, и при циркуляціи вовлекаются въ движение и пассивно переносятся не только неживыя включенія протоплазмы, но также и органы клѣтки, ядро и зерна хлорофилла; движенья эти нерѣдко имѣютъ большое значеніе въ жизни растенія. Особенно сильныя перемѣщенія всего плазматического тѣла внутри клѣточной оболочки наблюдаются при движеньи плазмы сплошнымъ потокомъ, которое наблюдается при мѣстномъ обдѣлнн водой подъ дѣйствіемъ осмоса или транспираціи у нѣкоторыхъ грибовъ<sup>14)</sup>.

При широкомъ распространеніи описанныхъ формъ движенья и ихъ очевидной важности въ жизни растенія съ давнихъ поръ не было недостатка въ попыткахъ объяснить ихъ причины. По большей части господствовало стремленіе свести къ одинаковому принципу не только амёбидное движенье и стоящія съ нимъ въ ясной связи ротаціонныя и циркуляціонныя токи, но также и движенье жгутиковъ, и даже мускульное движенье. Раньше исходили отъ мускула и его всѣмъ извѣстнымъ свойствамъ; поэтому всѣ протоплазматическія движенья хотѣли свести на сократительность пленчатого слоя протоплазмы. Когда выяснилась несостоятельность этой теоріи, Гофмейстеръ<sup>2)</sup> сталъ искать причину движенья плазмы въ измѣненіяхъ притяженія воды мельчайшими частицами плазмы, Энгельманъ<sup>15)</sup>—въ измѣненіи формы ихъ. Всѣ эти теоріи приписываютъ протоплазмѣ гипотетическое свойство, принимаемое какъ данное, приложимое, впрочемъ, только къ живой протоплазмѣ, но не присущее мертвому субстрату; такимъ образомъ, загадка просто переносится въ область невидимаго. Новѣйшія объясненія<sup>16)</sup>, которыя даютъ Бертольдъ, Бючли, Квинке и Румблеръ<sup>17)</sup>, заслуживаютъ большаго вниманія, такъ какъ изслѣдователи эти дѣлаютъ попытку свести движенья плазмы къ чисто физическимъ причинамъ.

Общимъ исходнымъ допущеніемъ для этихъ теорій является основное положеніе, что протоплазма есть жидкость съ нормальной формой въ видѣ шара. Отклоненія отъ шарообразной формы, а также и движенья объясняются приэтомъ измѣненіями поверхностнаго натяженія<sup>18)</sup>. Дѣйствительно, часто видно, что послѣ раненій и другихъ

<sup>14)</sup> Ch. Ternetz 1900. Jahrb. wiss. Bot., 35, 273. Arthur 1897. Annals of Bot., II, 491. Schröter 1905. Flora, 95, 1. Andrews 1912. Bull. Torrey Club. 39, 455.

<sup>15)</sup> Engelmann 1879. Hermanns Handb. d. Physiologie, I, Leipzig.

<sup>16)</sup> Сравни Jensen 1902. Ergebnisse d. Physiologie, I, Wiesbaden.

<sup>17)</sup> Berthold 1886. Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig. Bütschli, 1892. Untersuchungen über die mikroskopischen Schäume. Leipzig. Quincke, 1888. Annalen der Physik. (N. F.), 35. Rumbler 1905. Цитировано въ сноскѣ 12.

<sup>18)</sup> Сравни Ewart 1903. On the physics and physiology of protoplasm. streaming. Oxford.



поврежденій протоплазма собирается въ шаръ; нѣтъ сомнѣнiя, что извѣстная часть ея является жидкой. Несомнѣнно, что въ поверхностномъ натяженiи выдвинуть принципъ огромной важности, но нельзя думать, что этой теорiей можно окончательно покончить со всѣми вопросами движенiя плазмы. Въмѣстѣ съ тѣмъ указанные авторы далеко не проявляютъ единства въ объясненiи подробностей процесса.

Чтобы дать хоть приблизительное понятiе о такихъ физическихъ теорiяхъ движенiя плазмы <sup>19)</sup>, мы рассмотримъ ближе, какъ примѣръ, амебoidное движенiе, оставляя совершенно въ сторонѣ движенiе жгутиковъ и токи внутри клѣтки, представляющiе большiя трудности. При этомъ мы будемъ исходить отъ амевъ съ типичнымъ фонтановиднымъ движенiемъ. Бючли <sup>17)</sup> сравнилъ его съ эмульсионнымъ движенiемъ, особенно въ томъ видѣ, какъ онъ

наблюдалъ его на масляныхъ капелькахъ, соприкасавшихся съ одной стороны съ мыльнымъ растворомъ или на своихъ пѣнистыхъ капляхъ омыляемаго масла. Масляно-мыльную пѣну можно приготовить, напримѣръ, такимъ образомъ: растереть густое оливковое масло съ  $K_2CO_3$  и помѣстить его въ воду. Мыло, растворившееся сначала въ маслѣ, переходитъ вскорѣ въ воду, диффундирующую въ масло, и воднистый мыльный растворъ распредѣляется въ формѣ мельчайшихъ вакуолей въ основной массѣ масла. Въ томъ случаѣ, когда въ такой пѣнистой каплѣ лопаются нѣсколько боковыхъ ячеекъ, масло въ этомъ мѣстѣ покрывается мыльнымъ слоемъ, и создаются тѣ-же условiя, какъ и при одностороннемъ соприкосновенiи съ растворомъ мыла лежащей въ водѣ масляной капельки. (Рис. 180). Вся капля начинаетъ въ этомъ случаѣ цѣликомъ передвигаться впередъ, внутри ея наблюдаются токи, поразительно напоминающiе токи въ амевѣ (Рис. 178).

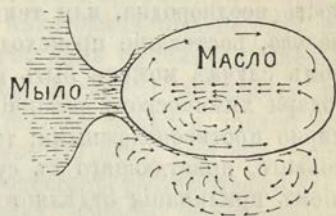


Рис. 180. Капля масла, соприкасающаяся съ растворомъ мыла. Стрѣлками обозначены токи. По Бючли <sup>17)</sup>.

Мы не станемъ здѣсь подробно останавливаться на объясненiи, даваемомъ Бючли этому явленiю; замѣтимъ только, что здѣсь данъ толчокъ къ нарушенiю существовавшего до тѣхъ поръ равновѣсiя поверхностнаго натяженiя (вслѣдствiе уменьшенiя поверхностнаго натяженiя въ мѣстѣ соприкосновенiя съ мыломъ). Въ объясненiи Бючли важно то обстоятельство, что самый сильный токъ идетъ въ непосредственной близости къ поверхности масляной капли (обозначенъ большими стрѣлками на рисункѣ) и приводитъ окружающую воду въ движенiе, совершающееся по тому-же направленiю. Послѣдующiя наблюденiя надъ амевой привели Бючли къ заключенiю, что у нея нѣтъ соответствующаго тока въ окружающей водѣ или онъ идетъ въ противоположномъ

<sup>19)</sup> Сравни сводку Бидерманна (Biedermann 1909. Ergebnisse d. Phys., 8, 26.



направленіи. Онъ самъ выводитъ отсюда заключеніе, что его теорія можетъ быть несовѣмъ правильна. Для другого типа амебъ, гдѣ совѣмъ нѣтъ краевого тока, его объясненіе, конечно, совѣмъ не подходитъ. Быть можетъ, къ нимъ приложимо воззрѣніе, развитое Бертольдомъ. Онъ сравниваетъ амебу съ каплей жидкости, растекающейся по другой, съ нимъ не смѣшивающейся, жидкости или по поверхности твердаго тѣла. Если мы обратимъ особенное вниманіе на послѣдній случай и положимъ каплю жидкости на стеклянную пластинку, то величина растеканія будетъ зависѣть, прежде всего, отъ силъ поверхностнаго натяженія, существующихъ между стекломъ и жидкостью, стекломъ и воздухомъ, жидкостью и воздухомъ; величина его измѣняется прежде всего въ зависимости отъ химическаго состава жидкости, а затѣмъ и отъ температуры. Однородная жидкость растекается въ формѣ чечевицы, т. е. равномерно во всѣ стороны; если стекло несовѣмъ чисто, или жидкость неоднородна, или температура ея въ различныхъ мѣстахъ неодинакова, растеканіе происходитъ неодинаково во всѣ стороны и въ частномъ случаѣ можетъ быть вполне одностороннимъ. У амебъ, благодаря химическому различію, передній и задній концы становятся полярно противоположными; только передній конецъ разстиляется въ видѣ тонкаго, пристающаго къ субстрату, слоя, задній конецъ съ уменьшеніемъ прилипанія отдѣляется отъ субстрата и стремится округлиться подъ вліяніемъ поверхностнаго натяженія. Процессъ разстиланія передняго конца происходитъ по Бертольду „съ затратой извѣстной силы“, передній конецъ „вытягивается самъ по себѣ, а не пассивно разливается“, и вся необходимая для движенія масса вещества можетъ быть доставлена только изъ сравнительно далеко расположенныхъ частей тѣла. „Такимъ образомъ, какъ слѣдствіе насыщающаго импульса, возникаетъ центральный токъ, направленный впередъ. Достигнувъ передняго конца, онъ распыляется въ видѣ фонтана въ связи съ тѣмъ, что движеніе въ ширь идетъ всего интенсивнѣе по оси тѣла, и лишь сравнительно медленнѣе по краямъ“. Сверхъ того движущей силой является еще давленіе сзади, обусловливаемое стремленіемъ задняго конца принять округлую форму. На значеніе такого центростремительнаго давленія задняго конца амебы указалъ Румблеръ<sup>12)</sup>. Онъ сводитъ это давленіе на „желатинированіе“ поверхности плазмы, т. е. на ея переходъ изъ жидкаго состоянія въ твердое (въ состояніе геля), и говоритъ о давленіи желатинированія, которое гонитъ впередъ жидкій передній конецъ амебы. Эта гипотеза представляетъ, во всякомъ случаѣ, большой интересъ, выставляя предположеніе, что поверхность плазмы не можетъ имѣть характера жидкости. Мы знаемъ изъ опытовъ Пфеффера, что именно у миксомицетовъ неподвижный пленчатый слой представляетъ весьма значительную связность. Главные тяжи плазмодія *Chondrioderma* выдерживали грузъ до 60 миллиграммъ на квадрат. миллиметръ, возвращаясь послѣ снятія груза безъ остающагося растяженія къ первоначальной своей длинѣ. Такъ какъ очевидно, что неподвижный пленчатый слой плазмы собственно долженъ былъ одинъ выдерживать эту тяжесть, его способность сопро-



тивленія была вычислена Пфефферомъ въ 300 мгр. на кв. мм. Если вспомнить, что для разрыва проволоки такого-же поперечнаго сѣченія нужно около 2 килограммъ, то ясно, что протоплазма миксомицета очень мягкое тѣло. Но обнаруживаемая ею связность показываетъ, тѣмъ не менѣе, что мы ее не можемъ считать настоящей жидкостью. Связность периферическихъ частей доказывается также наблюдениемъ Пфеффера<sup>20)</sup>, по которому вакуоли, протекая черезъ узкіе каналы плазмодія, могутъ быть деформированы.

Разъ доказано, что консистенція протоплазмы на поверхности плазмодія болѣе плотна, то представляется вѣроятнымъ, что то-же самое имѣетъ мѣсто и у амевъ, и что вообще протоплазма можетъ переходить очень легко изъ жидкаго состоянія золь въ твердое состояніе геля; мы у миксомицетовъ можемъ прямо наблюдать эти переходы. Но этимъ еще не доказано существованіе „давленія желатинированія“. Намъ кажется, что это допущеніе примыкаетъ въ нѣкоторыхъ отношеніяхъ къ старымъ представленіямъ о сократимости, какъ причинѣ движенія.

Итакъ, мы видимъ, что движенія плазмы пытаются объяснить не только поверхностнымъ натяженіемъ жидкостей, но также и давленіемъ болѣе плотныхъ краевыхъ слоевъ протоплазмы. Но ясно, что обѣ гипотезы недостаточны для полнаго пониманія процессовъ, развертывающихся и въ тѣлѣ амевы. Мы оставляемъ открытымъ вопросъ, достигнуто-ли правильное въ принципѣ съ физической точки зрѣнія представленіе объ этихъ явленіяхъ, какъ думаетъ Бидерманъ<sup>19)</sup>, а пробѣлы въ немъ обуславливаются только недостаткомъ нашихъ свѣдѣній о химическихъ процессахъ, производящихъ измѣненіе поверхности плазмы, или существенные пробѣлы представляетъ и сама физическая сторона объясненія.

Локомоторныя движенія, какъ и явленія роста, во многихъ случаяхъ зависятъ отъ вѣшняго міра<sup>18)</sup>. Нѣкоторые вѣшніе факторы представляютъ собою необходимыя формальныя условія, безъ которыхъ движеніе ихъ не можетъ имѣть мѣста. Далѣе, тѣ или другіе факторы вліяютъ на направленіе движенія. Сообразно съ этимъ можно раздѣлить передвиженія на автономныя и индуцированныя.

Между формальными условіями движенія на первомъ мѣстѣ стоитъ наличность извѣстнаго количества воды. Само собою разумѣется, что вода во многихъ случаяхъ необходима уже какъ среда, въ которой происходитъ движеніе; кромѣ того протоплазма всегда должна содержать извѣстное количество имбибиционной воды,—это относится какъ къ струйчато-передвигающейся протоплазмѣ, такъ и къ „совершающей колебанія“ протоплазмѣ жгутиковъ. Потеря воды при плазмоллизѣ не прерываетъ, впрочемъ, по крайней мѣрѣ на первыхъ шагахъ, ротаціонныя и циркуляціонныя движенія плазмы, и на такихъ плазмоллизированныхъ клѣткахъ можно съ особенною ясностью увидѣть неподвижность периферическихъ

<sup>20)</sup> Pfeffer. 1890 Abh. Kgl. Ges. Wiss., Leipzig, 16, 183.



массъ протоплазмы. У плазмолизированныхъ бактерій движеніе жгутиковъ также еще продолжается; если-же взять для плазмолиза 5—10% растворъ селитры, то наступаетъ оцѣпеніе, которое, по Фишеру<sup>21)</sup>, зависитъ отъ потери воды; оно исчезаетъ при ея доступѣ. Подобныя состоянія оцѣпенія Фишеръ наблюдалъ при дѣйствіи опредѣленныхъ веществъ, на примѣръ, кислотъ, а также при недостаткѣ питательнаго матеріала; какъ и слѣдовало ожидать, также дѣйствуютъ и наркотики (на примѣръ, эфиръ). Такія-же наблюденія имѣются и для движенія плазмы: его останавливаютъ наркотики, слабыя концентраціи амміака и т. д.

Среди различныхъ веществъ интереснѣе всего, можетъ быть, дѣйствіе кислорода. Во многихъ случаяхъ присутствіе его совершенно необходимо для того, чтобы движенія могли производиться, но это относится только къ аэробамъ. Строгіе анаэробы прекращаютъ свои движенія уже въ присутствіи ничтожныхъ слѣдовъ кислорода, у факультативныхъ-же анаэробовъ движенія измѣняются въ различной степени подъ вліяніемъ лишенія кислорода. При этомъ не замѣчается строгой зависимости между вліяніемъ на ростъ и на движеніе. Нѣкоторые факультативные анаэробы среди бактерій растутъ, по Риттеру<sup>22)</sup>, отлично и безъ кислорода, образуютъ также жгутики, но движеніе послѣднихъ связано съ доступомъ кислорода. Другіе факультативные анаэробы могутъ двигаться, по крайней мѣрѣ въ теченіе нѣкотораго времени, безъ кислорода, и при хорошемъ питаніи подвижность ихъ наблюдается гораздо дольше, чѣмъ при плохомъ. Несомнѣнно, что энергія, необходимая для движенія, добывается при помощи интрамолекулярнаго дыханія и, соотвѣтственно этому, для поддержанія его необходимо присутствіе сахара.

По Челяковскому<sup>23)</sup> въ безкислородномъ пространствѣ могли двигаться: *Pelomyxa* 72 часа, осциллярии (*Oscillarieae*)—24 часа, хара (*Chara*)—18 часовъ, элодея (*Elodea*) 1—4 часа, въ то время какъ, на примѣръ, движеніе плазмы въ волоскахъ тычиночныхъ нитей *Tradescantia* (*Tradescantia*) останавливалось тотчасъ послѣ отнятія кислорода. Опыты Кюне<sup>24)</sup> надъ различными харовыми (*Characeae*) показываютъ, что даже близко родственные организмы проявляютъ большія различія въ этомъ отношеніи. У нѣкоторыхъ изъ нихъ сохранялись движенія плазмы при помощи интрамолекулярнаго дыханія лишь часами, у другихъ же недѣлями<sup>18)</sup>. Нѣкоторые организмы, на примѣръ, изслѣдованные Ивартомъ<sup>25)</sup> пигментныя бактеріи обладаютъ способностью не прочно связывать кислородъ и потреблять этотъ запасъ въ безкислородномъ пространствѣ. Вопросъ, можно-ли сюда отнести *Thiothrix*<sup>26)</sup>,

<sup>21)</sup> A. Fischer 1894. Jahrb. wiss. Bot., 27, 1.

<sup>22)</sup> Ritter 1899. Flora, 86, 329.

<sup>23)</sup> Celakowsky 1898. Bull. de l'Acad. d. sc. de Bohème.

<sup>24)</sup> Kühne 1898. Zeitschr. f. Biol., 36, 425.

<sup>25)</sup> Ewart 1897. Journ. of the Linn. Soc. Botany, 33, 123.

<sup>26)</sup> Wille 1902. Biol. Cbl., 22, 257.



остається открытымъ. Итакъ, зависимость движенія отъ кислорода очень различна, и потому не представляетъ особаго интереса опредѣлять для отдѣльныхъ организмовъ границы парціального давленія кислорода, при которомъ можетъ наступить движеніе. Ясно безъ дальнѣйшихъ доказательствъ, что для каждаго организма долженъ существовать въ этомъ отношеніи минимумъ <sup>27)</sup>, максимумъ и оптимумъ.

Очень рѣзко выступаетъ вліяніе температуры, и какъ разъ по этому вопросу имѣется большое количество изслѣдованій. Особенно точно измѣрена скорость ротаціоннаго тока при различныхъ температурахъ. Въ нижеслѣдующей таблицѣ приводятся по этому вопросу данныя на основаніи изслѣдованій Фельтена надъ листьями валлиснеріи (*Vallisneria*) (по перечету Шефера <sup>28)</sup>; онѣ представляютъ скорость, т. е. путь въ сотыхъ доляхъ миллиметра, проходимый плазмой въ единицу времени (1 секунду):

1°	5°	10°	15°	20°	25°	30°	31°	32°	33°	34°	35°
0,02	0,06	0,12	0,20	0,26	0,32	0,42	0,43	0,40	0,30	0,17	0,11

Отчетливо видно, что скорость возрастаетъ сначала быстро, а затѣмъ медленно вплоть до оптимума при 31°, <sup>29)</sup> и потомъ снова быстро падаетъ; выше 35° наступаетъ опѣненіе. Не всегда минимумъ, какъ здѣсь, лежитъ около 0°; у многихъ сухопутныхъ растений минимумъ лежитъ значительно выше. Встрѣчаются также оптимумы и максимумы различной высоты, послѣдніе, напр., между 40 и 50° и выше <sup>30)</sup>. Здѣсь мы встрѣчаемся съ тѣмъ-же явленіемъ, какъ и при ростѣ, а потому разбирать вопросъ детальнѣе не представляетъ интереса. Соответственные результаты получены также и при изученіи движенія зооспоръ.

До послѣдняго времени думали, что свѣтъ вліяетъ на движеніе лишь косвенно постольку, поскольку въ темнотѣ органы развиваются лишь недостаточно или не развиваются вовсе, и тогда, конечно, отсутствуетъ въ нихъ и движеніе плазмы. Далѣе было извѣстно, что концентрированный солнечный свѣтъ дѣйствуетъ губительно и можетъ остановить движеніе жгутиковъ и теченіе плазмы. Но если зооспоры или клѣтки съ движущейся плазмой, бывшія прежде на разсѣянномъ свѣту, подвергнуть затемнѣнію, то обыкновенно не наступаетъ измѣненія въ движеніи.—Отмѣтимъ чрезвычайно любопытныя наблюденія, сдѣланныя Гозингомъ <sup>31)</sup>: онъ утверждаетъ, что въ присутствіи эфира или хлороформа, а также углекислоты или нелетучихъ органическихъ или неорганическихъ кислотъ и солей теченіе плазмы тотчасъ-же прекращается въ темнотѣ, на свѣту-же оно продолжается даже въ ихъ

<sup>27)</sup> Clark 1888. Ber. Bot. Ges. 6, 277.

