И. П. БОРОДИН

# КУРС АНАТОМИИ РАСТЕНИЙ

СЕЛЬХОЗГИЗ • 1938
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

2 Бт 06 Ж-т
184
581.8
Б-83

И. П. БОРОДИН
*Заслуженный профессор и академик*

# КУРС АНАТОМИИ РАСТЕНИЙ

Пятое, пересмотренное и дополненное издание

С 287 рисунками

Под общей редакцией

**В. Н. Любименко**

ПРОВ 1954
Библиотека им. Горького Ленингр. Гос. Университет Педагогическая база
Вінницкі Педагагічны Інстытут імя К. М. Кравца

СЕЛЬХОЗГИЗ
ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
КОЛХОЗНОЙ И СОВХОЗНОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
Москва 1938 Ленинград

581.8
Б83
58
Б — 83

*Книга акад. И. П. Бородина «Курс анатомии растений» рассчитана на студентов вузов и работников, непосредственно соприкасающихся с различными вопросами анатомии растений. Ссылки на литературу и примечания дают возможность проследить историю отдельных вопросов анатомии и ориентируют читателей в литературе по этим вопросам.*

*Настоящее, 5-е издание значительно дополнено в соответствии с новейшими данными.*

*Отзывы и замечания по книге просим присылать по адресу: Ленинград, внутри Гостиного двора, 123/125, Сельхозгиз.*

## *Предисловие*

Классический учебник Ивана Парфеньевича Бородина, выдержавший с большим успехом четыре издания (первое в 1888, второе в 1900, третье в 1904 и четвертое в 1910 году), пользовался всеобщим признанием как совершенно исключительное учебное руководство не только в русской, но и в мировой ботанической литературе. Необыкновенная ясность и краткость изложения делают его превосходным учебником для студентов высших школ. С другой стороны, обилие фактического материала и тщательно подобранная библиография дают возможность использовать эту книгу специалистам, в особенности начинающим научным работникам.

Наконец, нельзя не подчеркнуть, что курс анатомии Бородина представляет совершенно оригинальное сочинение, в котором проявился большой талант автора критически использовать литературные данные и найти ту верную линию, по которой должно итти дальнейшее развитие науки. Именно это особое качество книги и было причиной того, что она, в основном, сохранила свое значение до настоящего времени; это же качество книги побудило предпринять выпуск нового ее издания. Следует заметить, что И. П. Бородин незадолго до смерти намеревался сам выпустить новое издание своей книги. Он начал подбирать новую литературу почти по всем разделам и сам сделал ряд вставок по анатомии органов и клетки. К сожалению, своей работы он не закончил.

На нас, учеников Ивана Парфеньевича, естественно, легла задача закончить работу его, и потому я охотно принял предложение Сельхозгиза организовать просмотр текста четвертого издания и внести необходимые вставки и дополнения для настоящего, пятого издания.

Основным требованием, предъявленным издательством и вполне поддержанным мной, было поставлено сохранение плана изложения в его первоначальном виде, точно так же как и сохранение в возможной неприкосновенности оригинального текста И. П. Было решено не исправлять этого текста, а просто выпустить явно устаревшие места и заменить их новым изложением. Главное же внимание обратить на дополнения по данным новой литературы.

Колоссальный объем новой литературы, накопившейся за двадцатилетие, особенно по клетке и ее элементам, а также по эмбриологии, не давал возможности справиться с работой одному лицу в тот сравнительно короткий срок, который могло предоставить издательство. Поэтому я решил привлечь для просмотра, дополнений и частичной замены старого текста книги новым нескольких специалистов, а именно:

1) проф. Г. А. Левитского, как цитолога — по первым разделам клетки, включающим протоплазму, клеточное ядро и цитологический раздел о пластидах; по разделу же о пигментах пластид таковая работа была выполнена мною;

2) Г. И. Борисова, специалиста-анатома (ученика проф В. Ф. Раздорского, научного сотрудника Института имени Лесгафта) — по остальным разделам о клетке,

3) проф. В Ф. Раздорского, как специалиста-анатома — по основной части книги, именно разделам о тканях и об анатомии органов, и

4) проф. Я. С. Модилевского как специалиста-эмбриолога — по разделу о цветке.

Проф. В. Ф. Раздорский не смог к сроку выполнить предвазначавшуюся для него часть работы. Ему принадлежит только просмотр (с дополнениями)

раздела о тканях. Поэтому для просмотра разделов анатомии стебля, корня и листа был приглашен специалист-анатом, А. В. Ярмоленко, научный сотрудник Ботанического института Академии наук СССР. Из этой части курса проф. В. Ф. Раздорскому принадлежит только дополнение, в котором кратко излагается его учение о строительно-механических принципах конструкций растений и отмечаются недостатки прежнего учения Швенденера. По этому поводу нельзя не заметить, что у И. П. Бородина, в разделах о тканях и об анатомии органов, где все внимание сосредоточивается на окончательных формах дифференцировки клеток, сравнительно мало затрагиваются история развития отдельных элементов и изменения, вызываемые приспособлением к условиям среды, вследствие чего недостаточно подчеркивается динамичность анатомических структур, их лабильность и изменчивость. И. П. отдавал себе отчет в этой неполноте рисуемой им картины анатомического строения растения, но не решался внести соответствующие дополнения из опасения значительно увеличить объем книги при выпуске нового издания.

Разделяя это опасение, мы не нарушали введением новых глав основного плана изложения книги, заботясь о том, чтобы она сохранила все свои основные черты, чтобы она осталась книгой И. П. Бородина. Мы стремились также насколько возможно сократить текст дополнений, чтобы не слишком увеличивать объем книги. 15 старых рисунков заменены новыми; кроме того, прибавлено около 40 новых рисунков. Значительная часть старых рисунков дана в несколько уменьшенном размере, часть же опущена. Текст дополнений, сделанных вышеуказанными специалистами, заключен в прямые [ ] скобки. Дополнения, сделанные самим И. П. Бородиным, непосредственно слиты с его прежним текстом.

Существенное изменение внесено нами в систему библиографических указаний. Ссылаясь на работу того или иного автора, И. П. тут же приводит и библиографическое указание, где напечатана эта работа. Эта старая система ссылок в настоящее время, как известно, оставлена. Поэтому мы решили, оставляя в тексте имена авторов и год напечатания работы, вынести библиографические указания в особый отдел библиографии, в конце книги, в алфавитном порядке имен авторов. В интересах экономии места, следуя примеру И. П., мы опускаем заглавия журнальных статей и даем только заглавия книг.

По тем же соображениям экономии места опущен список периодических изданий с их краткой характеристикой, который И. П. дает в начале своей книги. В этом списке И. П. указывает полное название периодических изданий, чтобы помочь восстанавливать их по сокращенным библиографическим указаниям дальнейшего текста. Мы опустили этот список потому, что с необходимыми дополнениями он занял бы еще более места, а между тем специалисты, которые будут пользоваться библиографическим указателем, легко восстановят название периодических изданий по общепринятым сокращенным названиям их.

В общем просмотр текста предшествующего издания и внесение дополнений оказались гораздо более трудоемким делом, чем это представлялось нам — главным образом по причине необычайного увеличения новой специальной литературы. И если уже И. П. оговаривается, что приводимая им библиография далеко неполна, то эту же оговорку необходимо повторить и усилить: по целому ряду капитальных вопросов нам пришлось ограничиться только ссылкой на крупные сводки, в которых читатель найдет полные списки литературы.

Как во всякой большой работе, так и в нашем труде, без сомнения, найдутся недочеты, и потому мы просим специалистов не отказать нам в указаниях на них.[1]

*Редактор* ***В. Н. Любименко***

---

[1] *От издательства.* Академик В. Н. Любименко не смог завершить всей работы, связанной с выпуском из печати данной книги: неожиданная смерть постигла его незадолго до появления первого корректурного листа. Корректирование печатных листов производилось в дальнейшем Г. И. Борисовым.

# Клетка

**Общее понятие о клетке.** Анатомия растений по своему предмету не соответствует анатомии животных, потому что последняя занимается изучением внутренних органов животных, не обращая внимания на микроскопическое их строение, составляющее предмет особой отрасли — гистологии; напротив, на долю анатомии растений остается только одно микроскопическое исследование органов растений, так как внутренних органов у растений нет, наружные же, обусловливающие форму всего растения, изучаются морфологией; таким образом, в ботанике гистология и анатомия оказываются синонимами.

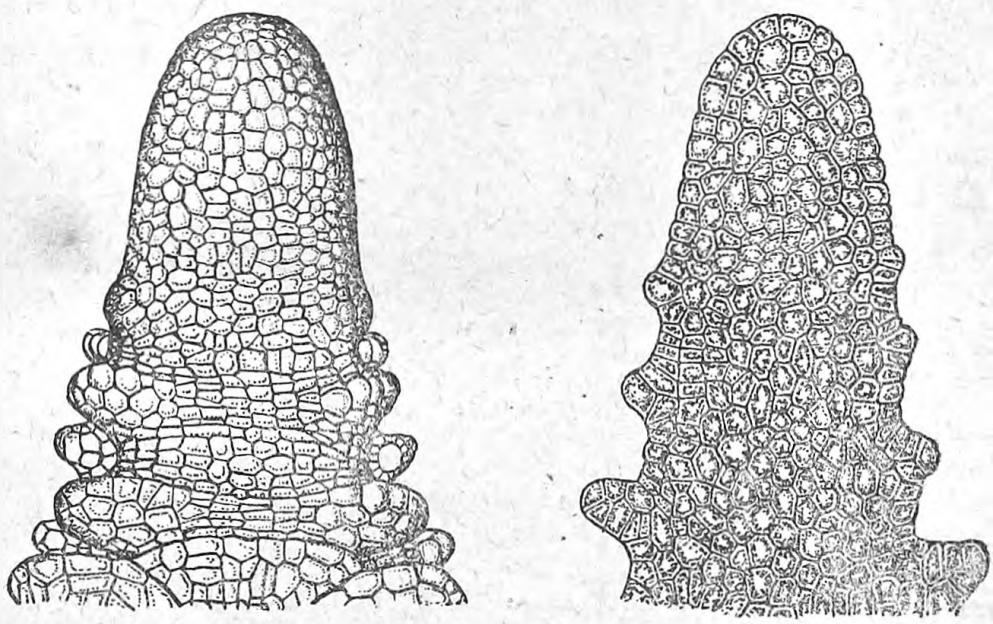


Рис. 1. Кончик побега Elodea canadensis: налево — с поверхности, направо — в продольном разрезе. Бугорки суть зачатки листьев. (По Саксу.)

Анатомия растений зародилась во второй половине XVII столетия, когда, одновременно и независимо друг от друга, Грю (Grew) в Англии и Мальпиги (Malpighi) в Италии применили увеличительные стекла к изучению внутреннего строения растений.[1] Даже тогдашних несовершенных оптических средств было достаточно, чтобы обнаружить ячеистое строение растения, напоминающее медовые соты. Совершенно как в последних, только с менее математическою правильностью, мы находим в растении систему твердых перегородок, соответствующих воску и разгораживающих всю внутренность на отдельные, не сообщающиеся (повидимому) между собою, камеры, а в каждой камере

[1] Grew, The Anatomy of Vegetables begun, Lond., 1672, и The Anatomy of Plants, Lond., 1682. Malpighi, Anatome plantarum, 1675—1679.

Первое указание на клетчатое строение растений (именно пробковой ткани) сделал, впрочем, несколько раньше названных ученых, физик Гук (Hooke) в своей Микрографии (1667); ему же принадлежит и сравнение с медовыми сотами, оказавшееся впоследствии во многих отношениях неудачным. [Очерк истории анатомии растений см. у Лундегарда (Lundegårdh, 1922).]

заключено (вначале) полужидкое содержимое, отвечающее меду. Такую камеру называют клеткою. Название это, вполне укоренившееся в науке, в сущности имеет теперь лишь фигуральное, историческое значение. С течением времени наши воззрения на природу «клетки» подвергались существенным изменениям. Долгое время внимание устремлено было почти исключительно на оболочки клеток, на массу, соответствующую воску в медовых сотах и составляющую собственно ткань того растительного кружева, которое наблюдается на тонких разрезах различных частей растений (рис. 2); на содержимое же, выполняющее клетки, т. е. петли этого кружева, почти не обращали внимания. Сравнение с медовыми сотами, подходящее (и то, как увидим далее, не вполне) для молодых частей растения (рис. 1), оказалось вскоре неприменимым к взрослым частям. Перегородки этих растительных сот, казавшиеся простыми, однородными, впоследствии местами расщепляются надвое, между клетками возникают промежутки, называемые межклетными пространствами, и каждая клетка оказывается снабженною собственною оболочкою, лишь местами слитою или как бы склеенною с оболочками смежных клеток. А там, где такого расщепления стенок само собою не происходит, можно добиться даже полного разъединения их искусственным путем (мацерация, см. далее), что совершенно невозможно в медовых сотах. Вследствие этого стали рассматривать клетку как замкнутый наглухо пузырек, имеющий свою собственную оболочку и свое отдельное содержимое; через соединение, более или менее плотное, таких пузырьков и получается клетчатое строение растения, заметное нередко даже в лупу. Клетки представляют, следовательно, как бы живые, полые внутри, кирпичики, из которых строится здание растительного организма. Только с тридцатых годов прошлого столетия ученые начинают интересоваться содержимым клетки и вскоре, под влиянием работ Моля, и, еще решительнее, в шестидесятых, после знаменитой статьи физиолога животных Брюкке (Brücke, 1861), указавшего на клетку как на элементарный организм, приходят к убеждению, что вся суть кроется именно в содержимом, а не в оболочке, представляющей продукт живого содержимого. С этого времени укоренившийся термин «клетка» уже теряет прежний буквальный смысл. Наконец, в последнее время пришлось ввести в прежние наши представления о клетке еще одну существенную поправку, вследствие которой схема медовых сот оказалась неверною даже по отношению к молодым частям. Клетка не есть замкнутый наглухо пузырек; оболочка ее, повидимому, всегда пронизана мельчайшими сквозными отверстиями, через которые содержимое смежных клеток сообщается между собою.

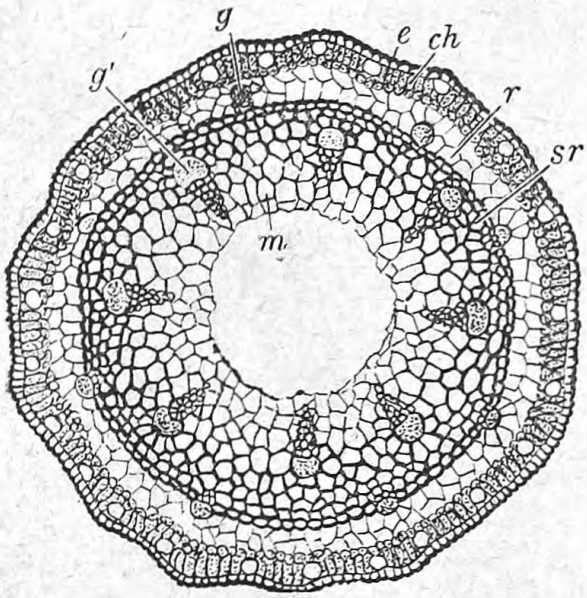



Рис. 2. Поперечный разрез цветочной стрелки Allium Schoenoprasum: *e* — кожица; *ch* — зеленая, *r* — бесцветная мякоть коры; *m* — мякоть сердцевины; *gg'* — жилки (сосудистоволокнистые пучки); *sr* — механическое кольцо. Увелич. 30. (По Саксу.)

Неоднократно поднимался вопрос, представляет ли клетка последний жизненный элемент растения (и животного) и не может ли она, в свою очередь, быть разложена на еще более мелкие элементики, наделенные основными свойствами живых тел, способностями питания, роста и размножения. Хотя, в виду сложности строения клетки, которая представляет целый миниатюрный организм, всегда, как увидим, дифференцированный на различные части, это воззрение теоретически довольно вероятно, но фактически оно все еще недостаточно обосновано, и решение вопроса нужно предоставить будущему.

Как уже сказано, разрез, сделанный из какой-либо части растения, должен под микроскопом представить вид кружева; каждая петля такого кружева соот-

ветствует особой клетке или же промежутку между клетками. В самых молодых частях растения, например в самом кончике стебля (рис. 1) или корня, все клетки похожи друг на друга и на продольном разрезе не отличаются от того, что видно на поперечном (как в медовых сотах). Но по мере дальнейшего развития происходит обыкновенно дифференцировка, т. е. клетки делаются несходными между собою (рис. 2): одни из них сохраняют прежнюю форму, другие вытягиваются в длинные волокна, третьи даже вовсе теряют индивидуальность, сливаясь друг с другом, некоторые сохраняют тонкие стенки, другие утолщают свою оболочку в различной мере, иногда до полного исчезновения просвета (полости), причем на стенке часто вырисовываются различные узоры. Если к этому присоединить изменения в химическом составе стенки, раннюю потерю содержимого некоторыми клетками, совершенно различное развитие его в разных клетках, то получается целый ряд факторов, производящих необыкновенное разнообразие клеток и усложняющих картину микроскопического строения. В возможности подобной дифференцировки и заключается выгода клеточного строения: раздробив внутренность перегородками на отдельные камеры, растение может затем приспособлять их к различным целям с применением принципа разделения труда; чем это применение шире, чем сложнее внутреннее строение, тем совершеннее должно считаться растение: стебель или лист какого-нибудь мха, например, имеют гораздо более простое микроскопическое строение, чем соответствующие органы семенных растений.

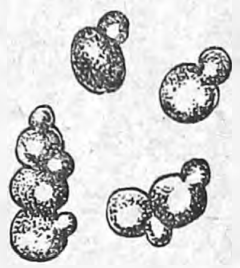


Рис. 3. Размножение дрожжей почкованием.

Анализ нескольких примеров даст нам понятие о ходе постепенного усложнения в анатомическом строении растений.

На древесной коре, на старых стенах и заборах часто замечается темнозеленый налет; налет этот не что иное, как одна из низших водорослей (Protococcus); если наскоблим немного этого налета, положим в капле воды на стеклянную (предметную) пластинку и накроем сверху другой тонкой (покровной) пластинкой, то в микроскопе увидим, что этот налет состоит из множества отдельных или связанных по-два или по-четыре шариков зеленого цвета. Каждый шарик есть отдельное растение. При большем увеличении заметим, что шарики эти окружены бесцветными тонкими и прозрачными ободками, внутренность же их состоит из мелкозернистой массы зеленого цвета. Другими словами, каждый шарик есть пузырек или то, что мы назвали выше клеткою: бесцветный ободок представляет тонкую, твердую оболочку, а внутри находится полужидкое зеленое содержимое, занимающее всю полость пузырька. Протококк представляет о д н о к л е т н о е растение. Единственная клетка, его образующая, служит ему как для питания, так и для размножения: в известное время шарик протококка распадается надвое, и каждый представляет новую клетку, а вместе с тем и новый экземпляр.

Другой пример одноклетного растения представляют д р о ж ж и, причисляемые к грибам. Покоящиеся сухие дрожжи составлены из отдельных мелких телец округлой, хотя и не шаровидной, формы. Каждое тельце есть клетка и в то же время целое растение, также составленное из внешней перепоночки и внутреннего слизистого содержимого, которое, однако, не имеет здесь зеленого цвета, как в протококке. Разумеется, и в этом случае все функции организма совершаются в одной и той же клетке: она производит брожение, разлагая сахар на спирт и углекислоту; она же служит и для размножения, которое в дрожжах совершается иначе, чем в протококках: новая клетка вырастает на прежней в виде бугорка (рис. 3) и рано или поздно отделяется от нее, в свою очередь производя новую тем же способом.

Далеко не всегда одноклетные растения бывают такой простой формы, как протококк и дрожжи. Между одноклетными водорослями (диатомовые, конъюгаты) встречаются такие, которые имеют вид серпа, боченка или еще более сложное очертание. Есть даже водоросли, которые придают разным частям единственной составляющей их клетки внешний вид органов высших растений. На

сырой земле встречается, например, водоросль, называемая ботридий (Botrydium). Она имеет вид зеленого пузырька, укрепленного в земле посредством тончайших бесцветных корешков (рис. 4); последние представляют только ветвистые выросты той же клетки, которая образует и пузырек; перегородок внутри нигде нет, и если солнце начинает припекать пузырек, то зеленое содержимое его перекочевывает свободно в корешки, скрываясь от солнца под землею. Но самый резкий пример дифференцировки разных частей клетки на органы представляют морские водоросли, относимые к роду Caulerpa. Такая водоросль (рис. 5) имеет ползучий стебелек, возрастающий, подобно корневищу, на одном конце и постепенно отмирающий с противоположного конца; стебелек выпускает книзу пучки корешков, прикрепляющих его к морскому дну, а на верхней

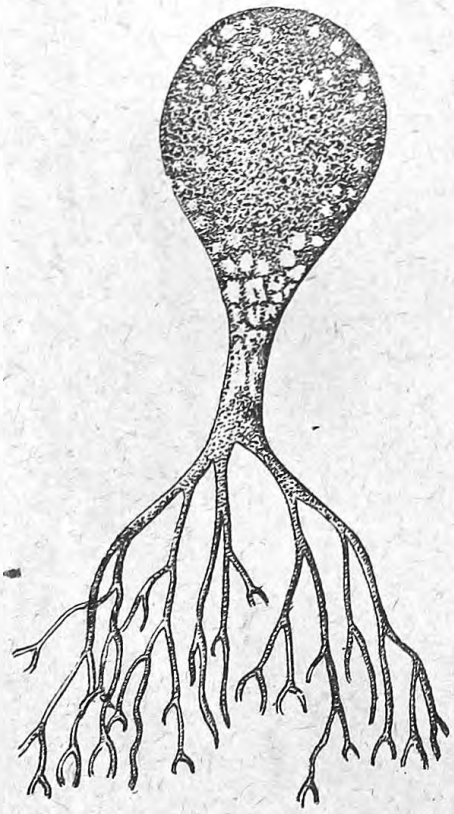


Рис. 4. Одноклетная водоросль Botrydium granulatum. Увелич. 30. (По Воронину.)

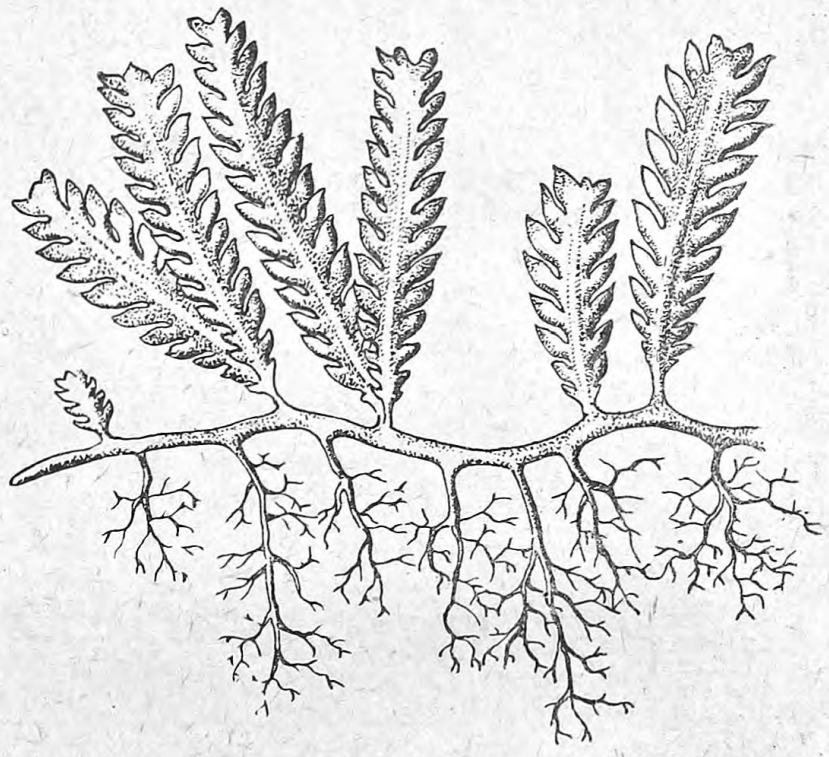


Рис. 5. Одноклетная водоросль Caulerpa crassifolia. В ест. величину. (По Саксу.)

стороне он производит зеленые пластины, похожие на листья, разного очертания, смотря по виду каулерпы. Несмотря на то, что организм этот достигает величины в 30 см и по сложной форме напоминает высшие растения, он представляет не более как одну огромную и разнообразно расчлененную клетку; микроскоп открывает внутри каулерпы сложную систему твердых перекладин, но нигде не оказывается сплошных перегородок, и одна общая полость продолжается из корешков в стебель, из стебля в листья.

Растений, которые, подобно ботридию и каулерпе, разрастаются и усложняют свою внешнюю форму, не прибегая к внутреннему дроблению перегородками на отдельные клетки, весьма немного. Сакс (Sachs) предложил отличать их от всех прочих под именем неклетчатых растений.[1] Они являются представителями совершенно исключительного и, если можно так выразиться, ложного направления в природе. Огромное большинство растений пошло по другому пути и, предварительно раздробившись на клетки, стало усложнять свою форму.

Между нашими пресноводными водорослями, имеющими вид зеленых нитей и образующими тину, есть одна — Vaucheria. относящаяся к неклетчатым ра-

[1] Предложение это, однако, не встретило сочувствия, и эти организмы продолжают называть одноклетными.

стенкам, так как длинные ветвистые нити ее совершенно лишены перегородок. Но огромное большинство нитчаток построено по другому типу: внутренняя полость нити разделена поперечными перегородками на ряд цилиндрических клеток. Все эти клетки обыкновенно похожи друг на друга, и каждая из них служит как для питания, так и для размножения; от времени до времени каждая клетка, предварительно вытянувшись в длину, дробится новою перегородкою на две равные клетки. Неудивительно, что такую нить можно разрезать на куски, и каждый кусок разрастется постепенно в новую нить. В виду тождества всех клеток в нитчатке, можно рассматривать последнюю как колонию независимых друг от друга одноклетных неделимых [(особей)], не разъединяющихся по мере своего образования, а остающихся связанными в нить, как это случается и с дрожжами.

У некоторых водорослей мы находим однородные клетки, расположенные не в один ряд, а в одной плоскости, так что получается однослойная пластинка.

Простой пример дифференцировки клеток представляет обыкновенная чернильная плесень (Penicillium), относящаяся к грибам. Под микроскопом она оказывается состоящею из переплетающихся между собою тонких бесцветных нитей, стелющихся на поверхности чернил и снабженных местами поперечными перегородками. Из этого войлока там и сям поднимаются вертикальные ветви, заканчивающиеся как бы кисточками (рис. 6), составленными из шаровидных члеников, расположенных рядами. Здесь в состав организма входят уже клетки двоякого рода: цилиндрические, составляющие нити, и шаровидные, образующие кисточки. Эти два рода клеток имеют совершенно различное назначение: цилиндрические клетки, соединенные в ветвистые нити, служат для поддержания жизни неделимого [(особи)], т. е. питают его, — это вегетативные органы гриба; шаровидные же клетки, соединенные в четки, поддерживают, напротив, жизнь вида, т. е. служат для размножения; каждая такая шаровидная клетка (конидиальная спора), попав в благоприятные условия, вытягивается в нить, ветвится и таким образом дает начало новому неделимому. [1]

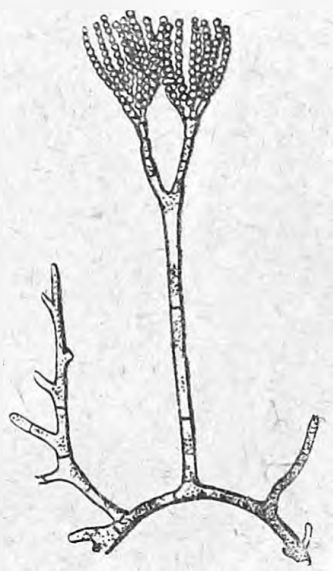


Рис. 6. Плесень Penicillium.

Возьмем, далее, листик мха, который снабжен срединным нервом, имеющим толщину значительно бо́льшую, чем вся остальная часть пластинки. Последняя под микроскопом представляется тонкою бесцветною сеткою, петли которой выполнены зеленой массой. Нерв потому толще всей остальной пластинки, что состоит не из одной сетки, а из нескольких, которые лежат слоями друг на друге, и притом петли их имеют вытянутую по длине нерва, очень узкую форму. В состав листа, следовательно, здесь входят клетки двоякого рода: одни имеют часто почти квадратное очертание, расположены в один слой и составляют пластинку листа, другие же очень узки и длинны, расположены в несколько слоев и образуют срединный нерв. В сущности, строение еще сложнее, так как в состав жилки входят весьма разнородные клетки.

Одноклетные растения или многоклетные, но с малодифференцированными клетками, встречаются только в простейших группах растительного царства, между грибами и водорослями. Высшее растение всегда составлено из огромного числа чрезвычайно разнородных клеток. Из органов, составляющих тело таких растений, только волоски часто образованы всего одною клеткою; одноклетны также обыкновенно споры, даже у высших споровых, как папоротники, и пыльца семенных растений. Все же прочие органы составляются через сочетание множества разнородных клеток. Вот почему все морфологи согласно утверждают,

[1] При особых условиях, впрочем, Penicillium развивает весьма сложно устроенные, так называемые сумчатые плоды. В тексте описана, и то лишь схематично, его обыденная конидиальная форма.

что мхи, имея стебли и листья, не имеют корней; тоненькие ниточки, вполне заменяющие им физиологически корни, оказываются состоящими каждая из одной клетки; поэтому их следует считать корневыми волосками (ризоидами), а никак не корнями; даже тоненький корешочек хотя бы папоротника имеет уже очень сложное анатомическое строение.

Так как все растения во всех своих частях слагаются из клеток, то понятно, что все, происходящее в растении, совершается в его клетках или при посредстве таковых, а потому понятно, какой огромный интерес представляет изучение клетки не только для анатома, но и для физиолога. Если в анатомическом отношении клетка является кирпичом, из которого возводится здание растительного организма, то в физиологическом отношении она представляет микроскопическую лабораторию, в которой разыгрываются жизненные процессы растения; жизнь растения есть результат жизненной деятельности всех его клеток, из которых каждая, до известной степени, самостоятельна. Понятно, почему современный физиолог с особой любовью обращается за разрешением многих вопросов к невзрачным низшим организмам, на которых всего удобнее изучается жизнь клетки. Можно сказать без преувеличения, что если бы нам когда-нибудь удалось разгадать вполне жизнь хотя бы одной клетки, то жизнь вообще не представляла бы для нас более тайн. Интерес к клетке усиливается еще более, если вспомнить, что, как показал Шванн в тридцатых годах прошлого столетия, и животные организмы строятся также из клеток, в существеннейших чертах сходных с растительными; разрез спинной струны осетровых рыб (вязиги) представляет под микроскопом картину, живо напоминающую, например, сердцевину многих стеблей (рис. 9, *A*).

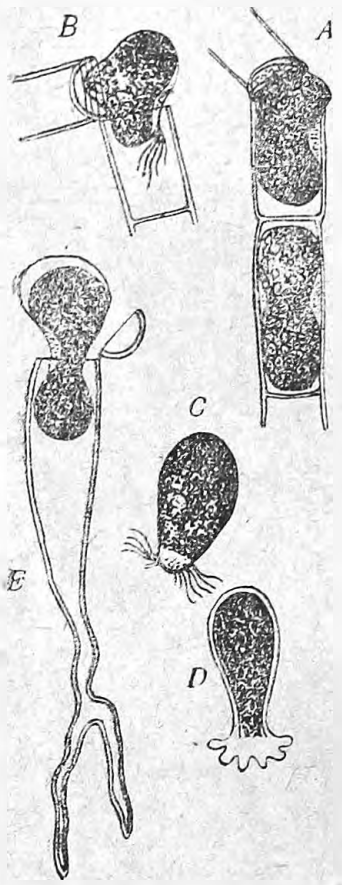



Рис. 7. Образование зооспор у Oedogonium: *A*, *B* — из старой нити; *E* — из молодого ростка; *C* — зооспора; *D* — начало прорастания ее. Увелич. 350. (По Принсгейму.)

Сделаем теперь краткий обзор главных составных частей клетки и постараемся определить их относительную важность.

Мы уже видели, что клетка состоит из оболочки и содержимого. Спрашивается, что важнее. Рассматривая внутреннее строение дерева, например, мы найдем много клеток, у которых сохранилась одна оболочка, между тем как содержимое исчезло и заменено воздухом. Такие клетки оказываются мертвыми, т. е. они уже не растут, не увеличиваются в объеме, оболочка их не утолщается; нового содержимого в них уже никогда не образуется, разве что соседние живые клетки врастут в опорожненную полость. Итак, с исчезновением содержимого, жизнедеятельность клетки прекращается. Это уже наводит на мысль — искать в содержимом клетки причины разнообразных изменений, которым подвергается клетка в течение своей жизни. Но, может быть, и содержимое без оболочки жить не может. Вот если бы нам удалось открыть такие случаи, в которых клетка лишена оболочки, состоит только из содержимого и в то же время живет, то вопрос был бы, очевидно, решен в пользу первенствующего значения содержимого. Такие случаи действительно встречаются у низших растений (например, в группе водорослей), и такие клетки мы называем голыми. У многих нитчаток в известное время содержимое клеток, целиком (рис. 7 и 8, *A*) или предварительно раздробившись на несколько отдельных участков (рис. 8, *B*), через отверстие, образовавшееся в оболочке, покидает последнюю, выходит наружу, в окружающую воду, и начинает в ней быстро двигаться. Рассмотреть в это время строение такого тела очень трудно, но стоит только подбавить к воде, в которой оно плавает, каплю раствора иода, и движение его тотчас прекра-

щается. Тогда можно заметить, что тело это снабжено бесцветными длинными нитями, представляющими органы движения; число их различно у различных водорослей; иногда вся поверхность подвижного тела покрыта ими, чаще же всего их бывает две, иногда четыре или одна. Но всего важнее для нас то, что тело это, как и следовало ожидать, не имеет оболочки. Такие голые, двигающиеся в воде клетки называют вообще б р о д я ж к а м и. Дальнейшая судьба их различна, так как бродяжки могут быть двух родов: одни служат для бесполого, другие для полового размножения. В первом случае, спустя несколько часов, бродяжка сама собою останавливается, сбрасывает или втягивает в себя реснички и обнаруживает на поверхности тонкую бесцветную оболочку. Впоследствии эта клетка разрастается в новую нить, следовательно служит для бесполого размножения водорослей. Эти бродяжки (рис. 7 и 8 *A*) носят название з о о с п о р; с п о р а м и называются вообще клетки, служащие для размножения низших растений; те же из них, которые обладают способностью движения, получают название зооспор, т. е. подвижных или животных спор, потому что производят впечатление инфузорий. Но, кроме зооспор, встречаются еще и другие бродяжки (рис. 8, *B* и *C*), которые в отдельности каждая не могут воспроизвести водоросль, но попарно сливаются между собою и тогда уже облекаются оболочкою, потеряв предварительно реснички. Такие бродяжки, с виду совершенно похожие на зооспоры, называют г а м е т а м и и слияние их (копуляцию) рассматривают как простейшую форму полового процесса. Те и другие бродяжки водорослей суть голые, лишенные оболочки клетки. У некоторых нитчаток все содержимое клетки образует одну только бродяжку (рис. 7), у других же оно предварительно распадается на несколько частей, и каждая превращается в бродяжку. Особенно важно для нас то, что эти голые клетки одеваются впоследствии оболочкой. Подобное явление удается иногда вызвать искусственно. Действуя на клетку раствором сахара, мы можем съежить в ней содержимое (см. ниже), причем у некоторых водорослей оно спустя несколько часов или дней нередко выделяет на своей поверхности новую оболочку (K l e b s, 1888). Это показывает, что не только содержимое может жить без оболочки, но может даже само приготовить себе таковую; следовательно, оболочку мы должны рассматривать как продукт деятельности содержимого. Живое содержимое клетки целиком называют п р о т о п л а с т о м. Таким образом, бродяжка водоросли есть голый протопласт, тогда как обыкновенно протопласт закупорен в им же приготовленной оболочке, к которой он плотно прилегает, напоминая как бы улитку в раковине.

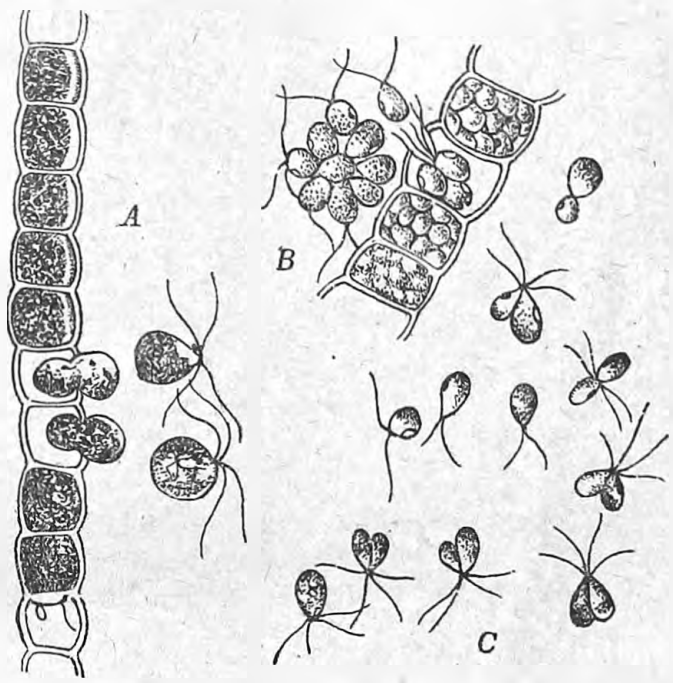


Рис. 8. Образование бродяжек у Ulothrix: в *A* — крупных зооспор с 4 ресничками, в *B* — мелких гамет с 2 ресничками. Последние прорастают лишь после копуляции (*C*). (По Д о д е л ю.)

Убедившись в первенствующем значении содержимого, познакомимся с ним ближе. Вполне развитая типическая растительная клетка состоит из следующих частей (рис. 9, *B*): снаружи находится отовсюду замкнутая, твердая, упругая оболочка, состоящая из особого безазотистого вещества — ц е л л ю л е з ы, или к л е т ч а т к и. Совнутри оболочка выстлана сплошным слоем *(p)* особой зернистой слизи, содержащей всегда азотистые вещества: это так называемая п р о т о п л а з м а (или, короче, п л а з м а). В плазму погружено округлое тело *(n)*,

вещество которого мало отлично от плазмы, — клеточное ядро. Наконец, внутренность клетки выполнена водянистою жидкостью — клеточным соком. В протоплазму погружены, кроме того, нередко различные зернистые образования, которые мы пока оставим в стороне.

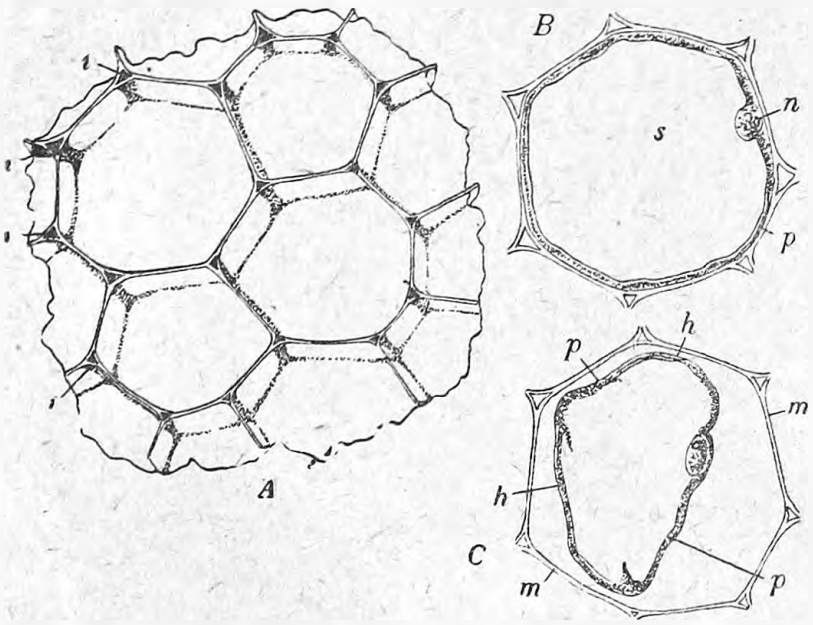



Рис. 9. *A* — часть мякоти из стебля кукурузы. Клетки не совсем плотно прилегают друг к другу, образуя небольшие межклетники *ii*. *B* — одна из этих клеток: *p* — слой плазмы; *n* — ядро; *s* — клеточный сок. *C* — та же клетка после плазмолиза: протопласт ее съежен; в *h* заметен пленчатый слой плазмы; *m* — оболочка клетки. (По Франку.)

Рассматривая очень молодые клетки, образующие, например, точку роста стебля или корня, мы не найдем в них клеточного сока: вся полость молодой клетки занята сплошь плазмою, в которую погружено сравнительно большое ядро (рис. 10, *A*). По мере того как клетка растет, показывается клеточный сок, сначала в виде отдельных [вязких] капель в массе плазмы (рис. 10, *B*); капли эти или [удлиненные] полости, занятые [пока еще полужидким] клеточным соком, [представляют зачатки] вакуолей; [содержимое их затем разжижается, становится водянистым, а сами они] постепенно увеличиваются, сливаются между собой и, наконец, часто образуют одну большую вакуолю, занимающую почти всю внутренность клетки, так что сплошная прежде масса плазмы превращается в тонкий слой, выстилающий совнутри оболочку (рис. 9 *B*, 10, *C* и 18). В других случаях полость даже взрослой клетки пересекается по разным направлениям нитями, составленными из плазмы, но и здесь клеточный сок образует одну связную массу (рис. 19). Таким образом, клеточный сок не есть нечто нераздельно связанное с понятием о клетке и может быть рассматриваем как продукт плазмы. На поверхности своей протоплазма производит оболочку более плотной

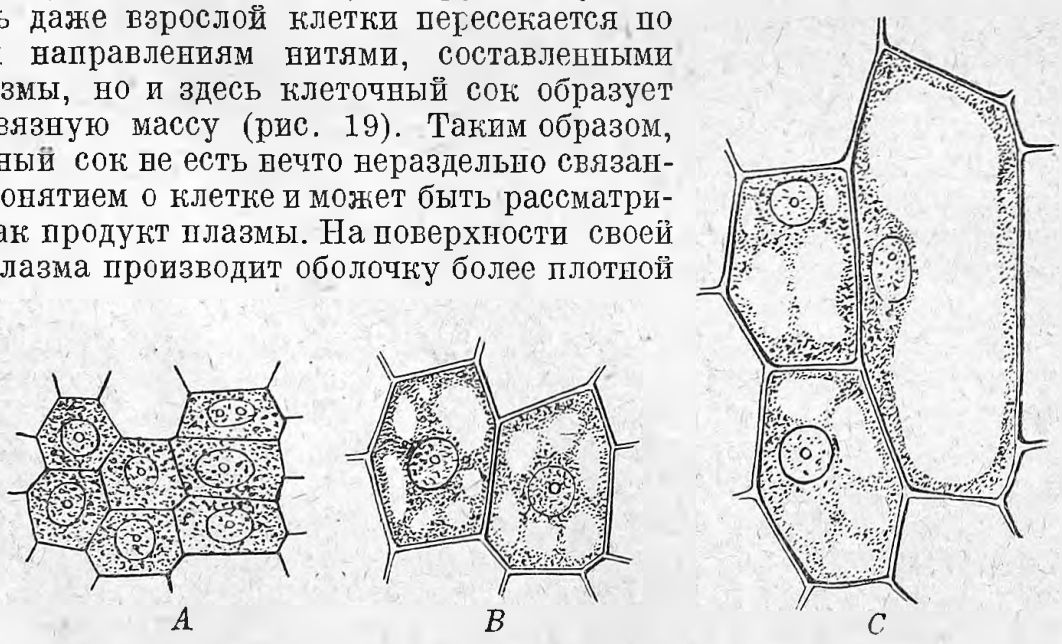



Рис. 10. Образование клеточного сока в коре корня Fritillaria: *A* — самые молодые клетки в кончике корня еще без сока; *B* — в 2 мм от кончика; *C* — в 8 мм. Увелич. 440. (По Саксу.)

консистенции, нежели самая плазма, внутри же выделяет более жидкий, сравнительно с нею, водянистый клеточный сок. По мере разрастания клетки увеличивается главным образом количество клеточного сока, а потому плазма и ядро,

занимавшие в ранней молодости всю полость клетки, образуют постепенно все меньшую и меньшую часть содержимого.

Не так легко выяснить себе относительную важность ядра и протоплазмы. Вплоть до восьмидесятых годов господствовала теория, считавшая ядро продуктом плазмы, подобно оболочке и клеточному соку. Протоплазму ставили поэтому на первый план, считая ее одну носительницею жизни. В то же время утверждали, что простейшие живые существа, стоящие на рубеже двух царств природы, представляют не что иное, как массы организованной слизи, протоплазмы, обладающей основными свойствами живых существ, — способностью питаться и размножаться. Дальнейшие исследования, с которыми мы познакомимся ниже, при клеточном ядре, показали, однако, несостоятельность этого одностороннего культа протоплазмы. Ядро оказалось образованием независимым, притом существующим даже там, где его прежде не предполагали. Таким образом, в действительности, материальною основою жизни служит не протоплазма, а целый протопласт, составленный из плазмы и ядра (или нескольких ядер).

Но если несомненно, что сложные явления жизни разыгрываются именно в протопластах, то, с другой стороны, нельзя отрицать важного значения оболочек для построения организма. Из одной плазмы нельзя создать организма сколько-нибудь сложного, представляющего устойчивую и расчлененную внешнюю форму. Это делается возможным лишь с раздроблением массы плазмы на отдельные участки и заключением их в твердые оболочки. Только благодаря оболочке клетка может стать обособленным, самостоятельным элементарным организмом. Клетки, лишенные оболочки, состоящие из голой плазмы, могут существовать только короткое время, в известном периоде жизни; самостоятельная же жизнь многочисленных разнородных клеток, входящих в состав высшего растения, обеспечена только существованием целого скелета клеточных оболочек, которые отделяют клетки друг от друга и в то же время соединяют их в одно стройное целое, давая возможность к сложной внутренней дифференцировке, к разделению физиологического труда. Как уже было замечено выше, дробление внутренности перегородками не приводит, как долгое время думали, к полному разъединению плазмы данного организма на совершенно отдельные участки, наглухо замурованные каждый в особой клетке. Позднейшие наблюдения показали, напротив, что перегородки почти всегда пронизаны тончайшими сквозными канальцами, через которые протопласты смежных клеток сообщаются между собою, а потому, несмотря на дробление внутренности на клетки при посредстве связного скелета клеточных оболочек, мы в праве рассматривать живое вещество даже сложного, высоко организованного растения, т. е. все его протопласты, как одну также связную общую массу.

Большое значение для жизни клетки и всего растения имеет также к л е т о ч н ы й  с о к. Наравне с развитием безазотистой, целлюлезной оболочки, сильное развитие клеточного сока чрезвычайно характерно для растительной клетки сравнительно с животною. Последняя несравненно чаще, чем в растениях, остается голою, а если покрывается оболочкою, то оболочка эта также содержит азот. С другой стороны, в животных клетках очень редко (например, в спинной струне) встречается обильное накопление клеточного сока. Обе эти особенности растительной клетки находятся в связи с особенностью химического состава растений. Растение, как известно, содержит гораздо менее азота, чем животное, несмотря на то, что живое вещество — протоплазма с ядром — в обоих организмах, можно сказать, тождественно. Знакомство с внутренним строением объясняет нам эту бедность растения азотом, от которой зависит гораздо меньшая питательность растительной пищи сравнительно с животною: вся система прочных оболочек, весь скелет растений строится из вещества безазотистого, внутри же взрослых клеток азотистая плазма, ядро и пр. составляют лишь ничтожную по объему часть всей клетки, а нередко и совершенно исчезают. С другой стороны, из физиологии известно, как сравнительно трудно растению добывать новый азот и как необыкновенно бережно оно относится к уже имеющемуся

азоту. Неудивительно, что растение, насколько возможно, строит свое тело из веществ безазотистых. Сильное развитие в клетках клеточного сока есть превосходное приспособление к увеличению растительной массы с возможно малою затратою азотистого вещества, пуская в оборот главным образом воду. Вместе с тем появление клеточного сока создает в клетке внутреннюю полость, удобную для отложения и хранения разных веществ, а также объемистый резервуар, снабжающий плазму и оболочку необходимою для них водою. Кроме того, клеточным соком обусловливается так называемый т у р г о р клетки, т. е. давление, производимое содержимым на оболочку. Вследствие присутствия в клеточном соке некоторых веществ (органические кислоты, сахар, селитра и др.), притягивающих воду, протоплазма при нормальных условиях очень плотно прижимается к покрывающей ее оболочке, с большою силою растягивая ее. Большинство физиологов думает, что тургор клетки, достигающий величины нескольких атмосфер, является важнейшим фактором ее роста: если бы содержимое не напирало изнутри на оболочку и не растягивало ее, то оболочка не возрастала бы в поверхности, и размеры клетки не могли бы увеличиваться.[1] Искусственно можно не только уничтожить тургор клетки, но даже заставить содержимое отделиться от оболочки и съежиться внутри клетки в массу, далеко не выполняющую клеточной полости (рис. 9 *C*). Такое отделение содержимого от оболочки называют п л а з м о л и з о м. Он может быть вызван действием самых разнообразных веществ: спирта, глицерина, сахара и различных солей; нужно только, чтобы вещество, примешанное к окружающей воде, обладало бо́льшим притяжением к воде, нежели клеточный сок, и, следовательно, отнимало от последнего воду через оболочку клетки; содержимое тогда густеет и съеживается, оболочка же почти[2] сохраняет прежние размеры. Лучше всего брать для плазмолиза такие вещества, как сахар, поваренная соль, селитра, которые, даже в довольно крепких растворах, не убивают клетки. Определяя наименьшую концентрацию такого реактива, при которой еще вызывается плазмолиз, можно судить о силе тургора в клетке. При действии более крепких растворов плазмолиз совершается быстро и сразу по всей внутренней поверхности, причем, если клетка не слишком узка, содержимое съеживается в один шар, в противном же случае разбивается перетягиванием по длине клетки на два-три отдельные шара (рис. 11). При действии слабых реактивов плазмолиз совершается медленно, причем содержимое отклеивается от оболочки только местами, а в других местах оно так плотно пристает к стенке, что вытягивается в длинные бесцветные нити. Существование значительного тургора в клетках доказывается простым опытом: растущий побег, опущенный в жидкость, которая вызывает плазмолиз в его клетках, заметно укорачивается; ясно, что оболочки клеток были растянуты под влиянием напора содержимого. При недостаточном притоке воды к сочным клеткам продолжающееся расходование воды влечет за собою постепенное ослабление тургора в клетках, и травянистая часть растения начинает вянуть, теряет прежнюю крепость, становится дряблою и бессильно свешивается

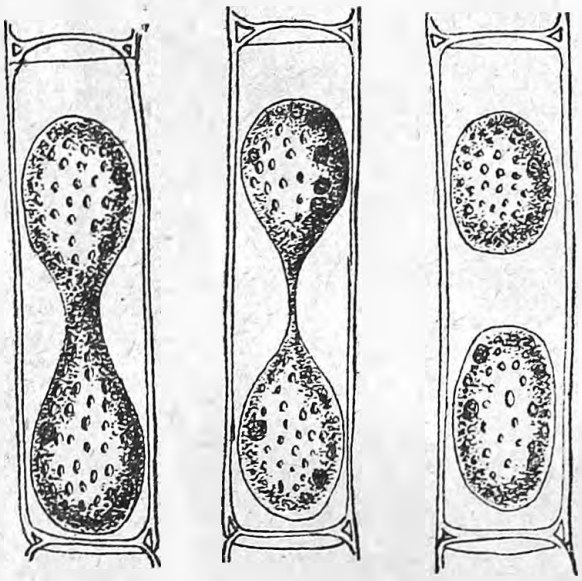


Рис. 11. Плазмолиз в клетке Oedogonium. Съеженное содержимое перетягивается надвое. Увелич. 350.

[1] Впоследствии, впрочем, эта долго господствовавшая в науке теория роста, созданная С а к с о м и д е - Ф р и з о м, была сильно поколеблена в основе своей. См. в особенности у Ш в е н д е н е р а и К р а б б е (S c h w e n d e n e r u. K r a b b e, 1893).

[2] В сущности, оболочка, будучи упруга, тоже несколько съеживается с прекращением тургора, так что вся клетка уменьшается в объеме.

вниз, слепо подчиняясь силе тяжести. Если плазмолиз прекратить во-время, устранив его причину (например, перенеся клетку из соляного раствора в чистую воду), то съежившееся было содержимое снова напитывается водою, упирается в оболочку — и клетка возвращается к нормальной жизни. Слабый плазмолиз проходит, впрочем, сам собою при дальнейшем пребывании клеток в вызвавшем его растворе; протопласт как бы постепенно привыкает к новой среде. [1] Пользуясь этим, можно мало-помалу приучить, например, пресноводные водоросли к воде настолько соленой, что она в свежевзятых из пресной воды клетках того же организма тотчас произвела бы плазмолиз.

Прежде чем перейти к более подробному описанию составных частей клетки, скажем несколько слов о *форме и величине клетки* вообще. Часто говорят, что основная форма клетки — шаровидная. Это справедливо лишь отчасти. Клетки свободные, особенно в молодости, действительно нередко имеют правильно-шаровидную форму, но, с другой стороны, ближайшее знакомство с одноклетными водорослями показывает, до чего разнообразна может быть форма даже одинокой, совершенно свободной клетки. У высших растений если и встречаются клетки шаровидные, то отнюдь не как начальная стадия. В точке роста все клетки граненые (рис. 1), т. е. в разрезе четырех-, пяти-, шестиугольные и совершенно плотно сомкнутые; это объясняется способом образования клеток: по мере разрастания прежние полости рассекаются по разным направлениям новыми перегородками. Уже впоследствии, когда начинается дифференцировка клеток, многие из них закругляются, разъединяясь и обособляясь в виде пузырьков. Таким образом, неграненые клетки получаются из шаровидных через взаимное надавливание при разрастании, как некогда считалось, а, напротив, шаровидные почти всегда возникают из гранепых через разъединение и закругление последних. Даже такие клетки, как споры или пыльца, в готовом состоянии образующие порошковатую массу, развиваются первоначально в виде сплошной массы гранепых клеток. В тканях высших растений существует множество клеток, которые даже в ранней молодости имели форму, весьма далекую от шаровидной, — например, уже при самом возникновении были сильно вытянуты по одному направлению. Первоначальная форма клетки может подвергаться резким изменениям при дальнейшем ее развитии, если разрастание клеточной оболочки происходит неравномерно по всем направлениям. Если рост происходит преимущественно по одному направлению, то клетка получает удлиненную форму, которая нередко переходит в веретенообразную, на обоих концах заостренную. Такова, например, бо́льшая часть клеток, составляющих древесину и луб; длина их иногда в несколько сот раз превосходит толщину и ширину. Такие, вытянутые по одному направлению и заостренные на концах клетки называют *прозенхимными* в отличие от клеток *паренхимных*, у которых все измерения приблизительно одинаковы. Прозенхимные клетки обыкновенно вытянуты по длине органа, а потому легко отличаются от паренхимных только на продольных разрезах, на поперечных же обыкновенно все клетки кажутся паренхимными (рис. 2). Если клетка растет преимущественно по двум перпендикулярным направлениям, например в длину и в ширину, то она получает таблицеобразную форму. Наконец, клетка может принимать самые причудливые формы вследствие того, что растет не вся оболочка, а только известные участки ее; так происходят ветвистые клетки, иногда имеющие правильную звездчатую форму.

Почти всегда клетки так малы, что видны только в микроскоп или лупу. Но существует немало исключений из этого правила; прозенхимные клетки нередко достигают такой длины, что легко отличимы простым глазом. Нити хлопчатой бумаги, представляющие одноклетные волоски на семенах растения Gossypium, имеют до 6 см длины. Очень крупные клетки встречаются у некоторых водорослей, особенно у тех, которые Сакс называет неклетчатыми (вошерия, каулерпа и т. п.). В оригинальной группе водорослей, называемых

[1] Janse, 1887, *его же*, Die Permeabilität des Protoplasmas, 1890; Richter, 1892.

харовыми, у рода Nitella каждое междоузлие нежного стебелька, достигающее до 15 см длины, составлено всего из одной клетки, а у другого рода — Chara собственно — такая же громадная клетка покрыта слоем коры из гораздо более мелких клеток.

Рассмотрим теперь подробнее составные части клетки, начиная с ее содержимого. Все живое содержимое клетки целиком есть протопласт, составленный из протоплазмы, ядра (или ядер), [хондриозом] и пластид. Все прочие образования в клетке, хотя бы даже азотистые, не могут считаться носителями жизни.

**Протоплазма** [1] (или, короче, плазма) есть бесцветная, тягучая, обыкновенно полужидкая, мелкозернистая масса, которая в молодой клетке выполняет всю полость, а в более старых выстилает совнутри оболочку в виде более или менее толстого слоя. Химический состав протоплазмы очень сложен: это смесь многих различных веществ, обладающая, повидимому, всегда щелочною реакциею. Между этими веществами считают обыкновенно наиболее важными и характерными белковые, или протеиновые вещества, сложнейшие из известных органических соединений, состоящие из C, H, O, N и очень небольшого количества S. Важнейшие реакции, по которым судят о присутствии белковых веществ, следующие: 1) от сахара и серной кислоты они окрашиваются в красный, а под микроскопом в розовый цвет (реакция Распайля); 2) от азотно-ртутной соли (реактив Миллона) — также в красный цвет, равно как 3) от аллоксана (реакция Крассера); 4) от крепкой азотной кислоты — в желтый цвет (ксантопротеиновая реакция); 5) от медного купороса и едкого кали — в фиолетовый (биуретовая реакция); существует и еще несколько других. [2] Однако, между ними нет ни одной, которой можно было бы вполне довериться, так как каждая из них действует таким же образом, помимо белковых веществ, и на некоторые другие азотистые (например, тирозин), а иногда даже безазотистые вещества. [3]

Применение названных реакций под микроскопом показало, далее, что настоящие белковые вещества встречаются не столько в самой плазме, [4] сколько

---

[1] Многие немецкие ученые, следуя Геккелю и Страсбургеру, без всякой нужды перекрестили протоплазму в цитоплазму. Аргументация Страсбургера, повторяемая Ротертом (см. примечание на стр. 25 в его Анатомии растительной клетки), совершенно неубедительна. Нетрудно доказать, что Моль, вводя термин «протоплазма» разумел под этим отнюдь не все живое содержимое клетки, включая и ядро, как полагает Страсбургер, а как раз то, что последний называет цитоплазмою, хотя Моль и признавал образование ядра из протоплазмы, впоследствии опровергнутое. Для обозначения всего живого содержимого клетки мы имеем, как уже сказано, прекрасный термин — «протопласт».

[Более подробное изложение данных о протоплазме растительных клеток см. в курсах: Lundegårdh. Zelle und Cytoplasma, 1922; Guilliermond. Traité de Cytologie végétale, 1933; Küster, Die Pflanzenzelle, 1935, а также Meyer A., Analyse der Zelle, Jena, 1920—1926.]

[2] Например, реакция Рациборского — красно-бурое окрашивание от свежеприготовленного раствора хинона (Raciborski, 1906).

[3] См. Krasser, 1886. Кроме реакций окрашивания применяют с успехом для микрохимического исследования растительных белковых веществ и другие реакции (например, отношение к растворителям, ферментам и т. п.). Некоторые белковые вещества, например, будучи нерастворимы в воде, легко извлекаются раствором поваренной соли, тогда как другие в этом реактиве нерастворимы; некоторые легко перевариваются пепсином, тогда как на другие этот фермент не оказывает влияния (Schwarz, 1887).

[4] Т. Гартиг и Сакс давно уже заметили, что собственно плазма живых клеток не обнаруживает обычных реакций на белковые вещества. Рейнке тщетно пытался открыть последние в живой вошерии. Белковые вещества находятся в плазме, вероятно, в виде очень сложного сочетания [с жирообразными веществами, или липоидами особенно с так называемыми фосфатидами. Последние могут быть обнаружены при помощи переваривающего белок фермента — подкисленного HCl пепсина (Noll, 1913; Parat, 1928), лучей радия (Надсон и Рохлина), хлороформа (Nadson et Meisl, 1926). По исследованиям Лепешкина, липо-протеиновый комплекс лежит в основе химической организации плазмы (Lepeschkin, 1924 и 1926). Необычайное богатство липоидами (главным образом в указанном «замаскированном» состоянии) как растительной, так и животной плазмы отмечается многими исследователями (ср. Czapek, 1919; Biedermann, 1924).] О химическом составе плазмы (и клеточного ядра) см. обзор Цахариаса (Zacharias, 1909) и особенно Кизеля (Kiesel, 1930). Новейшие методы и данные по микрохимии см. в книге Тунмана — Розенталера (Tunmann — Rosenthaler, 1931).]

в некоторых плазменных образованиях, как пластиды, кристаллоиды (см. далее), погруженных в плазму; основная же масса последней, особенно во взрослых клетках, часто вовсе не окрашивается указанными реактивами или красится только после предварительного действия на нее щелочей. Добыть отдельно протоплазму из клеток в достаточном количестве для химического анализа, конечно, в большинстве случаев невозможно. Есть, однако, низшие растения, называемые миксомицетами, или слизистыми грибами, которые на известной стадии развития являются в виде голых масс протоплазмы весьма значительных размеров. Один из таких грибов — Aethalium septicum (или, иначе, Fuligo septica) — легко заводится на складах корья, употребляемого для дубления кож на кожевенных заводах, и образует на поверхности их сначала слизистые сетки, а потом сплошные массы яркожелтого цвета. Их-то подвергнул обстоятельному химическому анализу Рейнке,[1] причем оказалось, что собственно белковых веществ здесь необыкновенно мало (не более 6% всего сухого вещества); главная же масса азота находится в виде особого вещества, названного Рейнке пластином, которое довольно близко к белковым веществам,[2] но отличается меньшим процентным содержанием азота (всего 12%, тогда как в белковых веществах азота 15—19%) и нерастворимостью в пепсине и трипсине; впрочем, пластин Рейнке еще не считается окончательно установленным как особое органическое вещество. Нужно также заметить, что анализированная Рейнке масса не была протоплазмою начисто; как известно, в живой слизи миксомицетов всегда рассеяны клеточные ядра.[3] Но кроме азотистых веществ плазма всегда содержит и целый ряд разнообразнейших безазотистых соединений как органических, так и неорганических. При жизни эта смесь, разумеется, должна беспрерывно менять свой состав, но об этих изменениях мы почти ничего не знаем. Количественно в плазме обыкновенно преобладает вода, составляющая часто семьдесят и более процентов ее веса. Чем больше воды, тем более по консистенции плазма приближается к жидкости. В покоящихся клетках, например в сухих семенах, плазма образует твердую массу; напротив, в жизнедеятельных клетках, заключающих обильный клеточный сок, она является в виде водянистой, легкоподвижной слизи. Эта слизь, однако, никогда не смешивается с водою и всегда резко отграничена от клеточного сока.

Протоплазма обладает при жизни особыми свойствами, исчезающими со смертью ее. Убивается плазма весьма различными влияниями: физическими, механическими и химическими. Губительно могут действовать на нее крайние температуры, т. е. замораживание и нагревание до 50—60° С, хотя в сухом, покоящемся состоянии она часто выдерживает температуры даже несколько выше 100° С. Убивают, далее, плазму сильные гальванические токи, раздавливание клетки и действие веществ вроде спирта, кислот, щелочей и даже солей при известной концентрации их. Разумеется, смерть плазмы влечет за собою смерть клетки или даже всего организма.

Всего нагляднее различие между живою и мертвою плазмою обнаруживается в неодинаковом отношении той и другой к растворимым пигментам, т. е. красящим веществам. Живая плазма, как давно показал Нэгели (Nägeli), имеет свойство не пропускать через себя различные красящие вещества, хотя бы они находились в виде раствора. Это видно из следующего простого опыта: если из корня свеклы вырезать пластинку и опустить ее в холодную воду, то вода

---

[1] Reinke u. Rodewald, Studien über das Protoplasma, 1881.

[2] Ружичка (Ruzicka, 1908) находит, что «пластин» по составу и свойствам особенно близок к альбуминоидам, например кератину, хотя в растительном царстве альбуминоиды до сих пор известны не были.

[3] [Новейшие анализы плазмодиев принадлежат Лепешкину (Lepeschkin, 1923) и Кизелю (Kiesel, 1925, 1927). По мнению последнего автора, «пластин» в плазмодиях является веществом, потребляемым при образовании скелетных частей плодового тела и состоящим из белково-альбуминоидного компонента и близкого к целлюлезе углевода миксоглюкозапа. Что касается до приводимой под тем же названием Цахариасом, Шварцем и Ружичкой непереваримой составной части плазмы других организмов, то идентичность ее с пластином миксомицетов, по Кизелю (Kiesel, 1930), сомнительна.]



Киевский Политехнический институт

долго не окрашивается в красный цвет; если же нагреть воду до 60° С, то она быстро краснеет. При микроскопическом исследовании оказывается, что красящее начало растворено в клеточном соке, плазма же совершенно бесцветна. Подействовав на неповрежденные клетки раствором сахара, мы заметим, что слой плазмы пропускает воду из клеточного сока, но не пропускает растворенного в ней красного пигмента; мертвая же плазма не только пропускает его легко, но и сама окрашивается в красный цвет вследствие скопления частичек пигмента. Этим объясняется, почему в растении могут существовать рядом — клетка с окрашенным клеточным соком и клетка бесцветная. Точно так же, если живые клетки с бесцветным соком погрузить в вишневый сок и прибавить к нему, например, сахар, то красная жидкость легко проникает через оболочку внутрь клетки, занимая пространство между стенкою и съежившимся от сахара содержимым; но в самое содержимое красный пигмент не просачивается, пока остается в живых слой плазмы. Столь же непроницаема живая плазма для сахара, селитры и многих других солей. [1] Эти факты показывают, как нужно быть осторожным при перенесении выводов, полученных из диосмотических опытов над перепонками, на живые клетки: растворимое в воде вещество, легко проникающее при диосмосе через оболочку клетки, может быть не в состоянии проникнуть сквозь выстилающий эту оболочку слой плазмы. Не следует, впрочем, слишком обобщать эти факты, и совершенно неправильно было бы утверждать, что живая плазма абсолютно непроницаема для всяких пигментов. Наблюдения Пфеффера (Pfeffer, 1886) показали, что некоторые (но не все) анилиновые краски, взятые в чрезвычайно слабом растворе, проникают через живую плазму в клеточный сок и там нередко скопляются в значительном количестве, осаждаясь в зернистом или даже кристаллическом виде, так как клеточный сок часто содержит вещества, вступающие с анилиновыми красками в нерастворимое соединение. Способностью мертвой плазмы энергично скоплять в себе частички красящих веществ объясняется окрашивание ее от иода в золотисто-желтый или бурый цвет, от кармина — в красный и от различных анилиновых растворов — в соответствующий цвет. Этим свойством даже пользуются в сомнительных случаях как реактивом, обличающим присутствие плазмы, а следовательно и живых существ. Многие бактерии, например, имеют вид шариков, притом столь мелких, что даже при самых сильных увеличениях непосредственным наблюдением невозможно решить, живые ли это существа или мелкозернистый мертвый осадок. Но при высушивании на стеклышке в капле анилинового раствора бактерии впитывают в себя красящее вещество вследствие содержания плазмы и являются затем густо окрашенными, чего не бывает с мертвыми зернышками. Лёв и Бокорни (Loew u. Bokorny, 1882) указали на реактив, который, по их мнению, позволяет отличить живую плазму от мертвой; это чрезвычайно слабый щелочный раствор азотнокислого серебра; живая плазма обладает способностью под влиянием его чернеть вследствие выделения металлического серебра. Если плазма была предварительно умерщвлена (например, нагреванием), то чернения не происходит. Сильное разжижение реактива необходимо, так как из более крепких растворов восстановление серебра производится весьма разнообразными органическими веществами, помимо белковых веществ плазмы. [2]

---

[1] Непроницаемость эта, впрочем, не абсолютная и наблюдается лишь при начале опыта; оттого-то вызванный было такими веществами плазмолиз мало-помалу сам собою прекращается (см. выше, стр. 15) или, по крайней мере, ослабляется.

[2] По мнению Лёва и Бокорни, отношение к «жизненному реактиву» живой плазмы указывает на содержание в ней альдегидных групп, так как из всех известных органических соединений одни альдегиды способны восстановлять серебро из столь слабых растворов. «Жизненный реактив» встречен был учеными весьма недоверчиво: и химики и физиологи старались объяснять несомненную реакцию иначе, приписывая ее то перекиси водорода, то дубильным веществам. Однако, дальнейшие исследования Лёва и Бокорни, повидимому, доказали окончательно, что это действительно реакция белка; анализ черного вещества (из водоросли спирогиры) показал, что это серебряное соединение окисленного белка. Насколько верно заключение о содержании альдегидных групп в живой плазме, это, конечно, вопрос другой. Практического значения, впрочем, «жизненный реактив» не имеет, так как

В чем именно заключается смерть плазмы — этого мы вообще не знаем. Часто ее приписывают свертыванию белковых веществ, входящих в состав плазмы. Такое свертывание, т. е. превращение из растворимого состояния в нерастворимое, как в яйце, сваренном круто, несомненно происходит и в растительных клетках, например, от действия спирта, от нагревания. Сомнительно, однако, чтобы смерть плазмы всегда сопровождалась свертыванием белка.

Едва ли правильно было бы представлять себе живую плазму как аморфную или хотя бы зернистую, но лишенную всякого строения слизь. Особенные свойства живой плазмы, по мнению большинства ученых, определяются не только особым химическим ее составом, претерпевающим какие-то неизвестные изменения при отмирании плазмы, но и существованием в ней особой организации. Не следует обольщать себя надеждою, что когда нам удастся получить искусственно в лаборатории белковое вещество, мы в то же время создадим искусственно протоплазму. Белковое вещество, как все химические вещества, имеет лишь недоступное микроскопу молекулярное строение; это вещество органическое, но не организованное, — плазма же, независимо от молекулярного строения составляющих ее веществ и несмотря на полужидкую свою консистенцию, обладает некоторою, — правда, далеко не выясненною еще в подробностях своих — организацией, известным строением. [В организации плазмы следует различать три области. Многие авторы [1] считают, что даже сами молекулы веществ, слагающих живую плазму, отличаются особым «неуравновешенным» или «деформированным» состоянием, обусловливающим ту большую химическую подвижность и активность, которая характерна для живой плазмы. Следующая область структур, могущих иметь функциональное значение, связана с коллоидальным состоянием плазмы. Характерным для последнего является построение из частиц, размеры которых находятся между обычными химическими молекулами и мельчайшими зернистостями, видимыми в микроскоп. Колоссальное развитие внутренних поверхностей коллоидальной системы придает чрезвычайную активность капиллярным и электро-химическим силам, лежащим в основе явлений адсорбции и катализа и играющим первостепенную роль в основных процессах жизнедеятельности плазмы. Коллоиды плазмы характеризуются своей «гидрофильностью», т. е. сродством к воде. При большом количестве последней между частичками мы имеем «коллоидальный раствор», при уменьшении ее — последний застывает в «студень», могущий достигать плотной консистенции. Студень этот в свою очередь может разбухать и разжижаться иногда в любой степени. Такими особенностями гидрофильных студней объясняются обратимые уплотнения и разжижения, наблюдаемые и в плазме. Они выражаются в различной степени ее вязкости и в особенности в изменениях консистенции ее поверхностного слоя. Для суждения о степени вязкости плазмы Вебер (Weber, 1924) использовал различия плазмолитического сокращения. Наиболее наглядно они проявляются в «форме плазмолиза». При слабой вязкости плазмолизированный протопласт имеет округлые очертания (рис. 11) («выпуклый» плазмолиз); при усилении вязкости плазма в некоторых местах удерживается у стенки, и получается так называемый «вогнутый» или даже «судорожный» плазмолиз (рис. 12). Можно для той же цели исходить из «времени плазмолиза», т. е. промежутка от помещения клетки в раствор до достижения «выпуклого»

на большинстве объектов реакция не удается (вероятно, вследствие быстрого отмирания плазмы), а с другой стороны, может чернеть несомненно мертвая плазма (например, отравленная стрихнином). Из дальнейших сообщений Лёва и Бокорни заслуживает упоминания открытое ими оригинальное действие на живые клетки слабых растворов кофеина и антипирина, причем в клеточном соке или в слое протоплазмы являются мелкие шарики — протеозомы (как называют их авторы), состоящие из «активного» (т. е. чернеющего в жизненном реактиве) белка. И здесь пытались объяснять дело иначе, ссылаясь тоже на дубильные вещества, но, повидимому, неудачно. С удалением реактива протеозомы могут снова исчезнуть без вреда для клетки. (Подробности и литературу предмета можно найти в реферате Циммермана (Zimmermann, 1893*a*). Любопытно показание Ружички (Ruzicka, 1905 *a* и *b*), по которому из смеси Methylenblau и Neutralrot живая плазма всегда поглощает последнюю краску, а мертвая — первую.

[1] [Сюда относятся прежде всего Пфлюгер (Pflüger, 1875) с его «живым белком» и Ферворн (1897) с его «биогеном», а затем — Мэтьюс (Mathews, 1924).]

плазмолиза. [1] При помощи этого метода легко определяются различия в вязкости клеток одного и того же или разных растений, а также изменения вязкости под влиянием различных условий. [2] Предложен ряд методов и для точного количественного определения вязкости, как: измерение скорости падения крахмальных зерен в плазме, [3] или скорости Броуновского движения, [4] или определения силы тока электромагнита, необходимой для смещения железного зернышка, введенного в плазму — сравнительно с тем же опытом — в воде, или, наконец, применение для той же цели центробежной силы. [5] На основании полученных таким образом данных вязкость плазмы может колебаться от 2—3 до 9000 раз больше, чем у воды.

От вязкости следует отличать так называемую «эластичность» гидрофильных коллоидальных растворов. Она выражается в обратном смещении насильственно (например, посредством магнита) передвинутой частички. [6] Ряд авторов приходит к тем же выводам и относительно плазмы. [7] Явление это указывает на какие-то упругие структуры в плазме, быть может в виде сильно удлиненных и переплетающихся молекул, существование которых доказано для растительных и животных волокон. [8] Этим же, быть может, объясняется и способность плазмы (как и многих организменных слизей) образовывать жидкие и в то же время устойчивые нити. [9]

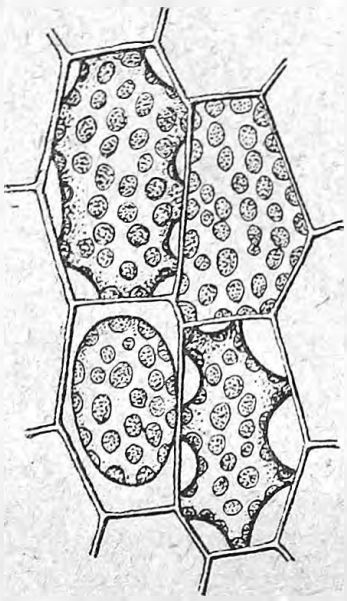


Рис. 12. Форма плазмолиза. В одной клетке (нижняя слева) «выпуклый» плазмолиз, в двух — «вогнутый». Одна клетка (верхняя справа) неплазмолизированная.

Рядом авторов протоплазма была исследована при помощи «ультрамикроскопа» или «параболоидконденсора», осуществляющих (благодаря резкому боковому освещению) свечение ее частиц, которые и проявляются, таким образом, на темном поле зрения даже при величине их ниже границы обычного микроскопического исследования. Наличность подобного рода «ультрамикронов» в плазме, утверждаемая Гайдуковым (1912), впрочем, сомнительна. В действительности автор наблюдал, повидимому, зернышки более крупных, микроскопических размеров. [10] Работы других авторов, в особенности обстоятельное исследование Гильермона (Guilliermond, 1930), показывают «оптическую гомогенность» основной массы плазмы. Гомогенность эта обусловливается, повидимому, не мелкостью ее частичек («амикроны»), а их разбухшим состоянием и слабым отличием их показателя преломления от окружающей жидкости. [11]

Последней областью организации протоплазмы являются особенности ее строения, поддающиеся изучению при помощи микроскопа.

Поверхностный слой протоплазмы, прилегающий к оболочке или граничащий с окружающею средою в голых протопластах, всегда отличается особенною плотностью и отсутствием всякой зернистости. Этот слой называют пленча-

---

[1] [Weber, 1929.

[2] Холодный указывает на большею частью неправильный плазмолиз у наземных растений и «выпуклый» — у водных (Cholodny, 1924). Однако, у ряда водорослей обнаружен как раз резко неправильный плазмолиз (Höfler, 1930, 1932; Tirold, 1933).

[3] Heilbronn, 1914.

[4] Pekarer, 1930.

[5] Heilbronn, J., 1926 и 1930.

[6] Freundlich u. Seifriz, 1923.

[7] Scarth, 1927; Plowe, 1931, и др.

[8] Ср. Astbury, 1933.

[9] Jochims, 1930.

[10] Ср. Lepeschkin, 1924.

[11] Ср. Kiesel, l. c. Подробно о коллоидных свойствах протоплазмы см. Лепешкин (Lepeschkin, 1924) и Гейльбронн (Heilbronn, 1928), а также специальный журнал «Protoplasma».]

тым, или кожистым, слоем плазмы. Моль,[1] который первый исследовал подробнее протоплазму растительных клеток, принял этот наружный слой за азотистую перепонку, облекающую все содержимое, и назвал его первичным мешочком. Нетрудно, однако убедиться, что это не твердая перепонка, а только густая слизь. При действии на клетку слабых водоотнимающих веществ содержимое как мы видели, отстает от оболочки не на всех местах одновременно, вытягиваясь кое-где в бесцветные нити; эти нити нередко разрываются, после чего внутренний кусок втягивается в остальное содержимое, наружный же остается на стенке в виде слизистой капли. Далее, при медленном плазмолизе, в длинных цилиндрических клетках содержимое местами перетягивается поперек, стремясь образовать несколько шаров. Сначала эти шары соединены еще друг с другом тонкими перешейками из плазмы (рис. 11); перешейки эти все суживаются и, наконец, разрываются, после чего верхний и нижний куски их втягиваются соответствующим участком содержимого. В результате получается внутри клеточной оболочки ряд шаровидных протоплазменных масс, облеченных, каждая своим, совершенно цельным слоем. Ясно, что последний не может быть твердою перепонкою — это только густая слизь. Мало того, пленчатый слой возникает каждый раз, как какая-нибудь часть плазмы приходит в соприкосновение с окружающею средою: выдавливаемая, например, из клеток плазма нередко разбивается на шары, каждый из которых тотчас облекается своим пленчатым слоем. Неудивительно, что и на внутренней стороне, где плазма граничит с клеточным соком, она одета таким же слоем. Этот внутренний пленчатый слой отличается часто особенною живучестью; десятипроцентный раствор селитры, например, убивающий плазму вообще, оставляет его часто непропутым, вследствие чего внутри клетки изолируются вакуоли в виде свободных шаров, водянистых внутри, но облеченных каждый живым пленчатым слоем, как бы перепонкою.[2] Пленчатые слои плазмы имеют огромное значение для физиолога, так как являются регуляторами обмена веществ в растении; свойствами внешнего пленчатого слоя определяется, проникает или нет в клетку то или другое вещество. Вместе с тем пленчатый слой считают[3] и органом восприятия внешних раздражений, т. е. органом чувства. К сожалению, химические особенности пленчатого слоя нам совершенно неизвестны.[4] Между обоими пленчатыми слоями, наружным и внутренним, лежит часть плазмы,

[1] Моль (Hugo von Mohl) был одним из самых выдающихся микроскопистов XIX в. Большинство замечательно точных работ его издано отдельною книгою «Vermischte Schriften» (1845), а позднейшие помещены в им же основанном в 1843 году журнале «Botanische Zeitung».

[2] Vries, 1885*b*.

[3] Noll, 1903.

[4] Физик Квинке, исходя из явлений растекания и применяя их к объяснению движения плазмы (см. ниже), высказал догадку, совершенно, однако, не подтвердившуюся, будто плазма на поверхности облечена тончайшим слоем масла. Овертон в интересной работе (Owerton, 1900) пришел к заключению, что в живую плазму проникают лишь анилиновые краски с щелочными свойствами, а реагирующие кисло не проходят. Он объяснял это легкою растворимостью щелочных красок в веществах, названных им липоидами. Это вещества, по отношению к растворителям сходные с маслами, а именно лецитин, холестерин, протагон и церебрин. Последние два встречаются лишь в животных, но лецитин и холестерин широко распространены и в растениях и, повидимому, встречаются в каждой клетке, хотя роль их неизвестна. По мнению Овертона, пленчатый слой особенно богат холестерином и лецитином, которыми будто бы и определяется проникание веществ в клетку. Эта «липоидная» теория, представляющая видоизменение гипотезы Квинке, встречена была весьма сочувственно, особенно физиологами животных. Более подробное изложение ее см. в книге Гёбера (Höber, 1906). Однако, ей решительно противоречат наблюдения Руланда (Ruhland, 1908 [и 1909]), по которому метиленовая зелень, нерастворимая в липоидных жидкостях, тем не менее легко проникает в спирогиру, а хорошо растворимый в них родамин — с большим трудом. Легкость, с которой попадает в клетку вода, также плохо согласуется с липоидною теорией. Очевидно, дело не так просто, как думает Овертон.

[Натансон (Nathanson, 1904) предложил гипотезу мозаичной структуры плазматической оболочки в виде чередующихся липоидных и белковых частиц. Современные воззрения близко подходят к этому представлению (ср. Рубинштейн, 1932). Проникание веществ, нерастворимых в липоидах, уменьшается с увеличением их молекулярного объема; для веществ же растворимых в липоидах это не играет никакой роли. Отсюда заключение, что первые проникают путем фильтрации через протеиновые «поры», а вторые — посредством растворения в липоидах. Некоторые авторы полагают, наконец, что избирательная проницаемость плазмы обусловливается не только пленчатым слоем, но и всей остальной массой плазмы (ср. Lepeschkin, 1936; Насонов, 1934).]

отличающаяся меньшею плотностью и мелкозернистостью, отчего ее называют зернистым слоем. Причина зернистости различна. Иногда мнимые зернышки представляют капли мелко раздробленного жира, но, помимо того, встречаются действительные зерна, составленные, вероятно, из белковых веществ; их называют микрозомами плазмы. При очень сильных увеличениях, в особенности в плазме, затвердевшей под влиянием [различных «фиксирующих» веществ], например абсолютного спирта или слабой хромовой кислоты, обнаруживается обыкновенно еще особое тончайшее строение, весьма различно описывавшееся, однако, различными исследователями. Одни (Флемминг) видели в плазме какие-то ниточки, разрозненно тянущиеся по основной массе; другие (Фроммани, Шмиц) — связную сеть волоконец, обусловливающих как бы губчатое строение плазмы; третьи (Бючли) приписывали плазме пенистое строение с замкнутыми ячейками, строение, которое, по их мнению, можно воспроизвести искусственно, смешивая, например, прованское масло с поташом; [1] четвертые (Альтман) разлагали всю плазму на отдельные живые зернышки — гранулы. [2]

[Все эти старые «теории строения протоплазмы» подверглись резкой критике со стороны А. Фишера, [3] показавшего, что реактивы, применяемые при фиксировании, могут вызывать все те структуры, которые лежат в основе указанных «теорий строения» в заведомо аморфных растворах белка.] Особенно убедительны опыты Гарди, который наблюдал возникновение различных структур в аморфной желатине или белке прямо под микроскопом.[4] [Исследование такого строения прямо на живой плазме встречает большею частью затруднения в недостаточной четкости картин и возникающих при этом прижизненных изменений. Из последних особенно обычна вакуолизация плазмы, иногда придающая ей характер ячеистого строения, описанного Бючли. Несмотря на все эти трудности, в новейшее время микроскопическое строение плазмы выяснилось настолько, что в основном достигнуто полное единодушие исследователей.

Основным элементом построения протоплазмы являются так называемые «хондриозомы» — тельца белково-липоидной природы, которые и обусловливают главным образом вышеуказанную «зернистость» плазмы. Эти тельца были открыты сначала в животных клетках [5] и оказались в значительной мере соответствующими «гранулам» Альтмана. Этот зернистый тип хондриозом был назван «митохондриями». Часто, однако,хондриозомы представлены в виде удлиненных палочкообразных или нитевидных образований. Эти, так называемые «хондриоконты» соответствуют тем «нитям», которые Флемминг описал еще в 1882 году в живых хрящевых клетках саламандры. Совершенно такие же образования были обнаружены и в растительных клетках как в фиксированном (рис. 13) [6] так и в живом [7] (рис. 14) состоянии. Исследование хондриозом имело решающее значение и для надлежащего суждения о фиксирующих веществах. Последние распадаются на две группы: сохраняющие хондриозомы и разрушающие их; [8] к первым относятся фиксаторы, в основе которых находятся четырехокись осмия ($OsO_4$) и формалин; ко вторым — фиксаторы, богатые уксусной кислотой и спиртом. В этом заключается и микрохимическая характеристика хондриозом, остающаяся, в основном, неизменной почти во всем растительном и животном мире (они не были обнаружены лишь у бактерий и синезеленых водорослей). [8]

По данным ряда исследователей, в животных клетках хондриозомы являются материалом для различных внутриклеточных дифференцировок (мышечных,

---

[1] Bütschli O., 1892.
[2] [Altmann R., 1890, 1894.
[3] Fischer A., 1899—1901.]
[4] Hardy, 1899.
[5] [Benda, 1897.
[6] Meves, 1904; Lewitsky, 1910 и др.
[7] Lewitsky, 1911; Maximow, 1913.
[8] Каудри произвел подробное сравнительное исследование хондриозом в клетках меристемы гороха и поджелудочной железы мыши и установил полное сходство их как по форме, так и по отношению к разнообразным фиксациям и окраскам (Cowdry, 1917).]

нервных и опорных волокон), а также могут служить местом образования различных продуктов обмена веществ, хотя таковая их роль многими и оспаривается. У высших растений хондриозомы клеток образовательной ткани превращаются затем в пластиды, как это было показано Пензап Левитским[1] и подтверждено затем Гильермоном,[2] Мевесом[3] и др. Некоторая часть хондриозом остается при этом в прежнем недифференцированном состоянии. Другие исследователи, опираясь главным образом на сохранение индивидуальности пластид у низших зеленых растений (водорослей и мхов) в течение всего цикла их развития,[4] считают, что зачатки пластид и хондриозомы существуют независимо друг от друга, хотя на ранних стадиях в растущих верхушках стеблей и корешков и очень трудно иногда отличимы.[5] Гильермон, принимая в своих позднейших работах[6] по существу ту же точку зрения, считает, однако, что и зачатки пластид должны быть признаны за хондриозомы, но особенного, присущего лишь зеленым растениям, «активного» типа — способного к выработке крахмала; остальные же, лишенные этого свойства—«неактивные хондриозомы»— соответствуют одноименным образованиям животных. Некоторые авторы, наконец, вообще не считают возможным отождествлять занимающие нас образования с хондриозомами животных клеток, принимая их частью за зачатки пластид, частью за особые, отличные от животных хондриозом, образования («цитозомы» Данжара,[7] «псевдохондриозомы» Бауэна[8]). Первые отличаются большею частью удлиненной формой и более крупными размерами, вторые (соответствующие в известной мере «неактивным хондриозомам» Гильермона) большею частью имеют вид мелких шариков или коротких палочек.



*A* *B*

Рис. 13. Хондриозомы животной (*A*) и растительной (*B*) клеток в фиксированном и покрашенном состоянии. *A* — четыре клетки кишечного эпителия зародыша курицы в продольном разрезе: хондриозомы нитевидные, кариоплазма почти гомогенная, ядрышки черные. *B* — клетка вблизи вегетационной верхушки воздушного корня Chlorophytum Sternbergianum (из сем. лилейных): ядро гомогенное с двумя ядрышками, плазма с несколькими вакуолями, хондриозомы нитевидные, большинство из них представляет уже зачатки пластид — с вздутием, обусловленным крахмальным зерном. (По Мевесу из Гейтлера.)

Существенной особенностью хондриозом является их способность к делению. Последнее было доказано как непосредственно на живом материале,[9] так и по характерным бисквитообразным фигурам их на фиксированных препаратах.[10] Это обстоятельство побуждает некоторых авторов (Гильермон и его школа) причислять хондриозомы к живым компонентам плазмы, как некоторого рода «органоиды», возникающие лишь из себе

---

[1] [Lewitsky, 1911.
[2] Guilliermond, 1912 u. 1919.
[3] Meves, 1927.
[4] Ср. Саперин, 1913 (для листв. мхов); Scherrer, 1915 (для печеночников).
[5] Rudolph, 1912; Noack, 1921; Mottier, 1918.
[6] Guilliermond, 1933.
[7] Dangeard, 1931.
[8] Bowen, 1929.
[9] Fauré-Fremiet, 1916.
[10] Lewitsky, 1924.]

подобных. Другие,[1] напротив, описывают образование их из плазмы. Ряд авторов считает «хондриозомы» сборным понятием, включающим в себя разнородные образования, которые — за вычетом пластид — представляют продукт внутриклеточного обмена веществ.[2]



Рис. 14. Хондриозомы растительных клеток в живом состоянии. Участок постенного слоя протоплазмы живой клетки волоска тыквы. Видно гомогенное основное вещество и взвешенные в нем хондриозомы различных форм, а также развивающиеся из хондриоконтов хлоропласты. В последних — мелкие блестящие зерна крахмала. (По Максимову.)

Как бы там ни было, всеобщее распространение хондриозом[3] заставляет считать их существенной частью протоплазмы и предполагать у них какие-то важные функции общебиологического порядка. В настоящее время большинство исследователей приписывает им роль катализаторов в процессах дыхания и вообще обмена веществ в плазме. Жойе-Лаверпь (Joyet-Lavergne, 1929) обнаружил даже в хондриозомах как животных, так и растительных клеток глютатион — вещество, воспринимающее кислород воздуха и легко отдающее его другим веществам, т. е. «промежуточный» дыхательный катализатор.

Кроме хондриозом, характерной составной частью плазмы эмбриональных растительных клеток являются зачатки вакуолей в виде мелких телец округлой или удлиненной формы. Тельца эти очень напоминают по своему виду хондриозомы, за каковые они первоначально и принимались,[4] тем более что они по-

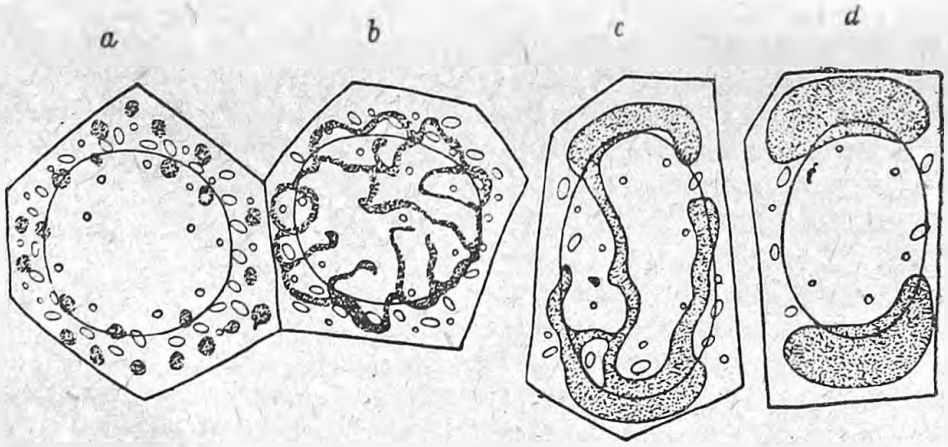



Рис. 15. Развитие вакуолей в клетках почки ели: в середине ядро (неокрашенное), в плазме прижизненно окрашенные тельца (*a*), сливающиеся далее в систему каналов (*b*, *c*), а затем в две больших вакуоли (*d*). (По Данжару из Гейтлера.)

казывали и аналогичные отношения к фиксирующим веществам. Существенными отличиями зачатков вакуолей от хондриозом являются: 1) их склонность анастомозировать друг с другом, вследствие чего возникают сетеобразные их переплетения, характерные для промежуточных стадий образования вакуолей (рис. 15),

[1] [Wagner, 1927.

[2] Meyer A. (1920). Левшин (1917) считает хондриозомы за продукты фотосинтеза, возникающие из хлоропластов.

[3] Папоротникообразные — Emberger (1921), Левитский (1924) (хвощи); мхи — А. Сапегин, l. c.; Senjaninowa, 1927; печеночники — Scherrer, l. c.; водоросли — Mangenot, 1922; грибы — Lewitsky, 1913, Guilliermond, 1913 и 1915; миксомицеты — Cowdry, 1918, Lewitsky, 1924.

[4] Guilliermond, 1914; Dangeard, 1918.]

и 2) способность краситься в живом состоянии Neutralrot, совершенно отсутствующая у хондриозом. Содержимое зачатков вакуолей представляет вязкий коллоид различного химического состава.[1] По мере его разжижения отдельные участки вакуолярной сети округляются и превращаются в обычные вакуоли (рис. 15).[2]

На основе всего изложенного] в науке все более укрепляется мысль, что клетка не может быть последнею жизненною единицею организма; она слишком сложно для этого устроена, представляя сама целый микроскопический организм; ее плазма, ядро и пр. должны быть, в свою очередь, построены из мельчайших живых единиц, стоящих к плазме и т. д. в таком же отношении, как клетки к составленному из них сложному организму.[3]

Одно из самых поразительных проявлений жизненности в протоплазме — это нередко обнаруживаемое ею д в и ж е н и е. Оно замечается как на голых протопластах, так и на плазме, заключенной в клеточную оболочку. Один из примеров движения голых протопластов нам уже известен: это движение бродяжек, например зооспор водорослей. Оно совершается помощью ресничек, которые представляют нитевидные части той же плазмы. Зооспоры обладают обыкновенно движением двоякого рода: вся зооспора вращается вокруг своей оси и, кроме того, имеет еще поступательное движение, при котором несколько вытянутая часть ее, несущая реснички, так называемый н о с и к зооспоры, направлена всегда вперед. Таким же движением обладают ж и в ч и к и, или с п е р м а т о з о и д ы, — элементы, оплодотворяющие яйцо у споровых растений. Подобно зооспорам, они представляют голые протопласты, снабженные ресничками; у некоторых водорослей (Oedogonium) живчики даже совершенно похожи на зооспоры, но, конечно, не могут прорастать. Сперматозоиды встречаются у всех мхов, папоротников, хвощей и других высших споровых; трудами японских ученых[4] они обнаружены и у некоторых голосемянных (Cycas, Zamia, Ginkgo).

Одно время неправильно думали, что живчики споровых суть видоизмененные клеточные ядра и что только реснички их состоят из плазмы. Точные исследования Б е л я е в а[5] показали, однако, всю ошибочность этого представления: живчик есть целый протопласт, голая клетка, и ядро составляет лишь часть, правда весьма значительную, его тела (рис. 16).

Другой превосходный пример движения голой плазмы доставляет группа слизистых грибов, или миксомицетов. Эти организмы, как мы видели, на известной стадии своего развития представляют массы голой плазмы, достигающие весьма значительных размеров. Fuligo, встречающийся на складах корья или на кучах опавшей листвы, в зрелом состоянии образует темные, лепешковидные массы величиною до 30 см. Масса эта внутри легко рассыпается в порошок, состоящий из отдельных мелких шаровидных спор; при благоприятных условиях, если достаточно сыро и тепло, оболочка споры лопается и из нее выступает все содержимое в виде удлиненного протопласта, снабженного на конце одною ресничкой; помощью этой реснички тело, представляющее зооспору, движется в воде. Потом движение постепенно замедляется, ресничка втягивается, и зооспора принимает вид маленькой амебы, т. е. голого слизистого комочка, беспрерывно меняющего свои очертания через образование или втягивание выростов

---

[1] [У грибов и водорослей это так называемый м е т а х р о м а т и н — плохо еще исследованное соединение нуклеиновой кислоты и неизвестного основания, у высших растений — белковые вещества в комбинации с дубильными. Наличность последних обусловливает резкое почернение зачатков вакуолей при обработке $AgNO_3$ и $OsO_4$ вследствие восстановления металлического серебра или осмия. Решетчатые образования, окрашенные таким образом, живо напоминают аналогичным образом проявляемый так называемый «сетчатый аппарат Гольджи» животных клеток.

[2] Ср. G u i l l i e r m o n d, 1921; D a n g e a r d, 1923; Z i r k l e, 1932.]

[3] Ср. W i e s n e r, 1892*a*.

[4] I k e n o u. H i r a s e, 1897; W e b b e r, 1897.

[5] Б е л я е в В., 1892*a*, 1894, 1897 и 1898. К Б е л я е в у поспешно примкнул и С т р а с б у р г е р (S t r a s b u r g e r, 1892), державшийся раньше другого взгляда. См. также микрохимические работы Ц а х а р и а с а (Z a c h a r i a s, 1881, 1885 и 1887).

на поверхности своего тела. Такое движение называют амебовидным, или метаболическим, а самые образования, в отличие от самостоятельных амеб, — миксамебами. У простейших миксомицетов миксамебы нередко выпускают из поверхностного пленчатого слоя своей плазмы, всегда лишенного зернистости, так называемые псевдоподии, т. е. длинные тонкие нити из аморфной на вид слизи, которые так часто встречаются у низших животных, например у корненожек. Миксамебы некоторое время растут, питаются и размножаются, перетягиваясь пополам, а впоследствии начинают сливаться друг с другом, образуя этим путем все бо́льшие и бо́льшие скопления плазмы, принимающие самые причудливые формы; скопления эти называются плазмодиями. Вначале они представляются в виде древовидно-разветвленной сети, у Fuligo яркожелтого цвета, а потом образуют сплошные скопления слизи с бугорчатою поверхностью; впоследствии эти скопления темнеют и превращаются в порошковатые темнобурые массы, представляющие плоды, с которых мы начали описание. Плазмодий обнаруживает движение, заметное даже простым глазом: общие очертания его изменяются вследствие того, что местами образуются новые выросты, местами втягиваются прежде существовавшие; весь плазмодий, сверх того, имеет поступательное движение: на одном переднем краю преимущественно появляются новые выросты, а на противоположном они преимущественно втягиваются (рис. 17). Под микроскопом замечаются быстрые струйки зернистой более водянистой внутренней части плазмы. Плазмодии имеют ясно выраженное стремление ползти вверх. Так, в оранжереях, где растения в горшках ставятся на корье, развивающиеся на последнем плазмодии всползают по стенке горшка, взбираются на растение и ползут все выше, пока не превратятся в порошковатый плод. Если перед горизонтальным плазмодием поставить вертикальную или наклонную влажную стеклянную пластинку, то плазмодий всползает на нее; этим путем удается получить на стекле совершенно чистые сетки для наблюдения под микроскопом. Однако, всползание плазмодиев кверху вызывается не действием силы тяжести, как одно время думали, а направлением тока воды вне плазмодия: последний всегда направляется в ту сторону, откуда притекает вода; если, например, полоска цедильной бумаги, на которую переведен плазмодий, будет погружена в воду верхним концом, то плазмодий будет по ней ползти вверх; если же смачивание производится снизу, плазмодий спускается вниз, так что движение его всегда происходит по направлению, обратному водяному току в подстилке. Это, впрочем, лишь один из факторов, определяющих направление движения. Другим фактором может быть свет; например, плазмодии ползут к свету, а иногда, напротив, от света. [1]

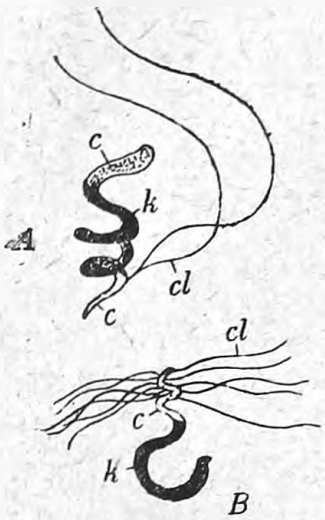



Рис. 16. *A* — живчик Chara fragilis; *B* — живчик папоротника Phegopteris Griesbrechtii; *k* — клеточное ядро; *c* — плазменная часть живчика; *cl* — реснички. (По Беляеву.)