<sup>28)</sup> Schaefer 1898. Flora, 85, 135.

<sup>29)</sup> Нарастаніе скорости совершается въ согласіи съ закономъ Ванъ-Гоффа.

Ср. Kanitz 1909. Zeitschr. f. physik. Chemie 70, 198.

<sup>30)</sup> Hauptfleisch, 1892. Jahrb. wiss. Bot., 24, 173.

<sup>31)</sup> Josing 1901. Jahrb. wiss. Bot., 36, 197.



присутствіи. Авторъ этотъ установилъ и другія не менѣ любопытныя воздѣйствія эфира, но ему не удалось доискаться ихъ причинъ.

Остается также малопонятнымъ твердо установленный фактъ, что нерѣдко въ клѣткахъ, гдѣ при цѣлости растенія не наблюдается теченія плазмы, оно начинается при нарушеніи цѣлости организма <sup>32)</sup>. Въ другихъ случаяхъ раненіе только усиливаетъ уже существующее движеніе плазмы. Но также точно доказано и существованіе движенія въ клѣткахъ многихъ совершенно неповрежденныхъ объектовъ <sup>30)</sup>. Де-Фризъ <sup>33)</sup> указалъ, между прочимъ, что такимъ движеніемъ необыкновенно облегчается равномерное распредѣленіе веществъ въ клѣткѣ, значительно болѣе быстрое, чѣмъ при простой диффузи, а слѣдовательно значительно ускоряется и общій переносъ веществъ по растенію. Мы еще будемъ говорить (стр. 937) о тѣхъ выгодахъ, къ которымъ можетъ привести движеніе плазмы, измѣняя положеніе зеренъ хлорофилла. Нельзя, впрочемъ, считать установленнымъ, является-ли возникающее при пораненіи или усиливающееся приэтомъ движеніе плазмы какою-либо цѣлесообразною реакціею. Выгоды передвиженія для свободно передвигающихся организмовъ очевидны сами собой. Движенія помогаютъ имъ, какъ изгибы—неподвижно укрѣпленнымъ на мѣстѣ растеніямъ, избѣгать вредныхъ воздѣйствій и отыскивать благоприятныя условія существованія. Нерѣдко они достигаютъ своей цѣли лучше высшихъ растений, и направленіе движеній обуславливается у нихъ, какъ и у высшихъ, вѣшними факторами (гл. 42). Протопласты съ амебоиднымъ движеніемъ обладаютъ даже способностью воспринимать въ себя твердыя тѣла, облекая ихъ со всѣхъ сторонъ; такимъ образомъ, движеніе служить у нихъ также и для воспріятія пищи.

## ГЛАВА XLII.

### Локомоторныя оріентировочныя движенія.

Знакомясь съ локомоторными оріентировочными движеніями мы сначала будемъ говорить исключительно о свободно живущихъ организмахъ (флагеллаты, бактеріи, миксомицеты, зооспоры, гаметы), а затѣмъ уже перейдемъ къ протоплазмѣ, заключенной въ клѣтку. Оріентировочныя движенія у неподвижно прикрѣпленныхъ растеній обозначаются общимъ названіемъ „тропизмовъ“, локомоторныя-же оріентировочныя движенія извѣстны подъ названіемъ „таксисовъ“ и, смотря по тому, обуславливается-ли ихъ направленіе дѣйствіемъ силы тяжести, свѣтомъ,

<sup>32)</sup> Keller 1890. Über Protoplasmaströmung. Diss. Zürich. Kretschmar, 1903. Jahrb. wiss. Bot., 39, 273.

<sup>33)</sup> De Vries 1885. Bot. Ztg., 43, 1. Bierberg, 1907. Diss. Jena.



химическими воздѣйствіями и проч., говорятъ о гео-, — фото-, — хемотаксисѣ и т. д. Въ настоящее время въ числѣ этихъ различныхъ процессовъ несомнѣнно подробнѣе всего изученъ хемотаксисъ, и потому лучше всего начать съ него.

Мы уже давно познакомились съ частнымъ случаемъ хемотаксиса, а именно съ аэротаксисомъ. Для того, чтобы доказать отдачу кислорода при ассимиляціи углекислоты зелеными растеніями, мы воспользовались направляющимъ импульсомъ, который обнаруживается на подвижныхъ бактеріяхъ малыми количествами кислорода. На многія другія вещества подвижныя бактеріи реагируютъ точно также какъ на кислородъ; въ общемъ, можно сказать, что они изыскиваютъ извѣстную оптимальную концентрацію, избѣгая какъ слишкомъ высокой, такъ и слишкомъ низкой. Такимъ образомъ, эти хемотактические движенія видимо цѣлесообразны, такъ какъ они переносятъ организмъ въ оптимальныя жизненныя условія; впрочемъ, нѣтъ недостатка въ примѣрахъ несомнѣнно, повидимому, нецѣлесообразной реакціи, вызываемой веществами, не встречаемыми организмомъ въ природѣ, къ которымъ онъ, поэтому, и не могъ приспособиться. Такъ, напримѣръ, Ротертъ <sup>1)</sup> наблюдалъ двухъ бактерій, паразитально привлекавшихся эфиромъ, который могъ быть имъ только вреденъ; Лидфорсъ <sup>2)</sup> показалъ, что тиоспириллъ (*Thiospirillum*) реагируетъ хемотактически на множество органическихъ соединений (спирты, кетоны, эфиръ, хлороформъ, кислоты), хотя всѣ они могутъ оказывать на него только вредное дѣйствіе. Чаше наблюдается случай, указанный Пфефферомъ <sup>3)</sup>, когда хемотактические организмы не замѣчаютъ присутствія определенныхъ ядовъ, какъ сулема или азотнокислый стрихнинъ, между тѣмъ какъ у нихъ сохраняется способность избѣгать путемъ бѣгства вредное дѣйствіе кислотъ, щелочей и т. д. Такія исключенія не могутъ, конечно, поколебать биологическаго значенія хемотаксиса, но не слѣдуетъ думать, что оно заключается всегда лишь въ достиженіи оптимальныхъ жизненныхъ условий. Въ дѣйствительности, у дифференцированныхъ въ половомъ отношеніи низшихъ организмовъ и у половыхъ клѣтокъ высшихъ растеній хемотаксисъ имѣетъ гораздо болѣе специальное назначеніе, чѣмъ достиженіе благоприятныхъ жизненныхъ условий. Яйцеклѣтка или окружающая ее клѣточная среда выдѣляютъ извѣстныя вещества, привлекающія сперматозоидовъ и, обезпечивающія, такимъ образомъ, оплодотвореніе. Предположеніе о привлеченіи сперматозоидовъ химическими воздѣйствіями, исходящими отъ яйцеклѣтокъ, было высказано уже давно, но лишь Пфефферъ <sup>3)</sup> первый далъ этому точное доказательство, установивъ въ то-же время природу этихъ химическихъ раздражителей.

Подробное изученіе хемотаксиса мы начнемъ съ бактерій. Чтобы доказать явленіе хемотаксиса, помѣщаютъ чувствительныхъ бактерій на

<sup>1)</sup> Rothert 1901. Flora, 88, 382.

<sup>2)</sup> Lidfors 1912. Ber. Bot. Ges., 30, 262.



предметное стекло въ каплю воды или разведеннаго питательнаго раствора. Если дѣло идетъ объ изслѣдованіи дѣйствія кислорода, то при покрываніи препарата покровнымъ стекломъ кислородъ можетъ самъ съ краю диффундировать въ препаратъ или онъ будетъ проникать въ жидкость изъ воздушныхъ пузырьковъ, внесенныхъ случайно или намѣренно оставленныхъ подъ покровнымъ стекломъ. Веществами, растворенными въ водѣ лучше всего, по Пфефферу<sup>3)</sup>, наполнять узкіе капилляры и подводить съ одной стороны къ препарату. Для этой цѣли употребляются капилляры длиною около 1 сантиметра и диаметромъ въ 0,1 миллиметра; съ одного конца они запаиваются и при помощи воздушнаго насоса наполняются хемотактическимъ растворомъ, обмываются съ поверхности водой и помѣщаются для опыта подъ покровное стекло или же въ открытую каплю. Если растворъ дѣйствуетъ хемотактически, то въ самое короткое время (черезъ нѣсколько минутъ) становится замѣтнымъ, какъ бактеріи собираются въ капиллярѣ или у его отверстія (рис. 181). Сначала кажется, что бактеріи притягиваются растворомъ, но, если наблюдать внимательно за крупными, медленно двигающимися бактеріями (напр. *Bacillus Solmsii*), то становится ясно, что о „притяженіи“ не можетъ быть и рѣчи. Бактеріи двигаются въ общемъ

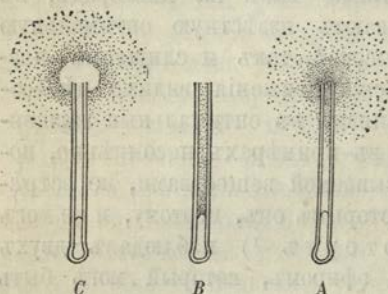


Рис. 181. Хемотаксисъ у бактерій по Пфефферу. Капилляръ А наполненъ мяснымъ отваромъ; бактеріи уже черезъ нѣсколько минутъ собираются около его отверстія. Въ капиллярѣ В заключенъ пузырекъ воздуха, также вызывающій положительную хемотактическую реакцію. Капилляръ С содержитъ подкисленный мясной экстрактъ; въ связи съ отталкивающимъ дѣйствіемъ кислоты скопленіе бактерій образуется лишь на нѣкоторомъ разстояніи отъ конца капилляра.

прямолинейно, безъ всякаго отношенія къ капилляру (сравни Ротертъ<sup>1)</sup>). Когда они случайно приближаются къ отверстию капилляра, незамѣтно, чтобы содержимое капилляра оказывало на нихъ какое-либо вліяніе; они проходятъ мимо, нисколько не мѣняя своего направленія. Но въ нѣкоторомъ отдаленіи отъ устья капилляра они вдругъ останавливаются и плывутъ назадъ, т. е. задній конецъ обращенъ у нихъ теперь впередъ (реакція испуга). Въ своемъ новомъ движеніи пробѣгаютъ они мимо капилляра какъ-бы не замѣчая его и останавливаются приблизительно на томъ-же разстояніи отъ конца капилляра, какъ въ первый разъ и снова возвращаются вспять. Они попадаютъ, такимъ образомъ, какъ въ ловушку, въ опредѣленную зону, центръ которой представляетъ собой отверстіе капилляра („физиологическая западня“). Необходимо особенно подчеркнуть, что проникновеніе въ эту зону несомнѣнно происходитъ совершенно случайно, и двигательная реакція, состоящая въ попятномъ движеніи, осуществляется лишь при переходѣ въ

<sup>3)</sup> Pfeffer 1884. Unters. Tübingen, I, 363.



болѣе низкія концентраціи; переходъ въ болѣе концентрированныя зоны не дѣйствуетъ какъ раздражитель, по крайней мѣрѣ въ опытахъ, о которыхъ идетъ рѣчь. По всей вѣроятности, импульсъ къ раздраженію, обуславливающий отскакиваніе назадъ, возникаетъ не потому, что одинъ конецъ бактеріи попадаетъ въ болѣе низкую концентрацію, чѣмъ другой конецъ, а потому, что все бактеріальное тѣло оказывается въ растворѣ меньшей концентраціи, чѣмъ немного раньше. Тутъ играютъ роль уже не пространственныя, но, какъ при настіяхъ, распределенныя во времени различія концентраціи. Но въ такомъ случаѣ однородные растворы также должны были-бы вызывать раздраженіе; бактерія должна была-бы воспроизводить попятное движеніе, понавѣ въ однородный, но болѣе слабый растворъ того-же вещества, въ которомъ она жила до сихъ поръ. Дженнингсъ <sup>4)</sup> съ большимъ успѣхомъ продѣлалъ такого рода опытъ съ инфузоріями; но въ опытахъ съ бактеріями ему представились непреодолимыя трудности (уже потому, что нельзя различить оба конца клѣтки).

Реакцію испуга, о которой до сихъ поръ говорилось, называютъ положительной, такъ какъ она приводитъ къ скопленію организмовъ вблизи центра раздраженія. Но есть и отрицательныя реакціи испуга, при которыхъ организмъ удаляется отъ хемотактически дѣйствующаго вещества и соотвѣтственно этому держится въ нѣкоторомъ отдаленіи отъ капилляра (рис. 181 С). Во многихъ случаяхъ они обуславливаются слишкомъ высокой концентраціей раздражителя; такимъ образомъ, одно и то-же вещество можетъ, смотря по своей концентраціи, дѣйствовать положительно или отрицательно. Но есть также вещества, которыя, если вообще оказываютъ дѣйствіе, то вызываютъ всегда только отрицательную реакцію. При отрицательномъ хемотаксисѣ также наблюдается попятное движеніе, но въ этомъ случаѣ уже при увеличеніи концентраціи. Только у такихъ организмовъ, которые, какъ нѣкоторыя бактеріи, несутъ жгутики на обоихъ концахъ, послѣ раздраженія происходитъ простое длительное движеніе вспять. Бактеріи-же, имѣющія жгутики на одномъ концѣ, отвѣчаютъ на раздраженіе также движеніемъ вспять, но вскорѣ снова начинаютъ двигаться впередъ, большею частью измѣнивъ направленіе. „Движеніе вспять“ называютъ у нихъ „движеніемъ испуга“.

Среди раздражителей назовемъ прежде всего кислородъ, дѣйствующій хемотактически на многія, но отнюдь не на всѣ подвижныя бактеріи. Этотъ хемотаксисъ носитъ особое названіе аэротаксиса. Очень часто бактеріи отыскиваютъ опредѣленную концентрацію кислорода, избѣгая какъ слишкомъ высокихъ, такъ и слишкомъ низкихъ. Въ микроскопическомъ препаратѣ, покрытомъ покровнымъ стекломъ, наблюдается, поэтому, у бактеріальныхъ формъ, сильно нуждающихся въ кислородѣ, скопленіе бактерій въ зонѣ, лежащей непосредственно у края стекла; у бактерій-же, бѣгающихъ кислорода, эта зона находится какъ

<sup>4)</sup> Jennings 1910. Das Verhalten der niederen Organismen. Leipzig.



разъ въ центрѣ стекла. Многія бактеріи, впрочемъ, хотя кислородъ имъ и необходимъ, отыскиваютъ мѣста съ нѣкоторымъ среднимъ его содержаниемъ; таковы, на примѣръ, нѣкоторыя сѣробактеріи, вродѣ *Beggiatoa*. Реагируютъ-ли бактеріи на другіе газы, еще не установлено точно. Пурпурныя сѣробактеріи хемотактически отыскиваютъ необходимый для нихъ сѣководородъ. Трудно сказать, насколько широко распространена такая чувствительность среди сѣробактерій.

Пфефферъ <sup>5)</sup> изслѣдовалъ дѣйствіе твердыхъ веществъ, растворенныхъ въ водѣ, на бактерій гніенія [*Bacterium termo*, *Spirillum undula*, и другіе спириллы, а также сѣнной бациллъ (*Bacillus subtilis*)]. Онъ нашель, что самыя чувствительныя формы (напр., *Bacillus termo*), реагируютъ на всѣ испробованныя имъ нейтральныя соли щелочныхъ и щелочно-земельныхъ металловъ, а изъ органическихъ соединений на виноградный сахаръ, молочный сахаръ, декстринъ, маннитъ, мочевины, аспарагинъ, креатинъ, тауринъ, сарцинъ, карнинъ, пептонъ, нейтральный мясной экстрактъ, салицилово-кислый натръ, солянокислый морфій и пр. Два послѣднихъ вещества являются рѣзкими ядами для бактерій; хемотактическое привлеченіе и заканчивается для нихъ гибелью. Также дѣйствуетъ и эфиръ; какъ уже упоминалось, онъ привлекаетъ нѣкоторыхъ бактерій, но крайней мѣрѣ въ слабыхъ дозахъ, между тѣмъ какъ въ болѣе высокихъ концентраціяхъ онъ обладаетъ уже отталкивающимъ дѣйствіемъ. Спиртъ дѣйствуетъ всегда отталкивающимъ образомъ, такъ же, какъ свободныя кислоты (рис. 181 С) и свободныя щелочи. Изъ сильно ядовитыхъ веществъ не обладаютъ отталкивающимъ дѣйствіемъ сулема и азотнокислый стрихнинъ. Съ другой стороны, существуютъ также хорошія питательныя вещества, какъ глицеринъ, все же не оказывающія никакого хемотактического дѣйствія. Несмотря на такія отдѣльныя исключенія въ общемъ, какъ уже вначалѣ упоминалось, хемотаксисъ нужно разсматривать какъ цѣлесообразную реакцію подвижныхъ организмовъ.

У *Bacterium termo*, которая и послужила для установленія свойствъ указанныхъ выше химическихъ раздражителей, лишь рѣдко наблюдается, чтобы эти вещества оказывали отталкивающее дѣйствіе въ болѣе высокой концентраціи, какъ, на примѣръ, однометалльная калийная соль фосфорной кислоты и поташъ. Напротивъ, у *Spirillum undula* рѣзко выступаетъ такое отталкивающее дѣйствіе почти для всѣхъ веществъ.

Изслѣдованныя въ послѣднее время Книпомъ <sup>6)</sup> бактеріи гніенія, на примѣръ, бациллъ Z, обладаютъ совсѣмъ другой хемотактической раздражимостью, чѣмъ бактеріи Пфеффера. Онѣ реагируютъ положительно на мясной экстрактъ, аспарагинъ, іоны аммонія и кальція, но декстринъ, мочевины, также какъ іоны Na, K, Ba, Mg на нихъ совершенно не дѣйствуютъ.

У бактерій, реагирующихъ хемотактически на многія вещества, замѣчается различная чувствительность къ отдѣльнымъ соединениямъ.

<sup>5)</sup> Pfeffer 1888. Unters. Tübingen, 2, 582.

<sup>6)</sup> Kniep 1906. Jahrb. wiss. Bot., 43, 215.



Это выражается въ томъ, что уже очень небольшая концентрація нѣкоторыхъ веществъ дѣйствуетъ хемотактически, между тѣмъ какъ у другихъ для этого необходимы болѣе высокія концентраціи; минимальная, еще вызывающая скопленіе бактерій, концентрація называется „порогомъ раздраженія“. Для *Bacterium termo* Пфефферъ<sup>5)</sup> установилъ слѣдующіе пороги раздраженія:

Пептонъ, мясной экстрактъ, декстринъ . . . . .	0,001%
Трехметалльная калийная соль фосфорной кислоты	0,0018%
Аспарагинъ . . . . .	0,01%
Хлористый калий, мочеви́на . . . . .	0,1%
Креатинъ . . . . .	1,0%
Виноградный сахаръ, болѣе . . . . .	1,0%

Новыя изслѣдованія, произведенныя надъ другими хемотактическими организмами, заставляють предполагать, что пороги раздраженія у этихъ бактерій лежатъ много ниже. Этотъ вопросъ требуетъ, поэтому, новыхъ изслѣдованій.

Вещества, дѣйствующія постоянно отталкивающимъ образомъ, также показываютъ порогъ раздраженія. Пфефферъ опредѣлилъ его, уравновѣшивая притяженіе положительнаго хемотактического вещества прибавленіемъ отрицательнаго. При этомъ оказалось, что можно почти уравновѣсить привлекающее воздѣйствіе 0,191% KCl 0,1% лимонной кислоты или 0,177% углекислаго калия. Гораздо выше лежитъ порогъ раздраженія у веществъ, дѣйствующихъ положительно въ болѣе низкой концентраціи; у нѣкоторыхъ онъ совершенно отсутствуетъ: *Bacterium termo* привлекается еще 20% KCl, 20% NaCl и 40% CaCl<sub>2</sub>. Конечно, она въ концѣ концовъ при этомъ погибаетъ.