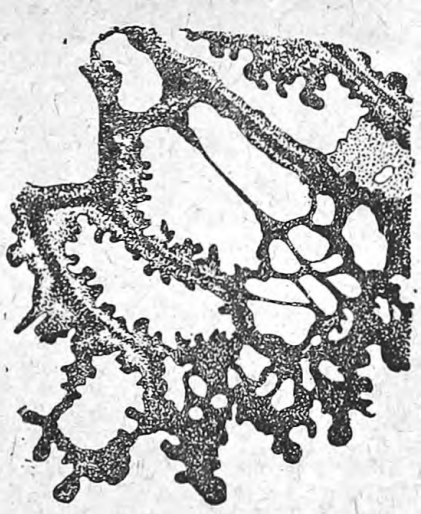


Рис. 17. Часть плазмодия Didymium leucopus. Увелич. 200. (По Ценковскому.)

Обратимся теперь к движению плазмы, заключенной в замкнутые клеточные оболочки. Это движение было замечено уже в прошлом столетии, когда о про-

[1] Важнейшие работы по движению плазмодиев: Cienkowsky, 1863; Розанов, 1868; Hofmeister (в его Pflanzenzelle); Baranetzky, 1875; Stahl, 1884; Vouk, 1912. Любопытные попытки механического объяснения движений плазмодиев можно найти у Бертольда (Berthold, 1886). См. также Bernstein, 1902 и Rhumbler, 1902. Касательно движения зооспор важнейшая работа — Strasburger, 1878*b*. [См. также Bolte, 1920.]

топлазме, как таковой, еще не было и речи. Долгое время оно считалось свойственным лишь некоторым клеткам немногих растений; потом, в семидесятых годах, явилось учение о повсеместном распространении его, [1] по крайней мере на известной стадии развития клеток, но в последнее время на этот счет возникли сильные сомнения. Дело в том, что лишь в редких случаях движение плазмы наблюдается тотчас же по изготовлении препарата; почти всегда оно начинается лишь спустя некоторое время и затем продолжается часами, даже днями, вплоть до смерти наблюдаемых клеток. Еще недавно объясняли это тем, что под влиянием повреждения, вызываемого препарированием, существовавшее в клетках движение плазмы мгновенно прекращается и восстановляется лишь мало-помалу. Затем, однако, выясняется, [2] что движение плазмы в клетках может быть двоякое: п е р в и ч н о е существует уже в неповрежденном растении и обнаруживается сразу, в т о р и ч н о е же наступает лишь спустя некоторое время и вызывается какими-либо внешними условиями, чаще всего повреждением смежных клеток (например, при изготовлении разреза), но также резкими изменениями условий освещения или температуры и т. п. Вторичное движение наблюдается гораздо чаще первичного, и многие из наиболее известных случаев движения плазмы в клетках (например, в листьях Vallisneria и Elodea) принадлежат именно к этой категории — движения ненормально возбужденной плазмы, при обычных условиях находящейся в покое (см. B i e r b e r g, 1908.) Несомненные случаи первичного движения доставляют главным образом волоски некоторых растений, пыльцевые трубки, немногие водоросли, хары и пр.

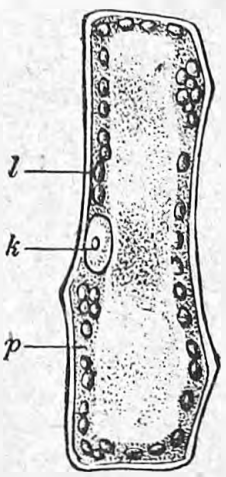


Рис. 18. Клетка из мякоти листа Vallisneria: *p* — протоплазма; *k* — ядро; *l* — хлорофильные зерна. (По Диппелю.)

Различают два главных вида движения: в р а щ а т е л ь н о е и с т р у й ч а т о е. В обоих случаях самый наружный, т. е. пленчатый слой протоплазмы не принимает участия в движении. Вращательное движение состоит в том, что зернистый слой плазмы восходит по одной боковой стенке и опускается по противоположной (рис. 18), следовательно, постоянно вращается по одному известному направлению; чем определяется это направление — неизвестно; в смежных клетках течение плазмы может следовать или одному и тому же, или двум противоположным направлениям. Хороший пример подобного вторичного движения представляют клетки листьев водного растения валлиснерии — Vallisneria spiralis. Между тем как неподвижный пленчатый слой плазмы выстилает равномерно всю оболочку, находящаяся в движении зернистая часть плазмы может занимать в клетке лишь некоторую, иногда даже незначительную часть ее поверхности. У валлиснерии, например, плазма кружится в клетках мякоти листа в одной плоскости, то перпендикулярной, то параллельной к листовой поверхности (смотря по слою мякоти или, вернее, по способу взаимного соединения клеток), так что подвижная плазма образует в клетке ободок, а на двух параллельных между собою стенках клетки движения не замечается вовсе. Еще более резкий пример представляют корневые волоски Hydrocharis — один из удобнейших объектов для изучения движущейся плазмы, так как названное водное растение повсеместно распространено у нас, а самое наблюдение производится на неповрежденном объекте без всякой подготовки (у валлиснерии надо делать разрез листа). Корневой волосок Hydrocharis представляет одну длинную клетку, в которой узкий слой зернистой плазмы кружится, описывая как бы цифру 8, т. е. посредине длины клетки пересекая стенку наискось. То же наблюдается в волосках, покрывающих завязь Oenothera (сем. кипрейных). Во вращательном движении плазмы могут принимать участие клеточное ядро и другие зернистые образования, погруженные в плазму, например зеленые зерна, с которыми мы познакомимся далее под именем хлорофильных зерен, как это наблюдается в листьях валлиснерии. Но это не всегда бывает так: в клетках хар (во-

[1] V e l t e n, 1872.
[2] D e h n e c k e, 1881; K e l l e r, 1890*b*; H a u p t f l e i s c h, 1893.

дорослей, напоминающих несколько по внешнему виду хвощи) протоплазма быстро кружится, однако зеленые зерна остаются неподвижными; последние лежат здесь в неподвижном поверхностном слое плазмы, а кружится только более внутренний слой ее.

Вращательное движение наблюдается только, когда плазма, с развитием клеточного сока, отходит целиком к стенке клетки. Но едва ли не чаще отдельные вначале вакуоли хотя и сливаются в одну общую [массу], но эта водянистая масса пересекается по разным направлениям протоплазменными нитями, так что плазма получает вид слизистой паутины, растянутой внутри клетки (рис. 19). При такой группировке содержимого часто наблюдается струйчатое движение. Зернышки текут по нитям плазмы, то направляясь к стенке, то от стенки вглубь клетки. Часто даже в тонких нитях заметны два тока, направленные в противоположные стороны, причем зернышки (микрозомы) плазмы могут встречаться, сталкиваться, огибать друг друга или поворачивать в разные стороны, на время останавливаясь, и т. д. Сверх того, внимательно следя за сетью плазмы в одной клетке, мы заметим, что очертания ее меняются подобно тому, как в плазмодиях миксомицетов образуются новые струйки, исчезают старые и т. д. Можно сказать, что здесь плазма клетки представляет как бы маленький плазмодий, замкнутый в клеточную оболочку и плотно к ней прижатый. Лучшие примеры такого струйчатого движения плазмы представляют разные волоски (например, на тычиночных нитях Tradescantia, на крапиве, тыкве и пр.).

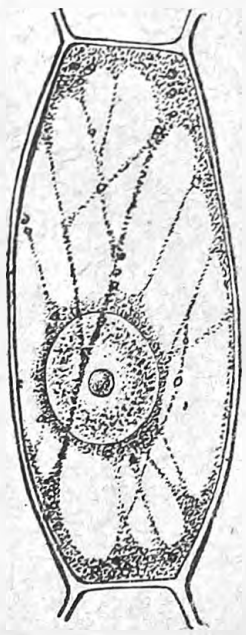


Рис. 19. Клетка из волоска Tradescantia. Струйчатое движение плазмы. (По Дипелю.)

Струйчатое и вращательное движения плазмы не всегда могут быть строго разграничены, да и не исчерпывают собою всех возможных случаев движения плазмы, замкнутой в оболочке.[1]

Что касается причины замечательного движения, свойственного протоплазме, то она нам, в сущности, совершенно неизвестна, хотя было немало попыток объяснить это движение; в нем видели результат особого свойства плазмы, названного сократимостью ее, причем вспоминали о сокращениях животных мышц; другие приписывали движение диосмосу, химическим процессам, электрическим токам; Гофмейстер искал причину в периодически будто бы имеющейся способности плазмы впитывать в себя воду: жидкость, выделяемая частицами, водоемкость которых в данную минуту уменьшается, будет двигаться в сторону частиц, водоемкость которых увеличивается. Есть случаи, действительно как бы указывающие на изменчивую водоемкость плазмы: это так называемые пульсирующие вакуоли, встречаемые нередко у водорослей и грибов, особенно в зооспорах их и в плазмодиях миксомицетов. Такая вакуоля при жизни ритмически то сокращается до исчезновения, то снова появляется и разрастается совершенно так, как это бывает у инфузорий и многих других простейших животных. Обыкновенно пульсирующих вакуолей в клетке бывает одна или две, редко их много, как в плазмодиях;[2] если их две, то сокращение происходит поочередно: когда одна сокращается, другая расширяется, и наоборот. Обобщение этих весьма редких фактов, сделанное Гофмейстером, есть не более как маловероятная гипотеза. В последние годы многие пробовали объяснить движение плазмы, исходя из сравнения с движениями, обнаруживаемыми смесями неорганизованных веществ. Таковы попытки Бертольда, Квинке, Бючли, Ферворна. Особенную пищу остроумию исследователей доставили явления растекания, происходящие в плоскостях соприкосновения двух

[1] Наиболее полную классификацию всех известных случаев движения такой плазмы дал Виганд в 1885 году (Wiegand, 1885).

[2] У водорослей рода Haematococcus их до 60 в одной клетке (Wollenweber, 1908).

жидкостей, подробно изученные физиком Квинке.[1] Капля рыбьего жира на поверхности слабого раствора соды беспрерывно меняет свои очертания вследствие происходящего на ее поверхности омыления. Это прототип всех искусственных амеб, с успехом изготовлявшихся многими учеными. Под микроскопом такие искусственные масляные амебы часто совершенно неотличимы от настоящих. Тем не менее попытки перенесения этих физических явлений на происходящее в живой плазме до сих пор не были удачными.[2]

Много занимались ученые исследованием влияния различных условий на движение плазмы.[3] Хотя этот предмет относится более к области физиологии, нежели анатомии, мы сообщим здесь главнейшие полученные при этом результаты. Огромное значение внешних условий сказывается уже в отмеченном выше влиянии повреждений, сопряженных с приготовлением разреза: они могут вызвать движение там, где его вовсе не было. Прекрасный пример представляет однодольное водное растение Elodea canadensis, распространившееся из Америки по Европе и местами засорившее каналы. В его маленьких листьях, расположенных кольцами по-трое и составленных всего из двух слоев клеток, при нормальных условиях не заметно движения протоплазмы; но если лист будет срезан, то сначала в близких к разрезу клетках, а потом и в более отдаленных обнаруживается струйчатое, а затем вращательное движение плазмы.

Необходимое условие для движения протоплазмы есть присутствие кислорода в окружающей атмосфере или воде. Это доказано, например, для плазмодиев миксомицетов. Если высушенный плазмодий внести в прокипяченную воду, движения не замечается, но оно начинается тотчас, если впустить в эту воду несколько пузырьков кислорода. Точно так же струйчатое движение плазмы в волосках быстро прекращается, если волосок смочить маслом.[4] Остановка движения в этом, как и в других случаях, еще не означает смерти плазмы, а лишь цепенение ее, которое может прекратиться, если условия сделаются более благоприятными. Огромное влияние на скорость движения плазмы оказывает температура. Охлаждение замедляет движение, а около 0° С оно прекращается, но даже замерзшая плазма может быть нередко возвращена к жизни. Наоборот, нагревание ускоряет движение, но лишь до известного предела, лежащего приблизительно около 38° С (смотря по объекту, то выше, то ниже), а затем, при дальнейшем нагревании, движение быстро замедляется, и уже несколькими градусами выше (около 42° С) плазма останавливается, впадая в оцепенелое состояние. Даже наибольшая скорость движения плазмы абсолютно ничтожна, отнюдь не превосходя 10 мм (обыкновенно даже 1—2 мм) в минуту; движение кажется быстрым только вследствие сильного увеличения микроскопа. Свет оказывает влияние в особенности на направление движения голой плазмы: зооспоры и плазмодии то направляются к свету, то бегут от него. В клетках свет нередко вызывает резкую перегруппировку плазмы, которая обнаруживается особенно в изменчивом расположении зеленых зерен, о чем будет речь далее. Самое движение, вращательное или струйчатое, совершается как при свете, так и в темноте. Электрические токи достаточной силы могут вызвать цепенение или даже отмирание плазмы. Существует, с другой стороны,

---

[1] Quincke, 1888.

[2] См. Бючли в указанной выше книге. Автор подробно разбирает все прежние объяснения, а в заключение, в особом дополнении, разбивает и собственную гипотезу, указывая на неожиданно обнаружившееся коренное различие между настоящими и искусственными амебами в их отношении к окружающей среде.

[Сейфриц, исследовавший движения плазмы, возникающие в листе Elodea под влиянием различных химических веществ, из трех принципов объяснения (изменение: вязкости, поверхностного натяжения и электрического разряда частиц) склоняется к последнему (явление «катофореза») (Seifriz, 1922).]

[3] Ср. Ewart, On the phisics and physiology of protoplasmi streaming in plants, Oxford, 1903. См. также Josing, 1901; Stübel, 1908; [Jacob, 1913; Lakon, 1914; Fitting, 1925.]

[4] Замечательно, однако, что в клетках хар движение плазмы продолжается в бескислородной среде более двух суток и в темноте у Nitella до 50 дней (Kühne, 1897). Впрочем, среди бактерий известно много форм анаэробных, не нуждающихся в присутствии свободного кислорода и даже гибнущих от него. [Ср. еще Ritter, 1899 и Schuster, 1913.]

любопытное показание, будто в несомненно мертвой плазме можно вызвать движение, сходное с жизненным, действуя на нее токами (см. Velten, 1873). Анестезирующие вещества, как хлороформ и эфир, останавливают движение; также и очень слабые щелочи. Легкий плазмолиз, вызванный безвредными водоотнимающими веществами, не влияет на движение: в съеженном содержимом плазма кружится или струится попрежнему. Длинную клетку хар можно перетянуть ниткою поперек, и в каждой половине устанавливается свой отдельный круговой ток плазмы.

Какое значение имеет движение плазмы для жизни клетки и всего растения — мы не знаем. Высказана была догадка, [1] что это движение должно чрезвычайно облегчать обмен веществ в растениях. Перемещение частиц, вызываемое диосмосом (например, просачивание вещества из клетки в клетку сквозь перегородку, их разделяющую), происходит, как показывают физические опыты, с необычайной медленностью; зато, благодаря движению плазмы, пространство, отделяющее одну перегородку от следующей, проходится сравнительно быстро. Однако, в виду того, что предполагавшееся повсеместное распространение движения плазмы оказывается сомнительным (см. выше), упомянутая догадка является преждевременною. [2]

**Клеточное ядро** [3] открыто в 1833 году английским ботаником Робертом Броуном. Постоянство, с которым оно встречается в клетке, необычайно сложные изменения, которым оно подвергается при процессе своего размножения, изменения, тождественные в растительных и животных клетках, — все это указывает на чрезвычайно важную роль ядра в жизни клетки. Большинство ученых в настоящее время признает ядро носителем наследственных признаков организма. Поводом к этому теоретическому представлению послужили главным образом явления, наблюдаемые при оплодотворении. Оно состоит обыкновенно в слиянии сравнительно крупного яйца с крошечным по отношению к нему живчиком, причем наблюдается слияние клеточных ядер обеих половых клеток. Между тем непосредственные опыты показали, что влияние отцовского организма, доставившего живчик, на потомство отнюдь не уступает влиянию матери. Если признать, что с мужской стороны может вноситься в яйцо только клеточное ядро [4] (см. главу об оплодотворении), то, конечно, только и остается все наследственные признаки организма видеть сосредоточенными в клеточном ядре. [5]

Еще в семидесятых годах прошлого столетия, когда главнейшею составною частью клетки и жизненным субстратом вообще считалась протоплазма, приводили ряд примеров полного отсутствия ядра в растительных клетках, но теперь выяснилось, что в этих случаях большею частью неправильно искали, по аналогии, непременно одно ядро, тогда как ядра встречаются в клетке иногда сотнями. Предрассудок был так велик, что когда эти ядра заметили, то на первых порах не хотели признать их таковыми в виду их множества. Теперь мы различаем клетки одноядерные и многоядерные. [6] Огромное боль-

[1] Vries, 1885*a*. Догадка Фриза до некоторой степени подтверждается интересными опытами Бирберга (Bierberg, 1908): селитра, поваренная соль, углекислый литий передаются по листьям Elodea и Vallisneria в три-четыре раза скорее, если вызвать в листе (искусственно) вращение плазмы.

[2] Гайдуков, впрочем, в ультрамикроскопе видит движение даже в клетках точки роста, плазму которых всегда считали покоящеюся (Gaidukow, 1906).

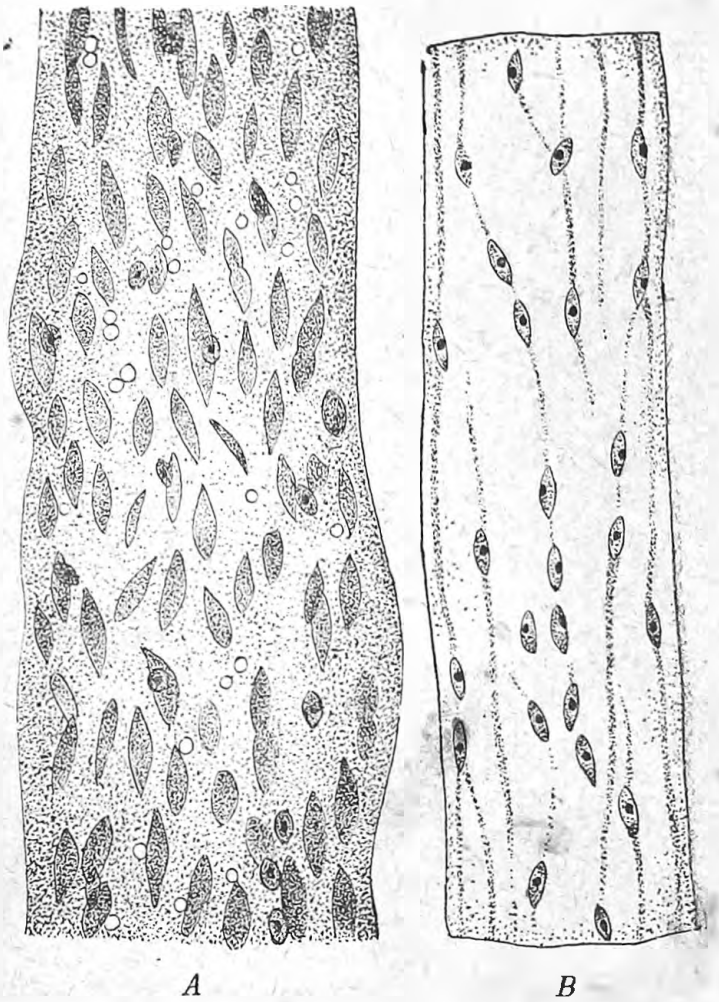
[3] [Наиболее подробной сводкой по ядру растительных клеток является книга Тишлера (Tichler G., 1921—1922). Первая половина этой книги (Der Ruhe-Kern) вышла вторым изданием в 1934 году. См. еще Sharp, 1934 (печатается на русском языке: Шарп, Введение в цитологию). Более старую литературу см. в классической книге: Вильсон, Клетка, 1936 г. (перевод с изд. 1925 г.).

[4] С. Навашин, 1910; Транковский, 1930.]

[5] Мысль о том, что носителем наследственности (хранилищем идиоплазмы Нэгели) является только клеточное ядро, была высказана почти одновременно (в 1884 году) О. Гертвигом и Страсбургером.

[6] Сакс под конец жизни (Sachs, 1892) пытался внести в науку новое понятие об энергидах. Энергидою он называет одно клеточное ядро вместе с управляемою им плазмою; одноядерная клетка заключает одну энергиду, а многоядерная столько, сколько в ней ядер. Большого сочувствия это нововведение, однако, не встретило.

шинство клеток принадлежит к первой категории. Многоядерные клетки особенно распространены у низших грибов (рис. 20, *B*), затем они встречаются, например, у водорослей, [1] преимущественно одноклетных, особенно там, где единственная клетка сильно разрастается в длину или даже расчленяется: такова, например, распространенная ветвистая нитчатка Vaucheria (рис. 20, *A*), таковы Botrydium и Caulerpa (неклетчатые водоросли Сакса). Есть, однако, и многоклеточные водоросли, относящиеся сюда же; многоядерны, например, громадные клетки харовых (стр. 16); нить Cladophora — одной из обыкновеннейших пресноводных нитчаток, — например, составлена из ряда цилиндрических клеток, но каждая из них содержит много ядер (рис. 87), тогда как другие нитчатки (например, спирогиры, эдогонии) состоят из ряда одноядерных клеток. С другой стороны, многоядерные клетки встречаются даже у высших растений там, где клетки особенно сильно разрастаются в длину (например, лубяные волокна, [2] млечные сосуды молочайных и др.). Иногда клетка имеет несколько ядер лишь временно, например, когда собирается дать начало новым клеткам, или же под старость, вследствие дробления прежнего ядра. Известные уже нам плазмодии миксомицетов всегда заключают много ядер. Монеры Геккеля, в смысле безъядерных комочков голой плазмы, тоже оказались несуществующими. Вообще какие бы то ни было безъядерные организмы представляются в настоящее время весьма маловероятными. Только синезеленые (фикохромовые) водоросли да бактерии с их необычайно мелкими клетками возбуждают еще некоторые сомнения на этот счет. [3] [Наличность веществ, характерных для типич-



*A* *B*

Рис. 20. Многоядерные клетки. *A* — часть постенного слоя плазмы водоросли Vaucheria; *B* — то же у низшего гриба Saprolegnia. (По Гейтлеру.)

[1] Schmitz, 1879.

[2] Treub, 1879.

[3] Для фикохромовых водорослей, повидимому, окончательно установлено присутствие в их клетках особого бесцветного «центрального тела»; неизвестно только, настоящее ли это ядро, или лишь ядроподобное образование (см. Palla, 1893; A. Fischer, 1897*a* и 1905; Macallum, 1899; Zacharias, 1890, 1907 и 1903; Massart, 1901; Hegler, 1901; Bütschli, 1901; Kohl, 1903; Wager, 1903; Phillips, 1904; Olive, 1905; Guilliermond, 1905 *a*, *b*; Gardner, 1906; Zacharias, 1907; [Poljansky u. Petruschewsky, 1929).] Большинство авторов высказывается за присутствие настоящего ядра, хотя несколько упрощенного, без ядрышка и ядерной оболочки и делящегося амитотически, а некоторые видят даже следы митоза. Наиболее решительным противником является Фишер, утверждающий, будто мнимые фигуры делящегося ядра составлены из особого углевода — анабэнина (от водоросли Anabaena). Что касается бактерий, то большое впечатление произвело в свое время оригинальное воззрение Бючли (Bütschli, 1902) будто некоторые формы бактерий лишены не ядра, а плазмы, так как содержимое клетки их имеет целиком характер ядра. С тех пор, однако, у большинства бактерий удалось найти в содержимом их клеток хроматиновые, повидимому, зернышки, обыкновенно в единственном числе, которые Мейер прямо считает за ядра (Meyer A., 1897, 1899, 1912); чешские ученые (Raiman, Kruis и Vejdowski) даже видели будто бы кариокинез этих ядер; другие ученые однако (Fischer, 1897 и Migula, 1898) отрицают, чтобы это были ядра, а Ружичка (Ruzicka, 1907, 1909) до сих пор держится взгляда

ных ядер (см. ниже), у них установлена. Оформленные же ядра со свойственным им «митотическим» делением (см. ниже) в этих группах несомненно отсутствуют (ср. рис. 21 и 22).]

Клеточное ядро окрашивается разными реактивами, большею частью гуще плазмы. Этим пользуются для обнаружения ядер в тех случаях, когда они не заметны прямо; чаще всего для этого употребляют гематоксилин, красящий ядра в синий цвет. [1] Некоторые реакции указывают, однако, на присутствие

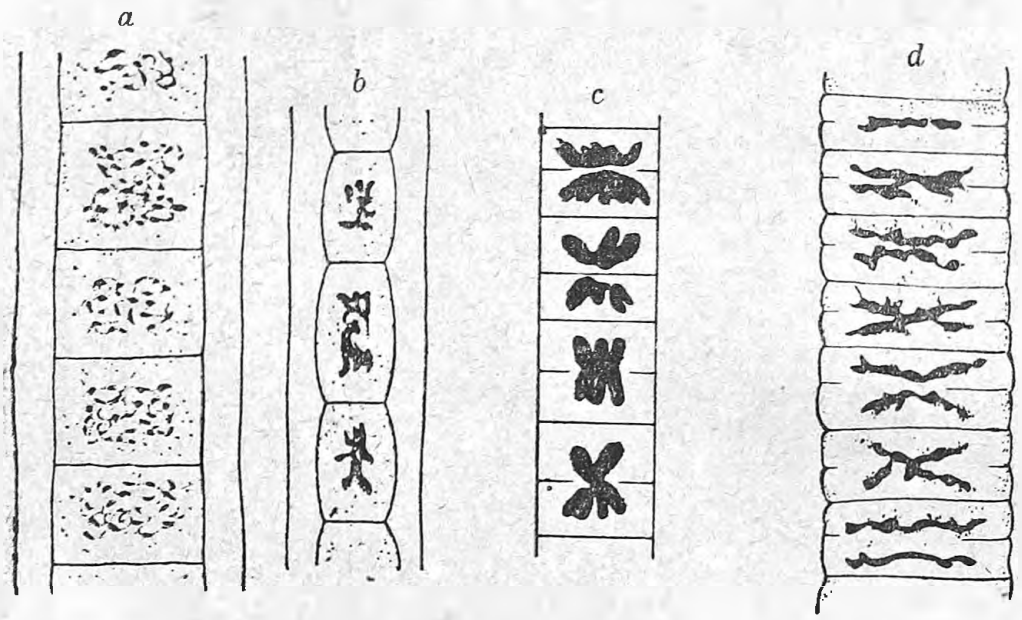



Рис. 21. Клетки фикохромовых водорослей — без типичного ядра: *a* — Gloeotrichia intermedia; *b* — Tolypotrix tenuis; *c* — хромозомоподобные тела у Oscillatoria sp.; *d* — Oscillatoria sancta; *a* и *b* — нуклеальная реакция; *c* — метиленовая синька — КОН, *d* — сулема в спирту, железный гематоксилин. Клетки от фиксации слегка деформированы; *b*, *c* и *d* — видны различные стадии деления (центрипетальное образование поперечной перегородки). (*a*, *b* — по Полянскому и Петрушевскому, *c*, *d* — из Гейтлера.)

в ядре особых веществ, не свойственных плазме и получивших название нуклеинов. Кроме C, H, O, N, а иногда и S, нуклеины всегда содержат еще фосфор, но отношение их к белковым веществам еще не вполне выяснено; многие считают их за сочетание последних с фосфорною кислотою. [2] Понятие о нуклеи-

Бючли. [Некоторые, наконец, принимают в клетке бактерий рассеянное распределение ядерного вещества, образующегося в течение цикла развития, и оформленные тела — в виде нитей, спиралей и т. д. (Schaudinn, 1902; Guilliermond, 1907, 1908; Schussnig, 1920). Ср. сводку Lieske, 1922.] Оригинальна также судьба ядра в сравнительно крупных клетках дрожжей (рис. 3): химическим путем доказано содержание в дрожжах ядерного вещества (нуклеина), но относительно существования в них оформленных ядер ученые долго не могли сговориться. Коль (Kohl, 1908) видит в дрожжевой клетке настоящее ядро (даже с кристаллоидом), которое делится амитотически простым перетягиванием.

[Гильермон принимает при почковании также амитоз, а при образовании спор — митоз (Guilliermond, 1910, 1912). Об окраске ядер у дрожжей ср. Henneberg, 1915. См. еще ниже о так называемой «реакции Фельгена» на ядерное вещество у фикохромовых бактерий и дрожжей.]

[1] Кроме ядер гематоксилином (а также метиленовой синькою) густо красятся более мелкие метахроматические зерна, рассеянные в плазме некоторых низших растений, например у вошерии (см. Надсон и Брюллова, 1908). Сюда же относятся и зерна волютина, широко распространенные в клетках бактерий, грибов и водорослей. Они встречаются в плазме, клеточном соке, изредка в хлоропластах, но не в ядрах, и представляют, повидимому, запасное вещество. См. Meyer A., 1904 и Heinzerling, 1908 (диатомовые). [Новейшие данные см. у Мейера (Meyer A., 1920).]

[2] Впрочем, настоящие нуклеины от слабых кислот расщепляются с образованием не только белка и фосфорной кислоты, но еще ксантиновых соединений (ксантина, гипоксантина, аденина и гуанина). Слабые щелочи разлагают эти нуклеины на белок и на нуклеиновые кислоты. [По Косселю, первичными характерными для клеточного ядра соединениями являются «нуклеопротеиды». При анализе они распадаются на белковый компонент и нуклеин. Последний же в свою очередь — на «белковое основание» (ксантиновой группы) и нуклеиновую кислоту. В состав последней входят фосфорная кислота и соединенные с ней пуриновые и пиримидиновые основания, с одной стороны, и углеводная группа — с другой (Kossel, 1911). Весьма распространенная в ядрах (и, повидимому, нигде, кроме них) тимо-нуклеиновая кислота является основой для так называемой «фельгеновской реакции» на

нах установилось вследствие химического исследования молок рыб; молоки же суть скопления живчиков, а живчики состоят главным образом из клеточных ядер. Важнейшая реакция нуклеинов — нерастворимость их в пепсине при легкой растворимости в растворах поваренной соли; [1] применение ее к растительным клеткам показало, что и здесь ядро всегда заключает подобные вещества. [2] Кроме фосфора, ядро, повидимому, всегда содержит железо. Применение красящих веществ к изучению ядра как бы подтверждает сложность его состава: как показал впервые Ауэрбах [3] для животных клеток, одни из составных частей ядра (его остов) особенно жадно поглощают разные синие пигменты (например, гематоксилин), другие же (особенно ядрышки) — красные (например, фуксин); первые называют цианофильными, а вторые — эритрофильными частями ядра.

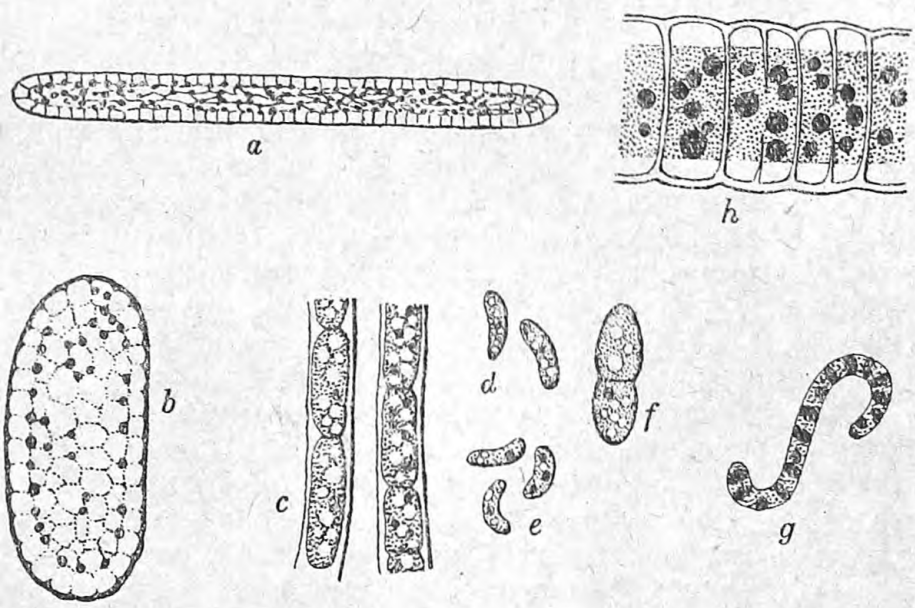



Рис. 22. Клетки бактерий — без типичного ядра: *a* — Bacillus Bütschlii (по Шаудину), увелич. 1000; *b* — Chromatium (по Бючли); *c* — Cladothrix dichotoma (окр. гемотоксилином); *d* — бациллы тифа (окр. метиленовой синькой); *e* — Vibrio cholerae (окр. метиленовой синькой); *f* — Bacillus Anthracis (окр. гематоксилином); *g* — Spirillum undula (иод-алкоголь и метиленовая синька) с окрашенными вакуолями; *c* — *g* по Фишеру (Fischer, 1903); увелич. 2250 (*c* — *f*), 1500 (*g*); *h* — Oscillaria limosa. Прижизненная окр. метиленовой синькой. Увелич. 1000. (По Фишеру из Лундегорда.)

Форма ядра обыкновенно округленная, но большею частью не шаровидная, а чечевицеобразно-сплюснутая; в клетках, вытянутых в длину, ядро часто получает веретенообразную (иногда даже нитевидную) форму. В ранней молодости оно занимает центр клетки, с появлением же клеточного сока может отодвинуться к стенке (рис. 18) и принимать участие во вращательном движении плазмы или же остаться в центре подвешенным, как паук к своей паутине, в слизистой сетке плазмы (рис. 19). Помимо пассивного движения, ядро обладает, повидимому, и активным: оно меняет по временам свое положение в клетке, обнаруживая при этом амебовидные изменения своего контура (Hanstein, 1872).

ядерное вещество (Feulgen, 1928). При помощи ее даны точные доказательства наличия последнего у дрожжей (Jirovec, 1937), фикохромовых водорослей (Polyansky u. Petruschewsky, 1929) и бактерий (Voit, 1925, 1927). Подробную критическую сводку литературы см. в обстоятельной работе Миловидова, О распределении тимо-нуклеиновой кислоты в нормальных и патологически измененных клетках, Прага, 1936.]

[1] Последнее свойство отличает нуклеины от пластина плазмы, который также не переваривается пепсином, но нерастворим в соляных растворах. Трипсин (один из ферментов поджелудочной железы) легко переваривает нуклеины, но не действует на пластин; таким образом, пластин плазмы по отношению к ферментам еще устойчивее, нежели нуклеин ядра.

[2] Zacharias — ряд статей в Botanische Ztg. с 1881 года и особенно его сводка 1909 г. Микрохимические наблюдения Шварца (l. c.) показали, что из всех плазменных образований ядро отличается наибольшею сложностью состава. Между тем как в плазме удается установить всего одно белковое вещество — пластин (даже пленчатый слой микрохимически не отличается от прочей массы плазмы), в составе ядра Шварц различает не менее пяти белковых веществ: сильно красящийся реактивами хроматин, линин (остов ядра), паралинин (промежуточное вещество), пиренин (вещество ядрышек) и амфипиренин, образующий оболочку ядра.

[3] Auerbach, 1890, 1891. Сходные результаты для растительных клеток у Розена (Rohsen в Cohn's Beitr. Biol. d. Ppfl, 5) и Шоттлендера (Schottländer — там же, 6).

Тонкости строения ядра еще далеко не выяснены. Непосредственно заметны в нем только одно или несколько ядрышек, да разве мелкая зернистость всего ядра. Применение фиксирующих и красящих веществ показывает, что, помимо ядрышек, в состав ядерной массы входят два различных вещества — *хроматин*, густо красящийся реактивами (цианофильный), и, обыкновенно не красящийся вовсе, *ядерный сок*. Нуклеин (см. выше) несомненно заключен в хроматине, но термины «нуклеин» и «хроматин» не синонимы: первый есть понятие химическое, второй — морфологическое. Хроматин образует в покоящемся ядре мелкие зерна, но лежат ли эти зерна разрозненно, или связаны друг с другом в нить, сетку или в перегородочки, обусловливающие пещеристое строение ядра, — на этот счет взгляды расходятся, как и по отношению к тончайшей структуре плазмы. [В живом состоянии ядра иногда представляются (за вычетом ядрышка) совершенно гомогенными. Некоторые авторы считают поэтому приведенные структуры артефактом фиксированных препаратов.[1] Во многих случаях они, однако, наблюдаются и в живых, неизмененных клетках.[2] Основой «ядерного остова» являются тонкие извилистые нити, соединенные иногда анастомозами. Нити эти представляют остатки (и в то же время зачатки) «хромозом», формирующихся во время деления ядра, и могут быть вовсе лишены хроматина.[3]] Хроматин погружен в особое некрасящееся вещество, которое собственно и образует остов ядра; это так называемый *линин*. В химическом отношении линин сходен с пластином плазмы.

[Многие, впрочем, не считают возможным различать эти два вещества и говорят лишь о хроматине, или *кариотине*.[4] В некоторых ядрах отдельные скопления хроматина принимают более крупные размеры и обозначаются как *хромоцентры*. По новейшим исследованиям, они представляют определенные участки *хромозом*, обособляющихся полностью во время деления ядра.[5]] Ядро имеет особую оболочку,[6] отчего в состоянии покоя (т. е. когда не делится) резко отграничено от плазмы. Внутри ядер некоторых растений встречаются белковые кристаллы (рис. 40), с которыми мы познакомимся ниже. В ядрышке иногда замечаются вакуоли, а может быть и более сложная дифференцировка.[7]

Один из важнейших, окончательно установленных фактов состоит в том, что ядро возникает не иначе как из другого ядра, подобно тому, как и вся клетка всегда является потомком другой клетки. Все прежние указания на ряд случаев, когда среди массы плазмы будто бы возникают новые ядра, оказались неверными.

Размножение ядер совершается двумя способами: *делением* и *дроблением*:[8] первый отличается большою сложностью, второй происходит очень просто. Дробление ядра состоит в постепенном перетягивании его надвое; иногда еще до окончательного распадения начинается новое перетягивание частей, отчего ядро получает причудливые лопастинчатые или четковидные очертания. Дробление представляет, повидимому, старческий процесс, не имею-

---

[1] [Ср. особ. Schaede, 1925, 1930; Strugger, 1930.

[2] Martens, 1927, 1929; Belar, 1929, 1930; Guilliermond, 1930; Telezynsky, 1930.

[3] Элленгорн, 1935.

[4] Grégoire, 1906; Lundegårdh, 1912; Sharp, 1920.

[5] Grégoire, 1932; Heitz, 1932.]

[6] Оболочку эту многие считают принадлежащею не ядру, а плазме, в которую ядро погружено, и сравнивают ее с пленчатым слоем плазмы, окружающим вакуолю. С этой точки зрения понятны утверждения, встречающиеся даже в новейшей литературе, что ядро, в сущности, представляет собою вакуолю.

[7] Кавара (Cavara, 1897) находит в ядрышке кроме хроматина еще пластин; обыкновенно оба вещества соединены в одном и том же ядрышке, причем пластин занимает центральную, а хроматин периферическую его часть, но они могут встречаться и раздельно, так что ядрышки бывают разные. См. также Petri, 1904.

[8] Немецкие авторы нередко называют первый процесс *косвенным*, второй — *прямым делением* ядра (indirekte und directe Kernteilung); еще употребительнее для косвенного деления термины — *кариокинез* или *митоз*, особенно первый из них, который французы (и бельгийцы) сокращают в *кинез* (cynèse). Соответственно этому прямое деление называют *акинезом* или *амитозом*.

щий существенного значения [1] и никогда не влекущий за собою деления всей клетки. [2] Вследствие дробления взрослые паренхимные клетки нередко из одноядерных делаются двух- или более ядерными.

Деление ядра [3] (митоз, или кариокинез) происходит очень сложным путем [4] и притом совершенно одинаковым как в растительных, так и в животных клетках.

Ядро делится не иначе как на два новых ядра. Даже там, где содержимое клетки распадается сразу на большое число новых клеток, ядра последних получаются через многократно повторенное деление первоначального ядра надвое. На свежих объектах [5] не удается наблюдать все замечательные, хотя и непонятные, подробности процесса деления; приходится прибегать к различным фиксирующим средствам, от которых плазма твердеет, к реактивам, окрашивающим хроматин ядра. На этом поприще за последние годы выработались разнообразнейшие приемы микроскопической техники. [6] Наиболее удобными объектами служат: некоторые волоски и точки роста (особенно корней), развивающаяся в тычинках пыльца и зародышевый мешок семяпочки во время формирования в нем эндосперма; все это — особенно у однодольных, где ядра обыкновенно крупнее, чем у двудольных. Особенно хороши зародышевые мешки (лилейных, например), так как здесь при образовании эндосперма в слое плазмы лежит большое число ядер, которые делятся в известной последовательности, а потому на одном удачном препарате можно получить ядра, находящиеся в различных стадиях деления, и безошибочно судить о том, какая стадия за какой следует. В настоящее время выяснилось, что следует строго отличать обычное вегетативное деление ядра от особых редукционных делений. Пер-

---

[1] Исключения, однако, составляют огромные клетки харовых, многочисленные ядра которых получаются путем дробления одного ядра, возникшего обычным путем митоза. По мнению Страсбургера (Strasburger, 1908*a*), дробление и здесь является средством возможно быстро увеличить ядерную массу в быстро разрастающейся клетке.

[2] Нужно, впрочем, сознаться, что наши сведения о дроблении ядра очень скудны и отрывочны. Непосредственно в живых клетках этот процесс никогда еще не наблюдался, и все заключения о нем косвенные; в сущности, он может считаться хорошо установленным только для хар (Johow, 1881). Поэтому и отношение дробления к делению далеко не выяснено. Весьма любопытно показание Герасимова (1892), что в клетках спирогир, подвергшихся во время деления ядер внезапному охлаждению, отогретые ядра часто размножаются дроблением, но впоследствии возвращаются к нормальному делению. То же наблюдал потом Натансон как на спирогире, так и на других объектах, под влиянием эфира (Nathanson, 1900*a*), а Василевский — в кончике корня боба под влиянием хлоралгидрата (Wassielewski, 1903 и 1904). Повидимому, однако, во всех этих случаях мы имеем дело не с настоящим дроблением, а с лжеамитозом — патологическим кариокинезом, какой наблюдался от эфира на животных яйцах (Cyclops) (ср. Haecker, 1900 и Wisselingh, 1903 и 1904). О целом ряде дальнейших случаев сомнительного амитоза см. у Страсбургера (Strasburger, 1907*c*). Один из интереснейших случаев размножения ядер дроблением открыл Гегельмайер (Gegelmaier, 1880) в подвеске зародыша у Corydalis и многих бобовых, причем у Vicieae процесс всегда начинался с перетягивания ядрышка. Существуют наблюдения как бы переходных форм между делением и дроблением ядра, но в общем они представляются еще сомнительными, если отвлечься от низших организмов с их часто упрощенным митозом.

[3] Литература этого вопроса в последние годы необычайно разрослась, и приводить ее здесь нет никакой возможности; целые журналы («La Cellule», «Archiv für Zellforschung») посвящены в значительной части этому вопросу. Исторический обзор литературы дан Страсбургером в первой книжке Progressus rei botanicae (1907). Первые намеки на сложный процесс деления ядра в растительных клетках даны были в работах московского ботаника Чистякова (1871, 1875) и дерптского профессора Руссова (1873). [В 80-х и 90-х годах руководящая роль по этому вопросу в ботанике принадлежала Страсбургеру; в настоящем столетии выделяются работы С. Г. Навашина и его школы (по морфологии хромозом), Белара (по механизму митоза) и Дарлингтона с его школой (по редукционному делению).]

[4] В ходе этого деления отличают несколько стадий, или фаз, а именно: подготовительные профазы — вплоть до образования ядерной пластинки, метафазу — стадию ядерной пластинки, анафазы — расхождение хромозом к полюсам, телофазы — образование дочерних ядер. Это общие термины, применимые как к вегетативному, так и к редукционному делениям ядра.

[5] [Классическим объектом в этом отношении являются волоски на тычиночных нитях традесканции (Strasburger, 1879; Belar, 1929; Telezinsky, 1930).]

[6] [Ср. трехтомную «Энциклопедию» Krause (1926—27)]. Упомянутая выше критическая работа А. Фишера (стр. 22) взывает к большой осторожности в оценке картин строения, получающихся путем фиксации и окраски объектов. В настоящее время еще трудно окончательно решить, что из описываемых подробностей соответствует реальным структурам и что вызвано действием реактивов.

вое совершается во всех делящихся клетках организма, за исключением немногих, предназначенных к размножению.

Вегетативное деление ядра (рис. 23) начинается с того, что прежний нежный остов ядра превращается в несколько отдельных, большею частью нитевидных образований (рис. 23, *1*), называемых хромозомами. [Уже в ранней профазе хромозомы оказываются продольно расщепленными на две дочерние хромозомы, или хроматиды, которые обычно обвиваются одна вокруг другой (рис. 23, *2*). [1]

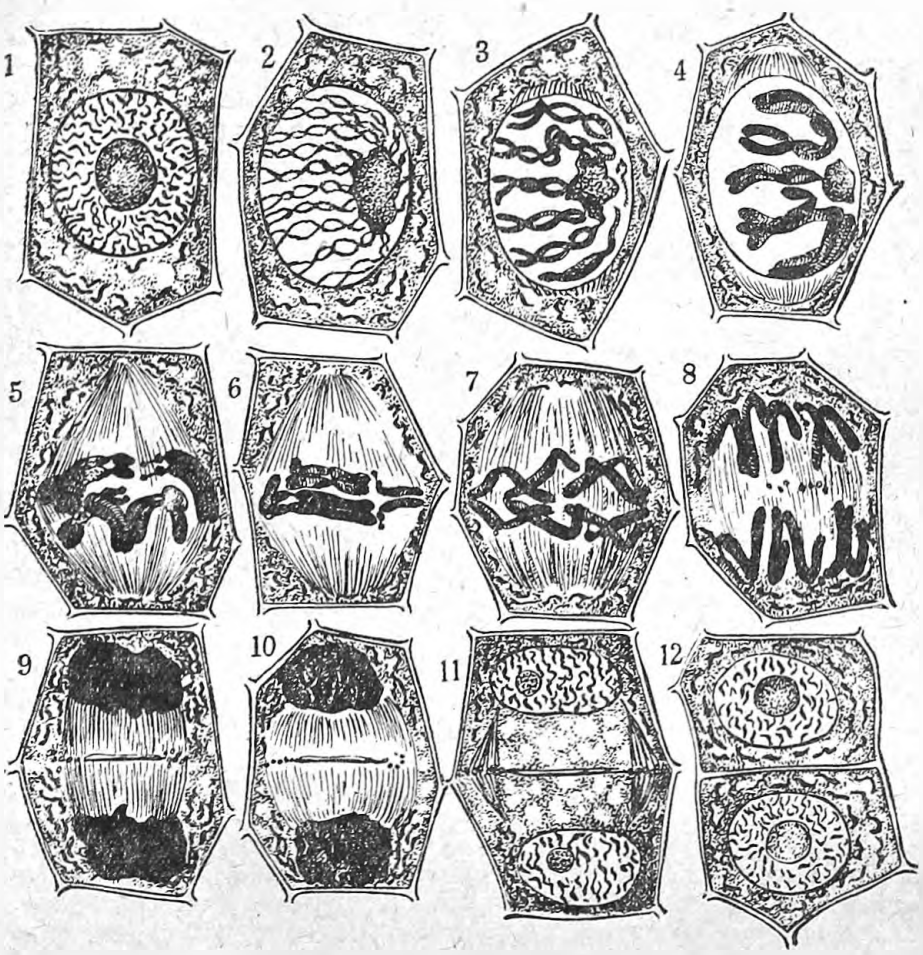



Рис. 23. Последовательные стадии вегетативного (эквационного) деления ядра и клетки высшего растения. Слегка схематизировано. *1* — покоящееся ядро; *2—4* — профазы деления; *5—6* — метафазы: *7—8* — анафазы; *9—11* — телофазы; *12* — покоящиеся дочерние ядра. (Рис. Я. Е. Элленгорна из Левитского.)

Дальнейшие изменения хромозом заключаются в постепенном их укорочении и утолщении. Конец профазы обозначается растворением ядерной оболочки. Во второй половине профазы резким изменениям подвергается ядрышко. Сначала оно приобретает неправильные, как бы амебообразные очертания, а затем быстро уменьшается и после растворения ядерной оболочки или исчезает совсем, или — в более редких случаях — остается среди хромозом и иногда даже подвергается перешнуровке [2] на экваторе фигуры деления. [3] Исчезновение или резкое уменьшение ядрышка к моменту формирования хромозом заставляют многих авторов смотреть на ядрышко как на источник запасных веществ для построения хромозом. [4] Воззрение это, однако, оспаривается, [5] и значение ядрышка, вообще говоря, остается и до сего времени точно не установленным.

После растворения ядерной оболочки хромозомы располагаются в экваториальной плоскости делящегося ядра в виде так называемой ядерной пластинки (стадия метафазы) (рис. 23, *5*, *6*). В это же время оказывается резко проя-

---

[1] [ Возникновение этого расщепления многими авторами относится к дочерним хромозомам предшествующего митоза, которые уже в метафазе (Sharp, 1929) или даже в поздней профазе (Kaufmann, 1926; Telezynski, 1931) являются двойными. По Небелю (Nebel, 1932), такие двойные дочерние хромозомы расщепляются еще раз в телофазе, становясь четверными. Схему различных воззрений см. у Дарлингтона (Darlington, 1935), который относит расщепление к промежутку между двумя митозами. Ср. его книгу (1932, 1937).

[2] Сводку данных см. Ямаха и Суэматсу (Yamaha a. Suematsu, 1936).

[3] Полюсами делящегося ядра принято называть места образования дочерних ядер; этим определяется соответственно и экваториальная плоскость ядра.

[4] Van Camp, 1924; Martens, 1925; Zirkle, 1928, 1931.

[5] По опытам А. Мейера, Межа и Г. Фишера (Meyer A., 1920; Maige, 1924; Fischer H., 1934), ядрышко является скоплением запасного «рабочего» материала клетки в целом.]

вленным ахроматиновый аппарат делящейся клетки в виде так называемого веретена, состоящего из тонких плазматических волоконец, тянущихся от полюсов фигуры деления к ее экватору и видимым образом прикрепляющихся в определенных местах к продольным половинкам хромозом, или хроматидам. Последние после этого начинают разобщаться одна от другой и отходить к полюсам (стадия анафазы) (рис. 23, *7*, *8*). Плотное скопление хромозом на последних, начинающее собою стадии телофаз (рис. 23, *9—11*), затем разрыхляется, но хромозомы оказываются при этом уже сильно измененными. Между ними появляются тонкие перемычки, и их обособленность теряется. В это же время появляется ядрышко, а снаружи ядерная оболочка. После этого дочерние ядра оказываются сформированными и постепенно затем переходят снова в покоящуюся стадию.

Между двумя группами расходящихся к полюсам хромозом ахроматиновые нити формируются в резко очерченное боченкообразное тело, так называемый фрагмопласт (рис. 23, *9—10*), по экватору которого появляются зернышки, сливающиеся затем в сплошную, так называемую клеточную пластинку.[1] Образование ее начинается от центра и распространяется к периферии — вплоть до соприкосновения с боковыми стенками клетки. Таким образом возникает новая клеточная перегородка.

Происхождение нитей ахроматинового аппарата первоначально связывалось с окружающей ядро плазмой, становящейся волокнистой[2] и вторгающейся внутрь делящегося ядра. Однако, как раз для тех случаев, когда эта «киноплазма» особенно резко выражена — в виде так называемой многополюсной фигуры вокруг приступающих к делению ядер материнских клеток спор, было выяснено происхождение ее как артефакта фиксации за счет дезорганизованных хондриозом нитчато коагулированной плазмы.[3] Действительное веретено образуется в этом случае внутри ядра за счет ядерного сока и образует (на препаратах) одну общую ахроматиновую фигуру с внеядерной, возникшей при фиксации «кинoплазмой».[4]

В вегетативных клетках (например, в корешках) первые зачатки веретена появляются в виде двух колпачков нитчатой плазмы на полюсах ядра (рис. 23, *3—4*). Однако, ядро к этому времени оказывается резко уменьшенным, и колпачки рассматриваются как ядерный сок, просочившийся сквозь съежившуюся оболочку и приобретший нитчатое строение.[5] Ясно выраженное внутриядерное происхождение веретена имеет место у бурых и багряных водорослей[6] и у грибов.[7] В большинстве подобных случаев возникновение веретена связано с так называемой центрозомой[8] (рис. 24). Последняя представляет собою сначала тельце, прилегающее к оболочке покоящегося ядра (центроля), а к началу деления ядра развивающее вокруг себя в плазме лучистое сияние, или так называемый астер. Немедленно затем такая активизи-

---

[1] [Strasburger, 1898; Timberlake, 1900; Allen, 1901; Becker, 1932; Ellenhorn, 1933 (Эллегорн, 1935). Данные последних двух авторов относятся к живому материалу. Ряд авторов, впрочем, видит уже с самого начала сплошную клеточную пластинку (Robyns, 1924, 1926, 1929; Martens, 1927, 1929; Jungers, 1931).

[2] Так называемая кинoплазма Страсбургера (Strasburger, 1892).

[3] Devise, 1922 — на материнских клетках пыльцы Larix.

[4] К сказанному нужно добавить, что в живом состоянии область веретена и фрагмопласта совершенно гомогенна, как и после хондриозомных фиксаторов. Это не исключает, конечно, некоторых натяжений в ней, соответствующих нитчатым структурам веретена.

[5] Robyns, 1924.

[6] Mottier, 1900 — у Dictyota; Yamanouchi, 1906 — у Polisiphonia; Escoyes, 1909 — у Stypocaulon; Serklaes T., 1922 — у Cladophora.

[7] Miyake, 1901 — у Pythium; Claussen, 1908 — у Saprolegnia; Harper, 1895, 1905; Guilliermond, 1904, 1911*a*; Bagchee, 1925 и др. — у сумчатых грибов. Ср. сводку Guilliermond, 1913.

[8] Центрозомы впервые были открыты у животных ван-Бенеденом в 1883 году. Одно время с легкой руки Гиньяра (Guignard, 1891) их изображали и в фигурах кариокинеза клеток высших растений. Данные эти, однако, оказались несомненно ошибочными. Чрезвычайно своеобразное строение и поведение центрозом было описано у диатомовых водорослей (Lauterborn, 1936; Karsten, 1900).]

рованная центрозома делится на две, которые начинают отодвигаться вместе со своими сияниями друг от друга к противоположным полюсам ядра. Достигши последних, они развивают и внутрь ядра аналогичные сияния, образующие там веретено. Ядерная оболочка растворяется лишь после расхождения дочерних хромозом.

У мохообразных и папоротникообразных центрозомы выступают лишь в антеридиях, а именно при делении, ведущем к образованию сперматозоидов. Центрозома сперматогенной клетки является при этом местом образования жгутиков спермия, превращаясь в так называемый блефаропласт.[1] Последний, при большом числе жгутиков (как, например, у хвоща), представляет нитевидное тело, расположенное на поверхности тела готового спермия. Чрезвычайно мощного развития достигают блефаропласты (того же происхождения) у гигантских спермиев гинкго [2] и саговниковых. [3]

Из других уклонений от описанного в начале типичного хода митоза следует остановиться еще на делении ядра у нитчатки Spirogyra. До последнего времени, несмотря на ряд работ, оно оставалось весьма неясным и существенно различным у разных видов. У некоторых из них описывалось, между прочим, возникновение хромозом из ядрышка.[4] Разъяснение внесли работы Гейтлера,[5] показавшего, что хромозомы в этом случае образуются, как и обычно, вне ядрышка, но затем входят в него и могут прикрываться — в течение мета- и особенно анафазы — облекающим их его веществом. У некоторых видов (S. setiformis) это последнее может переходить на хромозомы, проявляющиеся тогда во все более и более увеличенных размерах. Иногда, наконец (S. grassa), деление ядра идет так же нормально, как и у высших растений. Описанное выше сохранение ядрышка во время всего митоза (имеющее место иногда, как мы видели, и у высших растений) особенно типично для простейших растений и животных. В некоторых случаях деление такого ядрышка при неясно проявленных или слившихся с ним хромозомах имитировало амитоз, приводившийся ранее для некоторых простейших. В настоящее время в большинстве подобных случаев установлен более или менее типичный кариокинез.[6] Для растительных жгутиковых (Eugleninae,[7] Peridineae [8]) описывалось поперечное разделение многочисленных хромозом, сгруппированных вдоль оси деления в метафазе вокруг перешнуровывающегося ядрышка. Позднейшими работами было, однако, показано, что в этих случаях имеет место очень раннее расхождение продольных хроматид, остающихся в метафазе соединенными на одном конце. [9] Действительное поперечное разделение нитевидных хромозомоподобных образований пока приходится признать лишь для фикохромовых водорослей, где и само ядро имеет, как указывалось, нетипичный характер.

Из всех образований, выступающих в митозе, особенного внимания заслуживают хромозомы — прежде всего потому, что именно они по всеобщему признанию являются носителями наследственных факторов организма. Последние представляются в настоящее время как материальные частицы, так называемые гены, расположенные по длине хромозомы. Продольное расщепление хромозом, лежащее в основе нормального деления ядра, и является лишь следствием предварительного деления генов. Это воззрение, развитое еще в 1883 году Ру (Roux) на основании анализа кариокинеза, получило солидное экспериментальное обоснование со стороны точного изучения явлений наследственности главным образом

---

[1] [Из многочисленных работ следует отметить: Ikeno, 1903; Sharp, 1920 — для печеночников; Allen, 1912, 1917 — для лиственных мхов; Sharp, 1912 (Equisetum), 1914 (Marsilia). У последнего растения центрозомы проявляются даже в нескольких митозах перед образованием спермиев. Воззрение, что блефаропласт представляет собой преобразованную центрозому, было высказано впервые еще в 1892 году Беляевым для харовых, а затем, в 1898 году, окончательно обосновано.

[2] Hirase, 1896.

[3] Ikeno, 1898; Chamberlain, 1909, 1916.

[4] Berghs, 1906.

[5] Geitler, 1935, 1935 *a*.

[6] См. Belar, 1926.

[7] Tschenzoff, 1916; Dehorne, 1920.

[8] Iollos, 1910; Chatton, 1920.

[9] Hall, 1925 — для Peridineae; Hall a. Powell, 1928 — для Eugleninae.]

в школе Моргана.[1] Первое, что следует отметить, это то, что хромозомный «набор» вегетативных (или соматических) клеток слагается из двух наборов, приносимых женской и мужской половыми клетками и объединяемых в одном ядре в акте оплодотворения. Число хромозом соматической клетки является поэтому типично двойным (или диплоидным), сравнительно с простым (или гаплоидным) числом хромозом половых клеток высших растений и животных. Еще в 1882 г. Страсбургером было установлено (на Funkia Sieboldiana), что хромозомы в одном и том же наборе могут быть разной величины. Специальное исследование подобных случаев на более благоприятных объектах (главным образом, из сем. лилейных[2]) показало не только постоянство этих отношений, но и то, что каждый тип хромозом в соматических клетках повторяется дважды. В дальнейшем выяснилось, что подобного рода «индивидуальность» хромозом обнаруживается не только в их размерах, но и в определенных особенностях их строения. Возникшее таким образом учение о морфологии хромозом, основанное С. Г. Навашиным (1914—1916), получило затем широкое развитие главным образом в трудах его учеников.[3] Основой морфологии хромозом является характерное для каждой хромозомы разделение ее на два плеча. Последнее наблюдается особенно ясно в стадии метафазы при рассматривании ядерной пластинки с полюса. Плечи хромозомы соединены как бы некоторым сочленением в виде так называемой кинетической перетяжки.[4] Последняя направлена всегда к центру фигуры деления. Если оба плеча хромозомы достаточно развиты и более или менее одинаковы, то они имеют вид петли, сгибом своим обращенной внутрь, а концами — наружу. Но часто бывает, что одно плечо значительно короче другого (так называемые крючковидные хромозомы) или даже сведено к небольшой головке (головчатые хромозомы). Все эти типы хромозом представлены на нашем рисунке кариокинеза (рис. 23). Головчатая хромозома там, между прочим, снабжена маленьким придатком на ниточке, так называемым спутником. Эти образования, открытые впервые С. Г. Навашиным (в 1912 году), представляют уже расчленение самого плеча (в данном случае сведенного к головке). Подобное, так называемое вторичное, расчленение хромозом может быть выражено и в виде простых, акинетических перетяжек,[5] как, например, у хромозомы VII (рис. 25) ядерной пластинки ячменя, или в виде так называемых ахроматических перерывов, как у хромозом I и II (рис. 25, схема). Степень проявления расчленения хромозом весьма зависит от предварительной обработки их в виде фиксации. Излюбленные до недавнего времени

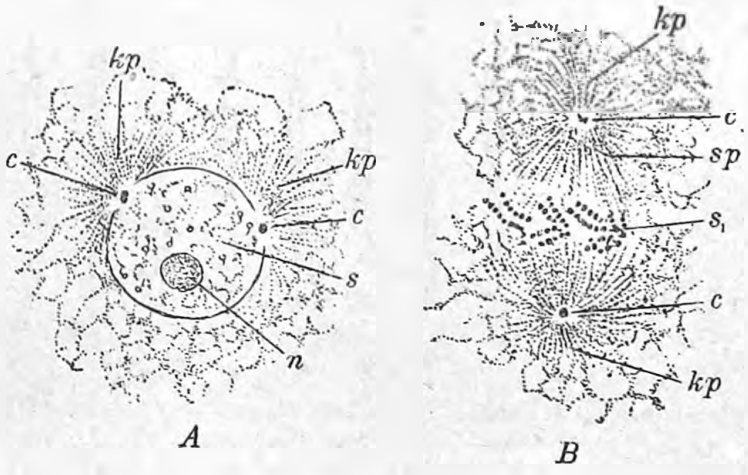



Рис. 24. *A* — ядро бурой морской водоросли Fucus serratus перед делением; *B* — метафаза делящегося ядра; *c* — центриоли; *kp* — сияние плазмы; *s* — хромозомы; $s_1$ — ядерная пластинка с расщепленными хромозомами; *sp* — нити веретена; *n* — ядрышко. Увелич. 1000. (По Страсбургеру.)

[1] [Ср. русский перевод его книги (1924). Цитологические основы «хромозомной теории наследственности» см. у Белара (Belar, 1934), Левитского (1924 *a*) и Дарлингтона (Darlington, 1932, 1937 — 2-е изд.).

[2] Müller, 1912.

[3] Ср. историю вопроса и сводку данных в работе Г. А. Левитского (1931).

[4] В области последней Трапковским (1930) установлено особое, так называемое кинетическое тельце, открытое первоначально Мецнером в животных клетках.

[5] По новейшим данным, этого рода перетяжки являются местом образования ядрышек в телофазе митоза (Heitz, 1931).]

фиксационные смеси, содержащие спирт или уксусную кислоту, давали после себя хромозомы, лишенные всякого расчленения. Большие услуги в отношении проявления последнего оказали (так же, как это имело место для хондриозом)

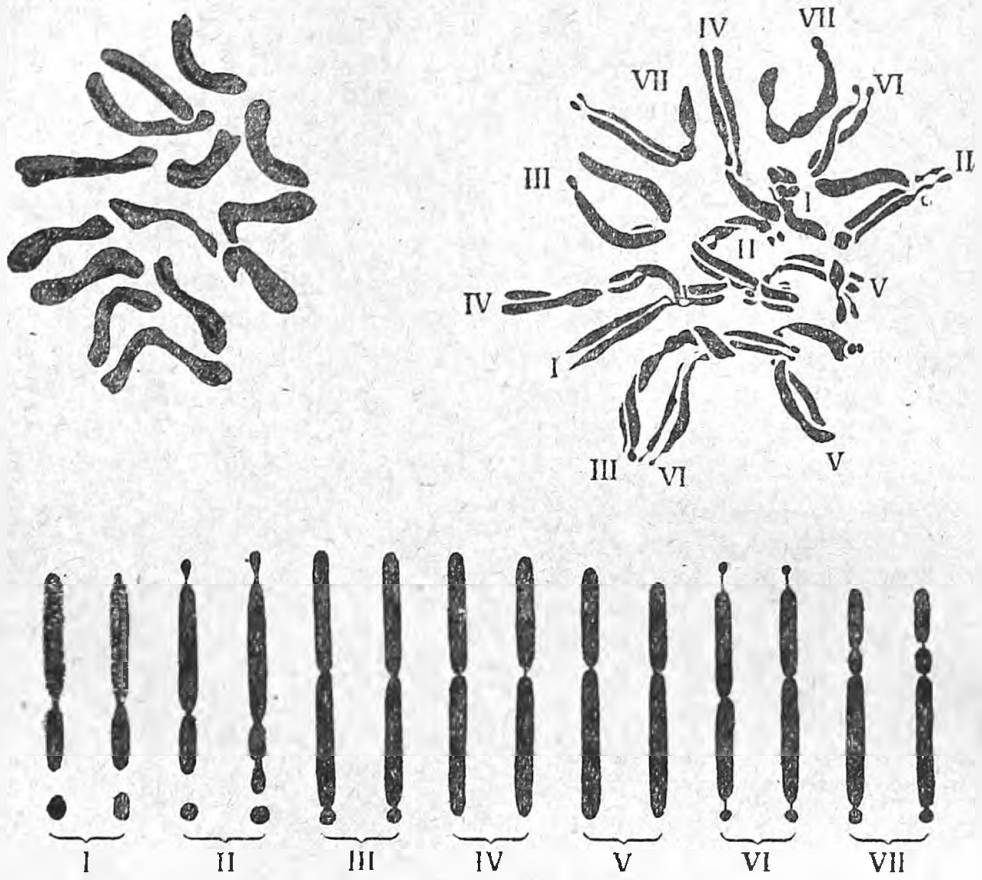



Рис. 25. Морфология хромозом у ячменя (Hordeum vulgare). Вверху слева — обычная методика (Kihara, 1924). Вверху справа — новая методика (Левитский, 1931). Внизу количественная схема, полученная путем измерения хромозом. (По Левитскому.)

фиксажи на основе четырехокиси осмия и формалина. На рис. 25 показаны две пластинки ячменя, полученные по старой и новой методике. Соответственные, или гомологичные хромозомы, характеризующиеся одинаковым расчленением, обозначены здесь одними и теми же цифрами. Внизу приведена так называемая количественная схема этой пластинки, где указаны точные размеры отдельных хромозом и их частей.[1] «Индивидуальность» хромозом здесь принимает свое завершенное выражение. Еще более наглядно она выступает при таких небольших числах хромозом, как у классического объекта растительной цитологии — сложноцветного Crepis capillaris (рис. 26). Выражающиеся в морфологии хромозом их индивидуальные особенности являются прочным, наследственно закрепленным достоянием соответственных видов или рас. При скрещивании форм, отличающихся в этом отношении, хромозомы

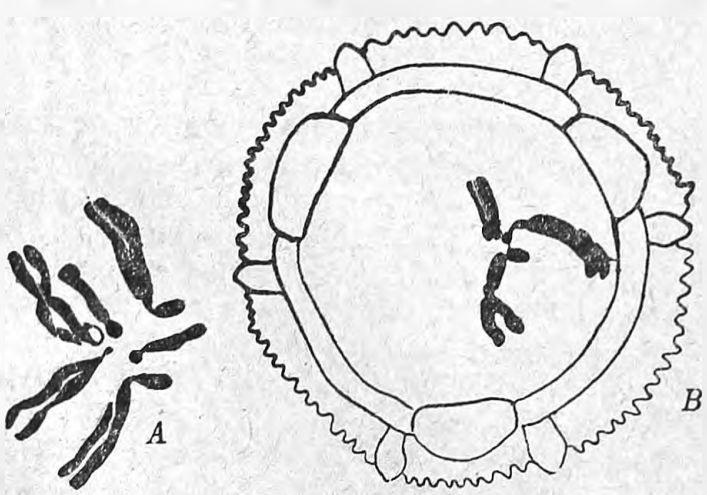



Рис. 26. Диплоидный и гаплоидный наборы хромозом (Crepis capillaris). *A* — ядерная пластинка из корешка; *B* — пластинка в пыльцевом зерне. (По Левитскому.)

[1] [Методика этого измерения сводится к определению горизонтальных и вертикальных проекций и последующей реконструкции действительных размеров.]

обоих родителей представлены со всеми их индивидуальными особенностями в клетках гибридов.[1] Далее, при случайном или экспериментально вызванном удвоении числа хромозом в отдельных клетках получившиеся таким образом тетраплоидные ядра проявляют свой измененный набор хромозом и в последующих делениях. То же происходит и при искусственно вызванном (особенно легко при помощи *x*-лучей) изменении самой морфологии хромозом. Осуществленные при этом перемещения частей одних хромозом на другие оказываются опять-таки прочно закрепленными и воспроизводятся в отдельных секторах корешка или стебля, происходящих от измененных клеток.[2] Все эти данные говорят за то, что хромозомы в промежутке между двумя последовательными митозами и в стадии покоя сохраняют материальную непрерывность своего построения. Основой этой непрерывности являются, повидимому, те тонкие нити, в виде которых хромозомы появляются в самых ранних профазах, или даже еще более тонкие, лишенные хроматина, чисто белковые нити, которые удается иногда обнаружить даже в покоящемся ядре.[3] Учение о материальной непрерывности в развитии хромозом (ранее обозначавшееся как учение об индивидуальности хромозом), обоснованное еще Рабле м и Бовери в восьмидесятых годах прошлого столетия, в последнее время получило фактическое подкрепление в виде установления действительного сохранения определенных частей хромозомы, а именно,— примыкающих к кинетической перетяжке в покоящихся ядрах (рис. 27).[4]

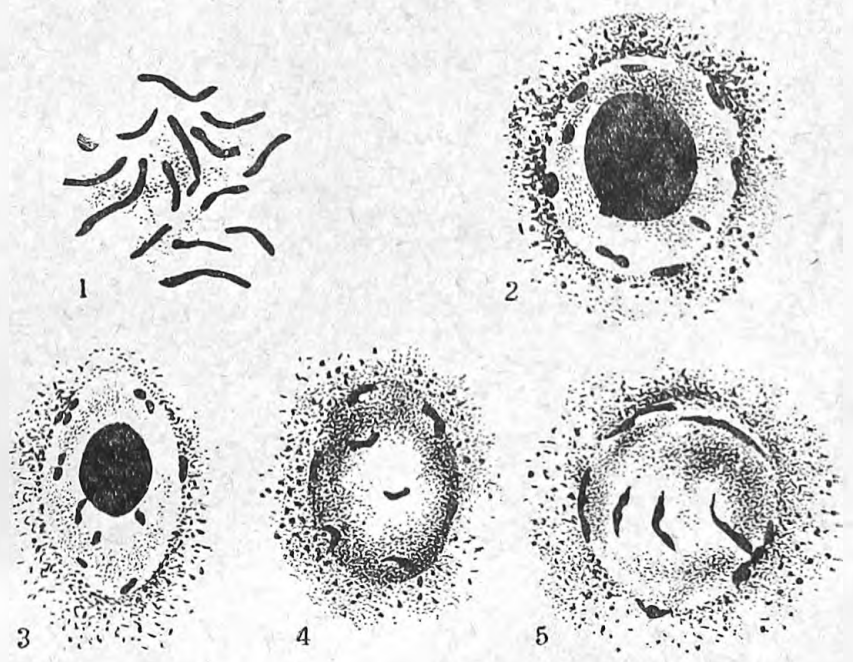



Рис. 27. Сохранение участков хромозом в промежутке между двумя делениями у Impatiens Balsamina: *1* — соматическая пластинка хромозом; *2*, *3* — интерфазы; *4*, *5* — профазы. (По Грегуару.)

Редукционные деления[5] ядра совершаются исключительно в клетках,[6] подготовляющих новое поколение, например в спороносящих клетках высших споровых, в материнских

[1] [Ср. М. Навашин, 1927. Исключением является лишь интересное явление так называемой «амфипластии», открытое М. Навашиным (1927, 1934) и состоящее в том, что спутники определенных хромозом при определенных скрещиваниях втягиваются в свою хромозому. Если же сами хромозомы двух видов отличаются по толщине, то в гибриде они выравниваются.

[2] Ср. Левитский и Араратян, 1931; Кахидзе, 1932.

[3] Ср. Эллеигорн, 1935.

[4] Эти образования, открытые (в не дифференцированном состоянии) еще Розенбергом (Rosenberg, 1904) и названные им прохромозомами, специально характерны для растений с маленькими хромозомами. В настоящее время они обозначаются как эвхромоцентры (ср. Grégoire, 1932; Heitz, 1932). Последний автор описывает хромоцентры, соответствующие и иным (кроме кинетической перетяжки) участкам хромозом, отличающимся особым веществом, так называемым гетерохроматином, сохраняющим свой типичный для метафазы сгущенный характер в покоящемся ядре.]

[5] Страсбургер называл их (оба вместе) аллотипными. Эти деления он противополагает типичному делению, иначе вегетативному (см. выше), совершающемуся всюду в соматических тканевых клетках организма. [Английские авторы всю совокупность процессов, ведущих к редукции хромозом (т. е. к сокращению числа их вдвое) обозначают термином мейозис, а соответственные деления, ведущие к этому, — мейотическими.]

[6] Для этих клеток привился термин гонотокопты (производители потомства), предложенный впервые Лотси в интересной, чисто теоретической статье (Lotsy, 1904; см. о ней также реферат

клетках пыльцы и при развитии зародышевого мешка у семенных растений. Таких делений существует два, различных и всегда непосредственно друг за другом следующих: едва успеют сформироваться дочер-

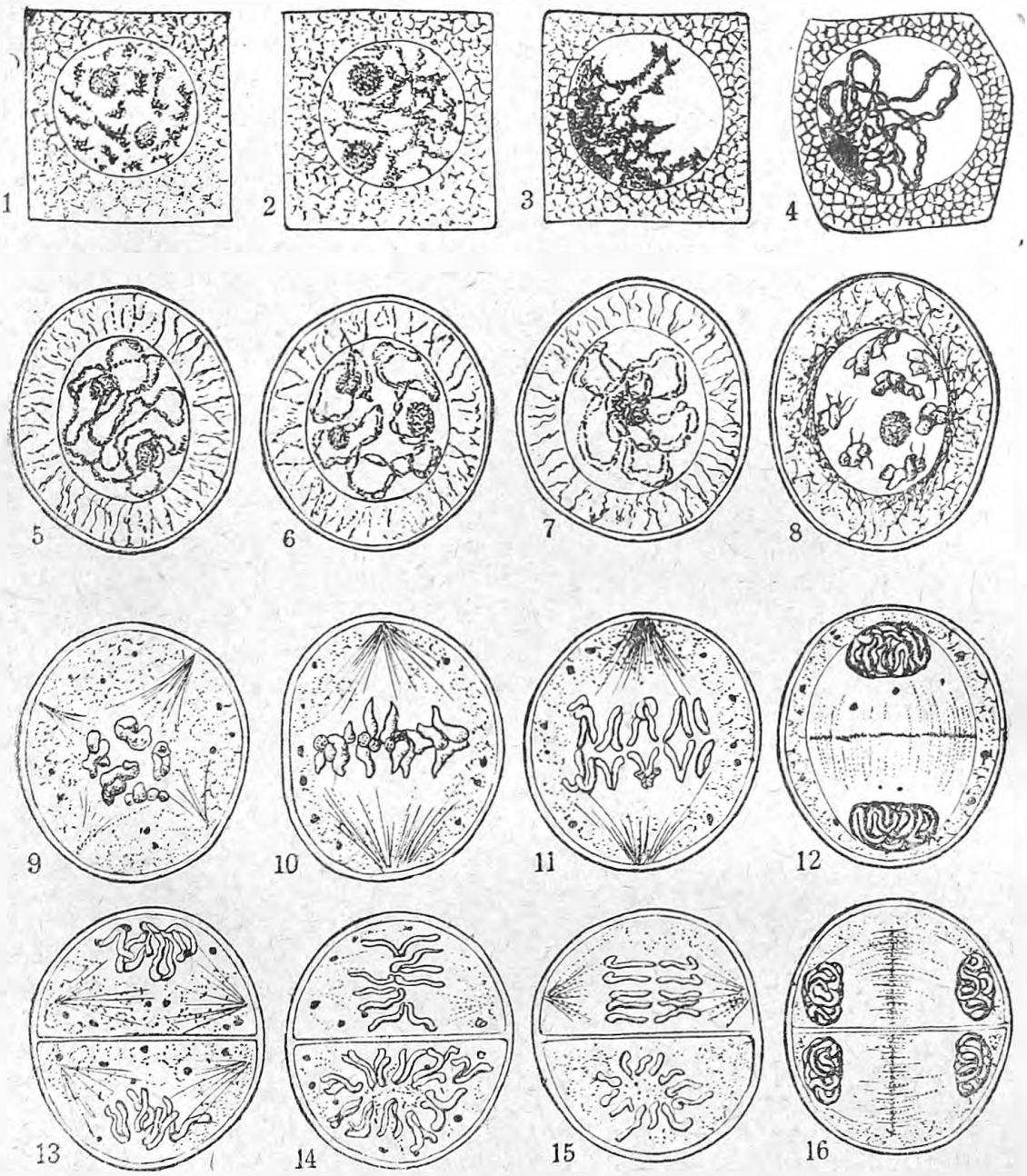



Рис. 28. Схематизированное изображение редукционных делений ядра при развитии пыльцы у лилии. *1* — производящая клетка с покоящимся ядром; *2* — обособление хромозом; *3* и *4* — стадия синапсиса (в *4* — двойные ядерные нити); *5* — обе нити кажутся слитыми; *6* — новое разъединение их; *7* — нитевидные двойные хромозомы; *8* — стадии диакинеза; *9* — заложение многополярного веретена; *10* — двуполярное веретено, ядерная пластинка из двойных хромозом; *11* — первое (гетеротипное) деление; *12* — заложение дочерних ядер; *13—15* — второе (гемеотипное) деление ядер в обеих дочерних клетках; *16* — заложение внучатных ядер. Увелич. 800. (По Страсбургеру.)

ние ядра после первого редукционного деления, как наступает второе[1] и порождает внучатные ядра. Общим признаком редукционных де-

Koernicke, 1904); продукты их, образующиеся обыкновенно четверками, суть гоны (потомки). [В связи с этим Г. А. Левитским (1924) был предложен термин гоногенез, который обнимает процессы спорогенеза у растений и гаметогенеза (сперматогенез и овогенез) у животных. Все эти процессы, во всем органическом мире, характеризуются двумя делениями, в результате которых возникают четыре клетки (гоны) с уменьшенным вдвое (против соматического) числом хромозом.]

[1] Первое редукционное деление называют обыкновенно гетеротипным, а второе — гомеотипным. Термины эти были предложены в 1887 году Флеммингом, впервые подметившим различия обоих делений на сперматоцитах саламандры.

лений является половинное число хромозом [1] — их оказывается ровно вдвое меньше, чем при вегетативном делении ядра, — обстоятельство, имеющее огромное теоретическое значение. [2] Чрезвычайно характерна для первого деления стадия синапсиса (рис. 28, *3*, *4*), когда ядерные нити и ядрышки оказываются стянутыми к одной стороне ядра, [3] значительная часть которого занята только клеточным соком. Характерна, далее, стадия диакинеза (рис. 28, *8*), когда в ядре видны диады [4] — короткие и толстые двойные хромозомы (в половинном числе), сложенные в виде V, Y или X или обвивающие друг друга. После продольного расщепления члены каждой пары в первом (или во втором?) делении разойдутся и войдут в состав разных ядер, так что в итоге получатся ядра с неодинаковыми (хотя на вид совершенно сходными) хромозомами, а не с половинками от каждой хромозомы, как при вегетативном делении ядра. Особенность первого редукционного деления составляет также способ заложения веретена, которое вначале представляется многополярным, [5] так как нити его собраны в несколько пучков (рис. 28, *9*), и потом уже принимает обычную двуполярную форму (рис. 28, *10*).

[Окончательное выяснение существа редукционного деления и всего процесса его протекания обязано исследованиям более ранних его стадий — на

---

[1] Ядра с половинным числом хромозом называют гаплоидными, а ядра с полным числом — диплоидными. Соответственно этому отличают $x$-поколение — с гаплоидными ядрами, и $2x$-поколение — с диплоидными. Так, например, в жизни папоротника заросток представляет $x$-поколение, а листоносное растение — $2x$-поколение.

[2] [Этим достигается прежде всего поддержание] в организме нормального числа хромозом несмотря на оплодотворение. Половые ядра живчика и яйца, содержащие каждое лишь половинное число хромозом, своим слиянием восстановят полное нормальное их число. Но помимо этой редукции в числе хромозом редукционным делением достигается разъединение признаков организма, так как в результате получаются ядра с неодинаковыми качественно хромозомами — в одном, например, все отцовские, в другом материнские [равно как и всевозможные комбинации тех и других.] Существование редукции в этом смысле одно время составляло предмет горячих споров. [Однако, точное изучение явлений скрещивания после воскрешения из забытия учения Менделя вызвало переворот в смысле всеобщего признания не только количественной, но и качественной редукции. Спор о том, совершается ли она при первом или при втором делении, при гетеротипном или при гомеотипном, в настоящее время, как будет показано ниже, в значительной мере потерял свой смысл, так как даже различные части одной и той же хромозомы могут вести себя в этом отношении по-разному, и лишь для кинетических телец принимается редукция в первом делении.]

[3] Термин синапсис предложил в 1895 году Мур (Moore, Ann. of. Bot., 9) [в смысле конъюгации, или соединения в пары гомологичных хромозом, осуществляющейся, как предполагают, в этой стадии. Поэтому для обозначения собственно описанного сокращения содержимого ядра английские авторы употребляют термин синайзезис (Synizesis — Mc Clung, 1905).]

Трудно отделаться от мысли, что синапсис явление искусственное, хотя его изображают все исследователи; быть может, на этой стадии ядро особенно чувствительно к реактивам и особенно трудно фиксируется без изменения. Если же признать синапсис явлением нормальным, то наиболее вероятным представляется объяснение Любименко (Lubimenko et Maige, 1907): под влиянием накопления ядерного сока происходит прорыв ядерной оболочки, и внезапное изменение тургора внутри ядра вызывает картину одностороннего плазмолиза. Некоторые авторы описывают даже два последовательных синапсиса [обозначая второй из них (происходящий иногда перед диакинезом) как второе сокращение (Seconde cotraction). «Стадия» эта характеризуется более или менее резкой дезорганизацией хромозом и представляет, повидимому, также артефакт. В этот же период у некоторых объектов дезорганизация хромозом ведет как бы к переходу ядра в состояние, сходное с покоящимся (confused stage Вильсона, 1936). Явления эти используются иногда для критики учения об индивидуальности хромозом (Чернояров, 1929).] Ранние стадии, предшествующие (первому) синапсису, называют просинаптическими.

[4] Термин «диады» принадлежит Лотси (Lotsy, 1904); Грегуар предлагает другой: «gemini» (двойни).

[5] Многополярность веретена при гетеротипном делении была впервые указана Беляевым (в 1894 году) и вскоре подтверждена с разных сторон. Немец в ряде работ 1897—1899 годов (см. Strasburger, Ontogenie, S. 52) отметил различие в этом отношении между редукционным и вегетативным делениями, так как в последнем веретено в самом же начале двуполярное. К тому же выводу почти одновременно пришли и англичане (Schaffner a. Fulmer, 1898). Согласие, однако, нарушено показанием Дершау (Derschau, 1908), будто многополярное веретено наблюдается и в кончике корня Vicia faba.

[В последнее время Девис (Devise, 1922) показал на материнских клетках пыльцы Larix, что картина многополярного заложения ахроматинозного аппарата представляет результат искусственного искажения реактивами (при фиксации) хондриозом, окружающих ядро. Подлинное же веретено, залагающееся здесь внутри ядра, с самого начала двуполярно.]

таких благоприятных объектах, где они не были затемнены дезорганизующими влияниями синапсиса и второго сокращения (см. стр. 43). При этом первоначально у животных, а затем и у растений, было установлено, что в ядрах самых ранних стадий редукционного деления появляется полное соматическое, т. е. диплоидное, число хромозом. Эти последние сближаются затем попарно и плотно прикладываются друг к другу по всей своей длине, осуществляя таким образом так называемую параллельную конъюгацию хромозом. Таким путем образуется гаплоидное число бивалентных (т. е. по существу двойных) хромозом мейозиса.[1] Только что появившиеся мейотические хромозомы — очень тонкие, длинные и — в отличие от митотических — нерасщепленные. Эта самая ранняя стадия мейозиса называется лептонемой (рис. 29, *1*). С началом попарной конъюгации описанных тонких нитей на них особенно четко формируются так называемые хромомеры — сильно красящиеся утолщения нити в виде зерен, придающих нити четковидный характер. Отдельные хромомеры отличаются по своим размерам, но вполне сходны у соответственных сближенных хромозом. При конъюгации каждая хромомера становится рядом с ей по-

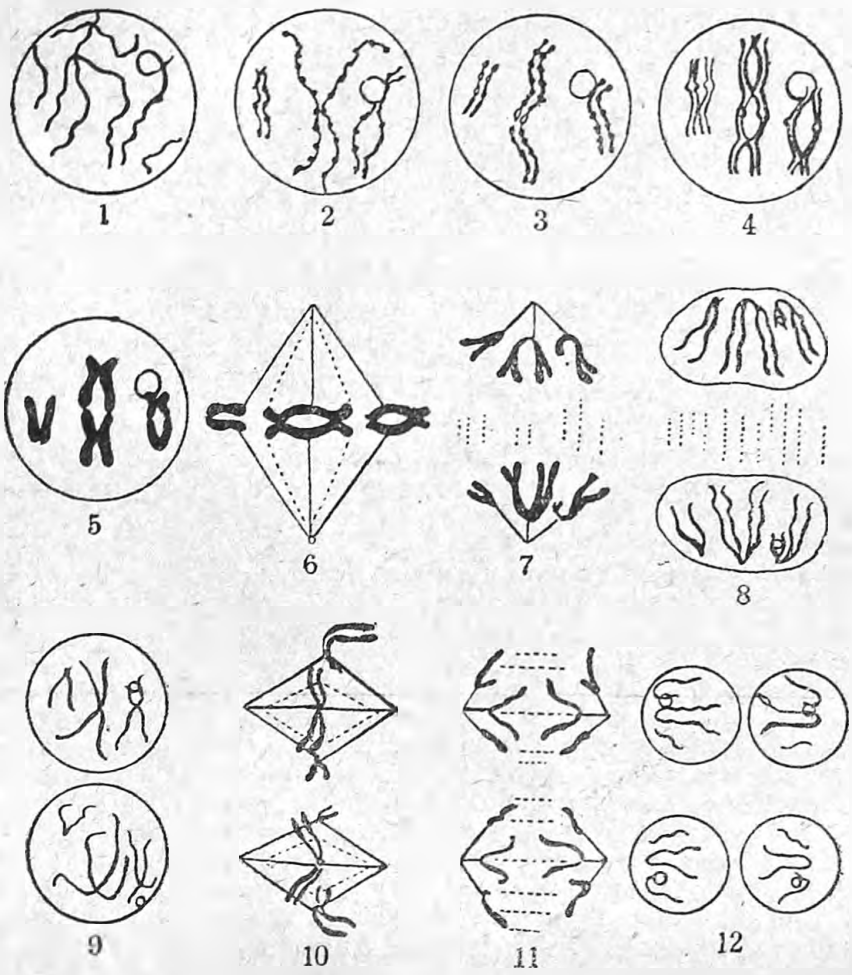



Рис. 29. Схема мейозиса (по Шарпу; изменено по Левитскому). *1* — лептонема; *2* — зигонема; *3* — пахинема; *4* — диплонема; *5* — диакинез; *6* — метафаза I; *7* — анафаза I; *8* — телофаза I; *9* — профаза II; *10* — метафаза II; *11* — анафаза II; *12* — телофаза II.

[1] [Концепция бивалентности мейотических хромозом возникла первоначально теоретически — как один из способов объяснения редукции — у группы цитологов, учеников Вейсмана. Авторы — Рюккерт, Геккер и Рат (Rückert, 1892; Haecker, 1892; von Rath, 1892) исходили при этом из распространенного в то время представления о клубке (или спиреме) профаз деления как непрерывной нити соединенных своими концами хромозом. При митозе последние должны были разрываться по всем соединениям, а в мейозисе — через одно, оставляя соединенными попарно гомологичные хромозомы — отцовского и материнского происхождения. В дальнейшем такие соединенные концами хромозомы могут загибаться одна к другой, образовывать петлю и даже взаимно перевиваться, как это характерно для предшествующей диакинезу стадии стрепсинемы (Farmer a. Moore, 1905; Farmer, 1914; Mottier, 1907). Изложенная теория концевого соединения, или метасинтеза, была принята многими исследователями (из русских Беляевым), но в настоящее время уже не имеет серьезных защитников, так как указанное выше параллельное соединение (или парасинтез) превратилось уже из теории в фактически доказанный процесс. Впервые такое истолкование картин ранних профаз мейозиса было выдвинуто Винивартером в 1900 году (овогенез кролика). Дальнейшие же все более и более убедительные данные были добыты в особенности следующими авторами: для животных — Schreiner, 1906; Wenrich, 1917; Gelei, 1921; для растений первые данные по парасинтезу исходят из школ Грегуара (Grégoire, 1904; Berghs, 1904) и Страсбургера (Strasburger, 1905; Allen, 1905; Overton, 1905 и др.). В 1910 году Грегуаром дан обстоятельный критический обзор вопроса о конъюгации хромозом. Из новейших работ можно отметить: Newton, 1927; Newton a. Darlington, 1929; Huskins a. Smith, 1935.]

добной.[1] Период осуществления конъюгации обозначается как стадия з и г о н е м ы (рис. 29, *2*). Внешним образом она сразу же распознается наличностью в ядре частью тонких и частью толстых и двойных нитей, происходящих от схождения первых. С завершением конъюгации ядро снова получает однородный вид, будучи заполнено исключительно толстыми нитями с двумя рядами хромомер в каждой. Последние особенно четко и характерно выражены в этой стадии так называемой п а х и н е м ы (рис. 29, *3*). Немедленно после конъюгации каждая из хромозом начинает продольно расщепляться и в то же время отходить от своего партнера. Отхождение это, однако, оказывается задержанным в некоторых местах, вследствие чего получается характерная картина промежутков и сцеплений между каждыми двумя ранее спарившимися, а затем расщепившимися хромозомами. Эта стадия обозначалась ранее как с т р е п с и н е м а (рис. 28, *6*, *7*; рис. 29, *4*).[2] Ее спаренные хромозомы изображались как рыхло перекрученные одна вокруг другой. Позднейшие исследования показали, однако, что рядом с указанным перекручиванием хромозом имеются еще и другого рода соединения — более прочные и весьма своеобразные — в виде так называемых х и а з м. Возникновение их основывается на том, что из четырех образовавшихся хроматид (т. е. продольных половинок хромозом) в каждом данном участке соединены вместе лишь две; в отдельных пунктах, однако, все четыре хроматиды разъединяются и соединяются в другой комбинации под прямым углом к прежней. Создающиеся таким образом п е р е к р е с т ы, или о б м е н ы п а р т н е р а м и, и являются хиазмами (рис. 29, *4*).

Внешним образом комплекс из четырех хроматид представляется составленным (по своей длине) из участков, поочередно расщепленных в перпендикулярных одна к другой плоскостях. Все только что описанное установлено на ряде особо благоприятных крупнохромозомных объектов. Мейотические бивалентные хромозомы их представляются, таким образом, теперь не в виде д и а д, а в виде ч е т в е р н ы х образований, или т е т р а д.[3]

Хромозомы в описанной стадии несколько укорачиваются и утолщаются сравнительно с предшествующей ей п а х и н е м о й. В еще более резкой степени тот же процесс продолжается и на следующей стадии, так называемом д и а к и н е з е (рис. 29, *5*). Хиазмы в это время у некоторых объектов сдвигаются к концам, отчего получаются характерные фигуры колец, дужек или палочек. В других случаях хиазмы остаются на своих местах вплоть до начала анафазы и сдвигаются к концам хромозом уже под влиянием разобщения последних одна от другой. Завершение такового является и концом хиазм.

Анафатические хромозомы первого деления мейозиса являются расщепленными (рис. 29, *7*).[4] Расхождение же намеченных таким образом дочерних поло-

---

[1] [Ср. G e l e l, 1921, а для растений в особенности B e l l i n g, 1928, 1931. Последний автор усматривает внутри каждой хромомеры особое тельце, принимаемое за материальный субстрат г е н а. Он впервые попытался рассчитать количество хромомер в ядре и находит близкое совпадение с теоретическим расчетом числа генов организма, произведенным генетическими методами.

[2] Теперь ее называют д и п л о н е м о й.

[3] У животных наличие тетрад было известно еще с конца восьмидесятых годов прошлого столетия (ср. Г е р т в и г, 1894), картины же ч е р е д у ю щ е г о с я р а с щ е п л е н и я их — с начала девятисотых (S u t t o n, 1902). У растений первые ясные изображения даются лишь в работе Н ь ю т о н а (N e w t o n, 1927). К настоящему моменту те же отношения описаны уже у очень многих объектов и составляют один из излюбленных предметов цитологических исследований (ср. D a r l i n g t o n, 1932, 1937).

В 1904 году Я н с с е н с (J a n s s e n s) предложил для объяснения их гипотезу так называемой х и а з м а т и п и и, состоящую в предположении поперечных разрывов двух хроматид, принадлежащих к двум хромозомам, в местах их перекручивания и следующих затем, но уже новых, соединений получившихся четырех концов. Гипотеза эта чрезвычайно удобно объясняет явления так называемого обмена факториальными группами (crossing over), широко известные в генетике, и поэтому получила довольно распространенное признание. Отдельные авторы расходятся лишь в представлении о механизме и времени этого преобразования, относя его то к моменту расщепления хромозом в пахинеме (B e l l i n g, 1927; D a r l i n g t o n, 1930), то к диплонеме (S a x, 1930). Подробное изложение новейших успехов исследования мейозиса см. в книге Д а р л и н г т о н а (D a r l i n g t o n, 1932, 1937, 2-е изд.).

[4] Этот факт был замечен уже и старыми исследователями (см. рис. 28, *11*). Сейчас же пока не ясна судьба кинетических телец. Одни (D a r l i n g t o n, 1935 и его школа) считают их в это время еще цельными, и деление их должно начать анафазу второго деления, другие (H u s k i n s a. S m i t h, 1935), напротив, видят хромозомы сплошь двойными уже в метафазе первого деления.]

винок (рис. 29, *8*, *9*) осуществляется уже во втором делении (рис. 29, *10*, *11*). [1]

Характерным изменением хромозом во время мейозиса является их последовательное укорочение и утолщение — в гораздо большей степени, чем то же имеет место в соматическом митозе. Исследования последнего времени выяснили, что эти изменения основываются на винтообразном скручивании первоначальной тонкой нити и заполнении промежутков между оборотами ее особой «обкладкой». В результате анализ готовой анафатической хромозомы дает картину, представленную на рис. 30. [2] Что касается соматических хромозом, сокращающихся значительно слабее, то наличность в них аналогичных спиралей не может считаться доказанной, [3] хотя наличность «обкладки» и внутреннего скелета, лежащего в основе расчленения хромозом, несомненна. [4]

Если в результате редукционных делений происходит уменьшение вдвое числа хромозом, то слиянием гаплоидных ядер гамет в акте оплодотворения число хромозом снова восстанавливается до нормального для клеток тела растений. Аналогичные явления происходят также при развитии зародышевого мешка покрытосеменных в виде слияния так называемых полярных ядер — обычно двух, но иногда и многих (у Peperomia до 14). В последнее время выяснилось, что у некоторых лилейных после образования четырех ядер в зародышевом мешке три сливаются в одно триплоидное ядро. [5] В вегетативных тканях высших растений довольно часто попадаются клетки с удвоенным против нормы числом хромозом. [6] Иногда такие тетраплоидные клетки образуют целые ряды, очевидно происшедшие от одной первоначальной (Stomps, 1910), иногда же они являются характерными для целых тканей, особенно, например, коры молодых корешков. [7] Наличность в вегетативных тканях отдельных клеток или целых участков, характеризующихся удвоенным против нормы числом хромозом, равно как и возможность такого удвоения в генеративных клетках, [8] являются причинами возникновения и целых растений с удвоенным числом хромозом, так называемых тетраплоидов или вообще полиплоидов, т. е. растений с набором хромозом, состоящим не из двух гаплоидных наборов, а из трех, четырех, пяти и т. д. Во многих случаях такие новые расы были получены и искусственно — влиянием ненормальной температуры, [9] путем ре-

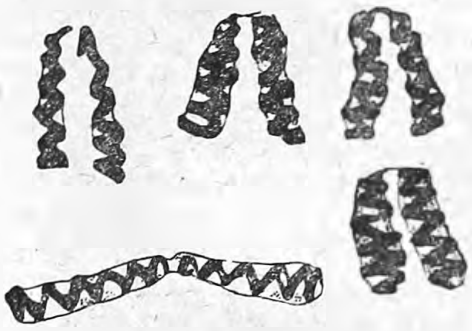


Рис. 30. Спиральная нить (хромонема) внутри хромозомы. Анафаза первого деления мейозиса у Gasteria. (По Тейлору).

---

[1] [По изложенной на стр. 45 (примечание) гипотезе хиазматипии расхождение качественно различных (отцовских и материнских) элементов, т. е. подлинно редукционное деление, может происходить для одних участков хромозом в первом делении мейозиса, а для других — во втором, и лишь кинетические тельца хромозом, повидимому, всегда делятся редукционно в первом и эквационно (т. е. так же, как в соматическом митозе) — во втором.

[2] Спиральные нити, или хромонемы, в мейотических хромозомах впервые наблюдал Баранецкий без особой обработки (Baranetsky, 1880). Из многочисленных новейших работ можно привести: Sakamura, 1927; Kuwada, 1927, 1932; Taylor, 1931; Nebel, 1932; Darlington, 1935; Huskins and Smith, 1935; Matsuura, 1935.

[3] Ср. Эллергорн, 1935. Более убедительны данные для телофаз.

[4] Ср. Левитский, 1931.

[5] Bambacioni, 1928; Cooper, 1935; Romanov, 1936.

[6] Ср. Кожухов, 1924 (у тыквенных).

[7] Litardière, 1923 (для шпината), 1924 (для конопли), то же — Breslavetz, 1928. Винклер (Winkler, 1916), находивший подобные клетки и в различных тканях стебля, высказывает предположение о большой распространенности этого явления во взрослых тканях. Beer and Arber, 1915, на основе исследования 76 высших растений, описывают — как определенную фазу развития между образовательной и готовыми тканями стебля — дву- или многоядерное состояние клеток, сменяющееся, далее, одноядерным — очевидно в результате слияния ядер (ср. еще Arber, 1920). Новейшую сводку см. у Tischler, 1934, стр. 392—433.

[8] Ср. сводку Hüttig, 1933.

[9] Герасимов, 1904, 1905; Randolph, 1932.]