Для образованія хемотактического скопленія организмовъ необходимо, такимъ образомъ, неравномѣрное распредѣленіе хемотактически дѣйствующаго вещества, т. е. паденіе концентраціи диффузіи. Тѣмъ не менѣе, не слѣдуетъ думать, что на организмъ не можетъ оказывать вліянія и равномѣрное распредѣленіе раздражителя. Однородный растворъ раздражителя понижаетъ чувствительность организма къ одностороннему раздраженію тѣмъ же самымъ агентомъ, т. е. онъ повышаетъ порогъ раздраженія, причемъ въ повышеніи этомъ наблюдается строгая закономерность. Если, напримѣръ, *Bacterium termo*, находясь въ водѣ, испытываетъ одностороннее раздраженіе мяснымъ экстрактомъ, то порогъ раздраженія лежитъ, какъ мы видѣли, при 0,001%. Если-же примѣнять въ качествѣ питательной среды, вмѣсто воды, мясной экстрактъ въ повышающихся концентраціяхъ, то концентрація мясного экстракта, дѣйствующаго хемотактически, должна быть всегда приблизительно въ 5 разъ сильнѣе, чѣмъ концентрація питательной среды<sup>3)</sup>.

Такимъ образомъ, порогъ раздраженія лежитъ:

Въ мясномъ экстрактѣ въ	0,01%	при	0,05%
» » » »	0,1%	»	0,5%
» » » »	1,0%	»	5,0%



Итакъ, прирость раздраженія, обусловливаемый односторонне дѣйствующимъ растворомъ, долженъ быть всегда въ одинаковомъ отношеніи къ уже дѣйствующему раздраженію. Совершенно такая же закономерность наблюдается при раздраженіи животныхъ организмовъ (законъ Вебера), на примѣръ, при нашихъ вѣсовыхъ ощущеніяхъ. Грузъ въ 1 граммъ нужно увеличить на  $\frac{1}{3}$  грамма, грузъ въ 10 граммъ на  $\frac{10}{3}$  грамма, чтобы мы могли уловить разницу. Въ противоположность простому опредѣленію порога раздраженія здѣсь идетъ дѣло объ опредѣленіи различія въ порогѣ раздраженія.

Ясно, что законъ Вебера можетъ имѣть лишь ограниченное приложеніе; онъ неприменимъ ни при очень высокихъ, ни при очень низкихъ концентраціяхъ. Несмотря на это ограниченіе, законъ Вебера получилъ большое значеніе при изученіи хемотактической чувствительности, такъ какъ онъ позволяетъ отвѣтить на вопросъ, обусловливается ли способность бактерій реагировать на такое разнообразіе веществъ какой либо общей для всѣхъ восприимчивостью или цѣлымъ рядомъ различныхъ; иначе говоря, раздражаются ли бактеріи столь различными веществами потому, что не различаютъ ихъ или это происходитъ отъ иной причины.

Уже на основаніи теоретическихъ разсужденій признавали различныя чувствительности, на примѣръ, для аэротаксиса иную, чѣмъ для хематаксиса въ узкомъ смыслѣ слова. Ротертъ <sup>7)</sup> первый показалъ на *Amylobacter*, реагирующемъ какъ на мясной экстрактъ, такъ и на эфиръ, что хемотаксисъ также можетъ обусловливаться различными чувствительностями. Если бы реакція на оба эти вещества происходила потому, что организмъ не можетъ ихъ различить, то притупленіе чувствительности, котораго можно достигнуть однородными растворами, получилось бы какъ съ мяснымъ экстрактомъ, такъ и съ эфиромъ, если бы, на примѣръ, раздражать организмъ односторонне мяснымъ экстрактомъ. Въ дѣйствительности же оказалось, что чувствительность къ мясному экстракту нисколько не понижается однороднымъ растворомъ эфира. (Смотри, однако, критику Книпа <sup>6)</sup>). Итакъ, нужно признать существованіе двухъ отдѣльныхъ чувствительностей для обоихъ этихъ веществъ.

Книпъ показалъ точно также, что его бациллъ Z, реагирующій на аспарагинъ, фосфаты и аммонійныя соли, обладаетъ тремя отдѣльными чувствительностями по отношенію къ этимъ группамъ веществъ, но что, на примѣръ, его реакція на  $\text{NH}_4\text{Cl}$  и  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  обусловливается одинаковымъ процессомъ раздраженія. Въ то же время Книпу удалось доказать, что чувствительность по отношенію къ аспарагину совершенно не зависитъ отъ кислой или щелочной реакціи среды, тогда какъ чувствительность къ фосфатамъ обостряется водородными іонами, а къ аммонійнымъ солямъ—гидроксильными іонами. Эти различныя вліянія на чувствительность также говорятъ за ихъ независимость другъ отъ друга.

<sup>7)</sup> Rothert 1903. Jahrb. wiss. Bot., 39, 1.



Прингсхеймъ <sup>8)</sup> показали, что есть третій путь къ изслѣдованію различія въ родѣ чувствительностей. При различной чувствительности вещества, представленныя въ концентраціи ниже порога раздраженія не могутъ суммироваться въ своемъ дѣйстви, и наоборотъ, смѣсь веществъ, компоненты которой не достигаютъ въ отдѣльности порога раздраженія, должна дѣйствовать раздражающе, если организмъ не можетъ ихъ различить. Аналогичнымъ этому методомъ Рутгенъ доказалъ, что перцепція при геотропизмѣ другая, чѣмъ при фототропизмѣ (стр. 792); въ области таксисовъ этотъ методъ еще не примѣнялся.

Хотя, какъ только что упоминалось, опредѣленныя воздѣйствія и притупляютъ извѣстныя чувствительности или совсѣмъ ихъ уничтожаютъ, нужно также упомянуть, что хлороформъ и эфиръ—соотвѣтственно ихъ дѣйствию на нашу нервную систему,—могутъ уничтожать всѣ чувствительности или временно ихъ угнетать, оставляя, вмѣстѣ съ тѣмъ, при соотвѣтственной дозировкѣ неизмѣненной саму способность къ движенію.

Хемотаксисъ доказанъ также у нѣкоторыхъ флагеллатъ (*Flagellatae*) <sup>9)</sup>, а также у зооспоръ *Chytridieae* <sup>10)</sup> и *Saprolegnieae* <sup>11)</sup>. Мы на нихъ не будемъ останавливаться и изъ растительныхъ объектовъ рассмотримъ еще только миксомицетовъ. Зооспоры миксомицетовъ <sup>12)</sup> обладаютъ рѣзкой хемотактической чувствительностью къ кислотамъ и щелочамъ. Первыя вызываютъ въ слабыхъ растворахъ положительную, а въ сильныхъ отрицательную реакцію, послѣднія обуславливаютъ (если они ее вообще вызываютъ) лишь отрицательную реакцію. Положительный хемотаксисъ, вызываемый кислотами, обуславливается дѣйствиемъ водородныхъ іоновъ,—это видно потому, что всѣ кислоты дѣйствуютъ хемотактически, но прежде всего потому, что дѣйствіе ихъ растетъ прямо пропорціонально содержанию Н—іоновъ. Соотвѣтственно этому, порогъ раздраженія для сѣрной кислоты лежитъ при  $\frac{1}{20.000}$ , для соляной кислоты при  $\frac{1}{10.000}$ , для винной при  $\frac{1}{10.000}$ , яблочной при  $\frac{1}{5.000}$  и уксусной при  $\frac{1}{1.000}$  моли. Для опредѣленія порога раздраженія Кузано пользовался нѣсколько инымъ методомъ, чѣмъ описанный на стр. 921 методъ для бактерій.—Въ болѣе высокихъ концентраціяхъ, начиная, примѣрно, съ  $\frac{1}{600}$  моли, кислоты оказываютъ отталкивающее дѣйствіе, зависящее у всѣхъ отъ одной и той же причины, что и видно по отсутствію пропорціональности въ содержаніи Н—іоновъ. У слабыхъ кислотъ причиной отталкиванія являются недиссоціированныя молекулы, у сильныхъ же Н—іоны. Поэтому извѣстная концентрація слабой кислоты можетъ привлекать своими Н—іонами и отталкивать своими недиссоціированными молекулами. Такимъ антагонистическимъ дѣйствиемъ компонентов рас-

<sup>8)</sup> Pringsheim 1912. Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin.

<sup>9)</sup> Pfeffer 1888. цит. въ сноскѣ 5. Frank, 1904, Bot. Ztg., 62, 153.

<sup>10)</sup> Fritz Müller 1911. Jahrb. wiss. Bot., 49, 421.

<sup>11)</sup> Stange 1890. Bot. Ztg. 48, 107. Rothert 1901. Flora, 88, 371. F. Müller цитир. въ сноскѣ 10.

<sup>12)</sup> Kusano 1909. Journ. Coll. Agric. Tokyo, 2, 1.



твора и объясняются часто наблюдающіяся скопленія зооспоръ въ формѣ колець у отверстія капилляра.

Отталкивающее дѣйствіе щелочей обусловливается содержаніемъ въ нихъ  $\text{OH}$ —іоновъ; они дѣйствуютъ еще въ гораздо большемъ разведеніи чѣмъ  $\text{H}$ —іоны. — Кислые соли дѣйствуютъ какъ кислоты, основныя какъ щелочи; нейтральныя, повидимому, не оказываютъ никакого дѣйствія, если онѣ не являются въ то же время рѣзкими ядами. Такъ какъ зооспоры миксомицетовъ лучше развиваются въ кислое субстратъ, чѣмъ въ щелочномъ, то здѣсь хемотактическая раздражимость является цѣлесообразной для организма реакціей.

Зооспоры миксомицетовъ реагируютъ также, какъ и бактеріи. При переходѣ въ неподходящій растворъ они дѣлаютъ поворотъ и передви-

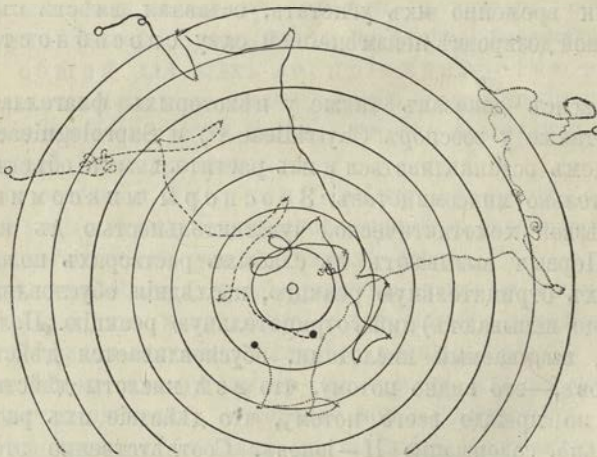


Рис. 182. Въ серединѣ фигуры помѣщается центръ диффузионнаго поля  $\frac{1}{20}$  мол. яблочной кислоты. Кругами обозначены мѣста съ одинаковыми концентраціями. Отмѣчены пути трехъ зооспоръ миксомицетовъ, привлекаемыхъ кислотой. ○—начальное положеніе зооспоры, ●—конечное положеніе черезъ 6—8 минутъ; ×—движеніе нелуга. По Кузано.

гаются прямолинейно уже по новому направленію. Если это направленіе случайно ведетъ прямо къ центру диффузіи, они достигаютъ цѣли кратчайшимъ путемъ. Обыкновенно же ихъ путь гораздо сложнѣе; только послѣ многихъ остановокъ и поворотовъ они достигаютъ капилляра; сравни рис. 182.

Плазмодіи миксомицетовъ отличаются отъ всѣхъ до сихъ поръ разсмотрѣнныхъ организмовъ тѣмъ, что не плаваютъ, а ползаютъ по твердому субстрату въ сыромъ воздухѣ, (а не подъ водой). Весьма вѣроятно, что имъ свойственна хемотактическая раздражимость, такъ какъ Шталь<sup>13)</sup> установилъ, что они привлекаются экстрактомъ коры, отталкиваются сахаромъ, глицериномъ, поваренной солью и селитрой. Такъ какъ авторъ примѣнялъ несомнѣнно частью черезчуръ

<sup>13)</sup> Stahl 1884. Bot. Ztg., 42, 145.



концентрированные растворы, реакціи вызывались, быть можетъ, уже явленіями осмотаксиса, въ особенности при отталкиваніи (стр. 927).

Хемотаксисъ сперматозоидовъ папоротниковъ былъ изученъ впервые Пфефферомъ <sup>14)</sup>, установившимъ, что они реагируютъ на яблочную кислоту. Если въ препаратъ, содержащій массу только что вышедшихъ въ воду сперматозоидовъ, внести капилляръ съ 0,01 до 0,5% яблочной кислоты (надлежащимъ образомъ нейтрализованной), то вскорѣ сперматозоиды окажутся заловленными въ капилляръ. Пфефферъ нашелъ однажды черезъ полъ-минуты уже 60, черезъ 6 минутъ 600 сперматозоидовъ въ капиллярѣ. Порогъ раздраженія лежитъ при 0,001%, но это число значительно мѣняется съ возрастомъ организмовъ или съ внѣшними вліяніями, напр., температуры. Абсолютныя количества вещества при этомъ крайне незначительны. Въ одномъ изслѣдованномъ случаѣ въ капиллярѣ было не болѣе 0,000.000.028 миллиграммовъ яблочной кислоты и лишь небольшая часть ея могла придти въ соприкосновеніе съ тѣломъ сперматозоида. Такое количество по отношенію къ вѣсу тѣла сперматозоида представляется, однако, уже очень значительнымъ; оно составляетъ приблизительно 10-ю его часть. Если бы порогъ раздраженія для сахара у человѣка находился въ такой же пропорціи къ вѣсу его тѣла, то это значило бы, что мы могли бы получить ощущеніе сладкаго только начиная съ 15 фунтовъ сахара. Повидимому, однако, пороги раздраженія у сперматозоидовъ папоротниковъ лежать гораздо ниже.

Какъ и у бактерій, мы можемъ здѣсь констатировать уменьшеніе чувствительности посредствомъ однородныхъ растворовъ раздражителей. Соотвѣтственно закону Вебера, хемотаксическій порогъ раздраженія долженъ здѣсь всегда въ 30 разъ превышать содержаніе яблочной кислоты въ однородномъ растворѣ; поэтому порогъ раздраженія въ растворѣ 0,0005% лежитъ при 0,015%, а въ растворѣ 0,05% при 1,5% яблочной кислоты.

Раздражимость посредствомъ яблочной кислоты можно было констатировать у очень многихъ папоротникообразныхъ. Она наблюдается не только у папоротниковъ (*Filices*), но также у сальвиній (*Salvinia*) и хвощей (*Equisetaceae*), у *Isoetes* и *Selaginella*; для *Marsilea* же природа хемотаксически дѣйствующаго вещества еще неизвѣстна. У плауновъ (*Lycopodiaceae*) привлекающее дѣйствіе оказываетъ лимонная кислота. Сначала думали, что папоротникообразныя (*Pteridophyta*) настолько исключительны въ своихъ реакціяхъ на яблочную кислоту, что ихъ можно считать какъ бы реактивами на это вещество; новыя изслѣдованія Буллера и Шибата <sup>15)</sup> показали, однако, что сперматозоиды папоротниковъ въ дѣйствительности реагируютъ на многія вещества; дѣйствіе ихъ обусловливается частью такой же чувствительностью, какъ и дѣйствіе яблоч-

<sup>14)</sup> Pfeffer 1884. *Unters. Tübingen*, 1, 363.

<sup>15)</sup> Buller. 1900. *Annals of Botany*, 14, 543. Shibata 1911. *Jahrb. wiss. Bot.*, 49, 1.



ной кислоты, частью совѣсьмъ другой. Той же чувствительностью вызывается хемотактическое дѣйствіе нѣкоторыхъ органическихъ кислотъ, близко стоящихъ къ яблочной кислотѣ. Это, во первыхъ, 2 стереоизомерныхъ соединенія, фумаровая и малеиновая кислоты. Онѣ различаются положеніемъ карбоксильной группы, находящейся у фумаровой кислоты въ «трансъ»-положеніи, а у малеиновой, въ «цисъ»-положеніи. Въ то время какъ хвощи (*Equisetaceae*) совѣсьмъ не реагируютъ на обѣ эти кислоты, изозѣт (*Isaetes*) отвѣчаетъ только на фумаровую кислоту, а папоротники только на малеиновую. Это различіе повторяется для цѣлаго ряда соединеній, съ одинаковымъ положеніемъ карбоксильной группы; такъ папоротники чувствительны къ цитраконовой кислотѣ, изозѣтъ къ мезаконовой. Изозѣтъ реагируетъ, впрочемъ, еще на много и другихъ веществъ съ трансъ-положеніемъ, напр., изокамфарную кислоту, янтарную кислоту, d-винную кислоту, виноградную кислоту и пр., тогда какъ соотвѣтственные вещества съ цисъ-положеніемъ или неизвѣстны или не дѣйствуютъ на папоротники. Эти факты можно, въ общемъ, объяснить стерической конфигураціей молекулъ; дѣйствіе же яблочной кислоты на обѣ группы, «фумарофильныхъ» и „малеинофильныхъ“ еще не выяснено. Къ яблочной кислотѣ примыкаютъ еще монобромъ-янтарная и мезовинная кислоты, дѣйствующія, вѣроятно, на всѣ папоротникообразныя, которымъ свойственна раздражимость къ яблочной кислотѣ.

Нѣкоторыя данныя, напримѣръ, тотъ фактъ, что однородный растворъ малеиновой кислоты можетъ уничтожить хемотактическое дѣйствіе яблочной кислоты, заставляютъ думать (сравни стр. 922), что дѣйствіе всѣхъ этихъ кислотъ обуславливается одной и той же чувствительностью организма. Такъ какъ по даннымъ Пфеффера диэтиловый эфиръ яблочной кислоты не дѣйствителенъ, то надо думать, что только самъ іонъ яблочной кислоты и соотвѣтственные іоны другихъ кислотъ должны приниматься въ расчетъ, а не недиссоциированныя ихъ молекулы.

Кромѣ этой чувствительности сперматозоиды обладаютъ еще чувствительностью къ іонамъ опредѣленныхъ металловъ (K, Rb, Ca, Sr), затѣмъ къ H и OH-іонамъ, къ алкалоидамъ и другимъ органическимъ основаніямъ (Ш и б а т а <sup>15</sup>). Несмотря на всѣ эти данныя и теперь еще представляется вѣроятнымъ, что въ природѣ привлеченіе сперматозоидовъ обуславливается яблочной кислотой или ея солями, диффундирующими изъ шейки архегонія.

Много есть примѣровъ и отталкивающаго воздѣйствія на сперматозоиды папоротниковъ. Оно наблюдается при высокихъ концентраціяхъ яблочной кислоты, особенно когда она примѣняется въ свободномъ состояніи, а не въ видѣ нейтральной соли. Играютъ ли при этомъ роль H-іоны, требуетъ еще дальнѣйшаго изслѣдованія.

Другія вещества—кислоты, щелочи, спиртъ никогда не дѣйствуютъ привлекающимъ образомъ, а всегда отталкиваютъ, если только они не оказываются совершенно индифферентными.

По даннымъ Пфеффера, реакція сперматозоидовъ папоротника протекаетъ совершенно иначе, чѣмъ у бактерий и зооспоръ миксомице-



товъ. Они ориѣнтируются сначала вращеніемъ своего тѣла въ направленіи паденія концентрации раздражающаго вещества, а затѣмъ начинаютъ передвигаться по направленію къ центральному пункту диффузионнаго процесса. Этотъ типъ реакціи отличаютъ подъ именемъ „топической“ отъ „фобической“ реакціи бактерій<sup>16)</sup>. Исслѣдованія Гойта<sup>17)</sup> показали, однако, что фобическій типъ реакціи присущъ и сперматозоидамъ папоротниковъ. Можно, поэтому, сомнѣваться, существуютъ ли вообще настоящіе „топотаксисы“. И, дѣйствительно, если вдуматься въ сущность процесса, вѣроятность чисто топическихъ реакцій станетъ весьма проблематичной; такъ, уже благодаря оживленнымъ движеніямъ жгутиковъ паденіе концентрации диффундирующаго вещества не можетъ сохранять ту правильность и постепенность, которая необходима для осуществленія топической реакціи.

Хемотактическія явленія извѣстны и у сперматозоидовъ мховъ. У листовныхъ мховъ они реагируютъ, по Пфефферу, на тростниковый сахаръ, у маршанціи же констатировано раздражающее дѣйствіе бѣлковыхъ веществъ (Лидфорсъ), а также и іоновъ К, Rb и Cs (Окерманъ)<sup>18)</sup>. Сперматозоиды маршанціи обнаруживаютъ также явственный аэротаксисъ, неотмѣченный еще у другихъ сѣмянныхъ нитей.