генерации [1] и, наконец, в результате отдаленной гибридизации. [2] Особенное значение все эти данные приобретают в связи с чрезвычайной распространенностью полиплоидных (т. е. кратных) отношений чисел хромозом у родственных видов и рас в естественных условиях. [3] Экспериментально полученные расы с умноженным числом хромозом характеризуются соответственно увеличенными ядрами и клетками. [4]]

Слияние ядер наблюдалось в целом ряде патологических случаев, в которых оно было вызвано искусственно внезапным охлаждением или нагреванием, действием эфира, хлоралгидрата, паров бензола, медного купороса, сернокислого хинина и т. п. [5] Иногда слияние ядер оказывается связанным с переходом ядра из своей клетки в смежную. Такие кочевания ядер наблюдал Миe (Miehe, 1901) в содранной с листа лука кожице. [6] Но всего замечательнее наблюдения англичан [7] над апогамными зарослями папоротников; здесь кочевание ядра из клетки в клетку, сопровождаемое слиянием ядер попарно, сделалось явлением нормальным, вероятно заменяющим утраченный процесс оплодотворения. [Те же явления входят в нормальный цикл развития ржавчинных и высших базидиальных грибов.]

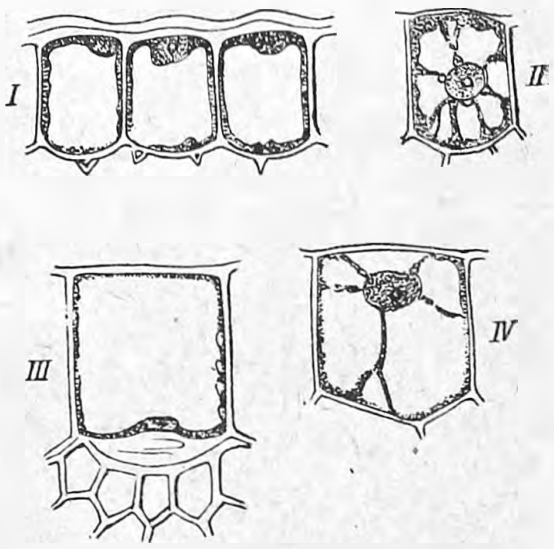



Рис. 31. *I* — клетки кожицы листа Cypripedium; *II* — клетка кожицы Luzula; *III* — клетка кожицы плода Carex paniсea; *IV* — молодая клетка кожицы листа Aloë. Ядро приближено к сильнее утолщающейся стенке. (По Габерландту.)

Физиологическая роль клеточного ядра довольно неясна. Фактические наши сведения на этот счет очень скудны и сводятся к следующему.

Протоплазма многоядерных клеток водорослей отличается большою живучестью — при повреждениях она легко дробится на отдельные куски, иногда облекающиеся оболочкою. По некоторым наблюдениям, эти куски способны к дальнейшему развитию только, когда они содержат внутри хотя бы одно ядро, в противном же случае протоплазма гибнет. По наблюдениям Габерландта,[8] в клетках с односторонне утолщенною оболочкою ядро покидает центральное свое положение в клетке и прикладывается или приближается то к внешней, то к внутренней стенке, смотря по тому, которая из них будет особенно сильно утолщаться (рис. 31). То же наблюдается при образовании клеткою бокового отрога

---

[1] [Jorgensen, 1928.

[2] Карпеченко, 1927 и др.

[3] Ср. Воробьев, 1935. Данные о числах хромозом у растений см. у Тишлера (Tischler, 1926, 1931, 1935/36).

[4] Сводку относящихся сюда данных см. у Tischler, 1921—1922 (стр. 588—594).]

[5] См. работы Герасимова (1904, 1905) и Висселингa (Wisselingh, 1903, 1904) над спирогирою, Блажека (Blazek, 1902), Немеца (Nemec, 1902—1904), Василевского (1903, 1904) и Саблина (1903) над корешками [а в особенности обстоятельную работу Сакамуры (Sakamura, 1924).]

[6] [Путем травматического воздействия Левитскому (1928) удалось экспериментально получить перемещение не только ядер, но и отдельных хромозом из одной клетки в другую.]

[7] Farmer, Moore a. Digby, 1903; Digby, 1905.

[8] Haberlandt G., 1887 и «Physiol. Pflansenanatomie» 3 Aufl. См., однако, противоречащие показания Кюстера (Küster, 1907), по которому во многих сильно растущих волосках ядра спокойно лежат при основании волоска, а выросты тоже нередко образуются без участия ядра. Впрочем, сам Габерландт приводит подобные случаи, как, например, при развитии цистолитов Ficus (рис. 67), когда ядро сидит не на той стороне, где бы следовало, но объясняет это тем, что влияние ядра передается здесь на расстояние по питям плазмы. Эту мысль развил и подкрепил опытами Таунзенд (Townsend, 1897), но все же она остается гипотезою. Дершау (Derschau, 1904) склонен даже приписать ядрышку известную роль при образовании оболочки; оно, будто бы, всегда лежит на той стороне ядра, которая обращена к строящейся стенке. Интересные наблюдения Гарпера (Harper) над развитием спор сумчатого гриба Erysiphe (см. ниже) могут быть толкуемы в пользу взгляда Габерландта.

[и в волосках] (рис. 32). Но особенно важно следующее наблюдение Клебса:[1] при плазмолизе в удлиненных одноядерных клетках (в десятипроцентном растворе сахара, например) протопласт, как мы видели (стр. 14, и рис. 11), часто перетягивается на два шара, из которых один, конечно, не содержит ядра; оказывается, что безъядерный участок хотя и остается долго в живых, обнаруживая движение плазмы и набиваясь на свете крахмалом, но никогда не покрывается оболочкою (рис. 33). Таким образом, ядро принимает, повидимому, какое то непонятное участие в построении клеточной стенки.[2]

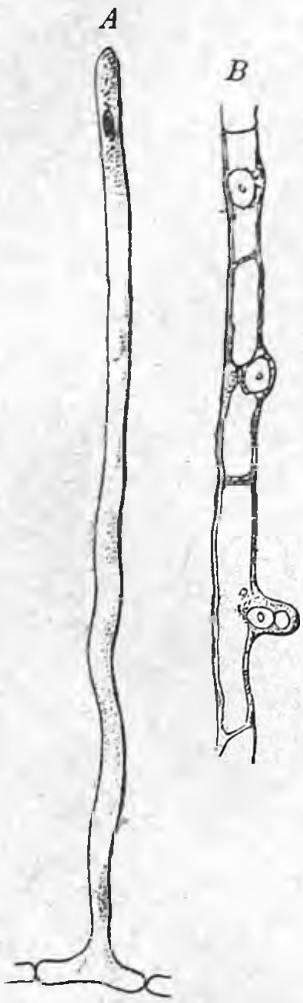



Рис. 32. *A* — корневой волосок конопли; ядро в молодом растущем конце волоска; *B* — развитие корневых волосков гороха в виде выростов клеток кожицы; ядро входит в вырост. (По Габерландту.)

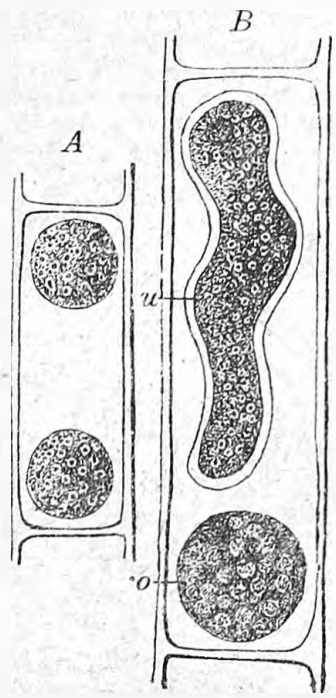



Рис. 33. Клетки водоросли Zygnema в растворе сахара (*A* — через 20 часов, *B* — через 18 дней): *o* — безъядерная половина, *u* — содержавшая ядро покрылась оболочкою и выросла. (По Клебсу.)

О замечательных исследованиях Герасимова над взаимными отношениями ядра и плазмы у спирогир см. ниже, при описании деления клеток. Безъядерные клетки, иногда встречающиеся у Spirogyra или вызываемые искусственно действием холода или анестезирующих веществ, по наблюдениям Герасимова, образуют крахмал и даже растут, хотя очень слабо; но они гораздо чувствительнее нормальных (особенно легко подвергаются, например, нападению хитридиевых грибков и вообще недолговечны).

**Пластиды.**[3] Кроме клеточного ядра, в протоплазму обыкновенно погружены еще особые, также протоплазменные образования, так называемые пластиды, или хроматофоры (носители окраски),[4] имеющие обыкновенно вид зерен, то бесцветных, то окрашенных всего чаще в зеленый цвет. Долгое время думали, что такие зерна образуются прямо из общей массы плазмы через обособление отдельных участков. [В восьмидесятых годах прошлого столетия работами Шмитца, Шимпера и Мейера было положено основание учению об «индивидуальности», или, точнее, преемственности пластид,

[1] Klebs, 1887.

[2] В литературе имеются, однако, показания, противоречащие наблюдениям Клебса. Так, Палла (Palla, 1890) наблюдал образование оболочки на безъядерных комках плазмы, выделенных из пыльцевых трубок (также и Aqua, 1891), и опубликовал подобные же наблюдения над ризоидами Marchantia и жгучими волосками крапивы (Palla, 1906), не смущаясь возражениями Townsend (см. выше); [Гаммерлинг (Hammerling, 1934) содержал в живом состоянии безъядерные участки клеток водорослей Acetabularia до шести месяцев, причем они оказывались способными даже к регенерации типичных для растения зонтичков сверху и ризоидов снизу.] В общем, вопрос не может считаться решенным. Интересное наблюдение Демоора (Demoora, 1894), будто ядро долго остается живым и даже может делиться нормально в бескислородной атмосфере, в которой движение и вообще раздражимость плазмы быстро прекращаются, — не подтвердилось (см. Samassa, 1898 и особенно Andrews, 1905). К тому же, как мы видели выше у хар, например, протоплазма очень долго движется без кислорода.

[3] Mohl, 1837, 1855; Nägeli, 1845; Gris, 1857; Trécul, 1858; Haberlandt, 1877 *a* и 1888; Mikosch, 1877 и 1878; Schmitz, 1882, 1884; Schimper, 1880, 1883, 1885 *b*; Meyer, 1883; Belzung, 1887; Courchet, 1888; Bredow, 1890; Zimmermann, 1890, 1891 *a*; Фаминцын, 1893, 1907; d'Arbaumont, 1909.

[4] Французские авторы называют их, следуя ван-Тигему, лейцитами и отличают лейко-, хлоро-, хромо- и гидролейциты; последние соответствуют вакуолям немецких ученых.

по которому считалось], что как ядро возникает не иначе как из другого ядра, так и эти образования развиваются не иначе как из других пластид, размножающихся делением. [Совершенно очевидным это представлялось для водорослей с их часто очень крупными и сохраняющимися в течение всего цикла развития хроматофорами, однако и для высших растений] уже в яйце или в клетках точки роста, протоплазменное содержание которых долго считалось однородным, указывались мелкие, нежные, легко расплывающиеся при повреждении бесцветные пластиды, которые, размножаясь делением, порождают все разнообразные пластиды взрослого организма. [1] При дифференцировке клеток эти пластиды остаются в некоторых клетках попрежнему бесцветными, в других зеленеют, в третьих получают желтый или красный цвет. Сообразно этому отличают: лейкопласты (бесцветные), хлоропласты (зеленые) и хромопласты (желтые или красные).

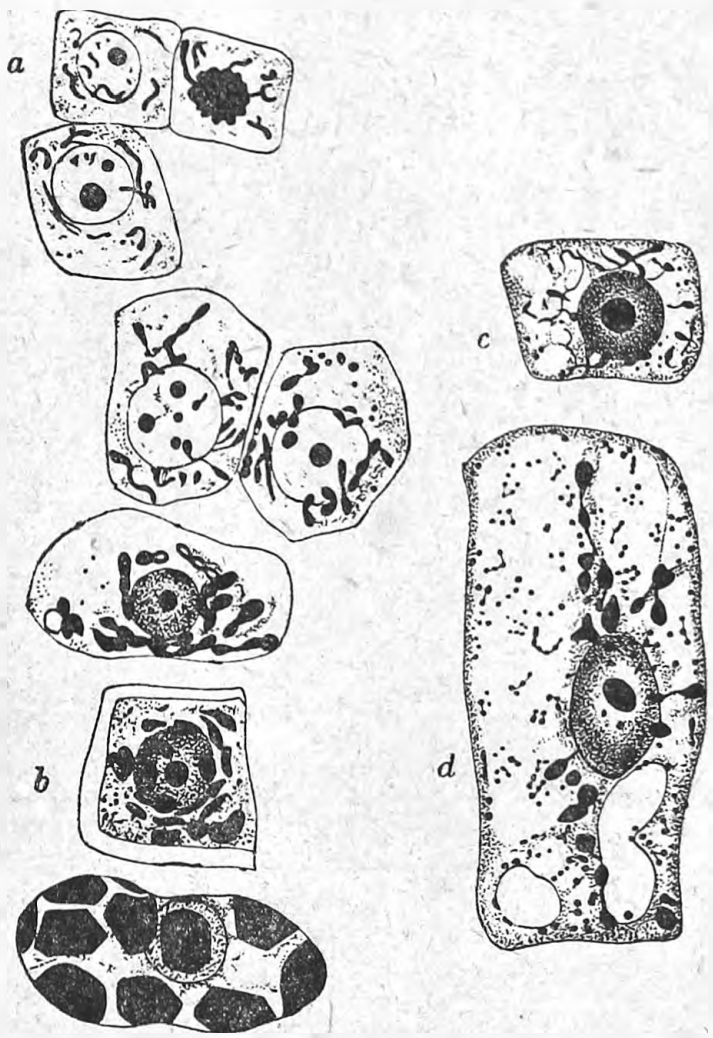



Рис. 34. Развитие пластид у Asparagus officinalis (спаржа): *a*, *b* — развитие хлоропластов в стебле; *c*, *d* — развитие лейкопластов в корешке (по Левитскому); *a* — пять клеток из верхушки стебля проростка (две верхние из дерматогена); *b* — три клетки из ассимиляционной паренхимы кладодий последовательно увеличивающегося возраста; *c* — клетка корешка вблизи вегетационной верхушки; *d* — клетка корешка, более удаленная от верхушки.

[Применение специальных методов исследования показало, как мы видели выше (стр. 22), что зачатки пластид в меристеме высших растений имеют чрезвычайное сходство с хондриозомами животных клеток. В противоположность округлым или овальным тельцам, приводившимся в качестве зачатков пластид, последние в действительности имеют, как мы видели, в большинстве случаев удлиненную форму — палочек или нитей, сходных с так называемыми хондриоконтами животной плазмы (ср. рис. 14). Нити эти развивают, далее, на одном или на обоих концах своих утолщения, иногда уже заключающие в себе зерно крахмала и в дальнейшем превращающиеся в пластиды, которые поглощают в себе остатки первоначальной нити (рис. 34). [2] Сходство зачатков пластид с хромозомами простирается и на их химические свойства. Оба типа образований чрезвычайно легко разрушаются реактивами, содержащими спирт и уксусную кислоту, и сохраняются при обработке формалином и осмиевой кислотой. Поэтому, как уже указывалось, различить зачатки пластид от хондриозом в меристеме высших растений большей частью не удается. С другой стороны, вполне сформи-

[1] Мережковский (1905) и Фаминцын (1907) считают пластиды за посторонние организмы, включенные в состав растения и находящиеся с ними в симбиозе. Фаминцын рассматривает симбиоз как важный фактор эволюции. [Ср. еще сводку Vouk, 1914, и Козо-Полянский, 1924.

[2] Lewitsky, 1910; Guilliermond, 1912. Последний автор дает и всю историю вопроса. Округлые зачатки пластид вместе с такими же хондриозомами приводятся для картофеля (Guilliermond, l. c.).]

рованные пластиды могут претерпевать обратное развитие, снова превращаясь в сходные с хондриозомами меристематической ткани образования.[1] Пластиды как во взрослом состоянии, так и в виде зачатков, могут размножаться делением. Однако, чрезвычайная мелкость их зачатков, иногда стоящих на границе микроскопического восприятия, не исключает возможности и их новообразования из плазмы[2] путем ли роста ультра-микроскопических частиц ее или даже простого обособления более крупных ее участков.[3]]

Лейкопласты[4] чрезвычайно распространены, но обыкновенно мало заметны вследствие их мелкости и непрочности; лучше всего их можно видеть в кожице, особенно однодольных, где они несколько крупнее (например, на свежем срезе с листа традесканции (рис. 35) при быстром исследовании живых клеток или на фиксированных различным образом мертвых объектах). Это обыкновенно шарики, реже продолговатые и веретенообразные тельца, часто собранные вокруг ядра и преломляющие свет сильнее плазмы, в которую они всегда погружены.[5]

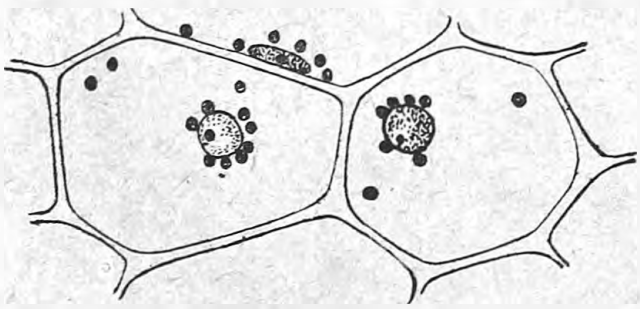


Рис. 35. Клетки кожицы Tradescantia с ядрами и лейкопластами. (По Шимперу.)

[К лейкопластам причисляются также и зачатки пластид в образовательной ткани. Иногда они отличаются от хондриозом более крупными размерами и удлиненной формой (Bowen, 1929 — у бобов), но большею частью различия такого провести не удается.]

Чем именно лейкопласты отличаются от окружающей их плазмы, еще не выяснено; повидимому, они особенно богаты белковыми веществами в тесном смысле слова, т. е. окрашивающимися указанными выше реактивами. С важнейшей функцией лейкопластов — образованием крахмальных зерен — мы познакомимся ниже, когда будет речь о крахмале. Однако, далеко не все лейкопласты обладают способностью приготовлять крахмал; таковы, например, лейкопласты в кожице,[6] назначение которых совершенно неизвестно.

В противоположность лейкопластам, хлоропласты известны давно, так как от них зависит столь распространенный в природе зеленый цвет известных частей растений.

---

[1] [Такие превращения описаны для хлоропластов заростка папоротника при развитии яйцеклеток и сперматогенных клеток антеридия, а также у спорофита при развитии спорогенных клеток (Emberger, 1921). Аналогичные явления наблюдаются при развитии яйцеклетки у харовых и багряных водорослей (Mangenot, 1922). Холодным (Cholodny, 1923) описан соответствующий метаморфоз в волосках погруженных листьев сальвинии.

[2] Randolph, 1922 — для кукурузы. Ср. также обсуждение вопроса о «принципе преемственности» у С. Навашина, 1916.

[3] Вагнер, 1915; Wagner, 1927 — в материнских клетках пыльцы. Умхов Сенянинова (Senjaninowa, 1927), в противоположность Сапегину (1913), также отрицает преемственность пластид. В ранних стадиях спорогенной ткани плазма заполнена типичными нитевидными хондриозомами. Последние перед делением материнской клетки скоро конденсируются в две комплексные пластиды; перед вторым делением эти пластиды распадаются на хондриозомы, образующие затем аналогичным образом новые пластиды. Образование в тех же стадиях, путем такой же аггрегации хондриозом и мелких пластид, особых хондриозомных тел описано еще ранее Левитским для хвоща (1924), а затем Вагнером (Wagner, 1927) для покрытосемянных. Тела эти далее снова и окончательно распадаются на хондриозомы, так что до образования постоянных комплексных пластид дело не доходит.]

[4] Они были открыты и правильно изображены еще в 1854 году Крюгером, наблюдения которого остались, однако, незамеченными, пока Шимпер в 1880 году не указал на общее распространение лейкопластов.

[5] Циммерман (см. выше) в лейкопластах Tradescantia нашел шарики, густо красящиеся фуксином подобно ядрышку ядра и состоящие, повидимому, из белковых веществ; он назвал их лейкозомами. Однако, они встречаются даже не у всех видов Tradescantia, не говоря уже о других растениях. [Лейкопласты, образующие внутри себя белковые отложения в виде одного или нескольких округлых или многогранных зерен, обнаружены Молишем (Molisch, 1901) в млечном соке Cecropia peltata.]

[6] См., однако, Winkler, 1898.

Исследуя зеленый лист, мы найдем, что внутри большинства клеток, из которых он состоит, замечаются отдельные зеленые зерна (рис. 18, 36, 37), погруженные в слой протоплазмы, выстилающей совнутри стенку клетки. Самое красящее вещество, пигмент, который производит зеленый цвет растений, называют хлорофиллом, а зерна — зернами хлорофилла. Хлорофилл можно извлечь из растения, так как он легко растворяется в спирте или эфире: если положить зеленый лист в спирт, то спирт позеленеет, а лист обесцветится. Под микроскопом мы увидим, что зерна хлорофилла от действия спирта не растворились, а только потеряли зеленый цвет. Из этого мы должны заключить, что зерно хлорофилла (хлоропласт) состоит из двух веществ — собственно хлорофилла, растворяющегося в спирте, и другого, бесцветного вещества, остающегося после извлечения хлорофилла спиртом или эфиром. Из этих двух веществ преобладает бесцветное, образующее зерно; хлорофилл же только пропитывает его, сообщая ему зеленый цвет. Количество хлорофилла очень незначительно, а между тем на него возложена, как показывает физиология, важнейшая задача растительной жизни — превращение неорганических веществ в органические. Растения, не заключающие вовсе хлорофилла, каковы, например, все грибы и некоторые высшие растения, лишены этой способности; они не могут жить на счет веществ, заимствуемых прямо из почвы, потому что не в состоянии переработать эти неорганические вещества в вещества своего тела, т. е. в органические соединения. Такие растения принуждены жить на счет других растений или даже животных, на которых они поселяются и из которых они берут уже переработанные ими вещества, или же они поселяются на мертвых, разлагающихся организмах, т. е. на гнющих органических веществах. С самим хлорофиллом мы познакомимся далее, теперь же обратимся к бесцветному веществу зерен. Чтобы выяснить его природу, нужно прибегнуть к микрохимическим реакциям. От действия иода обесцвеченные зерна хлорофилла окрашиваются в бурый цвет, от сахара и серной кислоты — в розовый, от медного купороса и едкого кали — в фиолетовый. Очевидно, мы имеем дело с протоплазменным образованием: зерно хлорофилла представляет как бы комочек протоплазмы, пропитанный хлорофиллом. Однако, этот комочек, как уже сказано, не может возникнуть прямо из плазмы, а образуется обыкновенно из лейкопласта, который разрастается и зеленеет. У некоторых растений уже в точке роста содержатся готовые хлоропласты, и им остается только размножаться делением, чтобы породить все хлорофильные зерна взрослого растения. Одно время думали, что плазма клетки может быть сплошь окрашена хлорофиллом, как это действительно кажется у многих водорослей; ближайшие исследования показали, однако, что почти во всех случаях [1] существует расчленение плазмы на бесцветную часть и на отдельные окрашенные участки, но эти последние у водорослей имеют весьма разнообразную форму;

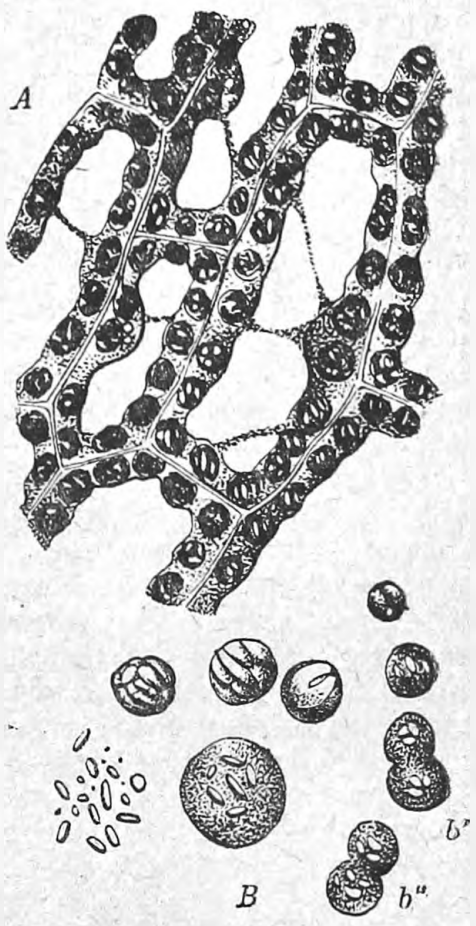



Рис. 36. *A* — часть листа мха Funaria. В плазму погружены хлоропласты, заключающие крахмальные крупинки. *B* — отдельные хлоропласты; *b' b''* — деление хлоропласта. (По Саксу.)

[1] Сомнения в этом отношении продолжают возбуждать лишь фикохромовые водоросли, т. е. те самые организмы, для которых еще не установлено и существование типического ядра. Показание Тимберлака (Timberlake, 1901*a*), будто у зеленой водоросли Hydrodictyon нет пластид, а хлорофилл разлит в плазме, не возбуждает доверия.

так, есть нитчатки (Zygnema), у которых в каждой клетке находятся две звездчатые зеленые массы; в других (Spirogyra) клетка заключает одну или несколько спирально завитых зеленых лент; в третьих находятся одна или несколько стенкоположных пластинок разнообразной формы и т. д. [1] [У всех же высших растений, начиная с мхов, хлорофиллоносный снаряд представлен в виде отдельных зеленых зерен.] Редко (например, у Selaginella) таких зерен находится в клетке всего одно-два, обыкновенно их много, но всегда они располагаются в один только слой. Всего чаще они имеют форму дисков и, когда лежат плашмя, представляют округлое или многоугольное очертание. Величина их довольно постоянна у каждого растения и даже у разных высших растений колеблется в довольно незначительных пределах. У растений теневлюбивых хлоропласты вообще крупнее, чем у светолюбивых. [2] Величина и форма зерен меняются в зависимости от внешних условий; от яркого света или темноты, от слишком высокой или слишком низкой температуры и других неблагоприятных условий хлоропласты съеживаются и из угловатых становятся округлыми. [3] Тонкое строение зерна, особенно отношение пигмента к протоплазменной основе, еще не вполне выяснено; [в некоторых случаях в хлоропластах наблюдаются мельчайшие темнозеленые капельки (Meyer, 1883; Schimper, 1885), в других — описывалось волокнистое (Schwarz, 1887) или ячеистое (Tschirch, 1889) строение их. [4] Чаще всего, однако, хлоропласты представляются совершенно гомогенными — как при обычном исследовании, так и в «темном поле» (Guilliermond, 1930). Такое состояние хлоропластов и должно быть признано за нормальное. Сам пигмент находится, повидимому, в соединении с коллоидальными частичками основного вещества хлоропласта, слагающегося из белковой и липоидной фаз. Наблюдавшиеся в хлоропластах зернистости приписываются аггрегации коллоидальных липоидных частичек в более крупные капельки. [5]]

Хлоропласты могут размножаться делением, вследствие чего число их в клетке может с течением времени возрастать. Деление это происходит большею частью простым перетягиванием: хлоропласт растет по одному направлению и принимает вытянутую форму; затем на середине появляется кольцеобразный перехват, придающий зерну форму бисквита; перехват этот все углубляется, пока не произойдет полного распадения (рис. 36 *b' b''*). Встречается, однако, и другой вид деления хлоропласта, причем образуется бесцветный поперечный пояс, обнаруживающий как бы нитчатое строение, и в этом поясе происходит распадение надвое. Можно ли здесь видеть намек на сложный процесс деления, как в клеточном ядре, сказать пока трудно.

Расположение хлоропластов в клетке нередко меняется в зависимости от внешних условий, особенно освещения. Всего легче наблюдаются эти изменения в листьях мхов, которые состоят из одного только слоя клеток. В этих клетках, очевидно, должны быть два рода стенок: свободные наружные, граничащие с окружающим воздухом, и боковые, посредством которых клетки граничат друг с другом. Если рассматривать лист мха, находящегося на обыкновенном дневном

---

[1] О разнообразии форм хроматофор у диатомовых см. особенно работы Мережковского (1901, 1903, 1906).

[2] Любименко, 1905.

[3] Это изменение формы заметил еще в 1867 году Микели (Micheli) у мха Ceratodon. Наиболее подробно изучил его Сенн (Senn, 1908).

[4] Первое указание на сетчатую структуру хлоропласта (водоросли Bryopsis) принадлежит Розанову (1865). Пристлей и Ирвинг (Priestley a. Irving, 1907) находят, согласно со взглядом Тимирязева, что у Selaginella и Chlorophytum хлорофиллом окрашен лишь тонкий наружный слой хлоропласта.

[5] [Из многочисленных авторов, занимавшихся вопросом о форме распределения хлорофилла в пластидах (главным образом на основании косвенных данных), можно привести следующие: Palladin, 1910; Stern, 1920, 1921; Lubimenko, 1921, 1926; Wurmser, 1921; Noak, 1932. В повейшее время описывается в хлоропластах определенная архитектура в виде вакуолей, в которых возникает крахмал (Maige, 1934), и хлорофиллоносной обкладки, пронизанной радиальными порами (Zirkle, 1926); Вейер (Weier, 1931, 1932 *a*) снова возвращается к волокнистой структуре пластид, обнаруженной им при помощи обработки $OsO_4$ и $AgNO_3$ и сравниваемой им с так называемым «сетчатым аппаратом» животных клеток (1932 *b*).]

свете, то мы найдем, что зерна хлорофилла покрывают в каждой клетке наружные стенки, т. е. верхнюю и нижнюю, на боковых же стенках их нет. Если же мох находился несколько часов в темноте, то все зерна хлорофилла оказываются на боковых стенках, [1] но тут же, на глазах наблюдателя, они начинают переползать на наружные стенки, пока не покроют их вполне. Понятно, что при нормальных условиях в клетках листьев мха должны происходить периодические изменения в расположении зерен хлорофилла; днем они находятся на наружных стенках, вечером переползают на боковые, где и проводят ночь, а к утру опять возвращаются на наружные, и так каждый день. Замечательно, что подобно темноте действует яркий солнечный свет; он также заставляет зерна хлорофилла перемещаться на боковые стенки, только гораздо быстрее, так что для этого достаточно 5—10 минут. Вследствие переползания зерен хлорофилла с наружных стенок на боковые, листья многих растений (например, комнатной герани) быстро бледнеют, если их выставить на яркий солнечный свет, а в тени снова становятся темнозелеными. Если выставить лист на солнце и часть его затенить каким-нибудь непрозрачным предметом, то весь лист, кроме затененной части, бледнеет, и если потом удалить затенявший предмет, то на листе получается изображение в виде темнозеленого рисунка на светлом фоне. [2] При рассматривании такого листа под микроскопом оказывается, что в темнозеленой части зерна хлорофилла во всех клетках покрывают наружные стенки, а в светлой — боковые (рис. 37). Впрочем, группировки зерен в темноте и на ярком свете не вполне между собою сходны; при более продолжительном действии яркого света хлоропласты скучиваются в известных углах клеток, чего не бывает в темноте. Вообще, законы, управляющие этим движением хлоропластов, еще не вполне выяснены. [3] Отчасти оно находится, повидимому, в связи со способностью хлорофилла разрушаться от яркого света: при умеренном освещении зерна хлорофилла размещаются плашмя, т. е. перпендикулярно к падающим лучам света, тогда как при сильном свете они стараются стать к нему ребром, что особенно ясно обнаруживается на водорослях, составленных из одной клетки (Vaucheria) или одного ряда клеток; так, у Mesocarpus, где вместо зерен находится в клетке зеленая пластинка, она располагается, смотря по условиям освещения, то плашмя к падающим на нее лучам, то ребром к ним. Вообще говоря, способность хлоропластов изменять свое положение в клетке дает им возможность занимать в ней наивыгоднее при данных условиях освещенные места, а потому несомненно полезна растению. Не выяснено до сих пор, перемещаются ли хлоропласты пассивно, увлекаемые плазмою, в которую они погружены, или это движения активные. [4] Колебания температуры также могут вызвать перемещение зерен хлорофилла. Если лист мокрицы (Stellaria

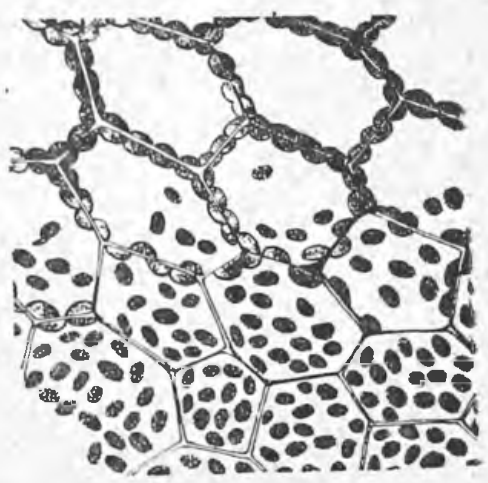


Рис. 37. Хлорофиллоносная ткань пластинки ряски (Lemna trisulca): нижняя часть находилась на рассеянном свете, а верхняя в темноте. (По Бородину.)

[1] Это положение называют иногда, следуя Франку, апострофою, а первое — эпистрофою.

[2] Эти теневые картины описал впервые Сакс (Sachs, 1859), а объяснил их Бородин (1869).

[3] Boem, 1857, 1863; Famintzin, 1867; Borodin, 1867, 1869; Frank, 1871, 1872; Prillieux, 1871; Stahl, 1880; Moore, 1888; Küster, 1905, 1906; Senn (см. выше); Knoll, 1908; Linsbauer u. Abramowicz, 1909.

[4] Большинство стоит за пассивность этих движений. Однако, Сенн решительно присоединяется к взгляду, высказанному еще в 1876 году Фельтеном (Velten, Aktiv oder Passiv в «Oest. bot. Ztschr.»), и считает их активными. По его описаниям, каждый хлоропласт окружен бесцветною плазменною оболочкою (перистромием), выпускающею отроги в виде псевдоподий, и движется вполне самостоятельно. Иногда, впрочем, хлоропласты посредством этих отрогов связаны в цепочку, которая перемещается целиком. Бесцветные отростки на хлоропластах видел еще Шааршмидт в 1880 году (реферат в «Bot. Cbl.» I, S. 457). Однако, эти наблюдения Сенна опровергаются позднейшими сообще-

media), находящийся на рассеянном свете, положить в воду, нагретую до 30° С, то через полчаса зерна хлорофилла, покрывавшие сначала стенки, параллельные поверхности листа, оказываются на боковых стенках, как бы под влиянием темноты или солнечного света. Перенося лист в воду обыкновенной комнатной температуры, можно восстановить прежнее расположение зерен. [1] Сотрясение или поранение (например, при отрезывании листа) также может вызвать в соседних с пораненными клетках переползание хлоропластов на боковые стенки. Впрочем, изучение этих изменений составляет уже предмет физиологии.

При внимательном исследовании зерна хлорофилла внутри его часто замечается одна или несколько резко очерченных крупинок (рис. 36); после извлечения хлорофилла спиртом крупинки эти остаются погруженными в бесцветный комочек, составляющий основу хлоропласта. Если подействовать теперь раствором иода, то основа окрашивается в бурый цвет, крупинки же, находящиеся внутри ее, принимают фиолетовый цвет. Эта реакция показывает, что крупинки состоят из крахмала. Иногда крупинки крахмала так малы, что почти незаметны или даже их вовсе нет; в других случаях они занимают почти весь хлоропласт, состоящий тогда как бы из одной большой или многих мелких крахмальных крупинок, облеченных тонким слоем хлорофилла. Исследования Сакса показали, что крахмальные крупинки представляют образование позднейшее и что появление крахмала в хлоропластах находится в полной зависимости от света, так что можно по произволу заставлять крахмал то появляться, то исчезать в одних и тех же зернах хлорофилла, если попеременно освещать и затемнять растение. В физиологии мы увидим, какое громадное значение в жизни растения имеет этот процесс образования крахмала в зернах хлорофилла.

Кроме крахмала, хлоропласты часто заключают мелкие капельки масла, особенно хорошо заметные у однодольных, а в более редких случаях — белковые кристаллы (см. ниже); наконец, в хлоропластах многих водорослей встречаются особые образования, названные пиреноидами (рис. 42), с которыми мы познакомимся далее. Хлоропласты находятся далеко не во всех клетках даже зеленых частей растения; например, в листьях наружный слой клеток, так называемая кожица, равно как жилки, не содержит хлорофилла. Но не всегда можно по цвету какой-нибудь части растения судить о том, есть ли в клетках ее хлорофилл или нет. Есть растения с совершенно красными листьями, которые кажутся не содержащими хлорофилла; но при микроскопическом исследовании оказывается, что красный цвет происходит от красного вещества, растворенного в клеточном соке, а кроме того в бесцветную протоплазму, выстилающую совнутри стенку, погружены настоящие хлоропласты; следовательно, зеленый цвет хлорофилла в этих листьях только скрыт более ярким красным цветом. Далее, есть группа водорослей (фикохромовые), клетки которых заключают синевато-зеленое содержимое: это зависит от присутствия в них, кроме хлорофилла, другого пигмента, синего цвета, который растворим в воде. Если убить такую водоросль посредством погружения в горячую воду, то вода окрашивается в синий цвет, а водоросль зеленеет. Другая группа водорослей (багрянки) отличается яркокрасным цветом: здесь находится особый красный пигмент, скрывающий присутствие хлорофилла. Наконец, в группе бурых водорослей (например, диатомовые, фукусы и др.) пластиды окрашены в буро-желтый цвет, но также заключают хлорофилл. Впрочем еще не решено окончательно, действительно ли цветные водоросли содержат хлорофилл, только замаскированный другим пигментом; возможно, что хлорофилл является уже как продукт распадения их сложного пигмента.

Хромопласты обыкновенно образуются из хлоропластов, которые в известных частях растения (венчик, стенка плода) теряют крахмал и хлорофилл, заменяя последний желтым или красноватым пигментом; могут они, впрочем, возникать и прямо из лейкопластов, минуя промежуточное состояние хлоропласт-

ниями Кнолля и Линсбауера (см. выше), а также Кюстера (Küster, 1910), и вопрос остается открытым. Скорость движения хлоропластов гораздо меньше скорости, с которою перемещаются амебы и плазмодии.

[1] Бородин, 1871, 1909; Senn (l. c., p. 118—130).

тов (в корнях моркови, например). Яркая окраска органа далеко не всегда вызывается хлоропластами. Чисто красные, голубые и фиолетовые пигменты обыкновенно растворены в клеточном соке и возникают без связи с пластидами. По форме хромопласты разнообразнее хлоропластов, так как бывают круглые, палочковидные, веретенообразные, серповидные, трехрогие и т. д. (рис. 38). Они также нежнее хлоропластов и легко расплываются или меняют форму при повреждении. Пигмент и здесь не пропитывает основы, а образует отдельные включения в виде окрашенных зернышек или в виде настоящих кристаллов, большею частью игольчатых или волосовидных, прямых или змеевидно изогнутых, по одному или несколько в каждом хромопласте. В редких случаях кристалл пигмента развивается так сильно, что вытесняет произведшую его протоплазменную основу хромопласта (например, в корнях моркови).

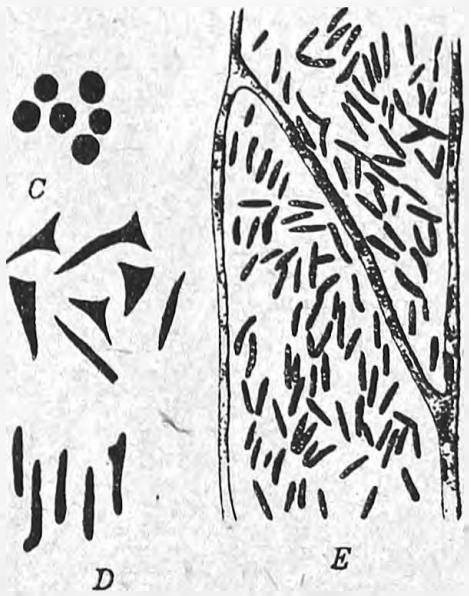



Рис. 38. Хромопласты: *C* — в плоде шиповника; *D* — в корнях моркови; *E* — в лепестках тюльпана. Увелич. 800. (По Шимперу.)

В химическом отношении зеленый пигмент, называемый хлорофиллом и играющий такую громадную роль в жизни растения и в экономии природы вообще [благодаря многочисленным исследованиям Ненцкого, Мархлевского (Marchlewsky, 1909), Вильштеттера и Штолля (Willstätter u. Stoll, 1913), а в последнее десятилетие Конанта (Conant J. B., 1931), Фишера (Fischer H., 1931, 1932, 1935), Р. Штолля (Stoll, 1933, 1936), А. Штолля и Видемана (Stoll A. u. Wiedemann E., 1932, 1933) с многочисленными сотрудниками, — окончательно изучен. Во-первых, было подтверждено, что зеленая часть, окрашивающая хлоропласты, состоит из двух пигментов: сине-зеленого хлорофиллина $\alpha$ (по Цвету, 1910), или хлорофилла *a* (по Вильштеттеру, 1913) и желто-зеленого хлорофиллина $\beta$ (по Цвету, 1910), или хлорофилла *b* (по Вильштеттеру, 1913). Формула первого в сокращенном виде:

$$[C_{31}H_{29}N_3Mg]\ (NH—CO)\ (COOCH_3)\ (COOC_{20}H_{39});$$

формула второго:

$$[C_{32}H_{28}O_2N_4Mg]\ (COOCH_3)\ (COOC_{20}H_{39}).$$

Оба пигмента представляют, таким образом, эфироподобные магний-органические соединения; в чистом виде они микрокристалличны и обладают красной флюоресценцией и характерными спектрами поглощения. Как видно из формул, у обоих пигментов имеется по две кислотных группы, из коих карбоксил одной связан с метильной группой, а карбоксил второй — с остатком особого, открытого Вильштеттером спирта, названного им фитолом ($C_{20}H_{40}O$). Этот спирт при омылении пигментов получается в количестве 33% от веса молекулы [1]. Магний связан с атомами азота; он очень легко отщепляется при действии кислот, даже таких слабых, как угольная кислота. Теряя магний, пигменты изменяют свою окраску в бурую, причем получаются феофитины *a* и *b*, известные ранее под названием хлорофиллана (Готтье, Гоппе-Зейлер). Они воскообразной консистенции; легко образуют комплексные соединения с солями тяжелых металлов, давая яркозеленые красящие вещества с красной флюоресценцией. Их можно применять в качестве чувствительных реагентов на цинк и медь.

При действии щелочей на хлорофиллины происходит омыление эфиризован-

[1] Отщепление фитола происходит при непосредственном участии особого, открытого Вильштеттером энзима хлорофиллазы, которая принадлежит к типу эндоэнзимов и повидимому принимает участие в реакциях синтеза хлорофилла в живой ткани растения (Mayer H., 1930).]

ных группировок и получаются двуосновные кислоты: *a* $C_{32}H_{30}ON_4Mg(COOH)_2$ и *b* $C_{32}H_{28}O_2N_4Mg(COOH)_2$. Они изумрудно-зеленого цвета, калийные соли их легко растворяются в воде.

При дальнейшем, более энергичном действии щелочей удаляется кислород и получаются вещества, лишенные карбоксильных групп, — этиофиллин — $C_{31}H_{34}N_4Mg$ и этиопорфирин — $C_{31}H_{36}N_4$.

Эти вещества представляют основной скелет молекулы хлорофилла. Этиопорфирин, согласно новейшим работам химиков, представляет комбинацию четырех пиррольных колец, несущих по одной метильной и одной этильной группе; его формула — $C_{32}H_{38}N_4$. В зависимости от положения боковых цепей возможны четыре изомера.

Этиопорфирин был получен как из хлорофилла, так и из гемоглобина крови, чем и было доказано, что по основному скелету своих молекул оба пигмента обнаруживают химическое родство.

Открытие Вильштеттером магния в молекуле хлорофилла, которому последний обязан своим зеленым цветом, было если не вполне новым, то во всяком случае крайне важным фактом, так как раньше предполагалось, что хлорофилл содержит железо, и наличие магния подвергалось сомнению.

Исследование большого числа растений из самых различных систематических групп показало, что зеленые пластиды заключают те же два хлорофиллина, причем даже количественное соотношение их остается более или менее постоянным: примерно на три молекулы хлорофиллина *α* приходится одна молекула хлорофиллина β. Только у бурых водорослей зеленый компонент состоит главным образом из хлорофиллина *α*, к которому прибавляется лишь очень небольшое количество хлорофиллина β.

Вильштеттер выяснил также, что открытый Бородиным (1882) и более подробно исследованный Монтеверде (1892 *a*) кристаллический хлорофилл представляет продукт замещения фитола этильной группой. Подобный же кристаллический продукт получается замещением фитола метильной группой. Эти кристаллические дериваты были названы этил- и метил-хлорофиллидами, тогда как нормальный хлорофилл, согласно этой терминологии, должен быть назван фитил-хлорофиллидом.

Бородин получал кристаллы этил-хлорофиллида при обработке срезов зеленых частей спиртом; после выпаривания спирта на стеклышке оседают превосходные темнозеленые или черные кристаллы в виде правильных тетраэдров или трех- и шестиугольных пластинок.

Хлоропласты, кроме собственно хлорофилла, заключают еще два пигмента желтого цвета: ксантофилл и каротин. Если спиртовой зеленый настой хлорофилла встряхнуть с бензином, то жидкость разделяется на два слоя: верхний, бензиновый, обыкновенно зеленого цвета и содержит хлорофилл (и каротин), а нижний, спиртовой, — желтого цвета и заключает ксантофилл. Последний легко кристаллизуется: при высыхании зеленого настоя получается желтая кайма, состоящая из призматических кристаллов ксантофилла. Но кроме ксантофилла зеленые части содержат еще другой желтый пигмент, прямо извлекаемый из зеленых частей бензином и легко кристаллизующийся в красных ромбических пластинках, которые, противоположно ксантофиллу, легко растворимы в бензине, а с трудом — в спирте; подобные красные блестки часто наблюдаются при обработке зеленых разрезов на предметном стекле спиртом, после высыхания препарата. [1] Пигмент этот оказался тождественным с каротином, придающим корням моркови оранжевый цвет, каротин же представляет наилучше изученный из растительных пигментов. Он принадлежит к группе так называемых липохромов, весьма распространенной и в животном царстве. Липохромы отличаются общим свойством в твердом виде синеть от крепкой серной кислоты; ту же реакцию обнаруживают и кристаллы ксантофилла; следовательно, и он принадлежит к липохромам. [Присутствие желтых пигментов в зеленых пластидах долгое время составляло загадку, так как было неясно, в каком отношении они стоят

[1] Borodin, 1883.

к зеленым хлорофиллинам. Эта загадка разрешилась только в самое последнее время благодаря работам Каррера П., Купа Л., Цейхмейстера, Ледерера Е.[1] и др., которые заинтересовались каротином в связи с тем, что он оказался исходным веществом, из которого образуется столь важный для питания животных и человека витамин *А*. Эйлер и Каррер (Euler A. и Karrer P.) доказали, что каротин, воспринятый с пищей, в печени животных переходит в витамин *А* путем окислительного расщепления углеродной цепи его на две части.

Данные Вильштеттером формулы — каротина $C_{40}H_{56}$ и ксантофилла $C_{40}H_{56}O_2$ — были подтверждены новейшими исследованиями. Но, кроме того, было выяснено также строение молекулы каротина, причем оказалось, что оно очень близко к строению молекулы фитола, входящего в состав хлорофиллинов. Каротин представляет углеводород, окраска которого обусловливается двойными связями между атомами углерода в цепи. Если подвергнуть каротин гидрогенизации, т. е. вводить в его молекулу атомы водорода по местам двойных связей, то окраска постепенно бледнеет, а структура молекулы приближается к структуре молекулы фитола. Фитол по своему строению представляет как бы гидрогенизованный каротин, цепь которого распалась на две части.

Таким образом, есть все основания считать, что фитол и каротин образуются из одного и того же вещества; в таком случае понятно неизменное присутствие каротина в пластидах, содержащих хлорофилл.

Каротин, или, согласно химической номенклатуре, углеводород каротен, является представителем группы сходных по химическому строению молекулы красящих веществ, которые объединяются в настоящее время под названием каротиноидов. Они чрезвычайно широко распространены как в растительном, так и в животном мире, что, повидимому, объясняется их химическим родством с витамином *А*. Большое разнообразие этих пигментов обусловливается их способностью давать изомерные формы. Общим внешним признаком для них являются растворимость в жирах и синее окрашивание от действия концентрированной серной кислоты. Они дают кристаллы мягкой воскообразной консистенции в виде призм, табличек или игол, нередко изогнутых. Кристаллы обладают двояким лучепреломлением и при наблюдении в поляризационном микроскопе обнаруживают яркий плеохроизм — светятся на темном поле всеми цветами радуги.

В настоящее время благодаря применению выработанного Цветом (1910) так называемого адсорбционного метода удалось получить в химически чистом виде три изомерные формы каротина, $\alpha$, $\beta$ и $\gamma$, а также целый ряд других каротиноидов, извлекаемых из растений и животных. Постоянно встречающийся вместе с каротином в хлоропластах ксантофилл оказался спиртовым производным каротина; он является изомером лютеина, пигмента куриного желтка.

В хлоропластах высших зеленых растений и зеленых водорослей встречаются из каротиноидов только каротин и ксантофилл. Каротиноиды водорослей, впрочем, мало изучены; у бурых водорослей присутствует аналог ксантофилла фукоксантин ($C_{40}H_{56}O_6$). Особенно разнообразны каротиноиды, встречающиеся в хромопластах цветов и плодов. Из них очень распространен ликопин ($C_{40}H_{56}$), изомер каротина, дающий кристаллы розово-красного цвета. В большом количестве он встречается в плодах томатов и мякоти арбузов. Но он также найден у пурпурных бактерий.[2] Каротиноиды хромопластов нередко кристаллизуются в самих пластидах.

Из содержащих кислород каротиноидов хромопластов следует упомянуть родоксантин ($C_{40}H_{50}O_2$), розово-красный пигмент, встречающийся в большом количестве в присемянниках тисса (Taxus baccata).

Как уже упомянуто выше, хромопласты образуются чаще всего из хлоропластов (например, при созревании плодов); при этом хлорофилл и сопровождаю-

---

[1] [Lederer E., 1934. Имеется сводка литературы. См. также Вильштедт Г. (1936).
[2] Любименко В. Н., 1923.]

щие его каротин и ксантофилл разрушаются, а на место их формируются новые каротиноиды (например, ликопин в плодах томатов, арбуза). Совершенно такой же процесс происходит и при осеннем пожелтении листьев: в желтых осенних листьях нет ни каротина, ни ксантофилла, так как оба эти пигмента исчезают вместе с хлорофиллом. Подобно плодам, листья созревают, и в хлоропластах происходит смена пигментов. У некоторых хвойных пород, например у туи (Thuja) зимою листья краснеют; часть хлорофилла при этом разрушается, и в пластидах накопляется родоксантин, отчего пластиды принимают красный цвет. С наступлением теплого весеннего времени родоксантин разрушается, снова образуется хлорофилл, и листья зеленеют. Это позеленение, впрочем, легко получается и зимой, если срезанную веточку туи внести в теплое светлое помещение. О превращениях пигментов в пластидах см. Любименко (1916, 1926 и 1927).] Любопытна та легкость, с которою у многих водорослей зеленый цвет сменяется красным (например, при образовании спор и, наоборот, при прорастании спор); красный цвет обусловливается здесь каротином, [1] что, конечно, еще не дает права утверждать превращение хлорофилла в липохром, и обратно. [До сих пор остается не вполне решенным вопрос о характере связи пигментов с белками бесцветной стромы пластид. Прежние представления о том, что пигменты в натуральном виде включены в строму в виде мельчайших частиц или образуют мельчайшие капельки, будучи растворены в веществах липоидного характера, не подтвердились новейшими цитологическими исследованиями (Zirkle C., 1926). Окрашенная часть хлоропласта оказалась вполне гомогенной. Не подтвердилось также представление Герлички (Herlitzka A., 1912) и Ивановского (1913) о том, что хлорофилл в виде водного коллоидального раствора пропитывает строму пластиды. Оказалось, что водный коллоидальный раствор хлорофилла совершенно лишен красной флюоресценции, тогда как живые хлоропласты обладают ею.

Любименко (1921, 1923) высказал мысль, что пигменты образуют с белками стромы химическое комплексное соединение (цветной белок), которое разрушается при всех воздействиях, вызывающих денатурацию белка; пигменты при этом освобождаются и образуют смесь, которую мы и находим в спиртовых вытяжках. Освобожденные от связи с белком пигменты становятся очень чувствительными к действию кислорода, света и кислот. Пользуясь этой чувствительностью пигментов пластид, Сидорин М. (1932, 1933) и Мацков Ф. (1936) предложили определять момент отмирания протоплазмы и свертывания ее белкового компонента, первый — по выцветанию листовой ткани на ярком свете, а второй — по превращению хлорофилла в феофитин при действии слабой соляной кислоты.

К этому представлению в новейшее время присоединился и Штоль А. (Stoll A., 1936), который предлагает называть соединение хлорофилла с веществами стромы пластид хлоропластином. [2] Его получил в виде коллоидального водного раствора из Aspidistra elatior Любименко (1921). В отсутствие кислорода пигменты пластид оказываются очень прочными, вследствие чего отмершие водоросли сохраняют свою окраску очень долгое время в иле, образующемся на дне озер и морей. Хлорофилл в виде феофитина и каротиноиды были обнаружены в озерном иле на большой глубине в осадках, называемых сапропелями, а также в морском иле третичной эпохи (Любименко, 1923 и 1930) и даже в бурых каменных углях (Noack K. u. Weigelt J., 1931). Количество каротиноидов в хлоропластах непостоянно; обычно оно составляет одну треть хлорофиллинов, падая до одной шестой и даже до одной седьмой (Любименко, 1926). Количество каротина составляет примерно треть количества ксантофилла. При нормальной окраске хлоропластов количество каротина мини-

[1] Каротином большей частью окрашено и так называемое глазное пятно (иначе стигма), свойственное бродяжкам многих водорослей. Это красное (реже бурое) тельце различной (иногда палочкообразной) формы, лежащее у переднего конца (носика) зооспоры. Повидимому, оно служит органом восприятия света. Однородно ли оно, или имеет основу из плазмы, подобно хромопластам, — вопрос спорный.

[2] [См. также Baas Becking, 1934, 1935 и Hubert B., 1935.]

мальное; второе место занимает ксантофилл; затем идет хлорофиллин β, и максимум падает на хлорофиллин α. Все эти соотношения, однако, непостоянны и изменяются вместе с изменением окраски пластид.

Пигментная система хлоропластов является упрощенной, так как в пластидах синезеленых, бурых, красных, диатомовых водорослей и перидиней к неизменно присутствующим хлорофиллинам и каротиноидам прибавляются новые типы пигментов. Из них известны белковые цветные соединения, извлекаемые водой из синезеленых водорослей под названием фикоцианa и из багрянок под названием фикоэритрина; первый — синего цвета, а второй — розово-красного. Цветной компонент этих пигментов так прочно связан с белками, что отделить его без разрушения белков не удается; поэтому их предлагают называть фикохромопротеидами (Kylin H., 1912). Лембергу (Lemberg R., 1928) удалось выделить цветные компоненты; он называет их фикобилинами. Фикоцианбилину, полученному из фикоцианa, он дает формулу $C_{34}H_{44}O_8N_4$. Пигмент составляет всего 2% по весу хромопротеида; металлов не содержит. Фикоэритринбилин беднее кислородом и путем окисления, повидимому, может быть переведен в фикоцианбилин. [1]

Наряду с каротиноидами очень близкие к хлорофиллинам пигменты найдены у так называемых зеленых бактерий (Pelodictyon, Pelogloea и др.), растущих в серных источниках. По данным Пономарева (1930), бактерии эти заключают два зеленых пигмента, аналогичных хлорофиллинам α и β.]

Из чего возникает хлорофилл при зеленении растения, мы в точности не знаем. [У водорослей, мхов, папоротникообразных и голосемянных все пигменты хлоропластов образуются в темноте; у хвойных, однако, наблюдается при этом меньшее накопление пигментов, и для нормального зеленения требуется участие света. У покрытосемянных растений в темноте нормального зеленения не происходит: строма пластид не достигает нормальных размеров, и вместо хлорофиллинов α и β, каротина и ксантофилла, образуется особый зеленый пигмент, протохлорофиллин (протохлорофилл Монтеверде) в очень небольшом количестве; он сопровождается преобладающими количественно ксантофиллоидами, отчего пластиды приобретают желтый цвет, характерный для этиолированных проростков. При выставлении их на свет протохлорофиллин часто фотохимически превращается в хлорофиллины; но дальнейшее накопление зеленых пигментов совершается медленно, и скорость его зависит как от температуры, так и от присутствия достаточного количества кислорода.

Бесцветное вещество, названное Саксом лейкофиллом, из которого образуется пигментная система хлоропластов, до сих пор не выделено, и химическая природа его остается неизвестной. [2]

Количество хлорофилла, накопляемого в хлоропластах, определяется наследственными свойствами вида (Любименко, 1916; Любименко и Паламарчук, 1916 и 1924). Максимальное количество хлорофилла получается

---

[1] [Kylin H., 1910, 1911, 1912, 1927, 1931; Данилов А. Н., 1916, 1922; Kitasato Z., 1926.

[2] Так как в состав натурального хлорофилла, окрашивающего хлоропласты, входят не только хлорофиллины, но и каротиноиды, то процесс зеленения нужно понимать как процесс накопления зеленых и желтых пигментов. Первая фаза синтеза заключается в образовании лейкофилла, в состав которого входят, повидимому, белок и неокрашенный хромоген; лейкофилл без участия света превращается путем окисления в хлорофиллоген, окрашивающий пластиды этиолированных проростков. При выставлении на свет имеющийся в хлорофиллогене запас протохлорофиллина моментально превращается в хлорофиллины; затем в течение 2—4 часов на свету наблюдается увеличение количества хлорофиллинов, а количество каротиноидов падает. Наконец, спустя 4—6 часов после выставления на свет, начинается также увеличение количества каротиноидов. Сущность происходящих при этом химических реакций еще не вполне выяснена.

Протохлорофиллин в большом количестве накопляется в зеленых внутренних оболочках семян некоторых тыквенных, как тыква, люффа и др. По химическому составу он оказался очень близким к хлорофиллину α, но с меньшим содержанием кислорода.

См. Wiesner J., 1877; Monteverde N., 1894; Lubimenko V., 1905, 1906, 1935; Монтеверде Н. и Любименко В., 1909; Monteverde N. u. Lubimenko W., 1911; Lubimenko V. u. Hubbenet E., 1930, 1932; Любименко В. и Гортикова Н., 1934 и 1936; Noack K. u. Kiessling W., 1929, 1930, 1931; Scharfnagel W., 1931; Horst R., 1933.]

только при наиболее благоприятных условиях; на всякое ухудшение условий освещения и питания растение реагирует уменьшением количества хлорофилла, причем крайние степени ненормально слабого зеленения известны под термином *хлорозиса*. Вообще пластида является самым чувствительным элементом клетки и тотчас же реагирует на воздействие внешних и внутренних факторов (между прочим и химическим превращением своих пигментов).

Хлорозис может быть также наследственным; столь излюбленные в садоводстве расы пестролистных растений представляют образцы различных форм наследственного хлорозиса, вплоть до полного *альбинизма*, т. е. отсутствия зеленой окраски на отдельных участках листьев.]

Далеко не все желтые растительные пигменты принадлежат к липохромам; желтые лепестки [цветов] некоторых растений (например, георгины) обязаны своим цветом пигменту, растворенному в клеточном соке (антохлор). Замечательных оптических свойств хлорофилла и других пигментов мы здесь касаться не станем. [Литературу об окраске растений см. *Любименко* и *Бриллиант*, 1924.]

**Белковые кристаллы.** [1] В некоторых случаях белковое вещество принимает в клетке форму кристаллов, отличающихся, однако, способностью разбухать в воде, а еще более в слабых кислотах или щелочах, тогда как настоящие кристаллы могут только растворяться в воде, но никак не впитывать ее в себя. Часто их называют поэтому не кристаллами, а *кристаллоидами*; но термин этот неудачен, потому что в химии кристаллоидами называют, напротив, вещества, способные образовывать настоящие кристаллы, белковые же вещества принадлежат к так называемым коллоидальным веществам. Так как белковые кристаллы удалось получить искусственно (из американских орехов) при условиях, тождественных с условиями всякой кристаллизации, то их можно рассматривать как действительные кристаллы коллоидального вещества. Насколько до сих пор известно, они принадлежат то к правильной, то к гексагональной системе (ромбоэдры); в последнем случае они при разбухании значительно меняют свои углы, а некоторые обнаруживают слоистость. В тесной связи со способностью разбухать стоит способность белковых кристаллов впитывать красящие вещества (подобно плазме), немыслимая для настоящих кристаллов; она-то и дает возможность определить под микроскопом химическую природу любопытных образований.

Белковые кристаллы могут лежать: 1) непосредственно в плазме или клеточном соке, 2) в клеточном ядре, 3) в пластидах, 4) в особых *протеиновых* или *алейроновых зернах*. Первый случай наблюдается, например, в клубнях картофеля; здесь в клетках, лежащих тотчас под шкуркою и бедных крахмалом, встречаются обыкновенно кристаллики кубической формы, по одному в каждой клетке (рис. 39), составленные из белкового вещества, как видно из микрохимических реакций. [2] Такие же кристаллы встречаются у некоторых грибов (мукоры) и водорослей (багрянки). В ядре белковые кристаллы встречены у многих папоротников, одно- и двудольных. [3] Как видно из рис. 40, они лежат внутри ядра, то в единственном, то во множественном числе и имеют весьма различную форму, обыкновенно угловатых пластинок. Что касается пластид, то всего чаще заключают их хромопласты, причем бесцветный белковый кристалл либо лежит внутри хромопласта, придавая ему вытянутую, палочко- или веретеновидную форму, либо только прилегает к нему в виде, например, бесцветной, легко расплывающейся от воды иглы, которая часто гораздо длиннее самого хромопласта.

---

[1] *Hartig* Th., 1855, 1856; *Maschke*, 1859; *Radlkofer*, 1859; *Cohn*, 1859; *Nägeli*, 1862; *Kraus*, «Pringsh. Jahrb.», 8; *Klein*, 1872; *Pfeffer*, 1872; *Schimper*, 1878, 1881; *Dufour*, 1882; *Leitgeb*, 1886; *Lüdtke*, 1889; *Zimmermann*, 1891 *a*, 1893 *b*; *Stock*, 1892; *Amadei*, 1898; *Heinricher*, 1900; *Tschirch* u. *Kritzler*, 1900; *Spiess*, 1905; *Guilliermond*, 1907 — протеиновые зерна злаков; *Beauverie*, 1908 — глобоиды.

[2] У Lathraea *Гейприхер* встречал до ста мелких белковых кристаллов в одной клетке.

[3] См. особенно у *Циммермана*. *Коль* (*Kohl*, 1908) описывает белковый кристалл в ядре дрожжевой клетки.

Белковые кристаллы представляют, несомненно, запасное белковое вещество [(альбумины или, чаще, глобулины)]. При ослабленном питании Rhinanthus, нормально богатый такими кристаллами, обходится без них (S p e r l i c h, 1906).

[В роли запасного белкового вещества выступают также заключенные в клеточном ядре ядерные тельца, или н у к л е о л и. По М е й е р у (1920), нуклеоли (величина их обычно не достигает более 5 μ) наблюдаются в ядрах всех видов клеток и являются запасными веществами, необходимыми для каждого протопласта. К и н (K i e h n, 1917) наблюдал изменения в величине нуклеолей в сторону их уменьшения при делении ядер и при образовании новых клеточных стенок, а также совершенное их исчезновение при прорастании семян Galtonia candicans. Между белковыми кристаллами и нуклеолями, повидимому, имеется какая-то тесная связь, которая, однако, не разъяснена. Картину физической связи между теми и другими образованиями наблюдал М а р в и н с к и й (1930) при исследовании семян Mirabilis jalapa. В ядрах некоторых клеток покоящегося зародыша семени имеются белковые кристаллы с шаровидными выпячиваниями или как бы с прилегающим к ним вторым ядрышком. При прорастании белковые кристаллы сильно разбухают, увеличиваясь почти вдвое, а шаровидные образования (нуклеоли) отшнуровываются и затем распадаются на мелкие зернышки. Появление расщепления на зернышки нуклеолей наблюдается также и при растворении протеиновых (алейроновых) зерен, причем белковые кристаллы постепенно уменьшаются в объеме. Явление раздробления нуклеолей и их регенерации из белковых кристаллов некоторыми авторами (Ц и г е н ш п е к, Н е т о л и ц к и й, 1935) связывается с образованием ферментов. Нуклеоли, которые по гипотезе Ц и г е н ш п е к а являются запасом профермента (зимогеном), при прорастании семян используются клеточным ядром для образования ферментов, а затем они образуются вновь, почему продукция ферментов продолжается долгое время.]

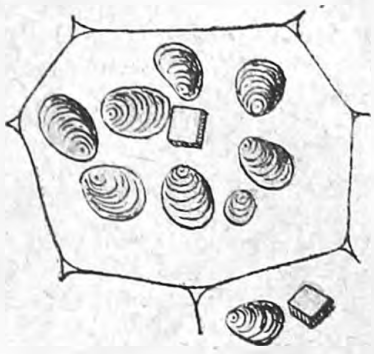


Рис. 39. Клетка из картофельного клубня с крахмальными зернами и одним белковым кристаллом.

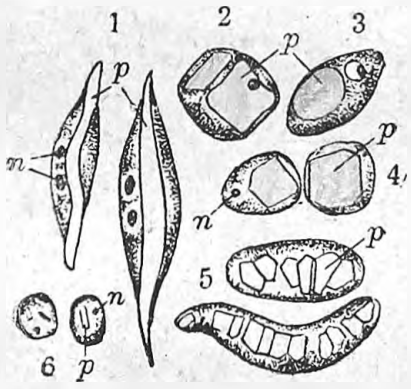



Рис. 40. Клеточные ядра с белковыми кристаллами *p* из: *1* — кожицы завязи Campanula Trachelium, *2*—губчатой мякоти листа Melampyrum arvense, *3* — кожицы листа Lophospermum scandens, *4* — столбчатой мякоти листа Candollea adnata, *5* — стенки плода Rhinathus major, *6* — семяпочки Mimulus Tillingi; *n* — ядрышко.

**Протеиновые зерна** чрезвычайно распространены в семенах, особенно маслянистых; в мучнистых они очень мелки, а потому менее удобны для исследования. Они имеют вид обыкновенно бесцветных (редко окрашенных), округленных зерен, сильно преломляющих свет, подобно зернам крахмала, и состоят из белковых веществ,[1] не заключая вовсе масла, как одно время ошибочно думали. Истинная природа этих образований, открытых еще Г а р т и г о м Т. в 1855 году, выяснилась лишь впоследствии.[2] Протеиновые зерна суть отвердевшие (при созревании семени, всегда сопряженном с потерею воды) вакуоли, снова превращающиеся в таковые при прорастании

[1] По Ч и р х у и К р и ц л е р у, главным образом из глобулинов, но это скорее вителлины (см. у C z a p e k).

[2] В е р м и н с к и й, 1888 и W a k k e r, 1888. [См. также M e y e r, 1920. Д а н ж а р (D a n g e a r d, 1921, 1922), так же как и М е й е р, пришел к выводу, что алейроновое зерно представляет застывшую, в результате высыхания, систему вакуоли (вакуом). При прорастании семян алейроновые зерна снова превращаются в вакуоли. Взгляд на вакуомное происхождение алейроновых зерен, однако, некоторыми авторами не разделяется. Ш о д а, М о т ь е, В у к, А р н о л ь д (C h o d a t, 1920; M o t t i e r, 1921; V o u k, 1925; A r n o l d, 1927) высказываются за пластидогенное образование алейроновых зерен, причем в роли протеопластид выступают мелкие зернистые включения, находящиеся в плазме, характеризующиеся как хондриозомы.]

семени. Вакуоля, заключающая раствор белкового вещества, застывая, дает белковое протеиновое зерно. При этом нередко часть белкового вещества выкристаллизовывается. Поэтому отличают два главных типа протеиновых зерен — содержащие белковые кристаллы и не содержащие таковых. Типы эти постоянны для каждого данного растения, даже для целых семейств. Обыкновенно, однако, при наблюдении разреза в масле или глицерине (в воде разрез маслянистого семени дает эмульсию, затрудняющую исследование) белковые кристаллы незаметны даже там, где они существуют (как, например, в семенах клещевины; рис. 41, *A*), вследствие того, что не отличаются лучепреломлением от основной массы протеинового зерна; но после осторожного прибавления воды они обрисовываются совершенно резко (рис. 41, *B*). Почти всегда они находятся лишь по одному в каждом зерне. На своей поверхности протеиновое зерно облечено тончайшею пленочкою, обнаруживающеюся после обработки слабою щелочью, в которой она нерастворима, тогда как и белковый кристалл и основная масса зерна исчезают в этом реактиве; пленочка эта состоит, однако, также из белкового вещества. Кроме белковых кристаллов, в протеиновых зернах встречаются еще неорганические включения. Повсеместно распространены так называемые глобоиды (рис. 41) — шарики, содержащие, как показал Пфеффер, кальций, магний и фосфорную кислоту [1] в сочетании с каким-то органическим веществом; они находятся в протеиновом зерне то в единственном (рис. 41), то во множественном числе. У некоторых растений, кроме зерен с глобоидами, встречаются в том же семени особые клетки, протеиновые зерна которых содержат настоящие кристаллики щавелевокальциевой соли, всего чаще в виде крошечных друз (см. ниже).

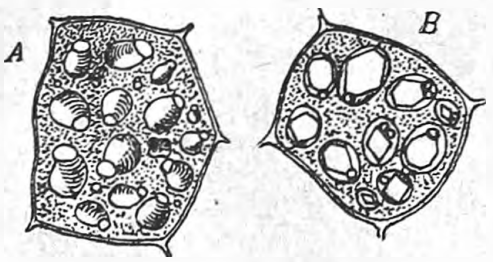



Рис. 41. Протеиновые зерна в клетке сухого семени Ricinus: *A* — до, *B* — после действия воды. В *A* виден в каждом протеиновом зерне только глобоид; в *B* обнаруживается сверх того белковый кристалл. (По Пфефферу.)

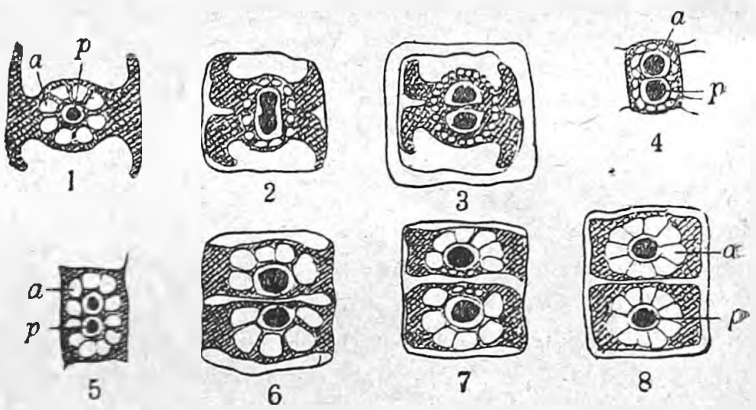



Рис. 42. Hyalotheca mucosa. Деление хроматофор и пиреноидов *p* с крахмальными обложками *a*. (По Шмицу.)

Кроме протоплазмы, ядра, пластид, белковых кристаллов и протеиновых зерен, известны в клетках еще некоторые специальные образования, также протоплазменного характера, т. е. составленные из

[1] Грам (Gram; датская работа 1901 года) нашел в глобоидах зонтичных яблочную [и янтарную] кислоты. По Бовери (Beauverie, 1908), органическая основа глобоида азотистая и сродна с волютином. [Присутствие волютина в глобоидах алейроновых зерен Ricinus и Cucurbita установил Мейер (Meyer A., 1904, 1920); он же указал реакции на волютин; наиболее характерная из них: препараты, окрашенные метиленовой синькой Эрлиха, разведенной в десятикратном объеме воды, обрабатываются затем однопроцентной $Na_2SO_4$; при этом раскрашивается все, кроме волютина. Волютин рассматривается как запасное вещество, особенно распространенное среди низших растений, у бактерий, водорослей, грибов. Волютин состоит главным образом из нуклеиновых кислот; у низших организмов он наблюдается в виде мелких (2—3 μ) телец, заключенных в плазме или в особых вакуольках (Aspergillus по Тунману) (Tunmann, 1931). Особенно много волютина, по Зикесу (Zikes, 1922), у дрожжей, хотя у некоторых видов он отсутствует совершенно. В старых дрожжевых клетках волютин исчезает, причем исчезновение волютина, по Зикесу, не связано с брожением, как полагал Геннеберг (Henneberg, 1915). Рядом исследователей установлено исчезновение волютина при культуре низших растений без фосфора; в то же время количество волютина увеличивается в случае внесения в питательный субстрат углеводов, аспарагина, пептона и проч. (Zikes, 1922; Prat, 1922).

Кроме Ca, Mg и фосфорной кислоты, по Мейеру (Meyer A., 1920), в глобоидах присутствуют, вероятно, K, Fe, Mn и $SiO_2$. По Нетолицкому (Nietolitzky, 1935), в феноле алейроновые зерна злаков, а также клещевины, подсолнечника, дают блестящие красноватые точки, свидетельствующие об окремнелости алейроновых зерен, об отложении в них кремнезема в виде мелких зернышек.

белковых веществ, природа которых, однако, еще не достаточно выяснена; таковы: пиреноиды, элеопласты и другие. Пиреноиды[1] свойственны только водорослям (как зеленым, так и бурым или красным, но далеко не всем) да немногим печеночным мхам (Anthoceros) и всегда заключены в хроматофорах. Это тельца то округлые, то угловатых очертаний вследствие содержания белкового кристалла. Одно время считали их ядроподобными образованиями, но потом убедились, что они нуклеина не содержат. Пиреноиды могут размножаться делением (рис. 42), но могут также возникать свободно внутри хлоропласта. Вокруг пиреноидов особенно охотно появляются крахмальные крупинки, окружающие их как бы венцом (рис. 42) и обыкновенно сразу указывающие число и местонахождение пиреноидов.[2] Но кроме таких обложных пиреноидов бывают и голые; если, например, спирогиру продержать некоторое время в темноте, то крахмалистые обложки их пиреноидов исчезнут.

У зеленых водорослей из группы конъюгат (спирогира и пр.) Палла (1894) описал особые кариоиды —тоже ядроподобные образования, но не погруженные в хлоропласт, как пиреноиды, а прилегающие к нему снаружи.

У однодольных из лилейных и орхидных встречаются так называемые элайопласты[3] — протоплазменные, в основе бесцветные тельца, пропитанные маслом и потому сильно преломляющие свет, шаровидной или гроздевидной формы, иногда неправильной, вроде маленького плазмодия.[4] Обыкновенно в клетке всего один элайопласт, погруженный в плазму и расположенный в соседстве с ядром; редко их много (Ornithogalum). При нагревании препарата масло выступает капельками из протоплазменной основы элайопласта. Быть может, сюда же следует отнести и крупные масляные тела[5] (Oelkörper), распространенные у печеночных мхов, хотя своеобразное развитие отличает их от элайопластов, — повидимому, они образуются из вакуоли наподобие алейроновых зерен. Вначале их принимали то за инулин (Шахт), то за смолу (Томмр), то за воск и т. д. В действительности они состоят из эфирного масла, воды и плазменной основы; поверхностную пленку, часто (особенно у юнгерманний) наблюдаемую при препарировании, Гаржан (Gargeanne, 1903) считает искусственным продуктом — результатом действия дубильных веществ клеточного сока на белковую основу масляного тела. Тела эти встречаются во всех органах печеночников кроме спор и ризоидов. Пфеффер (Pfeffer, 1874) считал их отбросом, Шталь (Stahl, 1888 *a*) — за средство защиты от нападений улиток.

Элайопласты и масляные тела хорошо отличаются друг от друга своим развитием и биологическим значением, так как масло первых расходуется организмом, а масло вторых является отбросом, но химически разграничить их трудно. Строма элайопластов дает ясные белковые реакции, а строма масляных тел — лишь слабые. Известен ряд сомнительных маслянистых образований этого рода, например в кожице Potamogeton (Lündström, 1888; Lidforss, 1898); Бертольд (Berthold, 1898) описал у багряпок образования, которые Ганзен считал за гликоген, а Голенкин (1894) признал за элайопласты.

Протоплазма и заключенные в ней пластиды порождают различного рода образования, которые по составу резко отличаются от азотистой плазмы, ибо не содержат азота. Такими продуктами представляются: клеточная оболочка, выделяемая плазмою на поверхности, клеточный сок с разнообразными веществами в нем заключенными, выделяемый плазмою внутри, наконец, крахмальные зерна, приготовляемые специально пластидами. Только для клеточного ядра неизвестно никаких специальных порождаемых им продуктов.

---

[1] Кроме указанных выше работ Шмица, Шимпера и Мейера, см. Overton, 1889 — Volvox, Hieronymus, 1892 — Dicranochaete, Timberlake, 1901 — Hydrodictyon и работы Хмелевского (1896—1899 и 1902, 5 сообщений) и «Материалы к морфологии и физиологии зеленых водорослей», 1904). Свод дан в книге Ольтманса (Oltmanns, 1905).

[2] Эти крахмальные зерна считаются обыкновенно лежащими в плазме хроматофоры. Однако, Хмелевский в своих работах приписывает пиреноидам более сложное строение, отличая в них центральное тело и пленчатые отроги, внедренные между крахмальными зернами и придающие пиреноиду звездчатую форму. Кроме того, центральное тело составлено из двух различных веществ — более плотного, в виде сети, и менее плотного. По Тимберлэку, у Hydrodictyon от пиреноида отщепляются кусочки, превращающиеся будто бы в крахмальные крупинки. По Дершау (Derschau, 1909), пиреноиды Conferva (однако не все) связаны с клеточным ядром особыми нитями; это будто бы амебовидные выросты ядра, пронизывающие хлоропласт и крахмальную обложку пиреноида. У спирогиры, впрочем, давно известны нити плазмы, направляющиеся от ядра именно к пиреноидам.

[3] Их описал впервые Вакker (Wakker, 1888) в кожице листьев ванили, а дальнейшие случаи распространения у однодольных указали Циммерман и Рациборский (Zimmermann, 1893 *b*; u. Raciborski, 1893). Затем Бир (Beer, 1909) нашел их в органах цветка сложноцветного, следовательно двудольного растения — Gaillardia, а Политис (Politis, 1911) — у некоторых Malvaceae (сверх 30 новых однодольных из 22 семейств). Политис, отрицая мнение Циммермана (паразитизм) и защитную роль, приписываемую им Рациборским, считает элайопласты за особые пластиды для выработки запасного масла. Белковая их строма сходна будто бы с веществом ядрышек. У луковичных эти пластиды образуются заново после каждого пробуждения вегетации. [О реакциях см. Tunmann, 1931.]

[4] Циммерман подозревает даже, не паразитный ли это гриб.

[5] Pfeffer, 1874 *b*; Küster, 1894; Lohmann, 1903; Garjeanne, 1903; Rivett, 1918 — Alicularia.

**Клеточная оболочка**. Протоплазма весьма редко остается продолжительное время голою; почти всегда она, тотчас же после обособления в виде клетки, одевается твердою оболочкою, представляющею продукт протоплазмы, резко отличающийся от нее по химическому составу. Молодая оболочка представляется в виде очень нежной, однородной, стекловидно-прозрачной перепонки, которая даже при самых сильных увеличениях кажется совершенно бесструктурной. В течение жизни клетки оболочка подвергается разнообразным изменениям: она растет как в поверхности, так и в толщину; в ней обнаруживается известное правильное строение, а именно слоистость и полосатость, и меняются химический состав и физические ее свойства.

Молодая оболочка состоит из вещества, называемого целлюлезою, или клетчаткою; вещество это выражается формулою $C_6H_{10}O_5$; [1] следовательно состоит только из углерода, водорода и кислорода и не содержит азота, чем оболочка резко отличается от протоплазмы. Целлюлеза [2] относится к группе углеводов, названных так потому, что в них водород и кислород находятся в том же численном отношении, как и в воде. Искусственно целлюлеза до сих пор не получена и может быть добыта не иначе, как из растительных тканей; в нечистом виде она известна каждому под именем писчей бумаги, а шведская цедильная бумага и хлопчатая бумага (вата) представляют очень чистую клетчатку. Долго думали, что клетчатка есть вещество, исключительно свойственное растительному царству и, таким образом, химически отличающее растения от животных; потом нашли клетчатку в некоторых низших животных, именно в асцидиях. Только три вещества растворяют клетчатку — серная кислота (крепкая), хромовая кислота и аммиачная окись меди, или куприаммоний (голубая жидкость, получаемая растворением окиси меди в аммиаке и называемая швейцеровым реактивом). Из них только последний растворяет клетчатку без изменения ее состава; кислоты и щелочи осаждают из этого раствора клетчатку в виде аморфного белого порошка. Однако,[3] целлюлеза может кристаллизоваться. Если разрезы обработать швейцеровым реактивом, затем осторожно промыть аммиаком и водою, то внутри клеток оказываются игольчатые шары, или дендриты, синеющие от хлорцинкиода; это кристаллы клетчатки. Разумеется, они по своим свойствам более походят на знакомые уже нам белковые кристаллы, чем на настоящие, никогда не разбухающие кристаллы. Микрохимическая реакция, помощью которой узнают клетчатку под микроскопом, есть синее или фиолетовое окрашивание, которое она принимает при действии иода и серной кислоты или хлористого цинка с иодом.

[В последнее время получившие широкое распространение в области изучения коллоидов методы рентгеноскопического исследования показали, что и природная целлюлеза, составляющая клеточную оболочку, кристаллична и кристаллизуется в ромбической системе. Аморфная целлюлеза может быть получена только искусственно, причем и она переходит в кристаллическую форму при обработке ее упомянутым реактивом Швейцера и при последующем осаждении (Hess, 1928). Форма, размеры кристаллов (или кристаллитов) целлюлезы определялись многими исследователями (см. Herzog u. Janke, 1920, 1925; Scherrer, 1920; Spensler, 1926; Staudinger, 1926; Meyer u. Mark, 1928, 1929, 1932).

Размеры кристаллитов очень малы — они измеряются микромикронами, т. е. тысячными долями микрона. Взгляды на структуру целлюлезы, опирающиеся на данные химического и рентгеноскопического исследований, однако, еще разноречивы. Гесс и др., например, полагают, что элементарные молекулы

---

[1] Впрочем, истинная формула частицы клетчатки сложнее: она кратная $C_6H_{10}O_5$, т. е. $n$ $(C_6H_{10}O_5)$, но как велико $n$, мы не знаем. То же замечание относится к крахмалу и другим углеводам.

[2] Для подробного ознакомления с химическими свойствами важнейших органических веществ растения может служить в особенности Чапек (Czapek, 1922, 1923), где тщательно приведена литература как ботаническая, так и химическая. См. также Циммерман (Zimmermann, 1892). [На русском языке см. Благовещенский (1934).]

[3] O. Gilson, 1893.

целлюлезы ($C_6H_{10}O_5$), составляющие кристаллит, представляют продукт конденсации небольшого количества глюкозных остатков (4—8), и кристаллиты, таким образом, имеют вид коротких параллелепипедов. Этому взгляду противопоставляется другой (Мейер и Марк, Фрейденберг и др.), согласно которому молекула целлюлезы нитевидная и построена из многочисленных глюкозных остатков. По гипотезе Фрейденберга (Freudenberg, 1931, 1932), такие нитевидные молекулы целлюлезы содержат 100—200 глюкозных остатков, ориентированных в одной плоскости. Эти молекулы, уподобляющиеся плоской ленте, в количестве до 50 штук, соединяются параллельно в пучки и образуют наименьшие морфологические единицы целлюлезы — кристаллиты, или мицеллы. Мицеллы, по Фрейденбергу, имеют вид палочек, размеры которых определяются величинами порядка 50—100 μμ по длине и 6 μμ по диаметру; они, в общем, построены одинаково, но их продольные оси могут быть повернуты относительно друг друга — они проходят по спирали справа налево или слева направо. Мицеллы затем, в количестве до 100, группируются в новые пучки — мицеллярные ряды (диаметр их порядка 60 μμ), последние же, в количестве нескольких сотен, соединяются в фибриллы, которые теперь имеют размеры, позволяющие наблюдать их непосредственно в микроскоп. Андерсон (Anderson, 1927), например, определял диаметр набухших фибрилл целлюлезы в лубяных волокнах льна величиной 0,3—0,6 μ. Ориентация мицеллярных рядов целлюлезы и ее фибрилл в клеточной оболочке может быть различной. В волокнистых, с утолщенными стенками, клетках, например, они ориентированы или параллельно продольной оси клетки или под тем или иным углом к ней. Представление об ориентации мицеллярных рядов дает рис. 43. Таким образом, основу современного представления о структуре целлюлезы составляет старая гипотеза о мицеллярном строении коллоидов вообще, построенная еще Нэгели (Nägeli, 1858, 1864.]



Рис. 43. Схема расположения мицеллярных рядов целлюлезы в утолщенной клеточной оболочке. (По G. W. Scarth.)

Целлюлеза — вещество индифферентное, т. е. не имеющее ни кислотных, ни щелочных свойств, трудно вступающее в какие-либо соединения и сравнительно постоянное (в сухом виде ее, например, можно нагревать без разложения даже до 200° С). Из соединений клетчатки наиболее известны нитропродукты, получаемые замещением одного или нескольких паев водорода в клетчатке группою $NO_2$. Такова, например, тринитроцеллюлеза ($C_6H_7(NO_2)_3O_5$), или пироксилин (гремучая вата, хлопчатобумажный порох), получаемый действием смеси серной и азотной кислот на клетчатку, причем азотная кислота вносит в клетчатку азот, серная же — только содействует этому процессу. Пироксилин обладает сильно взрывчатыми свойствами и нерастворим в спирте и эфире, но нитропродукты клетчатки с меньшим содержанием азота слабо взрывчаты, зато растворимы в названных жидкостях и дают коллодиум. Кислоты превращают клетчатку в другие углеводы — амилоид, декстрин или сахар, смотря по продолжительности действия реактива; первые два имеют, подобно клетчатке, состав $C_6H_{10}O_5$, а сахар — $C_6H_{12}O_6$. Амилоид — нечто среднее между клетчаткою и крахмалом; он получается действием серной кислоты на хлопчатую бумагу, имеет студенистую, клейстерообразную консистенцию, подобно крахмалу синеет от одного иода, но легко обесцвечивается при промывке водою. На образовании амилоида основано приготовление так называемой пергаментной бумаги; волокна клетчатки при кратковременном действии серной кислоты покрываются слоем амилоида, склеивающего их между собою, отчего бумага приобретает сходство с животным пузырем. С декстрином и сахаром мы познакомимся далее.

Итак, в основе растительных клеточных оболочек мы имеем одно и то же вещество — клетчатку. Однако, отношение различных оболочек к реактиву Швейцера и к иоду весьма разнообразно (см. Nägeli u. Schwendener,

1877). Очень немногие оболочки растворяются в купраммонии прямо, без всякой предварительной обработки; таковы, например, растительная слоновая кость (белок в семенах пальмы Phytelephas) и волокна льна; обыкновенно же оболочки в реактиве Швейцера только разбухают, оставаясь бесцветными или синея в то же время; а чтобы вызвать растворение, нужна предварительная обработка в одних случаях водою, в других — кислотами или щелочами и т. д. То же и по отношению к иоду. Вообще клетчатка синеет от иода лишь в присутствии одного из следующих веществ: иодистоводородной кислоты, иодистого калия, хлористого цинка, серной или фосфорной кислоты. В редких случаях оболочка клетки синеет даже от одного иода (как крахмал, например, споровые сумки у лишаев); в других — достаточно ничтожнейшей примеси иодоводорода, который легко сам собою образуется в иодных растворах; но обыкновенно даже иодистый калий с иодом оказывается бессильным вызвать синение оболочки, и приходится прибегнуть к содействию наиболее энергичных из перечисленных выше веществ — серной кислоты или хлористого цинка. Наконец, часто синения от иода можно добиться только после предварительной обработки различными реактивами (например, после кипячения в едкой щелочи).

Причина столь разнообразного отношения клеточных оболочек к швейцерову и другим реактивам кроется в том, что даже оболочки, называемые целлюлезными, т. е. легко синеющие от хлорцинкиода, в действительности никогда не составлены только из клетчатки, а всегда содержат еще другие органические безазотистые вещества, от иода не синеющие. [Вещества эти рассматриваются как инкрустирующие, отлагаемые в клеточной оболочке между мицеллярными пучками целлюлезы; последние располагаются в клеточной оболочке, не плотно прилегая друг к другу, а оставляют промежутки, поперечник которых, по Фрею (Frey A., 1927, 1928 *a*), измеряется величиной порядка 10 μμ. Наличие этих промежутков легко устанавливается окрашиванием клеточных оболочек солями золота, серебра; при этом происходит адсорбция красящих веществ оболочкой, и их частицы распределяются в интермицеллярных промежутках (см. Ambronn, 1896, 1916, 1917; Zocher, 1926). На присутствие в оболочке клеток интермицеллярных промежутков указывал еще прежде Nägeli (1877, 1879, 1884); он обозначал их как «интерстиции», причем полагал, что эти интерстиции являются вместилищами воды, которая обусловливает набухание клеточной оболочки; при высыхании оболочек вода удаляется, и пучки мицелл спадаются и соприкасаются друг с другом. Но в результате дальнейших исследований оказалось, что интермицеллярные промежутки в клеточной оболочке заполнены не водой, а различными коллоидными веществами, удерживающими воду (Wisselingh, 1925; Frey, 1926).] Между этими веществами первое место занимают пектиновые вещества (протопектин, пектиновая кислота, Ca,-Mg-соли пектиновой кислоты), по составу близкие к углеводам.[1] Они характеризуются легкою растворимостью в щелочах после предварительной обработки кислотами, а также тем, что легко красятся известными красками, например метиленовою

---

[1] См. Чапека (Czapek, I, 1905, [1922]). Особенно важны работы Мапжена (Mangin, 1888—1893). Между прочим, ему удалось показать (1908), что у диатомовых водорослей оболочка, помимо пропитывающего ее кремнезема, состоит начисто из пектиновых веществ и не содержит вовсе целлюлезы. См. далее Дево (Devaux, 1902, 1903). [В корневых волосках двадцати исследованных культурных растений Гоу (Howe, 1921) не обнаружила целлюлезы, а только пектиновые вещества.

Пектиновые вещества являются производными углеводов и обладают кислыми свойствами, которые объясняются присутствием в них галактуроновой кислоты (Erlich, 1917, 1918, 1930). Протопектин в воде нерастворим и, повидимому, в оболочке связан с целлюлезой; при ферментативных процессах он переходит в растворимый гидратопектин, последний — в пектиновую кислоту, которая далее распадается до галактуроновой кислоты и моноз (арабиноза, галактоза и др.). По Нельсону (Nelson, 1926) и Эрлиху (Erlich, 1930), пектиновые вещества находятся в связи с лигнином (см. ниже) и преобразуются в него при росте и старении клеток, что находит опору в наличии пектиновых веществ в старых одревеснелых оболочках в виде следов, тогда как молодые оболочки (клетки камбия) богаты пектиновыми веществами. Кэндлин и Шрейвер (Candlin a. Chryver, 1928) полагают, что пектиновые вещества дают начало гемицеллюлезам путем некоторых изменений галактуроновой кислоты. Растворимый в воде пектин часто находится

синью, [рутениевой красной, гематоксилином; в химическом отношении они в большой мере изучены, однако отношение их к другим веществам оболочки еще не выяснено.] После обработки купраммонием, растворяющим клетчатку, оболочки клеток почти никогда не исчезают, а оставляют скелет, не синеющий от иода и состоящий обыкновенно из пектиновых веществ. Очень молодая, едва возникшая из плазмы оболочка, повидимому, даже начисто составлена из этих веществ и совсем не содержит клетчатки. Другое вещество, встречающееся в целлюлезных оболочках, — каллеза; состав ее еще не известен, но она узнается по растворимости в соде и краснению от кораллина (розоловой кислоты). По Арно (см. Mangin, 1910), каллеза Bornetina Corium имеет состав, подобный клетчатке, но отличается от нее нерастворимостью в реактиве Швейцера и индифферентным отношением к иоду. Она растворяется в глицерине при 280° С, чего не происходит с целлюлезой, и гидролизуется с образованием тростникового сахара. Каллеза вообще распространена как компонент клеточной оболочки (Mirande, 1913, Ridway, 1913). Кроме явнобрачных, она обнаружена в клеточных оболочках споровых растений — у грибов (Peronosporaceae, Mucoraceae), у водорослей (Oedogonium. Ascophyllum, Leminaria, Siphonales).

Замечательное уклонение обнаруживают оболочки клеток у грибов, обыкновенно совсем не синеющие от иода. Прежде их считали составленными из особой грибной клетчатки, но затем оказалось, [1] что это вовсе не целлюлеза, а азотистое вещество, тождественное с животным хитином. Впрочем, есть грибы (фикомицеты), клеточные оболочки которых обнаруживают все реакции обыкновенной целлюлезы.

[Формула хитина, открытого еще в 1823 году Одье, окончательно не установлена ($C_{30}H_{50}O_{19}N_4$ по Ирвину, 1909 и $C_{32}H_{54}O_{21}N_4$ — по Котаке и Сера, 1913), как не установлена и полная идентичность растительного хитина с животным. В отличие от целлюлезы хитин не растворяется в реактиве Швейцера. Будучи очень стойким по отношению к щелочам, хитин, однако, при кипячении с едким кали под давлением (6 атм., 164°) превращается в хитозан, легко обнаруживаемый в оболочках клеток благодаря окрашиванию в красно-фиолетовый цвет от иода в иодистом калии и сильно разведенной серной кислоте (реакция Висселинга). [2] Продуктами гидролиза хитина являются глюкозамин и уксусная кислота, что является основанием для того, чтобы считать возможным образование хитина из молекул ацетилглюкозамина, играющего здесь такую же роль, как глюкоза в построении целлюлезы (Meyer u. Mark, 1930). Рентгеноскопические исследования (Herzog, 1924; Gonell, 1924, 1926) обнаружили, что хитин животных (Arthropoda), подобно целлюлезе, имеет мицеллярное строение, но таково ли оно у хитина грибов — еще не установлено. По Веттштейну (Wettstein, 1921), хитин свойствен только слоевцовым растениям, причем далеко не всем. Грибы водоросли (Phycomycetes) подразделяются на две группы: имеющие в клеточных оболочках хитин (гетеротрофные грибы — Chytridineae и Zygomycetes) и имеющие не хитин, а целлюлезу (гетеротрофные водоросли — Monoblepharidaceae, Oomycetes). Сумчатые грибы характеризуются хитиновыми формами, у базидиальных же грибов хитин в построении клеточных оболочек играет главную роль. Что касается бактерий, то у них, как и у высоко-организованных растений, хитина нет, а оболочка состоит, повидимому, из пектиновых веществ. [3] У слизевых грибов (Myxomycetes) целлюлеза и хитин заменены роговым

---

в клеточном соке плодов (апельсин, лимон и др.). Пектиновые вещества обладают свойством желатинизации (например, при кипячении с сахаром и органическими кислотами), которое используется в практике (варка желе, мармелада и пр.). Пектиновые вещества не обладают такой стойкостью, как целлюлеза: они сравнительно легко разрушаются не только при химическом воздействии на них (щелочи), но также при энзиматических процессах, вызываемых бактериями. Процесс мочки льна, преследующий цель разобщения лубяных волокон друг от друга и от прилегающих тканей, основан именно на разрушении пектиновых веществ.]

[1] Гильсон, Винтерштейн, Висселинг (Gilson, 1893,1894; Winterstein, 1893, 1895; Wisselingh, 1898). Илькевич (1908) выразил сомнение в тождестве грибной клетчатки с хитином; напротив, Шолль (Scholl, 1908) получил из Boletus edulis чистейший хитин; Вестер (Wester, 1909) также вполне подтверждает результаты Висселинга; [о сходстве хитина Boletus edulis с хитином скорлупы Crustaceae свидетельствует также исследование Цехмейстера и Тота (Zechmeister u. Toth, 1934).] Коль (Kohl, 1903) утверждает, что и оболочки фикохромовых водорослей состоят главным образом из хитина.

[2] [Реакция Висселинга обычно применяется в целях обнаружения хитина в клеточной оболочке. Об упрощении этой реакции см. у Вука (Vouk, 1915), а также Цилера (Cihler, 1916). Хитин, подобно целлюлезе, окрашивают эозин, конгорот, хлорцинкиод, но предварительно необходимо удаление из оболочек клеток всех инкрустирующих веществ (Kühnelt, 1928).

[3] Впрочем, для ряда спорообразующих бактерий с помощью реакции Висселинга были получены положительные результаты (Vichoever, 1912).]

веществом — к е р а т и н о м. Отсутствие хитина, но наличие целлюлезы и пектиновых веществ констатировано в оболочках Cyanophyceae (K l e i n, 1915). — Имеется указание на применение хитина в целях фабрикации искусственного шелка, а также кинопленки (см. Ш о р ы г и н, 1932).]

Однако, не все, что синеет от хлороцинкиода и растворяется купраммонием, представляет настоящую клетчатку. Последняя, однажды отложившись, никогда уже растением не переводится в раствор, а служит ему окончательным строевым материалом. Но в роговых семенах (например, финика) толстые стенки клеток белка при прорастании постепенно утончаются; вещество их, издавна считавшееся особенно чистою клетчаткою, играет, следовательно, роль запасного (вроде крахмала), отлагаемого растением лишь временно и снова пускаемого им в оборот. Это особая з а п а с н а я к л е т ч а т к а, отличающаяся уже тем, что, превращаясь в сахар, она дает не декстрозу, как обыкновенная клетчатка, а особый сахар. [1] Далее, есть семена (Tropaeolum), в которых оболочки клеток, также растворяющиеся при прорастании, составлены не из целлюлезы, а из а м и л о и д а (см. выше) и потому синеют уже от одного иода, подобно сумкам лишаев.

Итак, состав даже так называемых чисто целлюлезных оболочек далеко не так прост, и выражение: оболочка растительной клетки состоит из клетчатки — такая же схема, как: протоплазма состоит из белковых веществ. [Даже оболочки молодых тонкостенных клеток (меристематических, камбиальных) составлены, по крайней мере, из двух компонентов — пектиновых веществ и целлюлезы. [2] Пектиновые вещества образуют так называемое межклетное вещество (см. стр. 85), связывающее первичные оболочки смежных клеток, и, кроме того, они заполняют промежутки между мицеллами целлюлезы в первичных оболочках. Таким образом, пектиновые вещества и целлюлеза, взаимно проникаясь, прочно связываются. Присутствие в целлюлезной оболочке пектиновых веществ, однако, не изменяет резко ее свойств и большей частью не затемняет картины типичной целлюлезной реакции, получаемой, например, при обработке оболочки иодистыми препаратами. В некоторых же случаях для получения целлюлезной реакции (посинения) необходимо предварительное удаление пектиновых веществ (H a s s e l m a n n, 1933).]