Воспріятіе при хемотаксисѣ связано, по всей вѣроятности, съ процессомъ проникновенія химическаго раздраженія въ протоплазму и тѣми химическими реакціями, которыя разыгрываются при этомъ. Ближе подойти къ процессу мы до сихъ поръ, однако, не въ состояніи.

Далеко не всякую двигательную реакцію, вызываемую неравномѣрнымъ распредѣленіемъ вещества въ окружающей средѣ можно относить къ типу хемотактическихъ. Такъ, напримѣръ, если оказывается, что передвиженія организмовъ обусловливаются исключительно лишь концентраціей вещества, иначе говоря, связаны лишь съ числомъ присутствующихъ въ растворѣ молекулъ и іоновъ, а не съ ихъ химическими свойствами, правильнѣе говорить объ осмотаксисѣ; въ явленіяхъ собственно хемотаксиса должны играть роль, наряду съ концентраціей вещества, и специфическія свойства самого раздражителя. Однимъ словомъ, явленія осмотаксиса обусловливаются чисто физическими воздѣйствіями раствореннаго вещества, хемотаксисъ же связанъ съ ихъ химической природой.

Изъ этого слѣдуетъ далѣе, что если при настоящемъ хемотаксисѣ физиологическая реакція обусловливается прониканіемъ раздражителя внутрь организма и вступленіемъ его въ реакцію съ протоплазмой, то при осмотаксисѣ<sup>19)</sup>, наоборотъ, уже не должно наступать проникновенія внутрь организма самого раздражителя, такъ какъ лишь въ

<sup>16)</sup> Rother 1901. Flora 88, 371. Pfeffer 1904. Physiologie 2, Leipzig.

<sup>17)</sup> Hoyt, 1910. Bot. Gaz. 49, 340. Pringsheim, 1912. Biol. Centralbl. 32, 337.

<sup>18)</sup> Lidfors, 1903. Jahrb. wiss. Bot. 41, 63. Åkerman, 1910. Z. f. Bot. 2, 94.

<sup>19)</sup> Massart, 1891. Bull. Acad. d. Belgique 3 Sér., 22, 148.



этомъ случаѣ и было бы возможнымъ осуществленіе того процесса отнятія воды, на которомъ, какъ нужно думать, и зиждется весь импульсъ раздраженія <sup>20)</sup>. Если бы удалось доказать, что у какого либо организма порогъ раздраженія лежитъ для самыхъ разнообразныхъ веществъ всегда при одной и той же мольной концентраціи, мы имѣли бы передъ собой типичный случай осмотаксиса. Это, однако, едва ли достижимо. Прежде всего, наряду съ осмотаксисомъ всегда осуществляются и хемотактические раздраженія, для которыхъ порогъ раздраженія можетъ быть и ниже, чѣмъ для осмотактическихъ, а въ этомъ случаѣ ожидаемая закономерность была бы радикально искажена. Кромѣ того, проникаемость протоплазмы оказывается чрезвычайно различной по отношенію къ различнымъ веществамъ и, въ частности, изучена еще очень немного. Ясно поэтому, что практическое различіе хемотаксиса отъ осмотаксиса въ большинствѣ случаевъ оказывается неосуществимымъ, несмотря на все глубокое принципиальное различіе между этими двумя процессами раздраженія. Далеко неполны также и экспериментальныя наши въ этомъ отношеніи свѣдѣнія.

У большинства организмовъ можно было бы предполагать лишь одинъ отрицательный осмотаксисъ, выражающійся въ фобическомъ самоустраненіи организма отъ чрезчуръ высокихъ концентрацій раздражителя.

Наличность положительнаго осмотаксиса возможна лишь у обитателей болѣе концентрированныхъ по составу своему средъ, напримѣръ, у морскихъ водорослей; весьма вѣроятно, что ихъ подвижныя отдѣльности убѣгаютъ отъ болѣе разведенныхъ растворовъ. Изъ сказаннаго выше ясно, что при настоящемъ положеніи нашего знанія не легко рѣшить съ полной опредѣленностью, присущъ ли данному организму осмотаксисъ или нѣтъ. Пфефферъ первый попытался свести къ явленіямъ осмотаксиса наблюденныя имъ процессы отталкиванія *Spirillum undula* концентрированными растворами различныхъ веществъ. Онъ нашелъ, что отталкивающее дѣйствіе воспроизводится 6% растворомъ сахара и 1% растворомъ селитры, т. е. почти изосмотическими растворами; однако, если вспомнить, что и сахаръ, и селитра съ слабыхъ концентраціяхъ обладаютъ положительными хемотактическими свойствами, вполне естественно будетъ объясненіе и отталкивающего ихъ воздѣйствія опять таки явленіями хемотаксиса, но уже отрицательнаго.

Дѣйствительно, и самъ Пфефферъ <sup>21)</sup> позднѣе перешелъ къ такому толкованію. Лучше всего обоснована наличность осмотактическихъ движеній въ изслѣдованіяхъ Массара <sup>19)</sup> надъ нѣкоторыми бактеріями. Онъ нашелъ, что удается устранить явленіе положительнаго хемотаксиса у этихъ организмовъ при помощи изосмотическихъ растворовъ различныхъ веществъ. Съ другой стороны, можно также считать вполне установленнымъ фактъ, что у нѣкоторыхъ организмовъ, какъ

<sup>20)</sup> Rothert, цитировано въ сноскъ 16.

<sup>21)</sup> Pfeffer, 1904. Pflanzenphysiologie 2, Leipzig.



напримѣръ, у цѣлаго ряда бактерій, нѣтъ никакой чувствительности къ осмотическимъ импульсамъ; выше мы видѣли, напримѣръ, что *Bacterium tergo* передвигается съ полнымъ безразличіемъ и по направленію къ высоко концентрированнымъ растворамъ, безусловно для нихъ смертельнымъ. Можетъ быть, такое безразличіе въ осмотическомъ отношеніи объясняется сравнительной проницаемостью протоплазмы этихъ организмовъ.

Двигательная реакція, наблюдаемая у плазмодіевъ миксомицетовъ подъ названіемъ гидротаксиса, стоитъ, безъ сомнѣнія, въ ближайшей связи съ осмотаксисомъ. Нѣсколько выше мы указывали уже на отгалкивающее дѣйствіе концентрированныхъ растворовъ (стр. 925); весьма вѣроятно, что здѣсь мы имѣемъ дѣло съ чисто осмотическими, а не химическими воздѣйствіями. Потеря воды плазмодіемъ можетъ быть обусловлена, вмѣстѣ съ тѣмъ, особенно для живущихъ непосредственно на воздухѣ, не только путемъ экзосмоса, но и благодаря прямому испаренію. И мы знаемъ на самомъ дѣлѣ, что плазмодіи перемѣщаются по направленію къ влажнымъ мѣстамъ, удаляясь отъ болѣе сухихъ; явленіе это носитъ названіе положительнаго гидротаксиса<sup>22)</sup>. Ясно, что оно, въ сущности, должно совпадать съ процессомъ отрицательнаго осмотаксиса. Наличие такой гидротактической чувствительности вполне понятна у организма, живущаго во влажной атмосферѣ, тѣмъ болѣе, что онъ оказывается лишеннымъ даже самыхъ элементарныхъ приспособленій для самозащиты отъ испаренія. Съ экологической точки зрѣнія вполне понятно также и рѣзкое измѣненіе направленія реакціи въ отрицательную сторону ко времени формированія плазмодіемъ споръ, такъ какъ онѣ могутъ вырѣть и быть цѣлесообразно разсыянными лишь во вполне сухой средѣ.

Наряду съ хемотаксисомъ и осмотаксисомъ упомянемъ и о фототаксисѣ<sup>23)</sup>. При помощи фототактическихъ движеній организмы, зависимые въ какомъ либо отношеніи отъ свѣта, выискиваютъ себѣ наиболѣе благопріятныя условія освѣщенія. Въ связи съ этимъ особенно характерная фототактическая раздражимость свойственна прежде всего зеленымъ флагеллатамъ, *Volvocineae*, и различнымъ зеленымъ зооспорамъ; ею же обладаютъ и многія пурпурныя бактеріи (*Chromatium*). Но наряду съ этимъ, есть и такія зеленныя формы, которыя совершенно нечувствительны въ фототактическомъ отношеніи и, наоборотъ, безцвѣтныя—характерно фототактичныя. Примѣромъ послѣднихъ могутъ служить роды *Chytridium*, *Rhizophidium*, *Polyphagus* и *Vodo*, питающіеся, по большей части, зелеными водорослями, и одаренные въ фототактической чувствительности свойствомъ, помогающимъ разыскивать эти водоросли. У сперматозоидовъ фототаксиса не наблюдается, по большей части, вовсе.

Въ простѣйшемъ своемъ видѣ фототаксисъ присущъ, какъ указы-

<sup>22)</sup> Stahl, 1884. Bot. Ztg. 42, 143.

<sup>23)</sup> Strasburger, 1878. Wirkung des Lichts und der Wärme auf Schwärm-sporen. Jena.



ваетъ Энгельманнъ <sup>24)</sup>, пурпурнымъ бактеріямъ. Мы видѣли выше, что у многихъ безцвѣтныхъ бактерій измѣненіе концентраціи раствора вызываетъ такъ называемое „движеніе испуга“; совершенно точно также и *Chromatium* при внезапномъ затѣненіи воспроизводитъ прыжокъ назадъ, останавливается на нѣкоторое время и затѣмъ снова начинаетъ передвигаться, уже измѣнивъ направленіе сравнительно съ прежнимъ. Если, благодаря прыжку, организмъ возвратился въ освѣщенное пространство, дальнѣйшія его передвиженія могутъ вновь привести его въ затѣненное мѣсто; въ этомъ случаѣ вновь наступитъ такая же двигательная реакція. Процессъ этотъ приводитъ къ тому, что всѣ такіе свѣточувствительные организмы скопляются въ освѣщенномъ пятнѣ препарата и не въ состояніи покинуть его, перемѣстившись въ затѣвленную его части, такъ какъ каждая попытка уйти изъ такой „свѣтовой ловушки“, приводитъ къ энергичному прыжку назадъ. Вмѣстѣ съ тѣмъ, у этихъ организмовъ нѣтъ никакихъ приспособленій для выискиванія наиболѣе благоприятныхъ для нихъ интенсивностей свѣта, и залавливаніе ихъ въ освѣщенные мѣста препарата происходитъ совершенно случайнымъ порядкомъ.

У зеленыхъ флагеллатъ и зооспоръ фототактическія явленія представляютъ нѣсколько иную картину. Организмы эти встрѣчаются иногда въ такихъ значительныхъ количествахъ, что окрашиваютъ собой въ зеленый цвѣтъ воду; благодаря этому, нерѣдко удается слѣдить за ихъ передвиженіями даже и безъ всякаго микроскопа. Наблюденіе невооруженнымъ глазомъ возможно также и надъ крупными шарообразными колоніями *Volvox*. Если подобныя массовыя культуры подвергнуть одностороннему освѣщенію, поставивъ, напримѣръ, содержащій ихъ сосудъ на нѣкоторомъ разстояніи отъ окна, то уже сравнительно быстро всѣ подвижныя кѣтки собираются на обращенной къ окну сторонѣ. Если теперь сосудъ повернуть на 180°, тотчасъ же начнется новое перемѣщеніе организмовъ, стремящихся вновь къ наиболѣе освѣщенной сторонѣ сосуда. Саксъ <sup>25)</sup> показалъ, однако, что подобныя группировки организмовъ могутъ обуславливаться не только фототактической реакціей, а и чисто механическими перемѣщеніями подъ вліяніемъ водяныхъ токовъ. Не трудно, впрочемъ, установить въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ, имѣемъ ли мы дѣло съ настоящимъ фототаксисомъ, или нѣтъ.

Описанныя только что перемѣщенія вызываються лишь сравнительно слабымъ свѣтомъ. Если же культуру выставить на прямые солнечныя лучи, подвижныя зеленыя кѣтки стремятся убѣжать отъ ихъ непосредственнаго воздѣйствія и укрыться въ затѣненномъ мѣстѣ. Такимъ образомъ, смотря по интенсивности свѣта, наблюдается то положительный, то отрицательный фототаксисъ. Между двумя крайними интенсивностями свѣта, вызывающими или положительныя, или отрицательныя реакціи должны располагаться и другія, среднія, не вызывающія уже никакихъ

<sup>24)</sup> Engelmann, 1882. Pflüger's Archiv. 29, 387.

<sup>25)</sup> Sachs, 1876. Flora 59, 241.



фототактическихъ реакцій. Эти интенсивности могутъ быть разсматриваемы нами за оптимальныя, разыскиваніе которыхъ и является собственно цѣлью фототактическихъ реакцій. Впрочемъ, такая оптимальная сила свѣта оказывается далеко не одинаковой даже для различныхъ экземпляровъ одного и того же вида. Такъ, на примѣръ, когда Ольтманнсъ<sup>26)</sup> подвергалъ шары *Volvox* освѣщенію различной интенсивности, женскія колоніи скучивались въ болѣе затѣненныхъ мѣстахъ, чѣмъ бесплодыя. Такимъ образомъ, весьма вѣроятно, что „свѣтовое настроеніе“ организма находится въ непосредственной зависимости отъ стадіи развитія, въ которомъ онъ находится; на немъ, конечно, опредѣленнымъ образомъ отзываются и внѣшнія условія существованія. Непрерывное интенсивное освѣщеніе, на примѣръ, или высокая температура среды повышаютъ это настроеніе, т. е., организмы, выдержанные въ такихъ условіяхъ, стремятся уже къ болѣе высокимъ интенсивностямъ свѣта, можетъ быть даже къ такимъ, которыхъ бы они ранѣе избѣгали. Такимъ же дѣйствіемъ обладаетъ углекислота, слабыя органическія кислоты, хлороформъ; другія же вещества, вродѣ, на примѣръ, неорганическихъ питательныхъ солей или эфира могутъ понизить фототактическую раздражимость до полного ея исчезновенія. Смѣна настроенія съ положительной на отрицательную реакцію совершается иногда очень быстро; Страсбургеръ<sup>23)</sup>, на примѣръ, наблюдалъ, что подвижныя клѣтки нерѣдко внезапно, безъ какихъ либо внѣшнихъ импульсовъ, покидаютъ свое прежнее положеніе и перемѣщаются по направленію къ противоположному краю сосуда, гдѣ интенсивность свѣта уже совершенно иная.

Всѣ отмѣченные до сихъ поръ изслѣдованія страдаютъ однимъ общимъ методическимъ недостаткомъ. Дѣло въ томъ, что изслѣдователи обращали чрезчуръ мало вниманія на ходъ отраженныхъ отъ стѣнокъ культурнаго сосуда лучей; между тѣмъ это можетъ нерѣдко привести къ совершенно ложнымъ представленіямъ о распредѣленіи свѣта въ опытныхъ условіяхъ<sup>27)</sup>. Этимъ, быть можетъ, отчасти объясняется и тотъ фактъ, что въ этой, сравнительно многосторонне изученной области, мнѣнія изслѣдователей расходятся очень значительно. Какъ и въ случаѣ фототропизма, явленія фототаксиса выдвинули на очередь вопросъ, вызываются ли двигательныя реакціи организма направленіемъ свѣтовыхъ лучей, или ихъ интенсивностью. Нельзя сомнѣваться въ томъ, что подвижнымъ организмамъ присуща вообще способность ориентироваться при одностороннемъ освѣщеніи такъ, что длинная ихъ ось оказывается параллельной падающимъ лучамъ; уже вслѣдъ за такой ориентировкой организмъ или удаляется, или приближается къ источнику свѣта. При измѣненіи направленія свѣта наблюдается соответственный поворотъ и у реагирующихъ на него зооспоръ. Въстѣ съ тѣмъ несомнѣнно также, что для растительнаго организма важно не напра-

<sup>26)</sup> Oltmanns, 1892. Flora 75, 183.

<sup>27)</sup> Chmielewsky, 1904. Beih. Bot. Centralblatt 16, 53. Krzemienski, 1904. Bull. Acad. Cracovie.



вление падающего на него свѣта само по себѣ, а возможность ориентироваться въ наиболѣе благоприятныхъ въ свѣтовомъ отношеніи условіяхъ. Ольтманнсъ поставилъ рядъ опытовъ, которыми думалъ въ концѣ разрѣшить этотъ вопросъ. Передъ стекляннымъ сосудомъ съ параллельными стѣнками, заключавшемъ культуру *Volvox*, онъ поставилъ узкую, наполненную подкрашенной тушью желатинную призму. При освѣщеніи этой призмы прямымъ солнечнымъ свѣтомъ культурный сосудъ пронизывался параллельными лучами, постепенно все болѣе и болѣе ослаблявшимися, начиная съ одного конца сосуда къ другому. Въ такомъ сосудѣ колоніи *Volvox* располагаются всегда весьма характернымъ образомъ: каждый колоніальный индивидъ высккиваетъ подходящую для него интенсивность свѣта и воспроизводитъ въ этой свѣтовой области рядъ вертикальныхъ перемѣщеній вверхъ и внизъ. Изъ этихъ опытовъ можно прежде всего сдѣлать тотъ выводъ, что колоніи *Volvox*, отыскавъ оптимальную свѣтовую интенсивность, уже перестаютъ обнаруживать

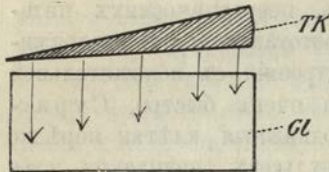


Рис. 183. Схема опыта Ольтманнса. *Gl*—стеклянный сосудъ съ опытными растениями. *TK*—клинь, зачерненный тушью. Стрѣлками обозначено направление солнечныхъ лучей; длина ихъ выражаетъ интенсивность свѣта.

признаки фототаксиса и ориентируются, несмотря на одностороннее паденіе свѣта, осью своею не въ направленіи свѣта, а въ направленіи отвѣсной линіи. Опытъ Ольтманнса, однако, не даетъ намъ никакихъ указаній о томъ, какимъ образомъ *Volvox* изыскиваетъ подходящую для него интенсивность свѣта. Если бы распределеніе свѣта въ культурномъ сосудѣ было именно такое, какъ думаетъ Ольтманнсъ, колоніи *Volvox* могли бы находить благоприятныя для нихъ мѣста лишь совершенно случайно, какъ и пурпурныя

бактеріи, и удерживаться тамъ лишь путемъ фобическихъ реакцій. Между тѣмъ, какъ нужно думать, распределеніе свѣта въ сосудѣ значительно измѣняется уже вслѣдствіе присутствія въ водѣ колоній *Volvox*. Каждая шарообразная колонійка преломляетъ и отражаетъ свѣтъ, такъ что въ водной средѣ наряду съ проникающими извнѣ лучами появляются и новые, перекрещивающіеся съ ними, и если эти лучи распространяются отъ болѣе свѣтлыхъ частей сосуда къ болѣе темнымъ, они и могутъ вызывать соотвѣтственную группировку организмовъ.

Перейдемъ къ вопросу, являются ли фототактические движенія по своей природѣ фобическими или топическими (стр. 927). И въ этомъ отношеніи долго господствовало основное разногласіе между изслѣдователями, пока изслѣдованія Дженнингса<sup>28)</sup> до извѣстной степени не уяснили вопроса. Остановимся на его изслѣдованіяхъ надъ *Euglena*. Передній конецъ тѣла этого флагеллата явственно дорзивентраленъ: на брюшной его сторонѣ въ углубленіи помѣщается жгутикъ, а на спинной—красное пигментное пятно, такъ называемый глазокъ. Передвигается

<sup>28)</sup> Jennings 1910. Verhalten der niederen Organismen. Leipzig.



этотъ организмъ по длинно вытянутымъ спиральнымъ линиямъ. Если внезапно уменьшить интенсивность падающаго на него свѣта, движеніе тотчасъ же останавливается или замѣняется обратнымъ поступательнымъ движеніемъ („реакція бѣгства“). Вслѣдъ за этимъ наступаетъ весьма своеобразная стадія реакціи, изображенная на рис. 184: клѣтка флагеллата начинаетъ вращаться на одномъ мѣстѣ, описывая конусообразную поверхность. Смотря по интенсивности раздраженія внутренній уголъ этого конуса можетъ быть больше или меньше. При очень сильномъ раздраженіи величина его можетъ достигнуть даже  $180^{\circ}$ . Черезъ нѣсколько времени *Euglena* вновь начинаетъ перемѣщаться впередъ; при этомъ, такъ какъ клѣтка переходитъ въ поступательное движеніе изъ какого нибудь положенія, обозначеннаго на рис. 184 цифрами 2—6, его направленіе будетъ уже иное, чѣмъ прежде. Еще Энгельманнъ <sup>24)</sup> показалъ, что реакція эта вызывается у *Euglena* даже и тогда, когда затѣненію подвергалась только часть ея тѣла. Достаточно, напримѣръ, затѣнить минимальный участокъ ея передняго безцвѣтнаго конца, чтобы получить совершенно такой же результатъ, какъ и при затѣненіи всего тѣла организма. Затѣненіе задняго конца не вызываетъ никакой реакціи. На переднемъ же концѣ достаточно затѣнить уже маленькій участокъ, лежащій впереди отъ глазка; отсюда можно сдѣлать выводъ, что названіе „глазка“ едва ли правильно передаетъ его функціональное значеніе, такъ какъ это пигментное пятно не играетъ ни малѣйшей роли въ процессѣ воспріятія свѣта.

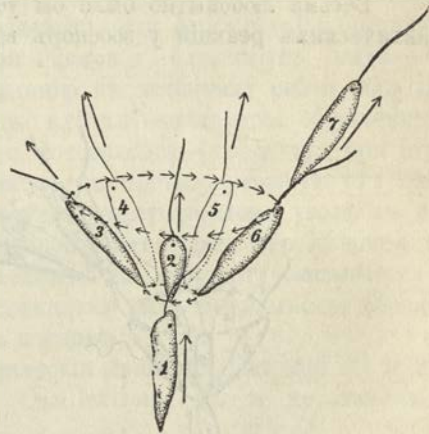


Рис. 184. Схема реагирования клѣтки *Euglena* при уменьшеніи интенсивности свѣта. По Дженнингсу.

Къ такому же, въ сущности, выводу заставляетъ насъ придти и то обстоятельство, что у упомянутыхъ на стр. 929 безцвѣтныхъ фототропическихъ организмовъ нѣтъ и признака какого либо „глазка“.

Мы познакомились съ яркой фобической реакціей *Euglena* на уменьшеніе интенсивности свѣта. Къ такому же результату можно придти и повышая интенсивность свѣта въ очень сильной степени. Обратимся теперь къ вопросу о воздѣйствіи направленія свѣтовыхъ лучей; посмотримъ, какъ станетъ реагировать *Euglena*, привлекаяемая одностороннимъ свѣтомъ, если направленіе его будетъ внезапно измѣнено. И здѣсь сначала наблюдается движеніе испуга, остановка на мѣстѣ и вращеніе по окружности конуса. При этомъ передній конецъ клѣтки дѣлаетъ широкіе размахи по окружности и ориентуруется въ цѣломъ рядѣ разнообразныхъ направленій. Въ одномъ изъ



мѣстъ своего оборота передній конецъ окажется, само собой разумѣется, уже въ болѣе близкомъ къ новому направленію свѣта положеніи; въ этомъ случаѣ величина размаха вращенія становится уже меньше, такъ что *Euglena* какъ бы стремится сохранить за собой достигнутое ею опредѣленное положеніе (Дженнингсъ). Послѣ того какъ *Euglena* въ своемъ вращательномъ по поверхности конуса движеніи („пробная реакція“ Дженнингса) найдетъ положеніе, уже не вызывающее никакихъ новыхъ реакцій, она, фиксируясь въ немъ, продолжаетъ свое поступательное движеніе. Нерѣдко, однако, правильная ориентировка достигается лишь послѣ цѣлага ряда слѣдующихъ другъ за другомъ движеній испуга (рис. 185).

Весьма любопытно было бы установить, совпадаетъ ли ходъ фототактическихъ реакцій у зооспоръ водорослей и *Volvocaceae* съ явленіями.

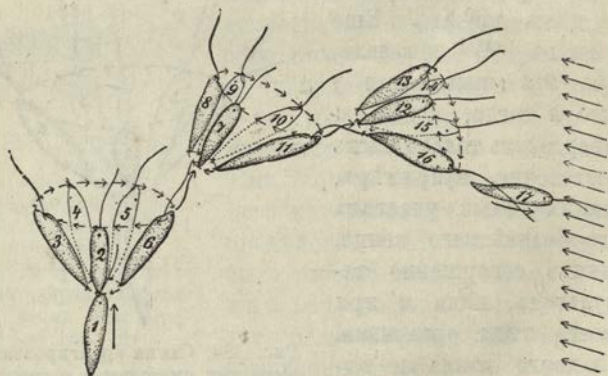


Рис. 185. Схема реагирования клетки *Euglena*, перемѣщавшейся сначала въ направленіи стрѣлки 1 и затѣмъ подвергнутой одностороннему освѣщенію (стрѣлками справа). По Дженнингсу.

отмѣченными только что для *Euglena*. Возможно, что процессы эти вполне аналогичны <sup>28</sup>a) Большой интересъ представляетъ установленіе воспримчиваго къ свѣту участка у этихъ формъ, а также и отношеніе къ раздраженію колоніальныхъ организмовъ. Уже теперь можно считать установленнымъ, что всѣ они построены не радиально; весьма вѣроятно, что у нихъ намѣчаются и характерныя полярныя различія.—Во всякомъ случаѣ, свѣдѣнія наши о фототаксисѣ говосятъ намъ, что основную роль въ процессѣ играетъ фобическая реакція, обуславливаемая, между прочимъ, и смѣною интенсивности свѣта. Мы видѣли дальше, что ориентировка въ направленіи лучей свѣта достигается путемъ особой реакціи „испуга“, которой Дженнингсъ далъ названіе пробной реакціи. Подчеркнемъ, что ориентировка эта осуществляется, такимъ образомъ, совершенно иначе, чѣмъ предполагали

<sup>28</sup>a) Pringsheim, цитировано въ сноскѣ 17.



раньше. Общепринятымъ мнѣніемъ было, что тактически реагирующій организмъ отвѣчаетъ на односторонне падающій лучъ свѣта совершенно такъ же, какъ и неподвижно прикрѣпленный стеблевой или корневой органъ растенія. Органы эти воспроизводятъ фототропные изгибы, а подвижные организмы — соотвѣтственные повороты, приводящіе ихъ къ правильной въ отношеніи свѣта оріентировкѣ. Къ этому сводились представленія о топической реакціи на свѣтовое раздраженіе.

Фототаксисъ наблюдается и у ползающихъ организмовъ, какъ, напримѣръ, у миксомицетовъ, діатомовыхъ, десмидіевыхъ и различныхъ нитчатыхъ водрослей. Плазмодіи миксомицетовъ <sup>29)</sup> реагируютъ, насколько извѣстно, всегда лишь отрицательно, убѣгая отъ всякаго, сколько нибудь интенсивнаго освѣщенія. Весьма своеобразны соотношенія у десмидіевыхъ водрослей <sup>30)</sup>. Эти одноклѣтные организмы прикрѣпляются къ субстрату при помощи слизистыхъ выдѣленій, скользятъ при ихъ помощи по направленію къ источнику свѣта, или удаляясь отъ него. Свободный конецъ клѣтки оказывается обращеннымъ кверху и, въ случаѣ положительнаго фототаксиса — къ свѣту; при отрицательномъ фототаксисѣ онъ обращенъ въ противоположную отъ свѣта сторону; длинная ось клѣтки образуетъ съ субстратомъ уголъ въ 45°. Клѣтки кластеріевъ (*Closterium*) воспроизводятъ свои перемѣщенія нѣсколько иначе: у нихъ прикрѣпленнымъ къ субстрату оказывается то одинъ, то другой конецъ клѣтки: организмъ какъ бы шагаетъ, оборачиваясь кверху то однимъ, то другимъ концомъ.

Еще менѣе изучены фототактическія движенія діатомей <sup>31)</sup> и нитчатыхъ водрослей (*Zygnemaceae*, *Oscillarieae*); мы и не станемъ на нихъ останавливаться.

Явленія фототропизма и фототаксиса вызываються, вообще говоря, сильнѣе преломляемыми лучами спектра. Поэтому, вмѣсто того чтобы переносить объектъ въ полную темноту, достаточно исключить зеленые и синіе лучи при помощи краснаго стекла; обстоятельство это, конечно, чрезвычайно облегчаетъ постановку опытовъ. По Энгельманну <sup>24)</sup>, однако, свѣточувствительныя пурпурныя бактеріи рѣзко отличаются отъ зеленыхъ клѣтокъ, реагируя на красные и ультракрасные лучи.

Термотаксисъ <sup>32)</sup>. Правильнѣе всего называть фототактичной всякую оріентировку свободно передвигающихся организмовъ, вызываемую лучистой энергіей, будетъ ли это свѣтовые лучи или, какъ въ случаѣ пурпурныхъ бактерій, „тепловые“ лучи. Термотактичными мы назовемъ тогда лишь тѣ оріентировочныя движенія, которыя вызываються передающейся по проводникамъ теплотой. Съ такими движеніями мы, дѣйствительно, встрѣчаемся у инфузурій, евгленъ, амебъ и миксомицетовъ. Мы

<sup>29)</sup> Stahl 1884. Bot. Ztg. 42, 145.

<sup>30)</sup> Aderhold 1888. Jen. Ztschr. f. Naturw. 22, 310.

<sup>31)</sup> Richter 1906. Sitzungsber. Wien. Akad. (I) 115, 27.

<sup>32)</sup> Verworn 1909. Allg. Physiologie 5 Aufl. Jena. Stahl, цитировано въ сноскѣ 29. Wortmann 1885. Ber. Bot. Ges. 3, 117.



остановимся здѣсь лишь на реакціяхъ послѣднихъ организмовъ. Если перенести плазмодій *Fuligo* на кусокъ влажной пропускной бумаги, опущенной однимъ концомъ въ теплую, а другимъ въ холодную воду, организмъ начнетъ передвигаться по направленію къ болѣе теплomu сосуду, если только температура его ниже 33°. Если же температура его окажется болѣе высокой, наступаютъ явленія уже отрицательнаго термотаксиса и плазмодій перемѣщается по направленію къ болѣе холодной водѣ. При среднихъ температурныхъ условіяхъ достаточна разность въ 10° чтобы вызвать проявленіе положительнаго термотаксиса.

Гальванотаксисъ<sup>33)</sup>. Подъ именемъ гальванотаксиса разумѣются ориентировочныя движенія свободно подвижныхъ организмовъ, вызываемыя гальваническимъ токомъ; ихъ называютъ положительными или отрицательными, смотря по тому, приводятъ ли они къ скопленію клѣточныхъ индивидовъ у положительнаго или отрицательнаго полюса. Такія движенія наблюдаются прежде всего у животныхъ (головастиковъ, лягушекъ, амёбъ, инфузорій), а затѣмъ и у нѣкоторыхъ *Volvocaceae*, *Flagellatae* и бактерий. Для обнаруживанія этихъ двигательныхъ реакцій пользуются, обыкновенно, микроскопическимъ препаратомъ, покровное стекло котораго покоится на двухъ подставочкахъ изъ обожженной глины, къ которымъ непосредственно и прикладываются неполяризующіеся электроды. При замыканіи тока организмы начинаютъ скопляться у одного изъ электродовъ; перемѣна направленія тока вызываетъ и перемѣщеніе организмовъ. Это перемѣщеніе вызывается типическими двигательными реакціями живыхъ существъ и не можетъ быть отнесено на счетъ катфорического дѣйствія тока; дѣйствительно, убитые предварительно организмы уже не скопляются около одного изъ полюсовъ, и, кромѣ того, различные объекты собираются, подъ воздѣйствіемъ одного и того же тока, то у положительнаго, то у отрицательнаго полюсовъ. Наиболѣе типичной считается, обыкновенно, положительная реакція, такъ какъ большинство организмовъ реагируетъ на среднюю силу тока положительно гальванотактически. Въ цѣловъ рядѣ случаевъ удается измѣнить направленіе реакціи въ отрицательную сторону, увеличивъ силу тока.

Многими авторами, въ особенности Лёбомъ<sup>34)</sup>, было высказано мнѣніе, что явленія гальванотаксиса не обуславливаются сами по себѣ чувствительностью протоплазмы къ электрическому току, а должны быть, въ сущности, сведены къ хемотаксису, вызываясь тѣми химическими процессами, которые обуславливаются прохожденіемъ электрическаго тока. Химическія воздѣйствія тока хорошо и подробно изучены и должны, конечно, такъ или иначе отзываться на ходъ процессовъ въ организмѣ; ясно, поэтому, насколько подкупаютъ, съ перваго взгляда, представленія Лёба. Нужно, однако, указать, что оно далеко не является доказаннымъ и встрѣчаетъ цѣлый рядъ возраженій<sup>35)</sup>.

<sup>33)</sup> Литература у Verwoorn 1909, цитировано въ сноскѣ 32.

<sup>34)</sup> Loeb und Budgett 1897. Pflügers Archiv, 65.

<sup>35)</sup> Pfeffer 1904. Physiologie, 2, Leipzig. Jennings, цитировано въ сноскѣ 28. Сравни также стр. 809 (Гальванотропизмъ).



По Дженнингсу явленія гальванотаксиса ближе всего отвѣчаютъ тѣмъ представленіямъ, которыми очерчена сущность топического таксиса. Исслѣдователь этотъ нашель, что у инфузорій оба конца ихъ тѣла отвѣчаютъ на электрической токъ совершенно различными реакціями, такъ что поворотъ организма и установка его тѣла въ опредѣленномъ направленіи и обусловливается ихъ совокупной дѣятельностью. При всѣхъ остальныхъ таксисахъ реакція всего тѣла оказывалась, по Дженнингсу, всегда совершенно одинаковой. Весьма любопытно было бы посмотрѣть, приложимы ли эти наблюденія и къ тѣмъ организмамъ, которые представляютъ для насъ болѣе интереса, чѣмъ инфузоріи.

Мы не станемъ останавливаться на менѣе изученныхъ и важныхъ двигательныхъ реакціяхъ, вродѣ геотаксиса <sup>36)</sup>, тигмотаксиса <sup>37)</sup> и реотаксиса <sup>38)</sup>. Наше вниманіе мы посвятимъ знакомству съ процессами реакцірованія на раздраженіе извнѣ составныхъ частей клѣтки.

Описанъ цѣлый рядъ передвиженій хлоропластовъ, чрезвычайно напоминающихъ явленія фототаксиса, хемотаксиса, осмотаксиса и термотаксиса у свободно передвигающихся организмовъ; имъ даютъ, поэтому, и соотвѣтственные названія. Наиболѣе важны и лучше всего изучены явленія фототаксиса хлоропластовъ <sup>39)</sup>.

Вообще говоря, перемѣщеніе хлоропластовъ въ клѣткахъ совершается къ направленію къ тѣмъ мѣстамъ, гдѣ они встрѣчаютъ оптимальныя условія освѣщенія; такъ, при среднихъ интенсивностяхъ падающаго свѣта они выискиваютъ болѣе свѣтлыя мѣста, а при болѣе сильныхъ уже затѣненные мѣста въ клѣткѣ. При этомъ каждый отдѣльный хлоропластъ реагируетъ совершенно самостоятельно; различіе въ движеніяхъ отдѣльныхъ зеренъ обусловливается еще и тѣмъ, что они взаимно другъ друга затѣняютъ. Какъ и у свободно передвигающихся организмовъ, и здѣсь наблюдается проявленіе такъ называемаго „настроенія“. Оптимальная интенсивность свѣта не представляетъ, поэтому, постоянной величины, завися, напримѣръ, отъ температурныхъ условій и химическихъ воздѣйствій; хлоропласты отыскиваютъ при низкихъ температурахъ мѣста съ меньшими свѣтовыми интенсивностями, чѣмъ при высокихъ; прибавленіе питательнаго раствора вызываетъ импульсъ къ перемѣщенію въ болѣе освѣщенные мѣста клѣтки.

Какимъ образомъ осуществляются реакціи хлоропластовъ, можно ли отмѣтить какія либо сходства съ фобическими или топическими реак-

<sup>36)</sup> Schwarz 1884. Ber. Bot. Ges. 2, 51. Aderhold 1888, цитировано въ сноскѣ 30. Massart 1891. Bull. Acad. Belg. 22, 158. Jensen 1893. Pflügers Archiv, 53. Verworn 1909, цитировано въ сноскѣ 38.

<sup>37)</sup> Pfeffer 1884, цитировано въ сноскѣ 14. Verworn, 1909, цитировано въ сноскѣ 38.

<sup>38)</sup> Stahl 1884, цитировано въ сноскѣ 29. Clifford 1897. Annals of Bot. 11, 179. Verworn 1909. Allg. Physiologie 5 Aufl. Levenson-Lipschitz 1910. Rec. Inst. Errera 8, 225. (Рефератъ въ Cbl. 119, 403).

<sup>39)</sup> Stahl 1880. Bot. Ztg. 38, 297. Schimper 1885. Jahrb. wiss. Bot. 16, 1. Senn 1908. Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren. Leipzig.



циями подвижных клѣтокъ, неизвѣстно; къ рѣшенію этого вопроса подойти тѣмъ труднѣе, что мы еще совершенно не можемъ отдать себѣ отчета въ механизмъ передвиженія хлоропластовъ. Еще не установлено даже, являются ли ихъ передвиженія самостоятельно-активными, или же перемѣщенія ихъ въ клѣткѣ обусловливаются дѣятельностью протоплазмы.

Совпадая въ основныхъ принципахъ, перемѣщенія хлоропластовъ въ частностяхъ своихъ настолько разнообразны, настолько завязать отъ формы и строенія клѣтки и связаннаго съ ними распредѣленія свѣта, что, по Сенну, приходится отмѣтить не менѣе 7 самостоятельныхъ типовъ. Скажемъ объ нихъ лишь нѣсколько словъ, не останавливаясь на распространенности каждаго изъ нихъ въ природѣ.

1. Типъ *Mesocarpus*. Въ цилиндрической клѣткѣ содержится одинъ единственный хлоропластъ, въ формѣ прямоугольной пластинки. Эта пластинка располагается обыкновенно по оси клѣтки,

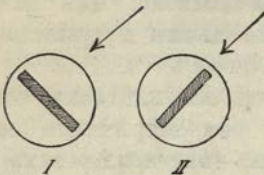


Рис. 186. Клѣтка *Mesocarpus* въ поперечномъ разрѣзѣ; заштрихованный четырехугольникъ представляет собой хлоропластъ, стрѣлки направляютъ свѣтовыхъ лучей. I—на слабomъ, II—на интенсивномъ свѣту.

представляетъ падающимъ лучамъ лишь въ одномъ изъ этихъ положеній или въ какомъ либо переходномъ между ними, хлорофильная пластинка можетъ всегда выискать наилучшія для себя условія освѣщенія. Красные лучи, по Сенну, вызываютъ всегда лишь одно первое положеніе пластинки, какова бы интенсивность ихъ ни была, въ синихъ же лучахъ хлоропластъ переходитъ, при достаточной ихъ силѣ, въ защитное, профильное положеніе.

2. Типъ *Vaucheria*. При одностороннемъ освѣщеніи свѣтомъ средней интенсивности цилиндрической клѣтки *Vaucheria*, находящейся въ воздухѣ, хлоропласты располагаются по двумъ наиболѣе свѣтлымъ мѣстамъ клѣтки, т. е. спереди и сзади, оставляя свободными обѣ боковыя стороны. Въ водѣ расположеніе хлоропластовъ оказывается уже инымъ и, какъ указываетъ Сеннъ, вполне соответствуетъ инымъ условіямъ распредѣленія свѣта. На сильномъ свѣту хлоропласты собираются по бокамъ клѣтки, какъ въ наиболѣе затѣненныхъ мѣстахъ. Перемѣщенія эти, однако, не такъ рѣзко выражены, чтобы можно было говорить, какъ въ случаѣ *Mesocarpus*, о типичномъ защитномъ—профильномъ положеніи. Хлоропласты могутъ передвигаться и въ продольномъ направленіи по полости нити, собираясь въ отдѣльныхъ болѣе освѣщенныхъ пунктахъ водоросли.

3. Типъ *Chromulina*. Клѣтки построены такъ, что, какъ показалъ еще давно Нолль для протонемы мха *Schistostega*, лучи свѣта концентрируются въ ихъ задней части; здѣсь и располагаются, при средней силѣ освѣщенія, всѣ хлоропласты, удаляющіеся при увеличеніи интенсивности свѣта на боковыя стороны клѣтки, въ болѣе затѣненные мѣста.