Многие клетки сохраняют и в старости целлюлезные стенки, но в других свойства стенки раньше или позже изменяются. Эти изменения весьма разнообразны, но оболочка взрослых клеток часто окрашивается от иода в желтый или бурый цвет; если же предварительно прокипятить разрез с едким кали и потом подействовать иодом с серной кислотой, то оболочки окрашиваются в синий

[1] По наблюдениям Ш у л ь ц е, из финика получается даже два особых сахара — маннозa и галактоза, а потому он считает запасную клетчатку составленною из двух углеводов — м а н н а н а и г а л а к т а н а. Подобные, похожие на клетчатку вещества называют п о л у к л е т ч а т к а м и (Hemicellulose); они отличаются более легкою растворимостью в кислотах и щелочах и связаны переходами как с настоящими клетчатками, так и с пентозанами (см. ниже). [Гемицеллюлезы клеточной оболочки вообще подразделяются на две группы, различающиеся по продуктам их гидролиза: г е к с о з а п ы и п е н т о з а н ы. Первые при гидролизе дают гексозы (маннозу, галактозу), а вторые — пентозы (арабинозу, ксилозу). Гексозапы обычно составляют запасную клетчатку, отлагаемую в клеточных оболочках семян некоторых растений. Пентозаны же, наряду с гексозанами, выступают большею частью в качестве веществ, инкрустирующих клеточные оболочки вегетативных органов вместе с лигнином или без него. Количество гемицеллюлез в клеточных оболочках может достигать 20% и больше (S e i l l i è r e, 1910; D ü r i n g, 1917; H ä g g l u n d, 1928).

[2] Оболочки камбиальных клеток, по Д и п п е л ю (D i p p e l, 1872), не содержат целлюлезы, а только пектиновые вещества; исследования, однако, камбиальных клеток, произведенные с помощью поляризационного микроскопа Б е й л и и К е р р о м (K e r r a. B a i l e y, 1934), показали, что оболочки их составлены во всяком случае из двулучепреломляющей анизотропной целлюлезы и изотропных пектиновых веществ (или полиуронидов). Из пектиновых веществ и целлюлезы построены затем оболочки мякоти сочных плодов (например, яблок, — H a s s e l m a n n, 1933); эти же компоненты участвуют в построении оболочки синезеленых водорослей (Cyanophyceae) (K l e i n, 1915; M a m e l i, 1920). Кроме пектиновых веществ, в некоторых целлюлезных оболочках находятся, по Г а н с т и н-К р а н н е р у (H a n s t e e n - C r a n n e r, 1919—1922), а также по К о х у (K o c h, 1902) и Г р а ф у (G r a f e, 1925), жироподобные вещества — липоиды и фосфатиды, которые могут быть удалены из оболочки едкой щелочью и органическими растворителями. По Г а н с т и н у-К р а н н е р у (H a n s t e e n - C r a n n e r, 1914), присутствие в оболочках липоидов сообщает им механическую и физиологическую пластичность. Существование в оболочках клеток фосфатидов (H a n s t e e n - C r a n n e r, 1919), однако, оспаривается С т ь ю а р д о м (S t e w a r d, 1929).]

цвет. Из этого заключают, что оболочка пропитана посторонними веществами, скрывающими реакцию с иодом; эти посторонние вещества удаляются кипячением с едким кали. Химико-физические изменения, которым подвергается клеточная оболочка, очень разнообразны. Наиболее распространены из них: деревенение, кутинизация и ослизнение.

Деревенение [(или одревеснение)] стенки объясняют появлением в ней особого вещества, названного лигнином. Одеревеневшие стенки нерастворимы в купраммонии и окрашиваются от иода и серной кислоты в желтый цвет, после же вываривания в едком кали или в смеси Шульца (азотная кислота с бертолетовою солью) реагируют подобно чистой целлюлезе. Желтое окрашивание от иода, однако, совершенно недостаточно для характеристики одеревеневшей оболочки, так как ту же реакцию представляют и кутинизованные оболочки. Специфические же реакции оболочек, содержащих лигнин, суть: 1) желтое окрашивание от солей анилина и 2) красно-фиолетовое — от флороглюцина или пирокатехина и соляной кислоты. Флороглюцин часто содержится уже в самом растении; в таком случае красное окрашивание наступает и от прибавления одной соляной кислоты. Эти и многие другие [1] реактивы, а также некоторые красящие вещества, например фуксин, действуют указанным образом исключительно на одеревеневшие оболочки, оставляя как чисто целлюлезные, так и кутинизованные неокрашенными. [Лигнин, в противоположность целлюлезе, не дает дихроитичной окраски при применении хлорцинкиода. От этого реактива лигнин окрашивается в желтый цвет и сохраняет его при наблюдении в поляризованном свете, как бы мы ни вращали объект исследования. По Фрею (Frey, 1928*b*), хлорцинкиод и последующее применение поляризационного микроскопа — прекрасный метод обнаружения даже следов лигнина (также кутина, см. ниже) в клеточной оболочке, так как черно-фиолетовую окраску целлюлезы можно устранить поляризатором, и тогда останется желтая — характерная для лигнина.]

Химическая природа так называемого лигнина еще не выяснена. Достоверно известно, что это вещество тоже безазотистое, но уже не углевод, так как оно гораздо беднее кислородом, нежели клетчатка. Последняя содержит 44% углерода, тогда как анализы древесины дают около 50% углерода и соответственно меньше кислорода. Поэтому одеревеневшие оболочки составляют лучший горючий материал, нежели чисто целлюлезные. Лигнин может быть удален всего вернее так называемою смесью Шульца (азотная кислота с бертолетовою солью), а также едким кали, после чего остается чистая клетчатка; на этом основано приготовление писчей бумаги из дерева. Следовательно, одеревеневшая оболочка состоит из смеси или соединения клетчатки с посторонним веществом — лигнином. Происхождение последнего неизвестно. Повидимому так называемый лигнин есть смесь нескольких различных веществ. Между ними указаны были глюкозиды (см. ниже) ванилин и конифферин, присутствием которых и объясняли одно время характерные, упомянутые выше реакции одеревеневших оболочек. Затем, однако, причину их видели в гадромале, веществе, полученном из древесины Чанеком. [2] Кроме того, древесина всегда заключает дре-

[1] В настоящее время известен целый ряд реактивов, подобно двум названным, вызывающих известное окрашивание только в одеревеневших оболочках; например, индол — красное, скатол — фиолетовое, сернокислый таллин или дифениламин — оранжевое, фенол — синее и т. д. (см. Czapek, I, 1905, [1922]). Это все вещества ароматические; их считали указателями присутствия в одеревеневших оболочках ванилина и конифферина (см. Nickel, 1890; Zimmermann, 1892; Ellrand, 1896; Tollens, 1896.)

[2] Czapek, 1899, и Biochemie I, 1905. Гадромал был извлечен из древесины кипячением в хлористом олове и осаждением бензолом или эфиром. Получается его всего 1—2%. Это ароматический альдегид, но состав его еще неизвестен. Повидимому, однако, не все реакции древесины вызываются присутствием гадромала. Так, реакция, указанная Мэйле (Mäule, 1901), обнаруживается и после удаления гадромала из древесины. [Какие вещества обусловливают красное окрашивание древесины от флороглюцина и соляной кислоты, по существу не выяснено еще. Однако, больше данных в пользу того, что вещества эти альдегидного характера. Следует отметить, что различные окрашивающие реактивы, считающиеся специфическими для обнаружения одревеснения клеточных оболочек, не всегда дают согласные результаты. Наблюдались случаи (Бояркин, 1933; Schindler, 1931; Eichler,

весную камедь (ксилан), дающую особый древесный сахар (ксилозу). Древесная камедь принадлежит к [гемицеллюлозам], так называемым пентозанам, т. е. углеводам не с 6, а лишь с 5 нами углерода, состава $C_5H_8O_4$. Подобно тому как углеводы с 6 нами углерода $C_6H_{10}O_5$, присоединяя воду, дают сахара $C_6H_{12}O_6$, так пентозаны дают пентозы, сахара состава $C_5H_{10}O_5$. [1]

Деревенение оболочки заметным образом отражается на механических ее свойствах, — твердость и упругость при этом увеличиваются, способность разбухать от впитывания воды и съеживаться при высыхании уменьшается. Деревенение стенки может происходить только пока клетка жива; оно не влечет за собою непременно смерти клетки. [2] Древесина деревьев сплошь составлена из одеревеневших элементов, а между тем некоторые из них периодически набиваются крахмалом, следовательно обнаруживают несомненную жизненность, тогда как другие действительно лишены содержимого.

[Вопрос о химическом строении лигнина, несмотря на многочисленные исследования его, далеко еще не решен. Много данных, однако, говорят в пользу ароматической природы лигнина (Шорыгин, 1932; Hibbert, 1931). По гипотезе Фрейденберга (Freudenberg, 1932), лигнин, подобно целлюлезе, строится повторением одной элементарной единицы, которой в данном случае является гидразированный кофейный алкоголь, фенолдериват, образующийся из сахара. Фрейденберг различает первичный лигнин, образующийся путем физиологического синтеза из названных строительных единиц. Молекулы первичного лигнина представляют неправильные цепи длиной около 10 μμ. Первичный лигнин затем постмортально в древесинных клетках конденсируется во вторичный лигнин, молекулы которого пространственно трехмерные и гигантского молекулярного веса; последние сцепляются друг с другом, сплетаясь наподобие войлока. Лигнин — аморфное вещество и в противоположность целлюлезе не обладает свойством двойного лучепреломления, в поляризованном свете ведет себя изотропно.

О механизме одревеснения существуют многообразные теории (см. Wisselingh, 1925). Главное их различие в определении места образования лигнина и состояния его в клеточной оболочке. Одни авторы, преимущественно старой школы, полагали, что лигнин является продуктом превращения целлюлезы. Взгляд этот не разделяется многими исследователями. Другие считают, что лигнин образуется в плазме и в клеточной оболочке, находится в тесной химической связи с целлюлезой. Третьи признают местом образования лигнина также плазму, но отрицают химическую связь его с целлюлезой (теория инкрустации Пайена (Payen M., 1839) и адсорбционная теория Вислиценуса, (Wislicenus, 1910, 1933). Согласно последней, одревеснение есть результат коллоидно-химических процессов, происходящих в клетке, сущность которых заключается в том, что первоначально образуется адсорбент целлюлезы, а затем уже следует окружение геля целлюлезы сочным коллоидным веществом, образующимся постоянно в плазме, причем окружение происходит частично путем

---

1934, 1935), когда, например, флороглюцин с соляной кислотой указывает на одревеснение оболочек (красное окрашивание), а перманганат калия при последующей обработке соляной кислотой и аммиаком (реакция Mäule) дает отрицательный результат, т. е. вместо красного окрашивания, которое должно было бы быть, получается светлое желто-коричневое, или даже совсем никакого окрашивания не происходит. Цветные реакции на одревеснение, таким образом, не всегда убедительны. Флороглюциновая реакция неубедительна еще и потому, что в красный цвет окрашиваются различные вещества, которые могут появляться в клеточных оболочках, например, при поранениях (различные окси- и метоксифенилдериваты с ненасыщенными боковыми цепями — например, кониферилоный спирт). Эти обстоятельства указывают, что, несомненно,] в состав одревеснешей оболочки входит целый ряд веществ, не везде, притом, одинаковых.

[1] Другой весьма распространенный в растениях пентозан — это арабан, дающий при осахаривании арабинозу. Общие реакции пентозанов — вишнево-красное окрашивание от флороглюцина с соляною кислотою и образование фурфурола при перегонке с соляной кислотою. Лиственные породы дают больше фурфурола, чем хвойные.

[2] Одеревеневшая клетка может даже иногда делиться. Так, Страсбургер (Strasburger, 1898) наблюдал деление старых клеток сердцевины Clematis. [К таким же выводам пришел Schilling (1922).]

адсорбции, частично же путем облачения целлюлезных единиц пленкой коллоидного вещества. Эта теория по существу близка к механической теории Пайена, по которой лигнин внедряется в оболочку со стороны плазмы клетки. Данные

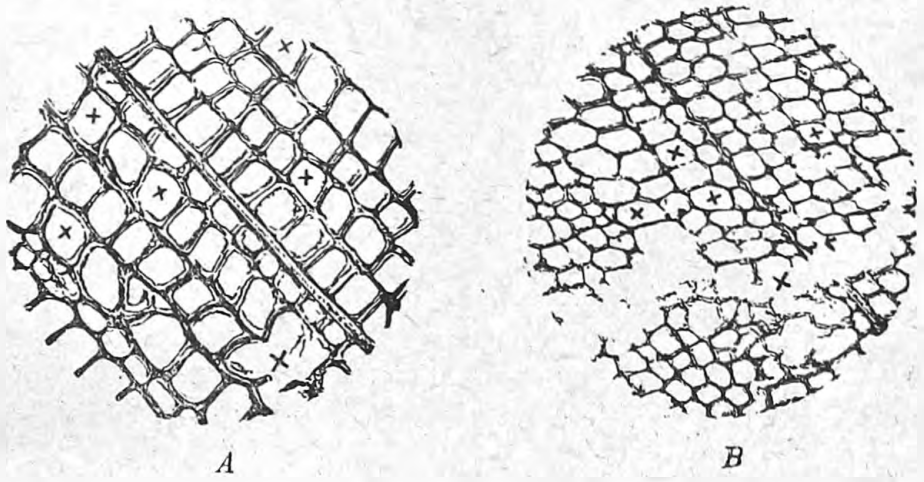



Рис. 44. *A* — поперечный срез с древесины сосны; *B* — тот же срез после удаления из оболочек целлюлезы. Крестами отмечены идентичные клетки. (По Фрейденбергу.)

микрохимических, поляризационных и рентгеноскопических исследований, особенно развернувшихся в последнее время, все более убеждают в том, что лигнин с целлюлезой химической связи не имеет, а является лишь средой, в которую заключаются мицеллы целлюлезы. Скорее можно говорить о химической связи лигнина с пектиновыми веществами, что находит подтверждение в исследованиях Эрлиха (Erlich, 1930); также ход процесса одревеснения клеточной оболочки (одревеснение начинается со срединной части оболочки, со стороны межклетного вещества, и распространяется по направлению к полости клетки, т. е. к плазме) указывает на связь лигнина с пектиновыми веществами. Эти обстоятельства ставят под сомнение также взгляды о происхождении лигнина в плазме (Пайен, Висличенус). В пользу чисто физического контакта лигнина с целлюлезой говорит возможность удаления лигнина или целлюлезы из клеточных оболочек без нарушения общего строения ткани (рис. 44. *B*). Такие опыты были проделаны неоднократно (Schulze, 1857; Braun, 1913; Koenig, 1912; Koenig и Rumpf, 1914; Freudenberg, Zocher u. Durr 1929). Удаление лигнина из одревеснелых оболочек может происходить и

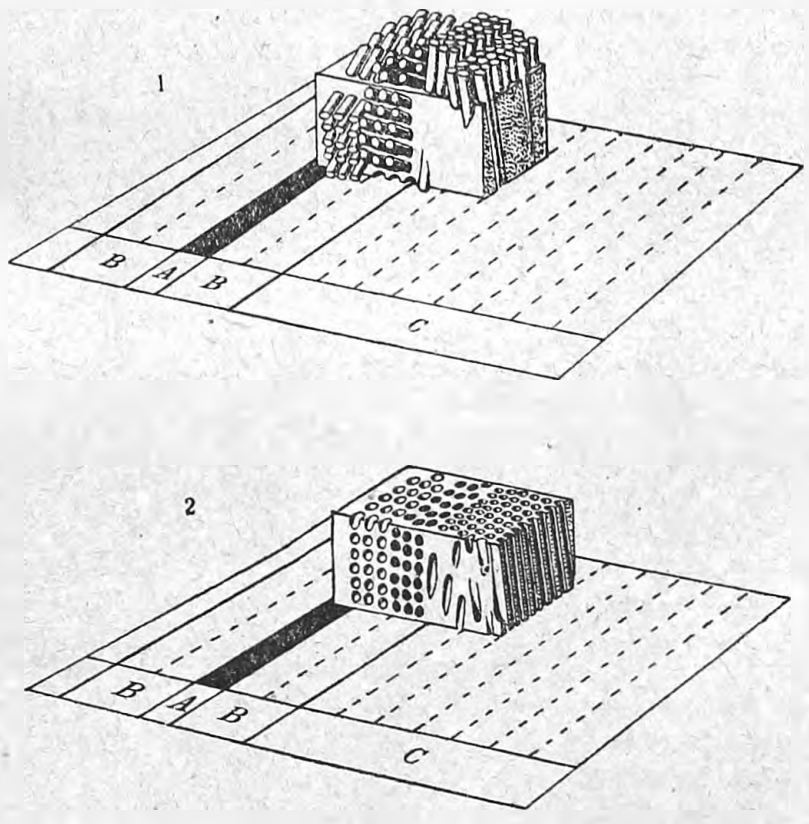



Рис. 45. Схема (модель) конструкции одревеснелой оболочки. (По Фрейденбергу.) *1.* Модель, показывающая расположение мицеллярных рядов целлюлезы в лигнинной основе оболочки (на рис. 46 участок этот заштрихован): *2.* Та же модель. Показывает, что при удалении целлюлезы в лигнинной основе образуются полости в местах следования мицеллярных рядов.

естественным путем: известны, например, случаи раздревеснения клеточных оболочек в живых растительных тканях (Alexandow и Djaparidze, 1927; Александров и Александрова, 1929); после раздревеснения оболочки клеток дают реакцию на целлюлезу. Фрейденберг (Freudenberg, 1932) построил модель структуры одревеснелой оболочки, позволяющей видеть взаимоотношения между целлюлезой и лигнином (рис. 45). На рис. 45, *1* схематично дается участок с поперечного среза оболочки. Срединная часть оболочки (черная полоса *A*), или межклетное вещество (см. стр. 85), состоит из лигнина и пектиновых веществ; *B*— первичные слои оболочек двух смежных клеток; *C*— вторичный слой, изображенный в пределах заштрихованного на рис. 46 участка. Лежащий сверху куб представляет уже схему конструкции оболочки — имеется лигнинная основа, в которую погружены мицеллярные ряды целлюлезы. В первичном слое *B* мицеллярные ряды проходят почти под прямым углом к продольной оси клетки; во вторичном слое, изображенном только частично, они следуют почти параллельно ей. Если представить себе полностью всю клетку, то мицеллярные ряды целлюлезы должны будут описывать спирали по всей длине клетки, причем угол наклона спиралей по отношению к продольной оси клетки будет в разных слоях оболочки различным. При растворении целлюлезы (например, кипящей однопроцентной серной кислотой и аммиачной окисью меди) образуется лигнинный скелет, пронизанный полостями, соответствующими местам следования мицеллярных рядов целлюлезы (рис. 45, *2*); наличие таких полостей обусловливает сокращение объема клеточных стенок, видимое на рис. 44. Если же удалить из оболочек лигнин (например, бисульфитом кальция), то останется целлюлезный скелет, причем структурная картина ткани сохранится также; это сохранение структуры Фрейденберг объясняет связью между собой целлюлезных фибрилл, которая осуществляется путем ответвления отдельных мицеллярных рядов от одних фибрилл и внедрения их в смежные фибриллы. По Фрейденбергу, строение одревеснелой клеточной оболочки уподобляется железобетонному сооружению, причем роль бетона в оболочке выполняет лигнин, а роль железных прутьев — мицеллярные ряды целлюлезы. Облачение мицеллярных рядов целлюлезы лигнином и является причиной того, что одревеснелые оболочки, несмотря на присутствие в них целлюлезы, реакции на целлюлезу при обработке хлорцинкиодом не дают. Но если оболочки подвергнуть механическому разрушению, приводящему к обнажению мицеллярных рядов целлюлезы, то характерное для целлюлезы посинение выявится (Иванов Л., 1933). [1] То же произойдет при длительном действии хлорцинкиода на достаточно тонкие срезы с древесины (Frey, 1927).]

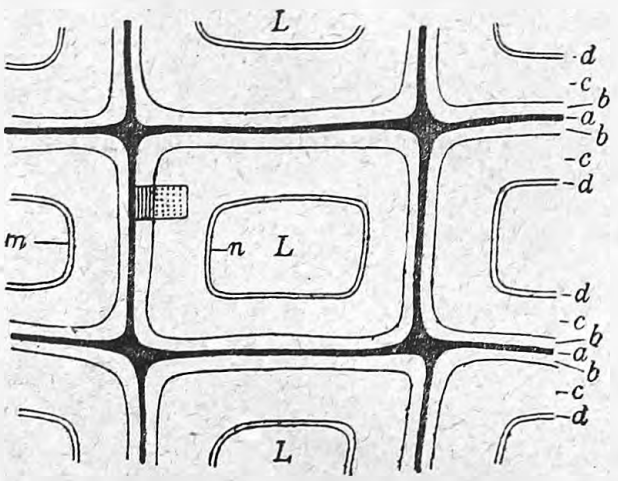



Рис. 46. Схема строения оболочек одревеснев-ших клеток (трахеид): *a*—межклетное вещество; *b* — первичный слой; *c* — вторичный слой; *d* — третичный слой оболочки; *L* — полости клеток; *mn* — толщина оболочек двух смежных клеток. (По Фрейденбергу.)

Значение деревенения для растения еще далеко не выяснено. Одни говорят, будто элементы деревенеют для придания части растения большей крепости (косточки плодов, например); однако, наиболее твердый растительный объект — белок Phytelephas — состоит из неодеревеневших клеток. [2] Другие, вместе с Саксом, полагают, что одеревеневшие элементы служат для быстрой передачи воды по растению (древесина), напирая в особенности на то, что растения,

[1] [В опытах Клюивера (Kluyver, 1911) одревеснелые оболочки давали целлюлезную реакцию после разрушения древесинного вещества ультрафиолетовыми лучами.]

[2] Неодеревеневшие лубяные волокна оказались крепче одеревеневших (Sonntag, 1892).

развивающиеся под водою и не испаряющие воды, как наземные, сообразно тому, обыкновенно вовсе лишены одеревеневших элементов. Однако, и это не более как остроумная догадка, к тому же маловероятная, так как теория Сакса, будто вода проводится не полостями клеточных элементов, а струится по самой массе одеревеневших оболочек, в настоящее время совершенно опровергнута. Наконец, третьи придают главное значение утрате способности к росту, сопровождающей деревенение. [Молиш (Molisch, 1932) приписывает лигнину роль материала, защищающего клеточные стенки от нападения микроорганизмов и от их энзиматического воздействия. В пользу этого говорит известная большая сопротивляемость лигнина воздействию микроорганизмов, стойкость древесины некоторых деревьев, продолжающаяся столетиями и даже тысячелетиями.

Повидимому, основная роль одревеснелых оболочек сводится к механическому укреплению растительных организмов. Межмицеллярное отложение лигнина в одревеснелой оболочке, идущее параллельно с ее утолщением, позволяет некоторым авторам рассматривать процесс одревеснения как явление необратимого набухания, представляющее, по Фрею (Frey, 1928*a*), ответ растения на сжатие. В молодых растениях первые явления одревеснения начинаются в утолщающихся стенках первичных водопроводящих элементов (трахеиды, сосуды), претерпевающих сильное сжатие со стороны окружающих клеток. В сильной степени одревесневают вторичные клеточные элементы (например, у кустарников, деревьев), сопротивляющиеся механическим воздействиям, которые усугубляются внешними факторами (например, качанием от ветра); при этом в большей степени одревесневают клетки, подвергающиеся большему сжатию. Клетки водных растений, поддерживаемых водой, подвержены сжатию в меньшей степени, чем у растений суши — у них явления одревеснения выражены слабее.]

Другое распространенное химическое изменение клеточной оболочки — пробковение или кутинизация, причем в оболочке появляется пробковое вещество — суберин или кутин,[1] состав которого в точности тоже неизвестен; повидимому, это смесь нескольких безазотистых веществ, главным образом особых жиров, обмыливаемых кипящим едким кали. Прежде думали, что опробковевшая оболочка, подобно одеревеневшей, содержит в основе клетчатку, так как после кипячения в едком кали красится хлороцинкиодом в фиолетовый цвет, но впоследствии выяснилось,[2] что это окрашивание вызывается не целлюлезою, а феллоновою кислотою.

Микрохимически кутинизованные оболочки узнаются уже своим отрицательным отношением к реактивам клетчатки и лигнина: они не синеют от иода и серной кислоты, но и не желтеют от солей анилина и т. д. Кроме того, они нерастворимы в серной и хромовой кислоте.[3] При кутинизации сильно изменяются физические свойства клеточных стенок: они упорно противостоят гниению, сильно преломляют свет, вследствие чего под микроскопом ограничены очень резкими контурами, а главное — почти непроницаемы для воды и газов; поэтому кутинизованные оболочки образуются там, где нужно предохранить нежные клетки от высыхания, преимущественно на поверхности растения (кожица, пробка). Таким образом, физиологическое значение кутинизации, в противоположность дерево-

---

[1] Впрочем, суберин и кутин не тождественны: кутин никогда не дает характерной для суберина феллоновой кислоты (Wisselingh, 1893). Из бутылочной пробки Гильсон выделил три жирных кислоты — феллоновую, суберинову и флойоновую, кислоты же кутинизованных оболочек неизучены. Подобно древесине, пробка очень бедна золою (не более 0,5%); в золе древесины преобладает известь (и кремнезем), зола же пробки относительно богата марганцем. См. вообще Czapek, Biochemie, I, [1922.]

[2] Gilson, 1890; Wisselingh, 1893*a*. Мы увидим, впрочем, что в стенке пробковой клетки могут быть, кроме суберинового слоя, и настоящие целлюлезные слои.

[3] Подробнее о реакциях опробковелых оболочек см. Zimmermann, 1892. Стоит отметить их окрашивание раствором хлорофилла в зеленый цвет и алканнином — в красный; обе реакции говорят в пользу нахождения жирных веществ. См. также у Зонтага (Sonntag, 1907) — оранжевое окрашивание от extr. Orleanae. [По Кремеру (Kroemer, 1903), лучший реактив на кутин и суберин — судан III — розовое окрашивание; впрочем, этот реактив окрашивает точно так же жиры, смолы, каучук (Tunmann, 1931).]

нению, совершенно ясно. Кутинизация стенки, если она всесторонняя, как в пробковой ткани, неизбежно влечет за собою смерть клетки. [1]

При ослизнении [2] оболочка получает способность сильно разбухать в воде, вследствие превращения клетчатки, пектиновых веществ или каллезы в какую-либо слизь или камедь. Чаще, впрочем, эти вещества получаются не превращением, а возникают прямо в окончательной форме, отлагаясь в виде внутренних слоев оболочки, с самого же начала составленных не из клетчатки. С другой стороны, как слизи, так и камеди могут возникать и без всякого отношения к оболочке из крахмала и других углеводов, находящихся в содержимом клетки; такова, например, слизь клубней Orchis (салеп). В противность лигнину и суберину, слизи и камеди в химическом отношении суть углеводы, нередко пентозаны (см. выше). [3] Между собою они разнятся тем, что слизи обыкновенно синеют от иода и дают при окислении азотною кислотою щавелевую кислоту, тогда как камеди не синеют даже от иода и серной кислоты, а при окислении дают слизевую кислоту. [4] Процесс ослизнения стенки в иных случаях совершается нормально, в других — это есть явление болезненное. Примером первого могут служить семена многих растений (лен, кресс, айва и др.), покрывающиеся слоем слизи при смачивании водою; слизь эта получается из стенок поверхностного слоя клеток, причем самый внешний слой оболочки не ослизняется, а прорывается разбуханием лежащих под ним слоев. Чтобы в этом убедиться, нужно рассматривать тонкий разрез сухого семени в спирте и постепенно действовать на него водою. Эта слизь служит, повидимому, главным образом для укрепления семени в почве, [а вместе с тем и адсорбирует почвенную воду.] Но в других семенах (например, рожкового дерева — Ceratonia siliqua) слизь служит запасным веществом, отлагаясь, наподобие запасной клетчатки (см. выше), в виде утолщений оболочек внутри семени и растворяясь при его прорастании. [У некоторых растений, особенно растений пустынь, внутренние слизистые образования при сильном водоснабжении набухают настолько, что прорывают наружные ткани и выходят наружу. Такие слизистые образования, по Габерландту (Haberlandt, 1924), имеют значение не только как водонакопляющие, но и как адсорбирующие атмосферную влагу.] Весьма распространено ослизнение внешних слоев оболочки у водорослей; отдельные клетки или нити их обыкновенно снабжены студенистыми футлярами. Непосредственно эти футляры часто незаметны, но обнаруживаются, если к воде подмешать туши, и имеют весьма сложное строение. У многих лишаев оболочка клетки пропитана особым веществом из группы слизей, которое легко извлекается горячею водою, это — лихенин, $C_6H_{10}O_5$. Если ослизнение стенки происходит на небольшом пространстве, но во всю толщину ее, то в стенке получается отверстие; этим путем, например, образуются у водорослей отверстия для выхода зооспор, а у высших растений устанавливается сквозное сообщение клеток (сосуды). Примером патологического ослизнения оболочек может служить камедетечение (гуммоз) вишен, слив, вообще видов Prunus; по новейшим показаниям, эта распространенная

---

[1] Есть, однако, и противоположные показания. Так, Бреннер (Brenner, 1900) утверждает, будто водяные клетки Mesembryanthemum рано пробковеют, сохраняя, однако, способность роста, а Шнее (Schnee, 1907) у Hakea suaveolens видел до шести слоев опробковевших, но живых клеток. Непроницаемость пробки Шнее приписывает тому, что она не смачивается водою, — однажды смоченная, она делается проницаемою.

[2] Mohl, 1857; Hofmeister, 1858 *b*; Wigand, 1863; Frank, 1865, 1884; Hanstein, 1868; Prillieux, 1875; Nadelmann, 1890; Walliczek, 1893; Mangin, 1894; Grüss, 1896. Хороший свод у Чапека (Czapek, Biochemie, I [1905, 1922]). См. далее работу Микоша (Mikosch, 1906) о вишневом гуммозе и Биргера (Birger, 1907) — о развитии слизи орхидных. Интересные данные о строении студенистых оболочек у водорослей сообщает Клебс (Klebs, 1887), а также Гауптфлейш (Hauptfleisch, 1838).

[3] Есть, впрочем, слизи азотистые, сходные с животным муцином, например в корнях Dioscorea japonica (Ishii, 1895). Вообще слизи — понятие собирательное.

[4] Отличить слизи от камедей можно, как показал Шишилович (см. Botanische Cbl., S. 138), при помощи кораллина (розоловой кислоты), который окрашивает только слизи в красный цвет.

болезнь вызывается повреждениями, а по прежним данным — грибами, или бактериями.[1] Здесь целые участки ткани подвергаются превращению в камедь (вишневый клей). Точно так же тропические акации дают аравийскую камедь, а разные Astragalus — трагант. Наиболее изученная аравийская камедь есть углевод состава $C_{12}H_{22}O_{11}$, имеющий свойства кислоты (арабиновая кислота, или а р а б и н).

Указанные изменения, как уже сказано было при описании ослизнения, не должны непременно распространяться на всю оболочку клетки; поэтому встречаются различные комбинации; например, внешняя часть стенки кутинизована, а внутренняя осталась целлюлезною (споры, пыльца, кожица), или внешняя одеревенела, а внутренняя — целлюлезная (многие волокна древесины); в стенке пробковых клеток нередко встречаются одновременно кутинизованные, одеревеневшие и чисто-целлюлезные слои.

Оболочки очень молодых клеток при сжигании вовсе не дают золы, следовательно вовсе не содержат неорганических веществ, но уже весьма рано эти вещества пропитывают клеточные стенки, и если осторожно сжечь[2] микроскопический разрез, то остается зола, сохраняющая форму клеток, образуя скелет их; этот скелет состоит либо из углекислой извести, либо из кремнезема (M o h l, 1861; K o h l, 1889); первая преобладает в клетках внутренних частей растений, кремнезем же встречается особенно в поверхностных клетках (кожице стебля и листьев).[3] Особенно много кремнезема в кожице хвощей и злаков. Есть группа одноклетных водорослей — Diatomeae, в оболочке которых так много кремнезема, что он образует настоящий кремневый панцырь. Множество таких панцырей встречается и в ископаемом состоянии; целые города (Берлин, например) построены на песке, составленном из трупов диатомовых; кремневые скорлупки этих организмов дают так называемые пробные объекты, прилагаемые к микроскопам. Углекислая известь и кремнезем только пропитывают оболочку и потому непосредственно незаметны, но в некоторых случаях в оболочке встречаются включения в виде зернышек или даже кристалликов, составленных из щавелево-кальциевой соли; от соляной кислоты они растворяются, оставляя в массе оболочки пустоты соответственной формы. Такие включения встречаются, например, в кожице драцен (рис. 47), в коре (лубе) кипарисовых хвойных, в механических волокнах немногих растений; но вообще они мало распространены.[4]

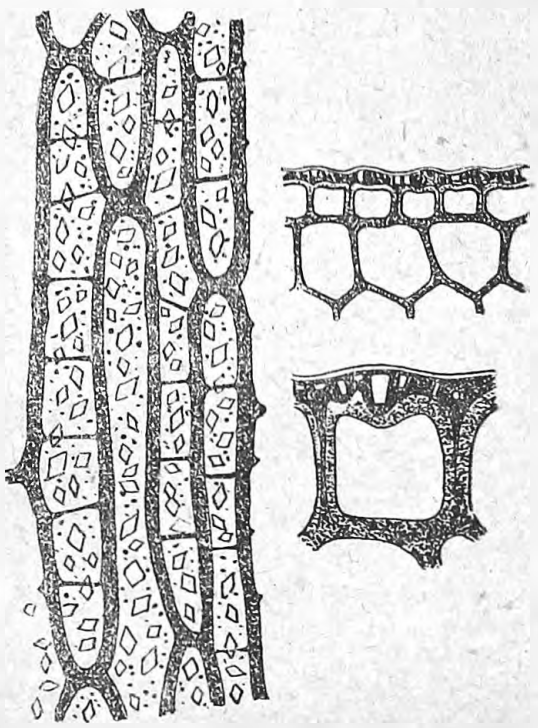


Рис. 47. Dracaena reflexa. Кристаллы во внешней стенке кожицы. Слева кожица плашмя, справа — в разрезе. Кристаллы лежат под кутикулою. (По П ф и ц е р у.)

[1] B e y e r i n c k, 1884 — грибы; S m i t h (реф. Bot. Cbl. 107, S. 358) — бактерии. (См., однако, R u h l a n d, 1906.) В и з н е р (W i e s n e r, 1885) приписывает гуммоз действию особого фермента, также и Л ю т ц (L u t z, 1895), но существование такого фермента не доказано. Заслуживает внимания работа R a u x (1906), по которой гуммоз миндальных всегда начинается в камбии (то же и у M i k o s c h, см. выше) при его повреждении, чем бы оно ни вызывалось — животными или растительными паразитами или физическими влияниями.

[2] Еще лучше обработать смесью крепкой серной и 20% хромовой кислот.

[3] [Интересный пример окремнения внутренних клеточных оболочек представляют «тельца Раздорского» — своеобразные отложения в оболочках эндодермы корней злаков из секции Andropogoneae (K l i n g e, 1879; B o r i s s o w, 1928). Эти тельца Б о р и с о в описывает как не имеющие ножки кремнецистолиты (о цистолитах с ножкой см. ниже). Известны также «тельца Дюваль-Жува» — конусовидные отложения $SiO_2$ на оболочках клеток, окружающих жилки в листьях и стеблях Cyperaceae (P f e i f f e r, 1921, 1925).]

[4] S o l m s - L a u b a c h, 1871; P f i t z e r, 1872; M a r l o t h (в Engler's Bot. Jahrb. 4, p. 225); B o r o d i n, 1885; H e i m e r l, 1886.

Перейдем теперь к р о с т у клеточной оболочки. Как уже сказано, оболочка растет и в поверхность и в толщину. Обыкновенно в молодости преобладает поверхностный рост, связанный с увеличением размеров клетки. Его представляют себе таким образом, что новые частички целлюлезы из содержимого вдвигаются между старыми; это явление называют и н т у с у с ц е п ц и е ю, или в н е д р е н и е м. Большую роль в этом процессе приписывают т у р г о р у клетки, т. е. внутреннему напору содержимого. Содержимое клетки стремится разорвать сдерживающую его оболочку, растягивает ее; когда, вследствие этого растяжения, частички [(мицеллы)] целлюлезы удалятся друг от друга на известное расстояние, в разделяющие их промежутки вставляются из содержимого новые частички целлюлезы. Разумеется, ни этих частичек, ни самого внедрения нельзя видеть даже при сильнейших увеличениях; это лишь теоретическое представление, оправдываемое некоторыми фактами. [1] Если внедрение происходит равномерно во всей оболочке клетки, то последняя только увеличивается в размерах, сохраняя прежнюю форму, но весьма часто внедрение совершается лишь по одному направлению или в известных только местах стенки, отчего, по мере разрастания, изменяются очертания клетки. Итак, разнообразие форм клеток обусловливается неравномерным разрастанием оболочек их по разным направлениям. [Эта теория роста клеточной оболочки, известная под именем теории С а к с а — д е - Ф р и з а, довольно просто объясняет явление поверхностного роста оболочки. Однако, она может быть принята только как теория грубо-механическая. Против нее возражали еще Ш в е н д е н е р и К р а б б е (S c h w e n d e n e r u. K r a b b e, 1893): они не отвергали интусусцепции, но не придавали такого значения тургору. В самом деле, если следовать С а к с у — д е - Ф р и з у, то при упругом растяжении, вызванном тургорным напряжением, клетка должна была бы расти шарообразно; этого, однако, не происходит, о чем свидетельствуют многочисленные примеры роста клеток в каком-либо одном направлении, либо во многих различных; простым примером может служить конъюгирующая клетка спирогиры, более сложным — неимоверно длинные, дихотомически ветвящиеся млечные трубки молочайных, вырастающие из маленьких меристематических клеток. Известно также, что рост клеточной оболочки может происходить и при пониженном тургорном давлении и даже в том случае, когда плазма не прилегает к клеточной оболочке (в случае плазмолиза — R a c i b o r s k i, 1907). Подобные примеры указывают на невозможность объяснения растяжения оболочки одним только тургорным напряжением. Позднейшие многочисленные исследования в области физиологии ростовых явлений (см. К о с т ы ч е в, 1933) показали, что растяжение клеточных оболочек является не следствием тургора в первую очередь, а результатом воздействия на них особых ростовых веществ (гормонов роста). Ростовое-вещество сосредоточено в наиболее молодых частях растений — в верхушках их наземных и подземных органов; от верхушки оно передвигается в нижележащие зоны и воздействует на клетки. Если, например, срезать кончик молодого проростка (колеоптиля) овса, в котором рост идет за счет растяжения и удлинения клеток, то такой обезглавленный проросток замедлит свой рост; если же отрезанный кончик приставить к проростку вновь, то рост возобновится. Того же можно достигнуть, если приложить к обезглавленному колеоптилю кусочек агар-агара, пропитанный соком, взятым из отрезанной верхушки, и содержащий ростовое вещество. Ряд данных указывает на то, что растяжение клеток, приводящее к удлинению колеоптиля, обусловлено воздействием ростового вещества на оболочки клеток; последние от этого воздействия модифицируются в сторону повышения их пластичности; они размягчаются и растягиваются. Такая же пластичная оболочка уже тургорным напряжением может растянуться до необратимого увеличения ее поверхности (К о с т ы ч е в, 1933). Таким образом, в поверхностном росте оболочки действенная роль принад-

[1] Существуют, однако, попытки объяснять поверхностный рост оболочки, не прибегая к теории внедрения. Ш м и ц (S c h m i t z, 1880) и С т р а с б у р г е р (S t r a s b u r g e r, 1882 *b*, 1889, 1898) думают, что при этом оболочка просто растягивается, все утончаясь, а совнутри налегают на нее новые слои, испытывающие ту же участь. Рост оболочки вообще еще далеко не разъяснен.

лежит не упругому растяжению оболочки, как это вытекает из теории Сакса — де-Фриза, а растяжению пластическому, представляющему в основе гормональный процесс.]

Рост оболочки в толщину обнаруживается всего резче с прекращением поверхностного роста, т. е. когда клетка приобрела окончательные свои размеры и форму. Утолщение, конечно, весьма различно для разных клеток: некоторые остаются тонкостенными до конца жизни.

Утолщение оболочки может быть двоякое: в одном случае оно происходит на наружной поверхности клеточной оболочки — наружное утолщение; в другом случае утолщающая масса отлагается совнутри — внутреннее утолщение. Если представить себе, что во время утолщения оболочка клетки не растет более в поверхности, то при утолщении наружном полость клетки не меняется, а объем клетки увеличивается; при утолщении же внутреннем полость ее постепенно уменьшается и при сильном внутреннем утолщении может даже совершенно исчезнуть. Наружное утолщение[1] встречается сравнительно редко и только в клетках, не соединенных с другими, т. е. в клетках свободных, каковы, например, пылинки, заключенные в тычинках явнобрачных растений (рис. 48), и споры многих растений (рис. 49); то же наблюдается нередко в клетках, лежащих на поверхности органа (кожица), но только на внешней свободной стороне их. Наружное утолщение легко заметить, потому что оно всегда ограничивается известными местами поверхности, вследствие чего последняя, вначале гладкая, покрывается наружным узором, выростами, принимающими самые разнообразные формы бугорков, шипов, ребрышек или перекладинок, иногда перекрещивающихся по разным направлениям так, что поверхность клетки является сетчатою и кажется с первого взгляда составленною как бы из клеток. Рис. 48 изображает пылинку цикория при сильном увеличении: на почти шаровидной оболочке сидят гребни, из которых каждый несет на краю ряд зубцов. У весьма многих растений, впрочем, наружная поверхность спор или пыльцы совершенно гладкая, следовательно не представляет наружного утолщения.

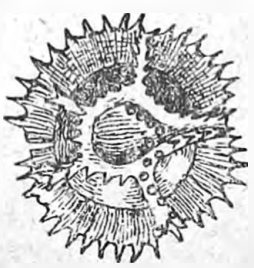


Рис. 48. Зрелая пылинка цикория. Оболочка ее покрыта снаружи зубчатыми гребешками. (По Саксу.)

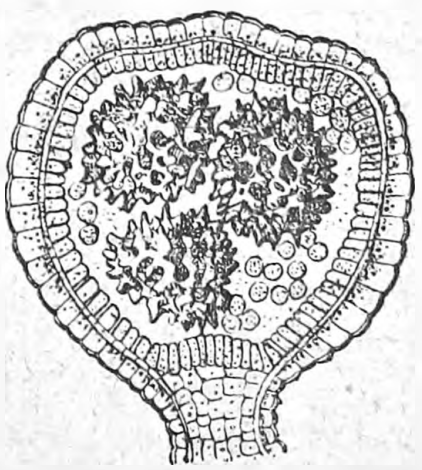


Рис. 49. Selaginella inaequalifolia. Почти зрелый спорангий с четырьмя (видны только три) макроспорами. Увелич. 100. (По Саксу.)

Внутреннее утолщение[2] встречается несравненно чаще наружного. Оно также почти всегда происходит неравномерно. Иногда утолщается, например, только одна из стенок клетки; так, в клетках кожицы многих растений наружные стенки несравненно толще прочих. Но гораздо чаще утолщение идет равномерно на всех стенках клетки, но каждая стенка представляет как утолщающиеся, так и не утолщающиеся места. Вообще утолщающая масса почти никогда не бывает сплошною, а образует различного рода узор, просвечивающий через гладкую и сплошную наружную часть оболочки. В этом узоре иногда преобладают тонкие, иногда—толстые места. В первом случае, когда большая часть оболочки не утолщается, утолщающая масса иногда представляет ленту, которая извивается спирально по внутренней поверхности клеточной стенки (рис. 50 и 51);

[1] О развитии наружных утолщений (окончательно не выясненном) см., кроме Страсбургера (Strasburger, l. c.), Schenck, 1884; Leitgeb, 1884; Wille, 1886.

[2] О формах его см. Mohl (в его Verm. Schriften); Weiss (Lehrb. d. Anatomie), об окаймленных порах — особенно работы Руссова, 1881 и 1883, а также Krieg. 1907. Интересные подробности о развитии внутренних утолщений сообщил Баранецкий (1886).

такие клетки называются спирально утолщенными, или просто спиральными. Иногда находятся две или три такие спиральные ленты, тянущиеся параллельно. Ленты нередко легко отделяются от наружной сплошной части стенки,[1] которую называют первичной оболочкой. Со спиральным утолщением сходно кольчатое; при этом утолщающая масса образует не непрерывную ленту, а несколько отдельных колец, прикрепленных совнутри к клеточной стенке и расположенных параллельно друг над другом. Это клетки кольчатые. Обе описанные формы утолщения могут переходить одна в другую, т. е. в одной и той же клетке в одной части утолщающая масса может являться в виде отдельных колец, а далее — в виде спиральной ленты (рис. 50, *b*). Спиральные и кольчатые утолщения в настоящих клетках редки (очень много таких клеток, например, в стеблях кактусов), зато они часто встречаются в сосудах — трубках, образовавшихся через слияние ряда клеток. Другая распространенная как в клетках, так и в сосудах форма утолщения — сетчатая; утолщающая масса представляется в виде сетки, покрывающей совнутри сплошную стенку. Когда утолщающиеся места значительно преобладают над не утолщающимися, последние обыкновенно представляют кружки (рис. 52) или щелочки (рис. 54), рассеянные по клеточной стенке. Так как в этих местах не отлагается вовсе новой клетчатки, то, по мере утолщения, они превращаются в каналы, открывающиеся внутрь полости клетки, а на другом конце доходящие до первичной оболочки, которая их и закрывает (рис. 52, 53); каналы эти иногда ветвятся или, правильнее, два или несколько каналов, идущих от замкнутой первичной оболочки, сливаются друг с другом и открываются в полость клетки одним общим устьем. Это заметно, разумеется, на поперечных или продольных разрезах клетки; если же смотреть на клетку с поверхности, то каналы представляются

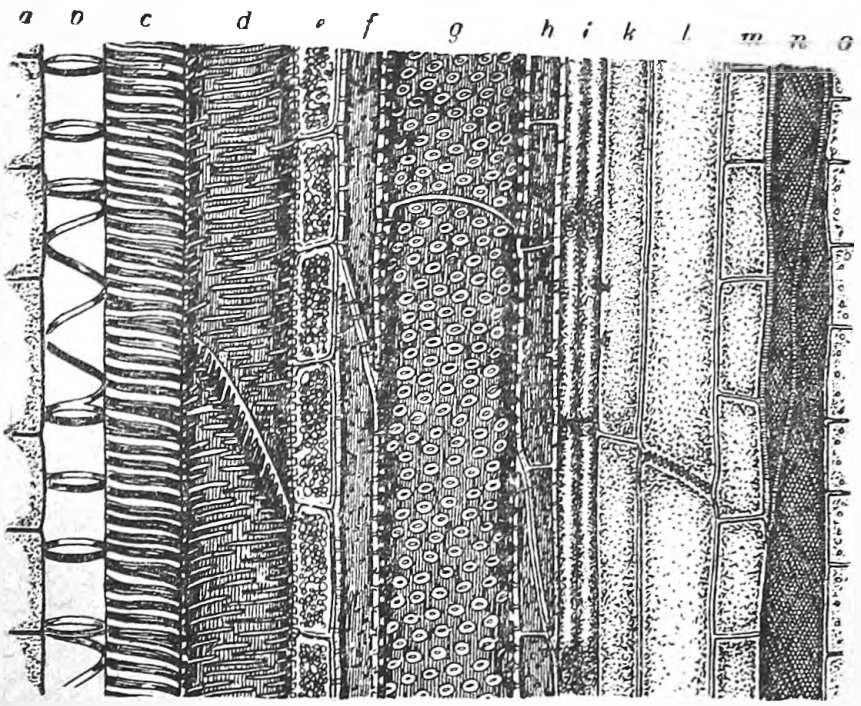



Рис. 50. Продольный разрез жилки из стебля двудольного растения. В жилке собраны элементы с разнообразным внутренним утолщением стенки: *b* — сосуд с кольцами и спиралью; *c* — спиральный; *d* — сетчатый; *g* — с окаймленными порами; *i* — камбий; направо от него лубяные, а налево древесинные элементы жилки. (По Саксу.)

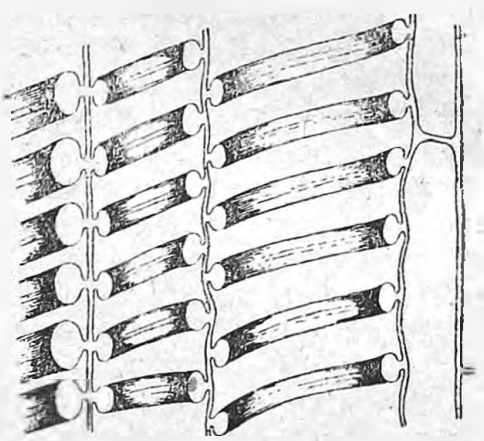


Рис. 51. Спиральные сосуды тыквы на продольном разрезе. Видны куски трех смежных сосудов и две паренхимные клетки. Увелич. 560. (По Ротерту.)

[1] Как показал Ротерт (1897), спиральные ленты не прилегают к оболочке плотно, а связаны с нею особым узким ребрышком, занимающим средину ленты (рис. 51). Это строение создает аналогию с окаймленными порами [(см. ниже)] и объясняет легкость, с которою спиральные ленты часто отделяются от оболочки. [Эта аналогия, а также генетическая связь между различными формами утолщений оболочек (спиральной, лестничной, сетчатой, окаймленными порами хвойных) констатирована и позднейшими исследованиями (Бэйли, 1925; Александров, 1925, 1926; Александров и Абсадзе, 1927).]

в виде точек или — при сильном увеличении — небольших кружочков (рис. 52); эти кружочки или тонкие места оболочки называют порами, или поровыми каналами, а клетку, снабженную такими порами, — точечною. В оболочке каждой отдельной точечной клетки поры рассеяны без видимого порядка, но в прилегающих друг к другу стенках двух смежных клеток поры расположены так, что против каждого порового канала одной клетки приходится поровый канал другой клетки, и эти два канала разделены тонкою перепонкою, как бы происшедшею через слияние первичных оболочек двух смежных клеток (рис. 52 и 53). Далеко не всегда пора при рассматривании с поверхности имеет круглое очертание: очень часто она представляется в виде щелочки, расположенной обыкновенно косо (рис. 54). Круглые поры свойственны преимущественно паренхимным, а косые щелевидные поры — прозенхимным клеткам. Эти косые поры расположены обыкновенно по спирали, т. е. на передней стенке они восходят, например, от левой руки к правой, а на задней — наоборот. Понятно, что в смежных стенках щелочки должны скрещиваться друг с другом, а если клетки расклеить, то и крестик распадается на две отдельные щелочки. Последнее происходит, однако, не всегда; иногда крестики видны даже в изолированной клетке; тогда направление щелевидной поры различно в толще той же стенки: в наружных слоях, например, щель смотрит вправо, а несколько глубже — влево (рис. 54).