4. Типъ *Euglenozoa*. На умѣренномъ свѣтѣ хлоропласты оказываются распределенными по всему протоплазматическому постѣнному слою; высокая интенсивность свѣта заставляетъ ихъ скопиться въ центрѣ кѣтки, вокругъ ядра.

5—7 типы. Сюда относятся уже не однокѣтные организмы, а состоящiе изъ кѣтокъ, соединенныхъ другъ съ другомъ по крайней мѣрѣ въ одной плоскости или же представляющiе настоящiя кѣточные тѣла. Сеннъ указываетъ, что въ связи съ этимъ стоитъ возможность наступленiя, помимо непосредственныхъ свѣтовыхъ импульсовъ, и взаимодействiй другъ на друга сосѣднихъ кѣтокъ, не только въ смыслѣ взаимнаго затѣненiя, но и химическихъ другъ на друга импульсовъ. Этимъ, по всей вѣроятности, и объясняется, что у нихъ наряду съ расположенiями, характерными для средней и высокой интенсивностей свѣта, наблюдается еще и особое, такъ называемое ночное расположенiе хлоропластовъ.

5. Типъ *Fucus*. Оба свѣтовыхъ расположенiя совпадаютъ съ тѣмъ, что мы видѣли у *Vaucheria*, т. е. при средней интенсивности свѣта хлоропласты располагаются на внѣшнихъ стѣнкахъ кѣтки, а при повышенной—на боковыхъ; наблюдается и ночное положенiе, совпадающее съ расположенiемъ на интенсивномъ свѣтѣ.

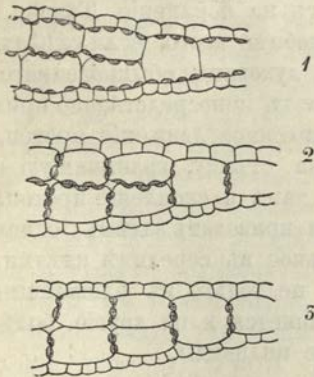


Рис. 187. Ряска (*Lemna trisulca*). Поперечный разрѣзъ. 1—на умѣренномъ свѣтѣ. 2—въ тѣни. 3—на солнцѣ.

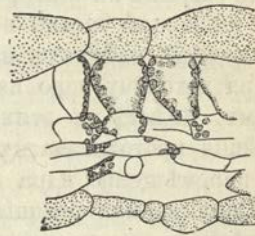


Рис. 188. Фасоль (*Phaseolus vulgaris*). Поперечный разрѣзъ листа. Листъ былъ инъдированъ водой и подвергнутъ сверху освѣщенiю прямыми солнечными лучами. По Сенну.

6. Типъ губчатой паренхимы. Оба свѣтовыхъ расположенiя совпадаютъ съ тѣми, которыя свойственны предыдущему типу; при ночномъ положенiи хлоропласты располагаются по преимуществу на тѣхъ стѣнкахъ, которыя соприкасаются съ другими кѣтками, покидая наружныя стѣнки кѣтокъ (рис. 187). Въ кѣткахъ губчатой паренхимы сложнаго построеннаго листа расположенiя хлоропластовъ осложняются, благодаря измѣненiямъ въ распределенiи свѣта, обусловленнымъ палиссаднымъ слоемъ (рис. 188).

7. Типъ палиссадной паренхимы. Хлоропласты оказываются здѣсь равномерно распределенными на продольныхъ стѣнкахъ кѣтокъ и не перемѣщаются вовсе при измѣненiяхъ силы свѣта, реагируя на нихъ измѣненiями своей формы. Впрочемъ, и здѣсь возможны фототактические реакцiи въ отвѣтъ на рѣзкія раздраженiя одно-сторонне падающими лучами.

О другихъ тактическихъ перемѣщенiяхъ хлоропластовъ намъ остается сказать лишь нѣсколько словъ. Сеннъ наблюдалъ у нихъ положительный термотаксисъ, изслѣдуя покрытые съ поверхности инеемъ зеленые листья: хлоропласты палиссадныхъ кѣ-



токъ отходятъ прочь отъ охлажденной наружной стороны листа <sup>40)</sup>. Сеннъ, а вмѣстѣ съ нимъ и Кюстеръ <sup>41)</sup> указываютъ на наличие осмотактическихъ реакцій; эти изслѣдованія нуждаются, однако, въ провѣркѣ. Важнѣе способность хлоропластовъ реагировать хемотактически. Оказывается, что хлоропласты *Funaria* привлекаются углекислотой, сѣрнокислыми солями, яблочной кислотой, аспарагиномъ, фруктозой и глюкозой; сахароза, однако, не оказываетъ никакого воздѣйствія. Намъ приходилось уже указывать выше, что Сеннъ стремится объяснить типичныя ночныя расположенія хлоропластовъ явленіями хемотактического привлеченія находящимися въ стѣнкахъ клѣтокъ веществами; къ сожалѣнію, еще не можетъ считаться доказаннымъ, что такія вещества дѣйствительно находятся въ стѣнкахъ и если находятся, то отсутствуютъ въ содержимомъ клѣтокъ или же присутствуютъ въ немъ, по крайней мѣрѣ, въ гораздо болѣе слабой концентраціи, чѣмъ въ стѣнкахъ.

Тангль <sup>42)</sup> уже давно отмѣтилъ измѣненіе расположенія въ клѣткѣ ядеръ, наступающее въ отвѣтъ на пораненіе. Такой трауматотаксисъ наблюдается легче и удобнѣе всего, если сдѣлать надрѣзъ или разрывъ въ эпидермальномъ слоеѣ луковицы обыкновеннаго лука. Черезъ нѣсколько часовъ послѣ пораненія въ непосредственно прилегающихъ къ ранѣ клѣткахъ начинается оживленное движеніе протоплазмы, благодаря которому ядро перемѣщается на стѣнку, граничащую съ пораненіемъ. Вмѣстѣ съ этимъ наблюдается тамъ и скопленіе протоплазмы. Дальнѣйшія протоплазматическія движенія приводятъ затѣмъ, однако, къ новому перемѣщенію ядра въ его нормальное въ серединѣ клѣтки положеніе. Описываемая реакція наблюдается не только въ ближайшихъ къ ранѣ клѣткахъ, но постепенно распространяется и на другіе, болѣе удаленные отъ пораненнаго мѣста клѣточные индивиды.

На томъ же объектѣ, на которомъ хорошо замѣтны явленія трауматотактическихъ передвиженій клѣточного ядра, т. е. на луковичныхъ чешуяхъ *Allium Cera*, нетрудно познакомиться и съ явленіями хемотаксиса клѣточныхъ ядеръ <sup>43)</sup>. Если на небольшой участокъ эпидермальныхъ клѣтокъ чешуи лука нанести капельку разбавленнаго раствора опредѣленныхъ веществъ, наступаетъ перемѣщеніе ядеръ, весьма похожее на трауматотактическую ихъ реакцію; клѣточные ядра начинаютъ передвигаться, какъ въ тѣхъ клѣткахъ, которыя граничатъ съ раздражителемъ, такъ и въ тѣхъ, которыя отъ него удалены, приближаясь къ раздражающему импульсу. При этомъ необходимо подчеркнуть, что дѣйствіе раздражителя можетъ и не вызывать смерти находящихся въ соприкосновеніи съ нимъ клѣтокъ и, слѣдовательно, здѣсь мы не имѣемъ дѣло съ трауматотактическими реакціями. Хемотаксисъ вызывается въ этихъ условіяхъ очень разнообразными веществами, вродѣ основаній, органиче-

<sup>40)</sup> Senn 1909. Ber. Bot. Ges. 27 (12).

<sup>41)</sup> Küster 1906. Ber. Bot. Ges. 24, 233. Senn 1908, цитировано въ сноскѣ 39.

<sup>42)</sup> Tañgl 1884. Sitzungsber. Wiener Akad. 90, (I), 10. Nemes 1901. Reizleitung und reizleitende Strukturen, Jena.

<sup>43)</sup> Ritter 1911, Z. f. Bot. 3, 1.



скихъ кислотъ и углеводовъ. Не вызываютъ никакой реакціи неорганической кислоты и многія органическія соединенія самаго разнообразнаго состава. Хемотактическое перемѣщеніе клѣточного ядра совершается значительно медленнѣе, чѣмъ травматотактическое; въ осуществленіи его, повидимому, движеніе плазмы уже не участвуетъ. Впрочемъ, нельзя съ увѣренностью говорить и объ активно-самостоятельныхъ передвиженіяхъ клѣточныхъ ядеръ, приписываемыхъ нѣкоторыми авторами хлоропластамъ. Въ концѣ концовъ, и при травматотаксисѣ можно считать установленнымъ лишь одно совпаденіе во времени наступленія оживленнаго движенія протоплазмы и перемѣщенія ядеръ; весьма возможно, что и здѣсь мы имѣемъ два обособленныхъ процесса, непосредственно не зависящихъ другъ отъ друга.

Передвиженіе клѣточныхъ ядеръ отличается отъ типическихъ тактическихъ реакцій въ одномъ отношеніи. Раздраженіе не вызываетъ длительного пребыванія ихъ у мѣста импульса, какъ это характерно для свободно передвигающихся клѣтокъ; ядра передвигаются къ мѣсту раздраженія лишь на короткое время, и тотчасъ же снова удаляются отъ него. Едва ли можно объяснить это тѣмъ, что одностороннее раздраженіе исчезаетъ, послѣ того какъ раздражитель окажется продиффундировавшимъ въ содержимое клѣтки.

Отмѣтимъ, въ концѣ концовъ, что хемотактической реакціей клѣточныхъ ядеръ можно воспользоваться для доказательства, что въ плазму живой клѣтки могутъ проникать весьма и весьма многія вещества. Хемотактическія явленія раздраженія вызываются также и корневыми волосками и гифами грибовъ, разрастающимися по поверхности эпидермиса; факты эти показываютъ, что и изъ этихъ клѣтокъ, при ихъ жизни, экзосмируютъ различныя вещества; методъ хемотаксиса едва ли можетъ дать какіе либо результаты въ смыслѣ установленія ихъ химической природы.

Тактическія движенія протоплазмы не подвергались еще, повидимому, систематическому изученію. Въ литературѣ можно найти лишь совершенно случайныя указанія объ одностороннихъ скопленіяхъ протоплазмы, какъ, напримѣръ, въ случаѣ травматотаксиса. Немець <sup>44)</sup> наблюдалъ такія скопленія и при геотропическомъ раздраженіи корней. Впрочемъ, здѣсь осталось невыясненнымъ, насколько эти скопленія являются связанными съ реакціей на раздраженіе.

Можно было бы также счесть за фототактическую реакцію ориентировку ядернаго веретена въ направленіи падающаго свѣта, приводящую затѣмъ къ образованію перпендикулярной къ падающимъ лучамъ перегородки; эту реакцію отмѣтилъ Шталь <sup>45)</sup> на прорастающихъ спорахъ хвоща.

<sup>44)</sup> N e m e c 1901, Jahrb. wiss. Bot. 36, 80.

<sup>45)</sup> S t a h l 1885. Ber. Bot. Ges. 3, 334.



## УКАЗАТЕЛЬ.

- Автолизъ 246.  
Автономное отклонение 767.  
Автономныя движенія 896, 902.  
Автоокисація 353.  
Автотропизмъ 729, 767.  
— при галлотропныхъ движеніяхъ 830.  
— при никтиналическихъ движеніяхъ 859.  
Автотрофныя растенія 164.  
Агрегація 838.  
Адсорбція 152.  
Азотная кислота, ассимиляція ея 227.  
— образование 376.  
— въ природѣ 220.  
— накопленіе ея въ тканяхъ растеній 228.  
Азотъ 135.  
— питаніе имъ 153.  
— ассимиляція атмосфернаго азота 386.  
— ассимиляція автотрофами 214.  
— ассимиляція гетеротрофами 295.  
— ассимиляція бактеріями 387.  
— ассимиляція бобовыми 394.  
— ассимиляція другими цвѣтковыми растеніями 397.  
— ассимиляція грибами 391.  
— ассимиляція органически связаннаго азота 232.  
— этиологированіе отъ недостатка 530.  
— источники 218.  
— потери въ почвѣ 220.  
— прибыли въ почвѣ 218, 392.  
Акропетальное развитіе 447.  
Аланинъ 6, 226, 283.  
Алейронъ 252, 259.  
Алкалоиды 6, 283, 284, 287.  
Алюминій 139.  
Альбумины 227.  
Альбумозы 226.  
Альпійскія растенія 540.  
Амебное движеніе 906.  
Амебы 908.  
Амилазы 246.  
Амилоза 241.  
Амиловые спирты 345.  
Амилопектинъ 241.  
Аминные организмы 297.  
Аминокислоты 5, 226, 282, 297, 345, 354.  
Аммиакъ, ассимиляція его 217, 229.  
— ассимиляція газообразнаго 221.  
— въ почвѣ 222.  
— образование изъ мочевины 366.  
— — изъ нитратовъ 359.  
— — изъ пептона 329.  
— окисленіе 376.  
Аммиачные организмы 297.  
Амфимиксисъ 626.  
Анализы воды 145.  
— растеній 4, 7.  
Анаэробы 346, 531.  
— нужда въ кислородѣ 355, 531.  
— отмирание въ кислородѣ 357, 531.  
Анестетики (см. наркотики) 319, 583, 870, 892.  
Анизофиллія 521.  
Анилиновые краски, ихъ осмосъ 32.  
Антибіозъ 541.  
Антиклины 456.  
Апатитъ 144.  
Апозисія 430, 436.  
Аргининъ 226, 283.  
Аски, выбрасываніе споръ 712.  
Асоматофиты 445.  
Аспарагиновая кислота 226, 283.  
Аспарагинъ (см. аминокислоты) 5, 231, 334.  
— накопленіе въ темнотѣ 283.  
Ассимиляты, утилизація ихъ 236.  
Ассимиляція азота, см. азотъ, азотная кислота, аминокислоты, аммиакъ, бѣлки, пептоны.  
— зольныхъ веществъ 234.  
— сѣры 234.  
— углерода гетеротрофами 290.  
— — автотрофами 163.  
— фосфора 234.  
Атавизмъ 651.  
Ауксанометръ 464.  
Аэробы 346, 894.  
Аэротаксисъ 169, 919.  
Аэротропизмъ 814.  
Аэрофилія 346.  
Аэробы 346.



- Бактеріальний методъ Энгельманна 168.  
 Бактеріи клубеньковыя 394.  
 Бактеріоиды 396.  
 Базипетальное развитіе 447.  
 Бетаины 233.  
 Бикарбонаты 190.  
 Билатеральная точка роста 449.  
 Биологическая теорія броженій 348.  
 Биуретовая реакція 225.  
 Боковое вѣтвленіе 447.  
 Болотныя растенія 43.  
 Большой періодъ роста 466.  
 Броженіе 337.  
   — вліяніе кислорода 346.  
   — водородное 363.  
   — значеніе 348.  
   — маслянокислое 356.  
   — метанное 363.  
   — молочнокислое 362.  
   — мочевины 366.  
   — муравьиной кислоты 365.  
   — пектиновое 365.  
   — побочные продукты 345.  
   — редуціонное 358.  
   — спиртовое 338.  
   — уксусное 361.  
 Бутиловый спиртъ 354.  
 Бѣлая древесина 526.  
 Бѣлковые организмы 297.  
 Бѣлковыя вещества 6, 224.  
   — запасныя 258, 264.  
   — классификація 227.  
   — мобилизація 226, 259.  
   — образование 185, 228, 231.  
   — распадъ бактеріальный 367.  
   — сбраживаніе 367.  
   — сжиганіе при дыханіи 329.  
   — химизмъ 226.  
 Бѣлковыя реакціи 225.  
  
 Вакуоля 20.  
 Вариационныя движенія 710.  
   — — автономныя 896.  
   — — геотропическія 767.  
   — — паратоническія 722.  
   — — фототропическія 781.  
 Верхушечная клѣтка 445, 455.  
 Весенніе цвѣты, ихъ періодичность 585.  
 Видовыя помѣси 649.  
 Видообразование 673.  
   — путемъ комбинацій 678.  
   — — модификацій 676.  
   — — мутацій 677.  
   — — по Дарвину 677.  
 Видъ, понятіе 674.  
   — элементарный 675.  
 Влагодность почвы 43, 147.  
 Влажность воздуха, какъ факторъ роста 538.  
   — — вліяніе на испареніе 61.  
 Вода, воспріятіе клѣткой 40.  
   — — корнями 48.  
   — — наземными частями 55.  
 Вода, воспріятіе, вліяніе различныхъ факто-  
   ровъ 52.  
   — выдѣленіе 94, 97.  
   — отдача, см. испареніе, плачь.  
   — проведеніе въ растеніи 79.  
 Водные силикаты 148.  
 Водныя культуры 128, 164.  
 Водородобактеріи 385.  
 Водяныя растенія, ассимиляція углерода. 164.  
 Водяныя устьяца 94.  
 Возбужденіе 740.  
 Воздухоносные волоски 73.  
 Воздушно-водныя цѣпочки 118.  
 Воздушные корни, воспріятіе воды 56:  
   — ростъ 469.  
 Волокнистый слой 700.  
 Волутины 310.  
 Воскъ 5.  
 Воспріятіе веществъ 17.  
   — зольныхъ веществъ 124.  
   — растворовъ 17.  
   — свѣтового раздраженія 791.  
 Время воспріятія 737.  
   — реакціи 737.  
 Вскриваніе асковъ 712.  
   — гнѣздъ пыльниковъ 699.  
   — плодовъ 689.  
   — спорангіевъ папоротниковъ 697.  
 Вторичная древесина 112.  
 Вторичное утолщеніе 477.  
 Вторично-осадочная почва 144.  
 Выбрасываніе сѣмянъ 714.  
 Вывѣтриваніе 143.  
 Выгонка 533.  
 Выдѣленіе воды 94, 97.  
   — свѣта 415.  
   — сока нектарниками 99.  
   — тепла 410.  
   — электричества 416.  
 Вымерзаніе 501.  
 Вытягиваніе въ длину 463.  
 Вьющіяся растенія 770.  
 Вѣчнозеленныя растенія 589.  
  
 Газовыя вакуоли 34.  
 Газовый анализъ 167.  
 Галлы 541.  
   — вызываемые грибами 541.  
   — — вызываемые насѣкомыми 543.  
   — причины ихъ образованія 546.  
   — древесобразность ихъ строенія 547.  
 Галофиты 75, 138, 540.  
 Гальванотаксисъ 936.  
 Гальванотропизмъ 808.  
 Гальтона кривая 662.  
 Гаптотропизмъ 820.  
   — у водорослей 840.  
   — у грибовъ 840.  
   — у пелелики (Cuscuta) 834.  
   — у росянки (Drosera) 835.  
   — у усиковъ 820.  
   — у черешковъ 833.







- Движення фотонастическія 841.  
 — эмульсіонныя 911.  
 Двойные силикаты 144.  
 Декстрины 241.  
 Денитрификація 359.  
 Делтамолизированіе 35  
 Десульфурация 358.  
 Дигибриды 643.  
 Динамическіе слои 687.  
 Дисахариды 183.  
 Диссиміляція 313.  
 Диссоціяція 25.  
 Дихотомическое вѣтвленіе 446.  
 Дифференцировка 445.  
 — полярная 578.  
 Диффузионный токъ 274.  
 Диффузія 18.  
 — водяного пара 66.  
 — какъ причина передвиженія вещества 274.  
 — какъ причина ориентировочныхъ движеній 810, 918.  
 — скорость ея 191, 194.  
 — углекислоты 191, 194.  
 Диатропизмъ 756.  
 Диаминокислоты 226.  
 Диастаза 240, 266, 300.  
 — вліяніе температуры 244.  
 — — ускорителей 245.  
 — — ядовъ 244.  
 — образование у гетеротрофовъ 300.  
 — распространеніе 240, 266, 300.  
 — свойства 243.  
 Диатомовыя водоросли 138.  
 Диафототропизмъ 780.  
 Дневной сонъ листьевъ 850.  
 Доминирующіе зачатки 642.  
 Дорзвентральные органы 450, 524.  
 Древесина 83.  
 Дрожжевыя грибки 338.  
 Дыханіе 311.  
 — выдѣленіе свѣта 415.  
 — — тепла 413.  
 — грибковъ 323.  
 — зависимость отъ кислорода 320, 332.  
 — — — свѣта 318, 330.  
 — — — содержанія воды 629.  
 — — — состава питательнаго раствора 322, 332.  
 — — — стадіи развитія 316.  
 — — — температуры 324, 330.  
 — интенсивность 314.  
 — интрамолекулярное 333, 531.  
 — историческій очеркъ 336.  
 — методика изученія 314.  
 — продукты его: вода 322, орган. кислоты 323, спиртъ 333, углекислота 314.  
 — сѣмянъ 629.  
 — суккулентовъ 326.  
 — теоріи 350.  
 Дыхательная полость 63.  
 Дыхательныя корни 321.  
 Дыхательныя коэффициенты 322, 326, 328.  
 — хромогены 353.  
 — энзимы 317.  
 Дѣйствіе на разстояніи, физиологическое 817.  
 Жаменовская цѣпочка 118.  
 Жгутыки 904.  
 Желѣзо 135.  
 Желѣзобактеріи 384.  
 Жирныя кислоты 5, 257.  
 — — ихъ образованіе при броженіи 302.  
 — — ихъ сбраживаніе 365.  
 Жирныя масла 5, 240, 256.  
 — — ихъ гидролизъ 207.  
 — — ихъ образованіе изъ углеводовъ 285, 328.  
 — — ихъ превращеніе въ углеводы 258.  
 — — какъ ассимилянты 256.  
 — — какъ запасныя вещества 240, 256, 285.  
 — — какъ матеріалъ для дыханія 328.  
 Заболонь 103.  
 Завиванія 682, 770.  
 — автономныя 901.  
 — гироскопическія 692.  
 Законъ Бойля 26.  
 — Вантъ-Гоффа 27.  
 — единообразія 645.  
 — количества свѣта 795.  
 — минимума 133.  
 — произведеній 795.  
 — расщепленія признаковъ 645.  
 — самостоятельности признаковъ 646.  
 — Тальбота 796.  
 Замерзаніе 501.  
 Замыкающія клітки 68.  
 Запасныя вещества 238, 261.  
 Зародышъ 238.  
 Зачатокъ признака 554, 635, 640, 658.  
 — — доминирующій 642.  
 — — рецессивный 642.  
 Зимаза 343.  
 Зольныя вещества 123.  
 — — ихъ составъ 125.  
 — — необходимыя для растенія 128.  
 — — стимулирующія 141.  
 — — ядовитыя 140.  
 Зоны роста 466, 730.  
 Идиобласты 488.  
 Идиоплазма 574.  
 Известколюбъ 156, 158.  
 Известкофобъ 156, 158.  
 Известь 101.  
 Измѣненія проницаемости плазмы 36.  
 Измѣнчивость 658.



- Изолированныя клітки 550.  
 Изосмотические коэффициенты 25.  
 Изосмотичные растворы 24.  
 Инактивированые хлоропласты 198.  
 Инверсія 247.  
 Инвертазы 246, 264, 267.  
 Инволюціонныя формы 396.  
 Индоль 368.  
 Индуцированныя движенія 722.  
 Интеркалярный ростъ 446, 472, 478.  
 Интрамолекулярное дыханіе 333, 531.  
 Интусусценція 430.  
 Инулаза 264.  
 Инулинъ 264.  
 Искусственныя удобренія 162.  
 Испареніе 41, 58.  
 — внутритканевое 64.  
 — зависимость отъ вѣшнихъ условій 61.  
 — задержка его 72.  
 — значеніе для растенія 77, 78, 116.  
 — методы изученія 59.  
 — устьичное 63.  
 — формативные импульсы 538.  
 — эпидермальное 64.  
 Источники углекислоты 189.  
 Источеніе почвы 161.  
 Иодная проба 177.  
 Иодъ 140.  
 Ионы 25, 920.  
 — проникаемость для нихъ плазмы 36, 923.  
 Калиннѣ 162.  
 Калий 133.  
 Кальцій 135.  
 Калусъ 553, 555.  
 Камбій 461, 477, 598.  
 Каолинизація 144.  
 Каолинъ 144.  
 Капиллярное передвиженіе воды 119.  
 Карбоксилаза 345.  
 Карбонаты 190.  
 Кардинальныя точки, для свѣта 506.  
 — для тепла 199, 330, 498, 893, 915.  
 Кариоплазма 17.  
 Карликовыя растенія 530.  
 Карналитъ 162.  
 Каротинъ 172.  
 Каталаза 353.  
 Катализаторы 142, 250.  
 — отрицательныя 251.  
 Катализъ 247.  
 Кварць 144.  
 Кинетическая теорія растворовъ 25.  
 Кислородъ, необходимость его для анаэробовъ 355.  
 — — — для ассимиляціи 197.  
 — — — для броженія 347.  
 — — — для движеній 791, 914.  
 — — — для дыханія 323, 335.  
 Кислородъ, для роста 531.  
 — непрочно связанный 198, 914.  
 — обнаруженіе въ кліткѣ 321.  
 — отбѣненіе отъ него 894.  
 Кислый перенгой 148.  
 Клейкая железа 303.  
 Клиностагъ 726, 775.  
 Клубешки бобовыхъ 394.  
 Клубни, ихъ образованіе 595.  
 — содержаніе воды 262.  
 Клітка верхушечная 445, 455.  
 — дѣленіе 439.  
 — искусственная (Траубе) 429.  
 — ростъ 423.  
 — соматическая 445.  
 — строеніе ея 8.  
 — форма ея 481, 577.  
 — элементарный организмъ 423.  
 — эмбриональная 445.  
 Кліточная оболочка 486.  
 — — какъ запасной углеводъ 254.  
 — — образованіе 430, 440.  
 — — раствореніе 254.  
 — — растяженіе осмот. давленіемъ 706.  
 — — ростъ аннозиціей 430, 436.  
 — — — верхушечный 428, 433.  
 — — — въдреніемъ плазмы 437.  
 — — — въ поверхности 428, 480.  
 — — — въ толщину 436, 481.  
 — — — значеніе осмот. давленія 429, 433.  
 — — — ядра 439.  
 — — — интеркалярный 428.  
 — — — интусусценціей 430, 436.  
 — — — пластинками 432.  
 — — — пластическимъ растяженіемъ 430, 433.  
 — — — прекращеніе его 438.  
 — — — слоистость 432, 690.  
 Кліточный сокъ 9, 11.  
 Кліточное ядро 9, 439.  
 — — его хемотаксисъ 35.  
 Клітчатка см. целлюлеза.  
 Кобальтова проба 60.  
 Количество раздраженія 740.  
 Коллоидальныя металлы 251.  
 Коллоиды 14, 26.  
 Кольцеваніе 83, 277.  
 Комбинаціи 668.  
 Компасныя растенія 782.  
 Концентрація, вліаніе на осмотич. давленіе 24.  
 — на ростъ 535.  
 — какъ ориентировочный факторъ 927.  
 Кора 83.  
 Корень 44, 45, 488.  
 — воспріятія воды 48.  
 — вѣтвленіе 44, 154, 459.  
 — періодичность роста 585.  
 — характеръ роста 465.  
 Корневая система 44, 45.  
 — — ея величина 44, 47.  
 — — типы 44.



- Корневая система у ксерофитовъ 47.  
 Корневица 594.  
 — ихъ геотропизмъ 755.  
 Корневое давление 87, 102, 105.  
 Корневые волоски 48, 150.  
 Корневия выдѣленія 152.  
 Корреляціи 493, 549, 560.  
 — качественныя и количественныя 565, 566.  
 — между листьями и почками 561.  
 — — — и листовыми слѣдами 560.  
 — — осевыми и боковыми побѣгами 561.  
 — — обнаруживаніе ихъ 550, 560.  
 — — при пораненіяхъ 553.  
 Коэнзима спиртового броженія 344.  
 Коэффициенты дыхательныя 322.  
 — изосмотическіе 25.  
 — экономическіе 313.  
 Красная древесина 526.  
 Крахмалъ, какъ продуктъ ассимиляціи 177.  
 — какъ запасное вещество 263.  
 — образованіе изъ сахара 179.  
 — передвиженіе 237.  
 — раствореніе 241, 252.  
 — транзиторный 279.  
 Кремниевая кислота 138, 139.  
 Кривая Гальтона 662.  
 — случайностей 662.  
 — трансгрессивная 663.  
 Кристаллическій бѣлокъ 135.  
 Кристаллоиды алейронныхъ зеренъ 259.  
 Крѣпоскопія 27.  
 Круговая нутація 899.  
 Круговоротъ азота 219, 220.  
 Круговоротъ вещества 406.  
 Ксантопротеиновая реакція 225.  
 Ксантофиллъ 172.  
 Ксерофиты 73, 158.  
 Культура въ водныхъ растворахъ 128.  
 — въ твердыхъ субстратахъ 128.  
 Культурные злаки 153.  
 — растенія 161.  
 Кутикула 55, 62.  
  
 Лабораторный воздухъ 792.  
 Лава 155.  
 Лазающія растенія 770.  
 Левулоза, см. углеводы.  
 — какъ раздражитель 534.  
 Лецитины 5, 235, 261.  
 Лейкофиллъ 197.  
 Лейцины 6, 226, 231, 345.  
 Либрформъ 84.  
 Ливніи, чистыя 666.  
 Липазы 247, 257.  
 Липоидная теорія 37.  
 Липовды 5.  
 Листовая пластинка 453.  
 — сочлененіе 769, 847.  
 — черешокъ 473.  
  
 Листорасположеніе 448.  
 — механич. теорія 570.  
 Листъ 452, 488.  
 — ассимиляція амміака 220.  
 — — углекислоты 166.  
 — афотометрической 783.  
 — выходъ веществъ 268.  
 — движенія, см. ихъ.  
 — заложеніе 452.  
 — панфотометрической 782.  
 — поглощеніе воды 55.  
 — — органическихъ веществъ 288.  
 — — углекислоты 190.  
 — развитіе 474.  
 — регенерація 553.  
 — ростъ 474.  
 — содержаніе золы 125.  
 — этиолованіе 512.  
 Литій 140.  
 Лишайники 58, 146, 153, 405, 548.  
 Луковицы 262.  
 Лучи спектра, ихъ значеніе для ассимиляціи углекислоты 205.  
 Лучистая симметрия 447.  
  
 Магній 134.  
 Мальтаза 267.  
 Мальтоза 241, 266.  
 Маннитъ 310.  
 Манноза 255.  
 Марганецъ 140.  
 Маслянокислое броженіе 356.  
 Межкѣтнички 8, 63.  
 Мезофиты 73.  
 Менделѣевское правило 637.  
 Мерогонія 624.  
 Метабозъ 406.  
 Метамофозъ листьевъ 590.  
 Метанъ при броженіи кѣтчатки 363.  
 Метановыя бактеріи 386.  
 Метанное броженіе 363.  
 Метательныя движенія 697, 712, 714, 716, 718.  
 Метиленблау, ея накопленіе въ кѣточномъ соку 32.  
 Метилхлорофиллидъ 172.  
 Методъ листовыхъ половинокъ 182.  
 — счета пузырьковъ 166.  
 — физиологій 2.  
 Механическая система тканей 489.  
 — теорія листорасположенія 570.  
 Микориза 153, 399.  
 Микроаэрофилы 356.  
 Микрозома 11, 16.  
 Микроорганизмы 152.  
 Миксомицеты 906, 923.  
 Миллонова реакція 225.  
 Мимоза, біол. значеніе реакцій 877.  
 — движенія никтинастическія 847.  
 — — періодическія 855.  
 — механизмъ реакцій 865.  
 — раздраженіе пораненіемъ 871.



- Мимоза, раздраженіе пораженіемъ, его про-  
веденіе 872.  
— — ударомъ 863.  
— — — его проведеніе 871.  
— — химическое 869.  
— — электрическимъ токомъ 869.
- Мицеллы 684.  
Млечные сосуды 279.  
Модификаціи 658.  
Мозаичные гибриды 651.  
Молодые формы 517, 591.  
Молочнокислое броженіе 362.  
Мольные растворы 27.  
Моля 24.  
Моноаминокислоты 226.  
Моногибриды 637.  
Монокарпическія растенія 632.  
Моносахариды 184.  
Мочевина, какъ питательный матеріалъ 231.  
— сбраживаніе 366.  
Муравьиная кислота, броженіе 365.  
Мутаціи 669.  
Мхи 58, 146.  
— способность высыхать 536.
- Накопленіе веществъ въ клеткѣ 34.  
Напряженіе тканей 482.  
Наркотики, вліяніе на ассимиляцію 198, 319.  
— — на воспріятіе раздраженій 892.  
— — на воспроизведеніе реакцій 892.  
— — на выгонку 583.  
— — на дыханіе 319, 332.  
— — на мимозу 871.  
— — на ростъ 533.  
— — на усикъ 827.  
— осмотич. свойства 31.  
— хемотактическое дѣйствіе 917.
- Населеніе 666.  
Наслѣдственность 634.  
Настіи 723, 764, 900.  
Настроеніе органа 759.  
Насѣкомоядныя растенія 100, 302.  
— перевариваніе бѣлка 304.  
Натрій 133, 138.  
Нектарники 97, 100.  
Никтинастическія движенія 840.  
— — биологич. значеніе 862.  
— — вліяніе нагрѣванія 841, 849.  
— — — охлажденія 844.  
— — — силы тяжести 854.  
— — — смѣны свѣта и темноты 841.  
— — у листовыхъ органовъ 846.  
— — механизмъ 851.  
— — обратное искривленіе 847.  
— — періодичность 855.  
— — у цвѣтовъ 840, 844, 861.
- Нитратные организмы 296.  
Нитритные организмы 297.  
Нитриты 218.  
Нитрификація 376.  
Нитробактеріи 153, 380.  
Нитрогенные организмы 296
- Новообразованіе корневыхъ волосковъ 153.  
Новыя формы скрещиванія 651.  
Ночное положеніе 840.  
Нуклеоальбумины 227.  
Нуклеопротеиды 227.  
Нутаціи 475, 710, 898.  
— волнообразныя 901.  
— гипонастическія 901.  
— круговыя 899.  
— маятниковобразныя 900.  
— періодическія 900.  
— простыя 901.  
— эпинастическія 901.  
— эфемерныя 900.
- Обезвреживаніе ядовитыхъ растворовъ 149.  
Обмѣнъ веществъ у гетеротрофовъ 288.  
— основаній 148.  
Оболочка 9, 10, см. клеточная оболочка.  
Образованіе бѣлковыхъ веществъ 185, 228, 231.  
— крахмала 177, 179.  
— оболочки 426, 480, 440.  
— помѣсей 634.
- Обратимыя реакціи 248.  
Обратное скрещиваніе 648.  
Ограничительные факторы 540.  
Окаймленные поры 111.  
Окисленіе сѣроводорода 373.  
— тиосульфатовъ 373.  
Окись углерода, сжиганіе ея бактеріями 386.  
Оксигеназа 353.  
Оксидазы 353.  
Оксигемоглобинъ 168, 348.  
Окулировка 565.  
Оспора 604.  
Оплодотвореніе 604, 622.  
— значеніе его 626.
- Опредѣленіе пола 649.  
Организация плазмы 16.  
Органическія кислоты 5.  
— — образованіе грибами 323.  
— — у суккулентовъ 326.  
— — какъ питательный матеріалъ 290.
- Органогены 5.  
Органообразующія вещества 600.  
Органы экзогенные 459.  
— эндогенные 459.
- Ориентировочныя движенія 724.  
Ортогональныя траекторіи 456.  
Ортотропные органы 754.  
Ортостихи 448.
- Орхидныя, автономныя движенія цвѣтовъ 897.  
— постфлоральные процессы 627.
- Осадочныя перепонки 19.  
— породы 143.
- Осмозъ 18.  
Осмометръ Пфелфера 20.  
Осмотаксисъ 927.  
Осмотическая клетка Пфелфера 98.  
— свойства клетки 17.



- Осмотическая сила раствора 24.  
 Осмотическое давление, см. давление.  
 Осмотрозимъ 812.  
 Основные первозданныя породы 144.  
 Отбрасываніе спорангіевъ у грибовъ 713.  
 Отрицательное давленіе въ сосудахъ 117.  
 Оцѣнѣніе 893.  
 — отъ жары 501, 871.  
 — отъ темноты 855.  
 — отъ холода 871.
- Папоротники 146.  
 Паразиты 289, 306.  
 — всеядные 307.  
 — факультативные 307.  
 Паразиты 449.  
 Паратоническія движенія 722.  
 Паровая система 162.  
 Партеогенезъ 622.  
 Партеокарпія 628.  
 Пектины 255.  
 Пектиновое броженіе 365.  
 Пепсинъ 260.  
 Пептонные организмы 297, 306, 405.  
 Пептоны 226, 290.  
 Первичная почва 144.  
 Первичныя породы 143.  
 Первые продукты ассимиляціи 180.  
 Переработка почвы 146.  
 Перикамбій 460.  
 Периклинальныя химеры 657.  
 Периклины 456.  
 Перициклъ 460.  
 Периодическія движенія 855.  
 Периодичность 510, 580, 586.  
 — въ общемъ ходѣ развитія 599.  
 — въ распусканіи листьв 580, 589, 590.  
 — въ удлиненіи стебля 510.  
 — — — — — годичная 580.  
 — — — — — суточная 510, 590.  
 — въ утолщеніи 597.  
 — подъ трониками 581.  
 — причины ея 586.  
 Периоды роста 461, 898.  
 Пероксидазы 353.  
 Пигменты 6, 21, 287.  
 — образование въ темнотѣ 521.  
 — діосмозъ 32.  
 Питательные растворы для автотрофовъ 130.  
 — — — — — для гетеротрофовъ 290.  
 Плагіотропизмъ 756.  
 Плагіотропные органы 754.  
 Плазма см. протоплазма.  
 Плазмодесмы 486.  
 — значеніе ихъ въ передвиженіи веществъ 276.  
 Плазмодіи, движенія 906, 924.  
 — химич. составъ 11.  
 Плазмодизъ 21, 537, 703, 707.  
 Плазмолитическій методъ опредѣленія частичныхъ вѣсовъ 24.  
 Плауны 139.
- Плать растений 87.  
 — биологич. значеніе 93.  
 — давленіе 89.  
 — механизмъ 97.  
 — мѣстный 93.  
 — продолжительность 89.  
 — составъ сока 87.  
 — условія 91.
- Плоды, метательныя движенія 714.  
 Поверхностная энергія 419.  
 Плодосмѣвъ 162.  
 Поверхностное натяженіе плазмы 37, 910.  
 Поглощительная способность почвы 147.  
 Поглощеніе воды корневыми волосками 49.  
 Подвой 565.  
 Покоящаяся стадія 580, 583, 630.  
 Полевой шпатъ 144.  
 Полигибриды 644.  
 Полипептиды 227.  
 Полисахариды 183.  
 Полупаразиты 309.  
 Полупроницаемая перепонка 19.  
 Полярность 519, 551, 564, 578.  
 Помѣси 636.  
 — видовыя 649.  
 — возвратъ къ исходнымъ формамъ 646.  
 — единообразіе 645.  
 — новыя формы 646, 651.  
 — плодовитость 652.  
 — прививочныя 654.  
 — промежуточныя формы 636.  
 — росценленіе признаковъ 637, 643.  
 — стерильность 653.
- Порометръ 64.  
 Пory 111.  
 — чувствительныя 827.  
 Послѣдствія при геотропизмѣ 731, 737.  
 — — — — — периодическихъ движеніяхъ 858.  
 — — — — — явленіяхъ 510.
- Поступленіе веществъ въ растеніе 30.  
 — воды въ растеніе 41.  
 Постфлоральные процессы 627.  
 Потетометръ 53.  
 Потребленіе свѣта 504.  
 Почва, абсорбція 147.  
 — заселеніе растеніями 146.  
 — использование корнями 46, 151.  
 — истощеніе 161.  
 — осадочная 144.  
 — первичная 144.  
 — происхожденіе 143.  
 — раствореніе 150.  
 — содержаніе воды 43, 159.  
 — содержаніе кислорода 42.  
 — составъ механической 42.  
 — — — — — химической 143.  
 — температура 159.  
 — и распределеніе растеній 155.  
 — и сельское хозяйство 161.
- Почвенный воздухъ 147.  
 Превращеніе энергіи 407.  
 Пресслеровскій буравъ 118.  
 Прививка 563.



- Прививочныя помѣси 654.  
 Привой 565.  
 Придаточныя зародыши 625.  
 Присоски 834.  
 Прицѣпки, см. усики.  
 Проведеніе воды 79.  
 — — высота поднятія 104.  
 — — количественныя соотношенія 102.  
 — — направленіе тока 104.  
 — — по древесинѣ 83.  
 — — по мертвой древесинѣ 121.  
 — — по паренхимѣ 80.  
 — — по полостямъ сосудовъ 84.  
 — — роль живыхъ кѣлокъ 120.  
 — — — капиллярности 119.  
 — — — корневого давленія 105.  
 — — — насыщанія испареніемъ 107.  
 — — — сопротивленія въ древесинѣ 114.  
 — — — скорость тока 104.  
 Проведеніе раздраженія, при геотропизмѣ 746, 749.  
 — — при фототропизмѣ 786.  
 — — у *Drosera* 838.  
 — — у *Mimosa* 871.  
 — — у усиковъ 829.  
 Прорастаніе сѣмянъ 239, 252.  
 Проницаемость плазмы 19, 853, 273.  
 — — регулировка ея 35.  
 Пропиловый спиртъ 354.  
 Протеазы 247, 260, 268.  
 Протеиды 12, 227, 259.  
 Протеолитическія энзимы у насѣкомоядныхъ 303.  
 Протоплазма 9, 11.  
 — — біол. значеніе движенія 275.  
 — — — ротационное 909.  
 — — — циркуляционное 909.  
 — — — его механизмъ 910.  
 — — — его условія 913.  
 — — проницаемость 19, 35, 273.  
 — — ростъ 425.  
 — — составъ 11.  
 — — строеніе 13.  
 Протохлорофиллъ 197, 519.  
 Пурпурныя бактеріи 374.  
 Цѣфферовская ячейка 109.
- Работа устьицъ 69.  
 Разбуханіе 628.  
 Радиальная симметрія 447.  
 Радій, его дѣйствіе на растенія 522.  
 Раздраженіе 722, 895.  
 Разложеніе углекислоты 165.  
 Размноженіе 601.  
 — — безполое 602, 604, 611.  
 — — біолог. значеніе 611, 631.  
 — — вліяніе вѣшнихъ факторовъ 606, 613.  
 — — дигенное 626.  
 — — моногенное 626.
- Размноженіе, органы 602.  
 — — половое 604.  
 — — придаточные органы 631.  
 — — причины 605.  
 — — путемъ зародышей и почекъ 611.  
 — — смѣна полового и безполого 605.  
 — — соотношенія съ ростомъ 632.  
 — — у водорослей 602.  
 — — у двѣтковыхъ 611.  
 Расположеніе листьевъ защитное 782.  
 — — свѣтовое 782.  
 Растворяющая способность корневыхъ волосковъ 151.  
 Растягиваніе, какъ факторъ роста 527.  
 Растяженіе стѣнокъ при тургорѣ 707.  
 Расы 666.  
 Реакція испуга 918.  
 — — Молиха 225.  
 — — на сѣру 225.  
 — — на бѣлокъ 225.  
 Регенерація 551.  
 Редукціонное дѣленіе 623.  
 Рентгеновскіе лучи 522.  
 Реогакисъ 937.  
 Реотропизмъ 818.  
 Реституція 551.  
 Рефлекторныя движенія 889.  
 Родофиллинъ 174.  
 Ростовыя движенія 708.  
 — — — способность къ нимъ 500.  
 — — — періодичность 463, 471.  
 — — — зоны 466.  
 Ростъ 424, 462, 499, 601.  
 — — верхушечный 428.  
 — — вліяніе кислорода 531.  
 — — — свѣта 503.  
 — — — температуры 498.  
 — — — ядовъ 532.  
 — — интеркалярный 428.  
 — — и размноженіе 613.  
 — — кѣтки 423.  
 — — корня 728.  
 — — мѣстный 427.  
 — — неограниченный 611.  
 — — оболочки 427.  
 — — прерывистый 472.  
 — — продолжительность его 476, 581, 610.  
 — — протоплазмы 425.  
 — — скользящій 481.  
 — — скорость его 475, 499.  
 — — стебля 731.  
 — — эмбриональный 462.  
 Росыанка, агрегація 838.  
 — — залавливаніе насѣкомыхъ 303.  
 — — механизмъ изгибовъ железокъ 837.  
 — — настии и тропизмы 839.  
 — — перевариваніе добычи 303.  
 — — перемѣщеніе железокъ 835.  
 — — раздраженіе контактомъ 835.  
 — — — непрямоe 835, 836.  
 — — — прямоe 835.  
 — — — химическое 837.  
 Ротация плазмы 909.







- Температура почвы 159  
 — растения 410.  
 — смѣна ея 510, 842, 849.
- Температурныя рамки жизни 498.
- Теорія Дарвина 674, 679.
- Тепло, какъ условіе роста 498.  
 — выдѣленіе растеніемъ 410.  
 — оцѣненіе отъ него 501, 871.
- Термонастія 841.
- Термотаксисъ 955.
- Термотонусъ 500.
- Термотропизмъ 803.
- Термофилы 411, 498.
- Терпены 6.
- Тетратонаты 373.
- Тиллы 103, 481.
- Типы корневой системы 45, 46, 47.
- Тиосульфаты 373.
- Тирозинъ 6, 226, 284, 330
- Томасовъ шлакъ 162.
- Тонотаксисъ-осмотаксисъ 927.
- Тонотаксисъ 927.
- Торусъ 111.
- Торфяной мохъ 152, 157.
- Точка роста 135, 444.  
 — — верхушечная 446.  
 — — интеркалярная 446, 472, 477.  
 — — корня 459.  
 — — основная 446.  
 — — придаточная 461.  
 — — промежуточная 446, 472, 477.  
 — — разрастаніе 456.  
 — — симметрия ея 447.  
 — — стебля 451, 469.  
 — — строеніе ея 455.  
 — — форма 451.
- Травмотаксисъ 940.
- Травмотропизмъ 818
- Трансплантациія 563.
- Трахеи, трахеиды, см. сосуды.
- Трегалоза 310.
- Трипсинъ 260.
- Тропизмы 723, 726, 839.
- Тургесценція 29.
- Тургорное давленіе 20, 29, 703, 705, 768.
- Тънелюбы 202, 504, 507.
- Углеводороды, какъ продуктѣ ассимиляціи 176.
- Углеводы 5.  
 — какъ запасныя вещества 263.  
 — какъ матеріалъ для броженія 339.  
 — какъ матеріалъ для дыханія 321.  
 — какъ продукты ассимиляціи 177.  
 — связь съ жирами 256.
- Углекислота, ассимиляція ея 165.  
 — — зависимость отъ вѣшнихъ факторовъ 187, 195, 197.  
 — — — отъ свѣта 165, 201.  
 — — — отъ температуры 199.  
 — — — отъ хлорофилла 165, 212.  
 — — продукты 165, 177.
- Углекислота воспріятіе ея 191.  
 — выдѣленіе корнями 151.  
 — образованіе при броженіи 342.  
 — — при дыханіи 314.  
 — содержаніе въ воздухѣ 188.
- Углеродъ, ассимиляція его автотрофами 163.  
 — — гетеротрофами 290.  
 — питательная цѣнность его соединеній 290.
- Удобреніе почвы 162.  
 — — минеральное 153.  
 — — навозное 153.
- Укусныя бактеріи 361.
- Укусная кислота, образованіе 361.  
 — — сожиганіе 362.
- Ультрамикронъ 15.
- Ультрамикроскопія 15.
- Ультрафилтрація 39.
- Ультрафіолетовый свѣтъ 522.
- Уреазы 367.
- Уробактеріи 366.
- Уроductва 569.
- Усики, автотропизмъ 830.  
 — всесторонне чувствительныя 823.  
 — воспріятіе раздраженія 822, 827.  
 — искривленіе на раздраженіе 822, 828.  
 — — настическое 839.  
 — — тропическое 822.  
 — круговая нутація 821, 899.  
 — обвиваніе опоры 831.  
 — односторонне реагирующіе 823.  
 — раздраженіе контактомъ 823.  
 — — пораненіемъ 840.  
 — — температурное 839.
- Усики, раздраженіе химическое 839.  
 — — электрическое 839.  
 — — распредѣленіе роста 822.  
 — — чувствительности 823.  
 — — старческое скручиваніе 822, 832.
- Устьица 63.  
 — воспріятіе CO<sup>2</sup> 195, 196.
- Утилизациія ассимилятовъ въ растеніи 236, 261.
- Утолщеніе оболочки 436.  
 — органовъ 477.  
 — — вторичное 477.  
 — — сопровождающееся сокращеніемъ 478.  
 — — эксцентричное 526.
- Фелингова жидкость 241.
- Феотининъ 173.
- Ферменты см. энзимы.
- Фибриллы 13.
- Фиброзный слой 700.
- Физиологическая западня 918.
- Фикоціанъ 175.
- Фикоэритринъ 175.
- Филлопорфиринъ 174.
- Фитинъ 261.
- Фитоль 172.
- Фитородинъ 174.



Фитохлоринъ 174.  
 Фитохроминъ 172.  
 Фобическая реакція 918.  
 Формальдегидъ 180, 229.  
 Формальныя условия 722, 883, 892, 913.  
 Фосфаты 162.  
 Фосфорная кислота 148, 149.  
 Фосфоръ 133.  
 Фотодинамизмъ 212.  
 Фотонастиа 841, 900.  
 Фотосинтезъ 210.  
 Фототаксисъ 929, 937.  
 Фототропизмъ 775.  
 — вліяніе ви́шнихъ факторовъ 794, 798, 801.  
 — возбужденіе 791.  
 — воспріятіе 791.  
 — время воспріятія 794.  
 — дорзвивентральныхъ органовъ 779, 784.  
 — законъ количества раздраженія 796.  
 — — Тальбота 796.  
 — значеніе длины волны 800.  
 — количество свѣта 795.  
 — локализация воспріятія 786, 787, 789.  
 — ортогтронныхъ органовъ 776.  
 — осуществленіе изгиба 778.  
 — отношеніе къ геотропизму 776.  
 — отрицательный 777.  
 — плагіотропныхъ органовъ 779.  
 — положительный 777.  
 — поперечная ориентировка органовъ 780.  
 — проведеніе раздраженія 789.  
 — свѣтовое настроеніе 798.  
 — сила свѣта 799.  
 — скручиваніе органовъ 781.  
 — сочетаніе съ геотропизмомъ 802.  
 — трансверсальный 777.  
 — чувствительность органовъ 787.  
 — цѣпь раздраженій 791.  
 — эпидермальныя клітки, въ качествѣ собирающихъ линзъ 794.

Хемосинтезъ 213.

Хемотаксисъ 917, 940.

— биол. значеніе 917.  
 — законъ Вебера 922.  
 — миксомицеты 923.  
 — отталкиваніе 919.  
 — порогъ раздраженія 921.  
 — при помощи кислорода 918, 919.  
 — — малеиновой кислоты 926.  
 — — сахара 927.  
 — — фумаровой кислоты 926.  
 — — химическихъ раздражителей 920.  
 — — яблочной кислоты 925.  
 — сперматозоиды лапоротника 925.  
 — тошическая реакція 927.  
 — фобическая реакція 927.  
 — ядереъ 940.

Хемотропизмъ 809.

— законъ Вебера 812.

— на газы 814.

— на растворы 809.

— у грибовъ 809.

— у пыльцевыхъ трубокъ 813.

Химеры 655.

Химические раздражители, какъ факторы роста 532.

Хитиновое броженіе 367.

Хитинъ 367.

Хлорозъ 135, 158.

Хлоропласты 9, 170.

— инактивированіе 198.

— какъ органы ассимиляціи  $\text{CO}_2$  170.

— фототаксисъ 937.

Хлорофиллаза 172.

Хлорофилланъ 173.

Хлорофиллины 174.

Хлорофиллогенъ 197.

Хлорофилль 135, 171.

— образованіе въ темнотѣ 196.

— — крахмала 177.

— — на свѣту 196.

— — зависимость отъ температуры 197.

— — сахара 179.

— продукты расщепленія 174.

— спектре поглощенія 171, 173.

— флуоресценція 171.

— функционированіе въ связи со свѣтомъ 176.

— — — съ живой плазмой 175.

— химическій составъ 135, 172.

Хлороформъ см. наркотики.

Хлоръ 138.

Холестеринъ 5, 261.

— въ плазматической перепонкѣ 37.

Холинъ 235.

Холодостойкость 503.

Хоризмы 721.

Хроматическая адаптація 522.

Хромозомы 439.

— наследственный факторъ 635.

— число 623.

Цвѣточные часы 845.

Цезій 134.

Целлюлеза, запасная 241, 255.

— растворяніе грибами 299.

— — кислотами 255.

— — энзимами 255.

— сбраживаніе 363.

Центробѣжная машина 725.

Цеоциты 148.

Цинкъ 141.

Циркуляція плазмы 909.

Циркумутація 899.

Цистинъ 261, 283.

Цитазы 246, 255, 300.

Цитоплазма 17.

Цѣлесообразность 492.



- Черенки 555.  
 Чистыя лініі 666.  
 Чувствительныя поры усиковъ 827.
- Щавелевая кислота 323, 542.  
 Щитокъ 252.
- Эввимолекулярные растворы 24.  
 Экзосмозъ 21.  
 Экзотропія 781.  
 Элективная культура 387.  
 Электричество, выдѣленіе 416.  
 — какъ раздражитель 807, 869, 878.  
 Электротропизмъ 807.  
 Элементарный видъ 675  
 — организмъ 423.  
 Элементы зола 4, 126.  
 Эмбриональное вещество 446.  
 — — непрерывность 460.  
 Эмбриональныя клітки 445.  
 Эмульсинъ 247.  
 Эмульсіи 14.  
 Эмульсионное движеніе 911.  
 Эндопептаза 260.  
 Эндосмозъ 21.  
 Эндоспермъ 239, 252.  
 Эндоэнзимы 246.  
 Энергетика дыханія 336.  
 Энергія, добыча ея при дыханіи 336, 418.  
 — — при иныхъ процессахъ 419.  
 — — при окисленіяхъ 372, 381.  
 — источники 408.  
 — механическая 418, 711.  
 — осматическая 419, 711.  
 — превращеніе 407.  
 — сохраненіе 408.  
 — формы ея въ растеніи 408, 419.  
 — химическая 418.
- Энзимы 240, 246, 300, 317.  
 — гидролитическія 246.  
 — — каталит. дѣйствіе 247.  
 — — ложныя равновѣсія 249.  
 — — неорганическія 247.  
 — — отравленіе ихъ 251.  
 — — синтезирующія 249.  
 — — специфичность 250.  
 — зиматическія 343.  
 — окислительныя 351.  
 — редуцирующія 359.  
 Эпинастія автономная 900.  
 — индуцированная 764, 767.  
 Эпитема 95.  
 Эпифиты 56.  
 Эресинъ 260.  
 Эрептаза 209.  
 Этиолированіе отъ недостатка азота 530.  
 — — свѣта 511.  
 Эфирныя масла 6, 287.  
 Эфиръ, вліяніе на ассимиляцію 319.  
 — — на дыханіе 319.  
 — — на чувствительность 870.  
 — — примѣненіе при выгонкѣ 583.  
 — хемотактическія воздѣйствія 917.
- Яблочная кислота, хемотаксисъ 925.  
 Ядовитость солей 140.  
 — половыхъ клітокъ 652.  
 Ядро 9.  
 — дѣленіе 439.  
 — носитель наследственности 635.  
 Ядровая древесина 103.  
 Яды, вліяніе на дыханіе 319.  
 — — на ростъ 532.  
 — — какъ раздражители 141, 532.  
 Янтарная кислота при броженіи 345.  
 Яйцеклітка, задержка развитія 622.  
 — толчокъ къ развитію 623.





# Изданія книгоиздательства А. Ф. ДЕВРІЕНЪ

(С.-Петербургъ, Вас. О-въ, 4-ая л., собств. д., 13; Москва, Калашиный пер., д. 10).

## БОТАНИЧЕСКІЙ АТЛАСЪ.

Описаніе и изображеніе растений русской флоры. Съ 88 таблицами въ краскахъ, изображающими 501 растеніе, и съ 813 политип. Составилъ по **К. Гофману** и др. источникамъ **Н. А. Монтеверде**, главный ботаникъ Императорскаго С.-Петербургскаго Ботаническаго сада. Третье, совершенно переработанное и значительно дополненное, примѣнительно къ русской флорѣ, изданіе «Ботаническаго Атласа К. Гофмана». Спб. 1906 г. Цѣна 13 р. 50 к., въ коленкор. полукож. пер. 16 руб.

(Новое, 4-ое, изданіе выйдетъ изъ печати осенью 1914 г.).

## ОБЩАЯ БОТАНИКА.

**А. Натансонъ**. Переводъ подъ редакціей приватъ-доцента Спб. Универс. **А. Рихтера**. Съ 4 цвѣтными и 5 черными таблицами и 394 рис. въ текстѣ. Спб. 1913 г. Цѣна 4 руб.

## РАСТЕНІЕ.

Популярныя лекціи изъ области ботаники д-ра **Ф. Кона**, профессора Бреславльскаго Университета. Перев. со 2-го немѣцкаго изданія подъ ред. акад. **С. И. Коржинскаго** и главнаго бот. Императорскаго Спб. Ботаническаго сада **Г. И. Танфильева**, съ 302 политипажамъ въ текстѣ. Два тома. Цѣна 7 руб. 50 коп., въ перепл. 9 руб.

Содержаніе I тома: I. Проблемы ботаники. II. Вопросы жизни. III. Гетте, какъ ботаникъ. IV. Жанъ-Жакъ Руссо, какъ ботаникъ. V. Государство клѣтокъ. VI. Свѣтъ и жизнь. VII. Календарь растений. VIII. Отъ полюса къ экватору. IX. Отъ уровня моря до вѣчнаго снѣга.

Содержаніе II тома: X. О чемъ шепчется лѣсъ. XI. Виноградная лоза и вино. XII. Роза. XIII. Орхидеи. XIV. Насѣкомоядныя растенія. XV. Ботаническія изслѣдованія на морскомъ берегу. XVI. Міръ въ каплѣ воды. XVII. Бактеріи. XVIII. Невидимые враги. (Переводъ этихъ двухъ послѣднихъ главъ проредактированъ профессоромъ **Г. А. Надсономъ** и снабженъ его примѣчаніями).



# ФЛОРА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ.

Б. А. Федченко и А. О. Флеровъ.

Иллюстрированный опредѣлитель дикорастущихъ растений Европейской  
Россіи и Крыма.

Въ 3-хъ частяхъ. Съ 1084 рисунками въ текстѣ и подробнымъ алфавитнымъ  
указателемъ. Спб. 1910 г. Ц. въ одномъ перепл. томѣ 4 р. 50 к.

## РУССКІЯ ЛЕКАРСТВЕННЫЯ РАСТЕНІЯ.

Составилъ В. К. Верлихъ, профессоръ Императорской Военно-  
Медицинской Академіи.

Атласъ и ботаническое описаніе, съ указаниями на врачебное прижѣненіе  
дѣйствіе, собраніе и культуру этихъ растений. Съ 14 хромолитографическими  
таблицами и 19 политип. въ текстѣ. 2-е просмотрѣнное и дополненное изданіе  
Спб. 1912 г. Ц. 12 р., въ перепл. 14 р.

## ЖИЗНЬ РАСТЕНІЙ ВЪ ОПЫТАХЪ.

Д-ръ Остергаутъ, проф. Гарвардскаго Унив. Сѣв. Ам. Соед. Шт.

Переводъ съ 7-го англ. изд. подъ редакціей приватъ-доцента С.-Петербургскаго  
Университета А. А. Рихтера. Съ 252 рисунк.

*(Выидетъ изъ печати осенью 1914 г.).*

## КУРСЪ МОРФОЛОГИИ И СИСТЕМАТИКИ РАСТЕНІЙ.

Составилъ Н. А. Бушъ, профессоръ С.-Петербургскихъ Высшихъ  
Женскихъ Курсовъ.

Руководство для высшихъ учебныхъ заведеній.

*(Выидетъ изъ печати осенью 1914 г.).*

*Полный каталогъ книгоиздательства А. Ф. Девриенъ высылается по  
требованію бесплатно.*















POLSKA AKADEMIA NAUK  
BIBLIOTEKA  
Instytutu Im. M. Nenckiego

8735