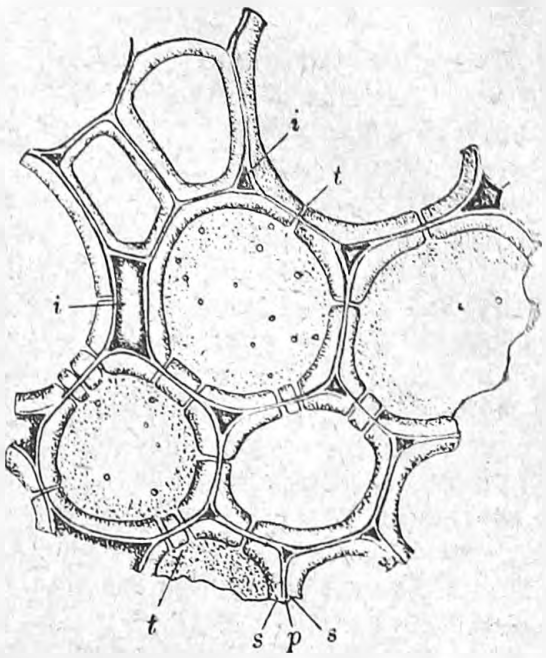



Рис. 52. Клетки сердцевины дуба на поперечном разрезе: *i* — межклетники; *p* — сплошные первичные оболочки клеток; *ss* — вторичные слои оболочки, прилизанные поровыми каналами *t*; в трех клетках видны как бы зернышки; это — поровые каналы, рассматриваемые сверху; в прочих клетках этого рисунка их нет, так как горизонтальные части стенок срезаны бритвою. (По Франку).

Вместо описанных простых пор в паренхимных клетках часто встречаются [1] сложные поры (рис. 55), выступающие особенно ясно при окраске оболочки хлорцинкиодом; светлое, не красящееся реактивом поле каждой поры оказывается пересеченным синими от иода

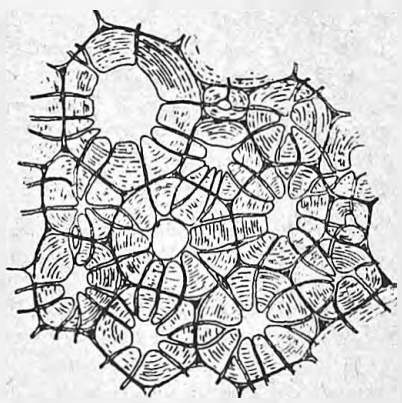


Рис. 53. Группа толстостенных паренхимных клеток с поровыми каналами из мякоти груши. (По Кинницу.)

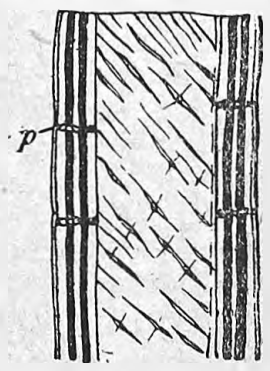



Рис. 54. Часть прозенхимной клетки (стереиды) из ствола папоротника Pteris aquilina с крестообразными щелевидными порами; *p* — поровые каналы в оптическом разрезе. (По Саксу.)

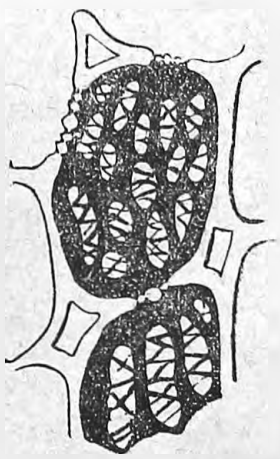


Рис. 55. Поперечные стенки паренхимы первичной коры Hoya carnosa со сложными порами. Затененные места окрашены в синий цвет хлорцинкиодом. Увелич. 500. (По Баранецкому.)

[1] Баранецкий, 1886. Отдельные указания существовали, впрочем, уже раньше. Замечательно что в ранней молодости, до образования пор, оболочка клетки синеет от иода сплошь. [О структуре сложных сетчатых пор см. у Бейли (Bailey, 1933).]

перекладинками или сеткою, так что разбито на отдельные участки, число и размеры которых могут по мере дальнейшего утолщения изменяться. Это строение живо напоминает ситечки ситовидных трубок (см. далее).

Особое строение имеют так называемые о к а й м л е н н ы е п о р ы: на прозенхимных клетках (трахеидах), составляющих древесину хвойных, замечаются поры, представляющиеся при рассматривании с поверхности в виде двух концентрических кружков, т. е. круглая пора является как бы окаймленной другим кругом (рис. 56, *A*, 165). На продольном или поперечном разрезе оказывается, что наружный круг есть очертание чечевицеобразной полости в стенке, разделяющей две клетки. Полость эта посредством круглых отверстий (маленький кружок) сообщается с полостями одной и другой клетки; но внутри она разделена тонкой, [пронизанной многочисленными отверстиями, наподобие ситечка,[1]] перегородочкой, [имеющей посредине утолщение, так называемый т о р у с (рис. 56, *C*); перегородочка эта иногда изгибается так, что ее торус прижимается к одному из отверстий поры и закрывает его (рис. 56, *B*)]. Еще лучше пояснить строение окаймленной поры таким образом: к листу бумаги, изображающему тонкую первичную оболочку клетки, приложим краем часовое стекло, посредине продырявленное,

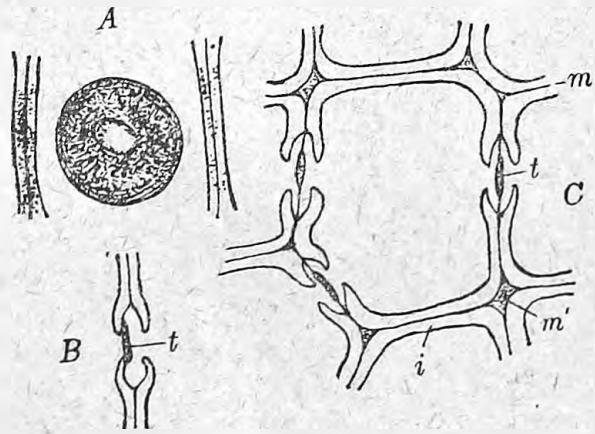



Рис. 56. Окаймленные поры в древесине сосны: *A* — пора с поверхности; *B* — она же в продольном разрезе (перепонка изогнулась и затянула одно из двух отверстий); *C* — поперечный разрез волокна с тремя окаймленными порами; *m*,*m'* — межклетное вещество; *i* — третичный слой оболочки; *t* — торус. Увелич. 540. (По С т р а с б у р г е р у.)

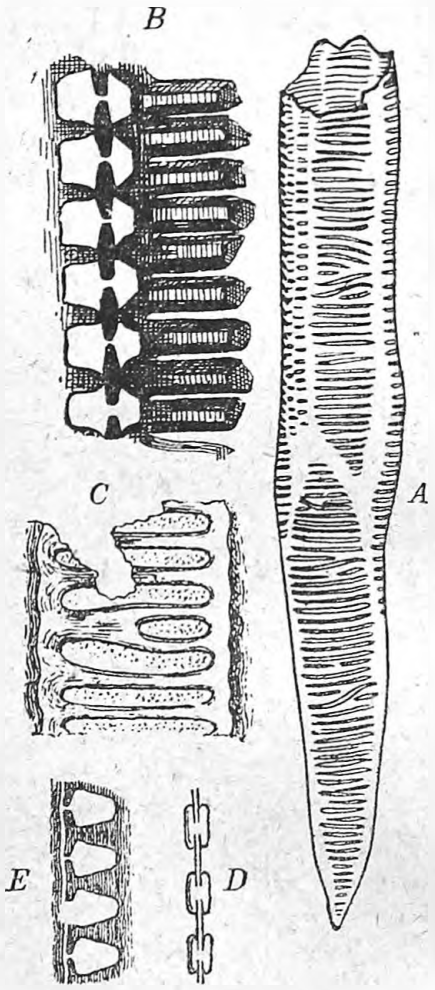



Рис. 57. Лестничное утолщение в сосудах папоротника Pteris aquilina (орляк); *A* — при слабом, *B* — при сильном увеличении; справа в *B* окаймленные поры плашмя, слева — в разрезе; *C* и *D* — те же поры в молодости, плашмя и в разрезе; *E* — место соприкосновения сосуда с живою клеткою (разрез). (По С а к с у.)

следовательно имеющее вид выпуклого ободка; если и по другую сторону бумаги в том же месте приложить точно такое же стекло, то мы получим наглядную модель окаймленной поры: сложенные краями, продырявленные часовые стекла дают вместе чечевицеобразную полость, раздвоенную внутри бумагою на две, между собою не сообщающиеся; если смотреть с плоскости, видны два концентрических круга, внешний — очертание стекол, внутренний — очертание круглых отверстий в выпуклинах этих стекол; хотя этих отверстий

[1 Отверстия в перегородке окаймленной поры представляют места, через которые проходили плазменные нити (см. ниже о плазмодесмах), связывавшие протопласты соседних клеток в период их молодости. Прежде полагали, что эти перегородки сплошные, без отверстий, но затем наличие последних было констатировано (см. R u s s o v, 1883; B a i l e y, 1916; A l e x a n d r o v u. A b e s s a d z e, 1927).]

два, но они приходятся друг против друга и проектируются в один общий кружок. Таким образом окаймленная пора есть, можно сказать, пора, начинающаяся широко у первичной оболочки и быстро сужпвающаяся в полость клетки. Это подтверждается историею развития. Вначале показывается только внешний круг (кайма), а потом внутренний, постепенно удаляющийся от внешнего, т. е. суживающийся подобно зрачку глаза. Одно время готовую окаймленную пору считали сквозною, так как принимали, что срединная перепонка, существующая в молодости, впоследствии растворяется, но это оказалось в большинстве случаев неверным.

Есть клетки, где окаймленные поры прилегают очень плотно друг к другу, не оставляя почти никаких промежутков, так что стенка является как бы вся составленною из окаймленных пор; отверстие, ведущее в чечевицеобразную полость, тогда бывает не круглое, а имеет вид [короткой] горизонтальной щели, так что вместо двух концентрических кружков получается горизонтальная щель, обрамленная кружком (рис. 50, *g*). [Такие окаймленные поры распространены среди двудольных.] Небольшое видоизменение окаймленных пор представляет л е с т н и ч н о е утолщение клетки. Это обыкновенно длинные, многогранные клетки, и на каждой грани находятся в один ряд, друг над другом, сильно вытянутые поперек, окаймленные поры, вследствие чего такая стенка имеет вид лестницы (рис. 57).

Подобно тому, как различные слои одной и той же клеточной стенки могут подвергаться различным химическим изменениям, и форма утолщения стенки может быть неодинакова в различных слоях ее. Так, известно несколько примеров, где в наружных слоях клеточной стенки находятся окаймленные поры, внутренние же слои образуют спиральную ленту (например, в древесине липы, тисса).

Остановимся несколько на значении внутреннего утолщения оболочки. Причину его постоянной неравномерности понять нетрудно: этим достигается большая прочность стенки без нарушения обмена веществ путем диосмоса, который продолжается беспрепятственно через тонкие места оболочки; если бы оболочка утолщалась сплошь, дальнейшее утолщение вскоре стало бы невозможным, вследствие все более затрудненного диосмоса из клетки в клетку. Отсюда понятно постоянное соответствие поровых каналов в смежных клетках. Спирали и кольца имеют значение распорок, не дающих спадаться тонкой оболочке; это тем необходимее, что подобное утолщение встречается обыкновенно в элементах, теряющих содержимое, следовательно в готовом состоянии лишенных тургора и испытывающих давление со стороны смежных живых элементов. Наибольшая прочность достигается в клетках точечных, а потому элементы, играющие механическую роль, образующие прочный скелет растения, всегда прибегают к этой форме утолщения. Наконец, окаймленные поры играют, повидимому, роль клапанов и встречаются специально в элементах, утративших содержимое (сосуды и сосудовидные клетки древесины) и приспособленных для быстрой передачи воды; впрочем, действие этих клапанов еще далеко не выяснено, так как весь вопрос о движении воды по растению снизу вверх представляет много неясного.

Р у с с о в (см. выше) объяснял роль окаймленной поры весьма остроумно. Перепонка ее, как сказано, часто имеет посредине утолщение (рис. 56 *B* и *C*); тонкий ободок перепончки допускает легкое продавливание воды из одного элемента в смежный, а средний утолщенный диск может плотно закрыть одно из боковых отверстий поры. Иногда (осенняя древесина хвойных) перепонка натянута так туго, что неизменно сохраняет срединное положение в поре, иногда же (весенняя древесина хвойных) она ненатянута и может плотно прикладываться изнутри к тому или другому из сводиков, смотря по тому, с какой стороны сильнее на нее давление. Благодаря существованию сводика получается отверстие, которое, смотря по надобности, может открываться и закрываться, а кроме того сводик предохраняет нежную перепончку клапана от разрыва. Кроме двусторонних окаймленных пор, действующих подобно клапанам всасывающих насосов, встречаются часто односторонние окаймленные поры, в которых продырявленный сводик находится лишь в одной из двух смежных клеток. Это бывает там, где живая клетка граничит с мертвым, лишенным содержимого элементом, причем сводик находится только в последнем. Замыкающая перепончка не имеет тогда утолщенного диска, состоит из чистой клетчатки и выпячивается в полость мертвого элемента. Она играет, повидимому, роль клапана в нагнетательном насосе, т. е. через нее продавливается вода из живого элемента в мертвый. Однако, эти объяснения Р у с с о в а считаются многими совершенно фантастичными (см. например, K r i e g, 1907). Быть может, несколько

фантастичны и чувствительные будто бы поры, встречающиеся на некоторых чувствительных к прикосновению органах растения.[1] На усиках тыквенных, например, клетка кожицы снабжена посредине одною круглою порою (рис. 58, *B*); на разрезе (рис. 58, *A*) поровой канал обыкновенно расширяется кнаружи и в нем иногда заключен кристаллик. Вырост плазмы, наполняющий пору, сравнивают с осязательным тельцем. Странно, однако, что подобные поры лежат не только на чувствительной нижней стороне усика, но и на противоположной, а у многих растений таких пор и вовсе не видно. Другой пример чувствительных пор приводится для раздражительных волосков (щупалец) насекомоядных Drosera (рис. 59). В поверхностных клетках головки волоска находится целый венчик краевых пор, не вполне отграниченных (рис. 59, *C*), так как разделяющие их выросты оболочки постепенно выклиниваются внутрь. Протопласт такой клетки, будучи изолирован (рис. 59, *A*), оказывается снабженным на внешнем краю венчиком сосочков. Однако, головка волоска Drosera исполняет различные функции — выделяет слизь, приготовляет энзим, перевариваюший мясо, поглощает растворимые вещества, воспринимает механические и химические раздражения, а строение кожицы, как на рис. 59, *C*, встречается у многих растений, помимо насекомоядных.[2]

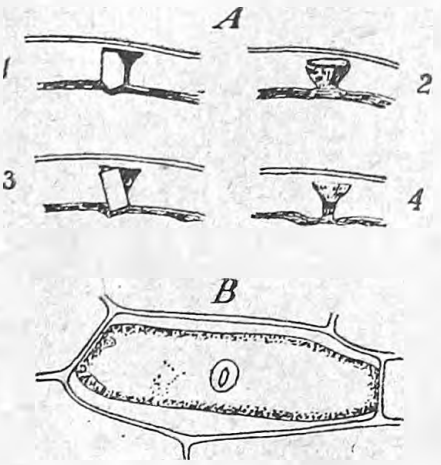



Рис. 58. *A* — чувствительные поры во внешней стенке клеток кожицы (усик Cucurbita Melopepo) на разрезе; в *1* и *3* виден кристаллик в поровом канале; *B* — одна клетка кожицы (усик C. Pepo) плашмя сверху; видна пора с кристалликом и съеженное от спирта содержимое. (По Габерланду.)

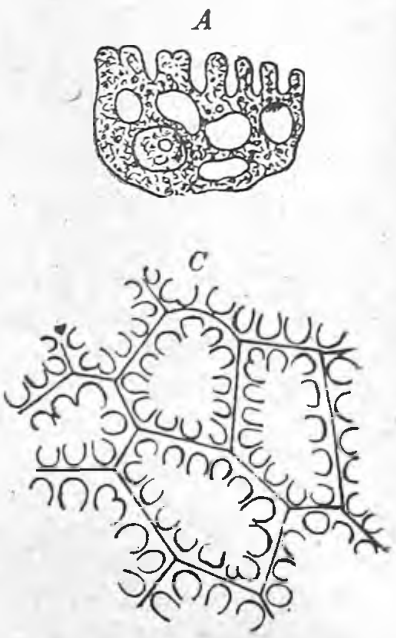



Рис. 59. *A* — протопласт, изолированный из клетки щупальца Drosera longifolia; *C* — кожица щупальца Dr. rotundifolia с поверхности (видны краевые поры). (По Габерланду.)

Иногда тонкое место оболочки — пора — сменяется впоследствии настоящим отверстием. Мы увидим далее такие отверстия, например, в сосудах, в ситовидных трубках, где с помощью их устанавливается сквозное сообщение между целым рядом клеток. Интересный пример образования отверстий в клетках наблюдается у торфяных мхов (Sphagnum). Листья их лишены жилки и соткапы из двоякого рода клеток, живых и мертвых, расположенных в один слой. Живые мельче, узки и продолговаты, содержат внутри хлорофилл и концами связаны друг с другом в сеть (рис. 60). В петлях этой сети заключены мертвые клетки, большею частью по одной; они крупнее, лишены содержимого, а стенка их снабжена спиральным утолщением и несколькими круглыми отверстиями на обеих наружных сторонах. В ранней молодости все клетки листа одинаковы, затем уже некоторые отмирают, теряя содержимое и развивая отверстия. В стебле тех же мхов кора составлена сплошь из таких же пустых, дырявых клеток, по которым, в силу капиллярности, под-

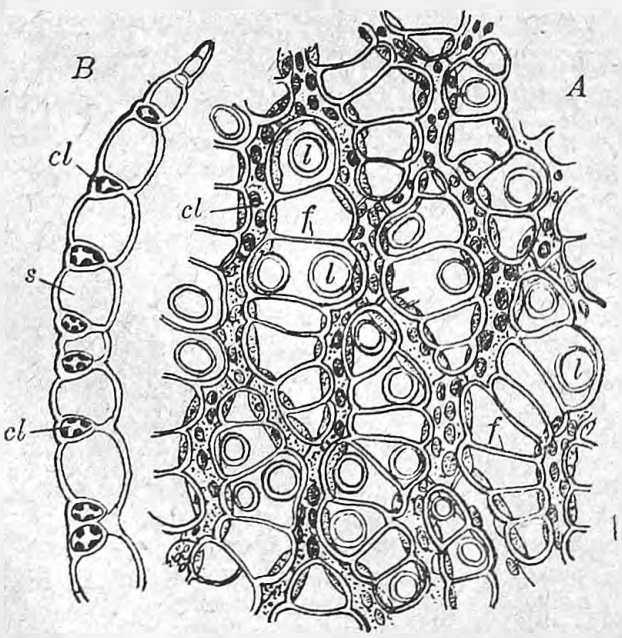



Рис. 60. Часть листа Sphagnum: *A* — сверху; *B* — в разрезе; *cl* — хлорофиллоносные клетки; *s* — пустые клетки с отверстиями *l* и утолщением *f*. (По Саксу.)

[1] Пфеффер (Pfeffer, 1885) первый нашел их на усиках тыквенных: Haberlandt, 1901*b*, 1904; Borzi, 1901, 1903.

[2] Гаульгофер (Gaulhofer, 1908*b*) приписывает этим краевым порам восприятие света там, где нельзя указать для этого каких-либо иных приспособлений.

нимается снизу вверх вода. Этим строением объясняется чрезвычайная гигроскопичность торфяного мха. Через упомянутые отверстия нередко забираются посторонние организмы (водоросли) и гнездятся внутри порожних клеток.

Во всех указанных до сих пор случаях отверстия в клеточной оболочке были позднейшего происхождения. Долгое время полная замкнутость живой клетки считалась основным положением науки. Теперь, однако, ученые пришли к убеждению, что стенка живой клетки, кажущаяся сплошною, почти всегда пронизана тончайшими сквозными канальцами, при посредстве которых устанавливается связь между содержимым смежных клеток (рис. 61). Таким образом, протопласты не замурованы наглухо в отдельных камерах, как представляли себе прежде, а соединяются тончайшими нитями плазмы сквозь стенки с соседними протопластами, так что, несмотря на разгораживание на отдельные клетки, протоплазма всего растения образует одну связную массу.[1] В большинстве случаев тоненькая перепончатая, разделяющая направленные друг к другу поровые каналы смежных клеток, оказалась пронизанною несколькими сквозными канальцами. Такие же канальцы найдены и независимо от пор даже в толстостенных клетках. Для обнаружения этих связок, или плазмодесм, прибегают к действию серной кислоты, от которой оболочки сильно разбухают, и к окраске плазмы иодом или анилиновыми красками.[2] Происхождение сквозных отверстий в оболочке окончательно еще не выяснено.[3] Повидимому, как и в животном организме, связки могут быть как первичными, возникающими в растении уже при размножении клетки делением, так и вторичными — позднейшего происхождения, — и последнее гораздо чаще первого. Помимо облегчения обмена веществ плазмодесмы, вероятно, служат и для передачи раздражений.

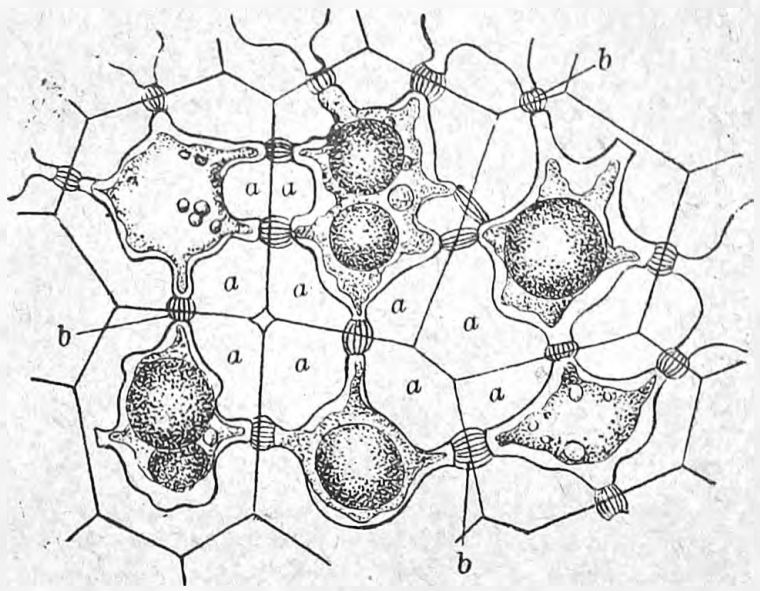



Рис. 61. Сквозное сообщение клеток (групповые связки) в эндосперме пальмы Areca Oleracea. Разрез обработан был хлороцинкиодом. В разбухшей оболочке *a* концы поровых каналов связаны слегка дугообразными нитями плазмы *b*. Увелич. 620. (По Тангл ю.)

[1] [Наличие такой связной протоплазматической массы симпласта, распространяющейся по всему растению, нельзя считать точно установленным. Оно, однако, принимается для объяснения передвижения веществ по растению (Münch, 1930).

[2] Для обнаружения плазмодесм применяют также раствор азотнокислого серебра (Netolitzky, 1935).]

[3] По мнению многих, плазмодесмы — первичного происхождения, т. е. возникают уже при самом заложении оболочки из связок, соединяющих разделившиеся клеточные ядра (см. ниже — деление клеток). Страсбургер (Strasburger, 1901*c*), однако, стоит за позднейшее их происхождение и даже считает плазмодесму не сплошною, а составленною из двух столкнувшихся выростов плазмы, внедрявшихся в оболочку с противоположных сторон. Гардинер (Gardiner, 1902) признает существование как первичных, так и вторичных плазмодесм. Несомненно вторичного происхождения связки, образующиеся при прививке между клетками подвоя и привоя (Strasburger, 1901*c*), хотя для Viscum и Cuscuta такой связи с их хозяевами установить не удалось. У грибов все клетки связаны сравнительно крупными отверстиями (Варлих, 1892, Meyer, 1902*b*), но они получаются иначе — новая перегородка в гифе залагается кольцеобразно (как у спирогиры, см. ниже), но не смыкается вполне, а оставляет в центре отверстие. [Протоплазменная природа плазмодесм, повидимому, не должна возбуждать сомнений (см. Meyer A., 1920; Lundegårdt, 1922). Их плазмогенное происхождение подтверждено исследованиями Мюльдорфа (Mühldorf, 1933), который исследовал 25 видов зонтичных. Кюстер (Küster, 1933) определил толщину плазмодесм у Codium в 1,5—2 μ. По Юнгерсу (Jungers, 1930), однако, плазмодесмы — отнюдь не плазматические образования, а просто конструктивные особенности клеточной стенки.]

Молодая оболочка представляется совершенно бесструктурною, но впоследствии в ней замечается особое строение, которое проявляется в так называемой слоистости и полосатости. Слоистость выражается тем, что как на поперечном, так и на продольном разрезах клетки оболочка кажется состоящей из концентрических слоев. Это явление чрезвычайно распространено, и его можно наблюдать почти на каждой сколько-нибудь утолщенной оболочке. Если слоистость не видна прямо в воде, то она обнаруживается от действия реактивов, например кислот или щелочей. Нередко (особенно в клетках древесины) утолщенная оболочка слагается (рис. 62) из первичной оболочки, вторичных слоев, число которых постепенно возрастает, и одного третичного слоя (рис. 62, *c*), выстилающего не только полость клетки, но и поровые каналы, и отличающегося большим лучепреломлением.

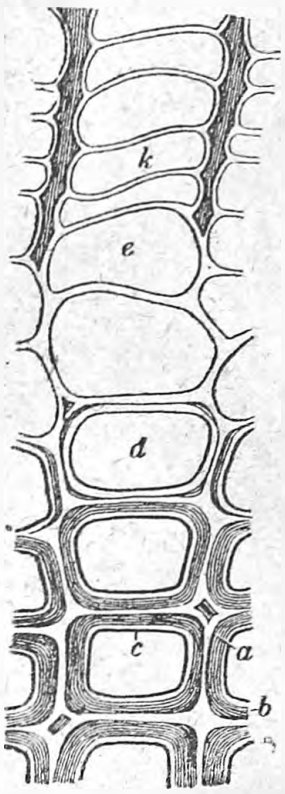



Рис. 62. Развитие древесины из камбия на поперечном разрезе ствола сосны: *k* — клетки камбия, а книзу (т. е. во внутрь ствола) молодая древесина; *a*—склеенные первичные оболочки; (срединная оболочка); *b* — вторичные; *c* —третичный слой утолщения. (По Диппелю.)

[Эта терминология, принимаемая многими авторами и нынче, согласуется с терминологией Диппеля (Dippel, 1872). По новейшим же исследованиям Керра и Бейли (Kerr a. Bailey, 1934) оболочка одревеснев ших клеток (клеток древесины) расчленяется несколько иначе. Авторами совершенно исключается из обихода термин «третичный слой» в виду того, что он употребляется в самых разных смыслах; кроме того, этот слой может совершенно отсутствовать. По Керру и Бейли, оболочка составлена только из двух компонентов — первичной оболочки и вторичной. В последней они различают три слоя (рис. 63, *c*, *d*, *e*) — два узких (внешний, прилегающий к первичной оболочке, и внутренний, граничащий с полостью клетки) и средний широкий слой. Эти слои распознаются по интенсивности поглощения красок и по поведению в поляризованном свете. Узкие слои в последнем случае блестят сильно, а средний, широкий, — слабее. Внутренний слой отличается еще тем, что не содержит лигнина, а состоит из целлюлезы и гемицеллюлезы; в других же двух слоях находятся все эти три вещества.

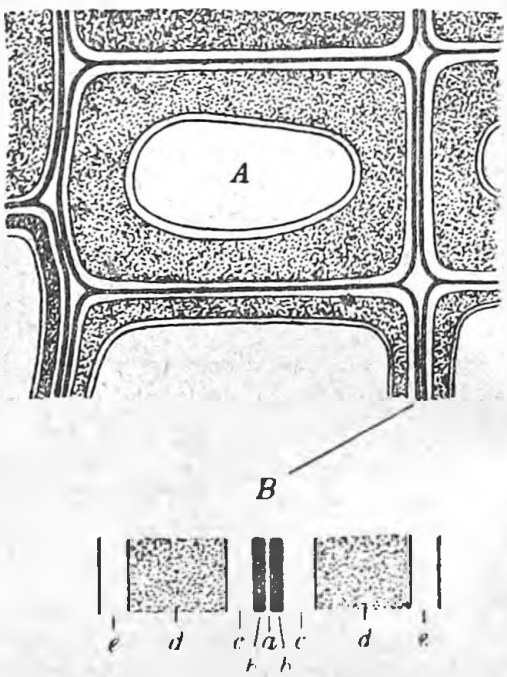



Рис. 63. Схема строения одревеснев ших оболочек. *A* — поперечный разрез одной целой древесинной клетки (трахеиды) и частей смежных с нею; *B* — обозначения слоев оболочек двух смежных клеток: *a* — межклетное вещество (срединная пластинка); *b* — первичная оболочка; *c* — внешний слой вторичной оболочки; *d* — промежуточный слой вторичной оболочки; *e* — внутренний слой вторичной оболочки. (По Бейли.)

Остановимся несколько на первичной оболочке одревеснелых клеток. В утолщенных одревеснелых стенках она может быть различной толщины, даже на разных сторонах одной и той же клетки, но часто бывает очень тонкой; последнее может быть результатом пластического ее растяжения в период роста клеток. При обычных наблюдениях в микроскоп — допустим поперечных срезов с древесины — различить первичную оболочку каждой отдельной клетки удается не всегда и особенно затруднительно в случае, если клетки плотно прилегают друг к другу. Часто видна только одна узкая двуконтурная полоска на границе между смежными клетками (рис. 62). Она становится особенно ясной после покраски препарата какой-либо анилиновой краской (метиловая зелень и др.) или после обработки его флорглюцином и соляной кислотой. Но всегда следует считать и иметь в виду, что эта полоска составлена из двух первичных оболочек, принадлежащих двум смежным клеткам. Это довольно просто установить, если по примеру Д и п-

нея воспользоваться поляризационным микроскопом. При рассматривании этой полоски в поляризованном свете стало бы видно, что она состоит даже не из двух, а из трех слоев (рис. 66, ср. также 46) — двух крайних тождественных и одного непарного, среднего; их можно было бы отличить по блеску: средний казался бы темным, а крайние блестели бы. Крайние два слоя и представляют первичные оболочки смежных клеток; средний же слой является прослойкой межклетного вещества, связывающего первичные оболочки смежных клеток. Все эти три слоя вместе — две смежные первичные оболочки и прослойка межклетного вещества, неразличимая при обычном наблюдении в микроскоп, — составляют так называемую срединную пластинку. Ниже межклетному веществу посвящен отдельный параграф; здесь же отметим только, что оно состоит из пектиновых веществ, но может одревесневать при утолщении оболочки.

При определении понятия «срединная пластинка» мы придерживаемся терминологии старых авторов (Dippel и др.). Однако, некоторые авторы, говоря о срединной пластинке, имеют в виду при этом собственно изотропное межклетное вещество, связующее оболочки смежных леток (рис. 63). В по-

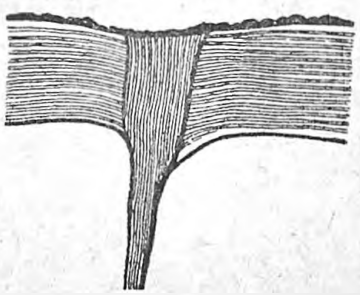


Рис. 64. Наслоение оболочки и перекладины Caulerpa. (По Негели.)

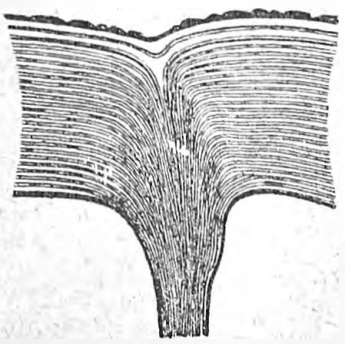


Рис. 65. Наслоение оболочки и перекладины Caulerpa в действительности. (По Диппелю.)

добном смысле срединная пластинка трактуется и в новейших исследованиях Керра и Бейли (Kerr a. Bailey, 1934), посвященных строению клеточной оболочки.[1] Вообще следует отметить, что в отношении слоев клеточной оболочки до сих пор еще не выработано единой, вполне определившейся терминологии. Естественно, это может приводить к недоразумениям.]

Есть два различных объяснения происхождения слоистости. Одно (теория наложения) принимает, что слои образуются последовательно, по направлению снаружи внутрь, так что самый внутренний слой стенки, непосредственно прилегающий к содержимому, есть самый молодой, а самый наружный есть первичная оболочка. Образование точечных клеток, например, происходит, согласно этому взгляду, так: на внутренней поверхности цельной первичной оболочки откладывается слой утолщения, но не цельный, а местами продырявленный; на него отлагается опять совнутри другой слой, также продырявленный и притом в тех же местах, где и первый, и т. д. В шестидесятых годах явилось, однако, другое толкование слоистости (теория внедрения), по которому оболочка растет в толщину, как и в поверхности, — через интусусцепцию, через внедрение новых частичек между старыми; слоистость же происходит от того, что, однородная вначале, оболочка расщепляется на слои различной плотности, так что за плотным слоем следует более мягкий, потом опять более плотный и т. д. Различие в плотности зависит от различного содержания воды и вызывает различие в лучепреломлении, вследствие чего границы слоев и делаются видными под микроскопом. Оболочка клетки всегда содержит известное количество так называемой организационной воды, которая столь же необходима для жизни оболочки, как кристаллизационная вода для существования многих кристаллов. Вот эта-то вода и распределена будто бы неравномерно в клеточной обо-

[1] [См. также Александров, 1936.]

лочке: в слоях менее плотных ее больше, в более плотных — меньше. Эта теория, созданная известным ученым Нэгели,[1] быстро укоренилась в науке, но затем она была сильно поколеблена, и ученые возвратились к прежней теории наложения,[2] [более удовлетворительно объясняющей вообще рост оболочки в толщину. Вместе с тем ныне, однако, причину видимой под микроскопом слоистости усматривают в неоднородности химического состава последовательно налагающихся слоев, в распределении химически разнородных веществ в оболочке, в их физических свойствах (оптика, набухаемость и т. д.). По Виссели нгу (Wisselingh, 1925), слоистость неодревеснелых оболочек, составленных из целлюлезы, гемицеллюлезы и пектиновых веществ, обусловлена чередованием слоев богатых, бедных и лишенных целлюлезы, т. е. различным соотношением этих веществ в разных их слоях. То же самое следует сказать и об одревеснелых оболочках. По Фрейденбергу, впрочем, слоистость последних объясняется, как показывает и предложенная им конструктивная схема (рис. 45, *1*), чередованием слоев из мицеллярных рядов целлюлезы и заполняющих промежутки между ними лигнинных прослоек.]

Теория наложения, несомненно, проще теории внедрения, и неудивительно, если она появилась раньше. Замкнутость поровых каналов на внешнем их конце получает при этом вполне удовлетворительное объяснение. Фактически обе теории расходятся в объяснении линий, разбивающих оболочку на видимые слои; теория наложения видит в них простые промежутки, получающиеся вследствие того, что отложение частиц клетчатки происходит не непрерывно, а урывками — слоями; по теории внедрения — это не промежутки, а особые мягкие слои, чередующиеся с плотными; следовательно, общее число слоев в оболочке вдвое больше, чем по первой теории. Немаловажное затруднение для теории наложения составляет строение самого внутреннего — третичного слоя оболочки, который обнаруживается неизменно на всех стадиях утолщения. Теория наложения старается обойти это затруднение, утверждая, будто третичный слой только кажется неизменным, в действительности же особые свойства его вызываются влиянием непосредственно прилегающей плазмы; каждый раз, как он закладывается новым, влияние плазмы переносится на последний, а бывший третичный слой теряет свои особенности, присоединяясь к вторичным слоям. Решительных доказательств в пользу теории наложения пока еще очень немного; одно из самых веских доставляет морская водоросль Caulerpa. Внутри единственной сильно дифференцированной клетки Caulerpa (рис. 5) находится сложная система ветвистых перекладин, составленных из клетчатки и утолщающихся вместе с оболочкою. По Нэгели, слои перекладин в толще стенки перпендикулярны слоям последней, как на рис. 64, тогда как в случае наложения каждый слой должен был бы, изгибаясь, переходить со стенки на перекладину (рис. 65); между тем все новейшие наблюдатели согласны в том, что истинное положение слоев у Caulerpa вполне соответствует именно последней схеме. Особенно доказательны случаи, в которых в толще стенки Caulerpa встречаются слоистые перекладины, тянувшиеся вначале вдоль по стенке и включенные в последнюю отложением новых, прикрывших их слоев. Другое аналогичное доказательство — включение тем же путем в массу оболочки кристаллов, находившихся прежде в полости клетки (Pfitzer, 1872), что, впрочем, встречается лишь у весьма немногих растений. Весьма убедительно также показание Нолля (Noll, 1887). Ему удалось окрасить берлинскою лазурью оболочки Caulerpa и др., не умерщвляя клеток, после чего на посиневшую стенку отлагались совнутри новые бесцветные слои. Обратного результата достиг Захариас (Zacharias, 1891), употребляя краску Congorot: в корневых волосках кресса, росшего в питательной смеси, слегка подкрашенной «конго», на прежнюю бесцветную оболочку наседали новые красные (на свете легко выцветающие) слои. То же, впрочем, удалось еще раньше Клебсу (Klebs, 1887) над водорослями. Большинство случаев, однако, таково, что допускает толкование в обе стороны. [Теория наложения видит в новом слое клетчатки продукт протоплазмы. Прежде, согласно гипотезе Прингсгейма (Pringsheim, 1854), полагали, что клетчатка — продукт непосредственного превращения пленчатого слоя протоплазмы: изменяясь химически (теряя азот), он превращается в слой целлюлезы, а на смену ему плазма выделяет новый пленчатый слой. Эта гипотеза, связанная с наличием более или менее статической особой плазменной оболочки, не совсем вяжется с современными представлениями о мицеллярной структуре клеточной стенки. Существование же самого пленчатого слоя не подтверждено, кроме того, никакими конкретными данными (см. Костычев, 1933); имеются даже указания на явное смешение элементов клеточной оболочки с веществом протоплазмы в пограничной зоне. Поэтому едва ли возможно принять гипотезу Прингсгейма. Ныне считают, что целлюлеза является секретом протоплазмы, выделяющимся на ее поверхности в результате происходящих в протоплазме сложных коллоидно-химических процессов.]

Другое проявление внутреннего строения оболочки представляет полосатость. Оболочки многих клеток, особенно прозенхимных, лубяные волокна

[1] Nageli, 1858, 1864*a*.

[2] Ср. Бородин, Успехи ботаники, 1880. Важнейшие работы, направленные против Нэгели: Dippel, 1878; Strasburger, 1882*b*, 1884*a*; Палладин, 1883; Krabbe, 1887. Впоследствии, однако, Страсбургер, быстро меняющий свои воззрения, наряду с наложением стал признавать и внедрение (Strasburger, 1898). См. также Reinhardt, 1899, и Fitting, 1900.

олеандра, Vinca и др. (рис. 50, *n*), древесинные волокна сосны, ели и пр. оказываются, если смотреть на них с поверхности, исчерченными нежными косыми штрихами,[1] нередко наблюдаются две взаимно перекрещивающиеся системы параллельных черточек. По Нэгели, полосатость объясняется, как и слоистость, тем, что оболочка составлена попеременно из пластинок более плотных, содержащих менее воды, и менее плотных, содержащих более воды и менее клетчатки. Главная причина рисунка заключается в том, что более плотные слои несколько выпячиваются в полость клетки, так что на внутренней поверхности оболочки получаются параллельные косые бороздки, соответствующие менее плотным слоям.

Скрещивающиеся системы полосок принадлежат разным слоям той же оболочки[2] или же смежным оболочкам двух клеток (ср. щелевидные поры на стр. 79). [Современные же познания структуры клеточной оболочки приводят к заключению, что полосатость является результатом спирального и притом параллельного расположения фибрилл целлюлозы. Размеры фибрилл таковы, что они лежат на границе видимости в микроскоп или даже ясно различимы, особенно после обработки оболочки растворами, вызывающими разбухание ее (Herzog, 1931; Anderson, 1927). Направление же спиралей — различное в разных слоях оболочки и этим самым обусловливающее видимую перекрещенную полосатость — связывают с направлением движения протоплазмы при образовании последовательных слоев целлюлозы (Dippel, 1868; van Iterson, 1927).

Явление полосатости получило практическое применение в ткацком деле. Издавна рекомендовали для различения волокон льна и конопли под микроскопом обращать внимание на вильчатые концы конопляных волокон. Однако, этот признак оказывается крайне ненадежным (Müller, 1921). Затем было предложено пользоваться для той же цели различием в полосатости — у льна угол наклона около 10°, а у конопли — около 4° (Sonntag, 1912). Престон (Preston, 1931) у волокна рами определил угол наклона полосатости в 6°. Лубяные волокна многих растений характеризуются также только одним определенным направлением спиралей фибрилл; например, по Реймерсу (Reimers, 1922), у льна фибриллы — как у ваточника, кендыря и крапивы — в правых спиралях, а у конопли — в левых.]

Ученые расходились в объяснении полосатости. Так, Диппель (1878, см. выше) приписывал ее нежному спиральному утолщению оболочки, что справедливо лишь для немногих случаев, например для древесных волокон (трахеид) тисса. Наиболее веские доказательства в пользу объяснения Нэгели представил его талантливый ученик Корренс (Correns, 1894). Замечателен прием, употребленный автором для доказательства существования более и менее водянистых слоев в оболочке. Хорошо высушенную оболочку он погружал в растворы солей, не обнаруживающих особого сродства к оболочке и впитываемых ею целиком, т. е. без изменения крепости раствора, стараясь вызвать в массе оболочки образование легко обнаруживаемого под микроскопом осадка. Для этой цели наиболее пригодны последовательная обработка железосинеродистым калием и хлористым железом или азотнокислым серебром, а затем поваренною солью. В первом случае в оболочке отлагается берлинская лазурь, во втором (после яркого освещения) — металлическое серебро. Оба вещества оказываются отложенными неравномерно: получаются попеременно более или менее окрашенные полосы; первые соответствуют более водянистым слоям. Краббе (Krabbe, 1887) показал также, что слой оболочки, лишенный вначале полосатости, может обнаружить таковую впоследствии, когда он уже заложен другими, позже возникшими слоями. Было высказано еще воззрение (Gothan, 1905), будто полосатость волокон хвойной древесины вызывается образованием щелей в оболочке. Однако, работа Крига (Krieg, 1907), подтверждая самый факт существования щелей, решительно опровергает вышеприведенное объяснение.

Нельзя не сопоставить спирального направления полосатости со столь распространенным размещением щелевидных пор по спирали. Некоторые и раньше думали, что оболочка клетки слагается вообще

---

[1] Угол наклона штрихов довольно постоянен для данного растения, но меняется у разных. Так, в древесных волокнах хвойных, где существует лишь одна система (всегда влево в ботаническом смысле), он для сосны около 40°, а для лиственницы — 16° (см. Krieg, 1907).

[2] Нэгели утверждал, будто обе системы полос могут лежать в одном и том же слое оболочки, но это не подтвердилось. В лубяных волокнах олеандра, как показал Фаминцын (1884), в первом году их жизни показывается лишь одна система полосок, а на второй год другая, извитая в противоположную сторону, — важный аргумент в пользу теории наложения.

из тончайших, спирально извитых волоконец,[1] которые иногда удается обнаружить, обрабатывая стенку подходящими реактивами. Если действовать на оболочку такими веществами, как слабая соляная кислота, хромовая кислота, хлорная вода, то при механическом давлении удается разбить оболочку на куски или на волоконца; [некоторые исследователи даже заставляли ее, воздействуя, например, концентрированной соляной кислотой,] распадаться на мельчайшие, однако видимые в микроскоп, шарики, производящие впечатление бактерий (микрококков). Эти шарики Визнер (Wiesner, 1886) считает анатомическими элементами, из которых слагается оболочка, и называет их дерматозомами; по его мнению, они непосредственно образуются из микрозом плазмы и в живой оболочке связаны друг с другом неуловимыми даже в микроскопе нитями плазмы. [Дерматозомы и ныне некоторыми авторами принимаются за основные строительные элементы, из которых слагаются фибриллы клеточной оболочки (Lüdtke, 1932, 1933; Farr и Eckerson, 1934). Но существование дерматозом, как непосредственных строительных единиц клеточной стенки, вызывает сомнения: возникает вопрос — не представляют ли они только продукты гидролитического расщепления фибрилл целлюлозы].

Клеточная оболочка обладает, хотя и в слабой степени, способностью двойного лучепреломления: в поляризованном свете она обнаруживает на разрезах при скрещивании николевых призм свечение, а при достаточной толщине дает черный крест (рис. 66). Если рассматривать оболочку при тех же условиях с поверхности, то каждая пора пересекается черным крестиком. Это свойство клеточной стенки объясняют различно. Нэгели считал, что сами частички клетчатки, из которых составлена оболочка, обладают, подобно кристаллам, способностью двойного лучепреломления. Другие признают вещество оболочки аморфным, а оптические свойства ее объясняют напряжениями частиц. Известно, что вещества, несомненно аморфные, как стекло, могут при известных условиях делаться двояко преломляющими. Ряд авторов склоняется именно к такому толкованию.[2] Нэгели отвергал его на том основании, что оптические свойства клеточной оболочки сохраняются даже в мелких кусочках последней. [Позднейшие исследования приводят к выводу, что двойное лучепреломление клеточной оболочки слагается из двух компонентов — из, главным образом, собственного двойного лучепреломления мицелл целлюлозы и прибавляющегося к нему слабого двойного преломления, обусловленного формой расположения интермицеллярных веществ и целлюлозы (Ambronn u. Frey, 1926; Schmidt, 1934). Степень блеска оболочки, видимого в поляризационный микроскоп при наблюдении поперечного среза с целлюлезного волокна, зависит от направления мицелл целлюлозы в оболочке. Наиболее силен блеск в том случае, когда мицеллы следуют (по спиралям) более или менее перпендикулярно к оси волокна. При уклонении от тангентального направления блеск ослабевает и, наконец, затухает совсем, если мицеллы направлены параллельно оси волокна. Это явление объясняется тем, что целлюлезные мицеллы обнаруживают свойства двулучепреломления (оптическую анизотропию) только в отношении своей длины, совпадающей с направлением спиралей фибрилл. Поперечные же их сечения оптически изотропны и в поляризованном свете остаются темными. Различным углом направления мицелл целлюлозы в разных слоях оболочки объясняется и разная степень блеска в поляризованном свете оболочек одревеснев ших клеток (рис. 66). Наиболее светлые слои включают мицеллы, направленные более тангентально к оси клетки;

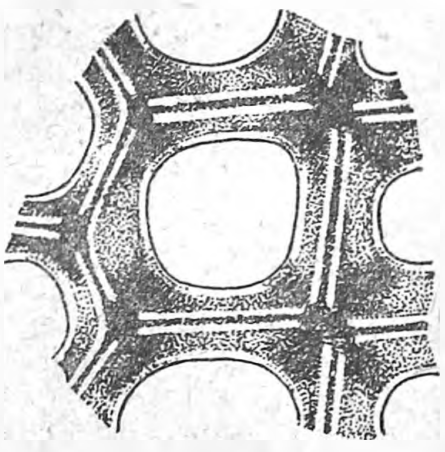


Рис. 66. Оболочки древесинных клеток (трахеид) сосны в поляризованном свете. (Из Фрей-Висслинг.)

[1] Такой взгляд давно высказали Агард и Крюгер (см. историю этого вопроса в книге Цабеля, 1864). Из новейших показаний можно отметить Тузсона (Tuzson, 1903) — сердцевинные лучи, особенно бука, при разрывании, и Бранда (Brand, 1906*a*) — оболочка Cladophora после обработки смесью Шульца и хромовою кислотою.

[2] Ebner, 1882; Höhnel, 1882; Zimmermann, 1883. Ср., однако, Schwendener, 1887; Nemec, 1901*d*.

в среднем широком слое мицеллы следуют более или менее параллельно ее оси. Черная срединная прослойка целлюлезы не содержит; это — межклетное вещество срединной пластинки, которое ведет себя изотропно при всех условиях.]

**Цистолиты.** У некоторых растений в известных клетках развиваются, в качестве внутренних выростов оболочки, оригинальные образования, названные цистолитами,[1] а клетки, их заключающие, называют литоцистами (Radlkofer). Цистолиты свойственны почти исключительно семействам Urticaceae, Moraceae и Acanthaceae, да и то не всем их представителям. У крапивных (например, у Ficus)[2] они встречаются только в отдельных клетках кожицы, отличающихся от прочих своими размерами (рис. 67) или даже внутри одноклетных волосков (рис. 68), у Acanthaceae они нередко рассеяны и в более глубоких слоях ткани. Цистолит имеет вид большей частью бугорчатого сплошного тела, округлой или сильно вытянутой (рис. 69) формы, иногда совершенно выполняющего клетку и в одном месте связанного тонкою ножкою с оболочкой клетки; ножка означает место возникновения цистолита в виде утолщения стенки. Основу цистолита образует клетчатка, но она почти всегда пропитана большим количеством углекислой извести;[3] если последнюю растворить, подействовав кислотою, то получается целлюлезный скелет, обнаруживающий слоистость и даже полосатость [(и канальчатость)]. Назначение цистолитов неизвестно, но замечательно, что углекислая известь может из них современем исчезать сама собою.[4]

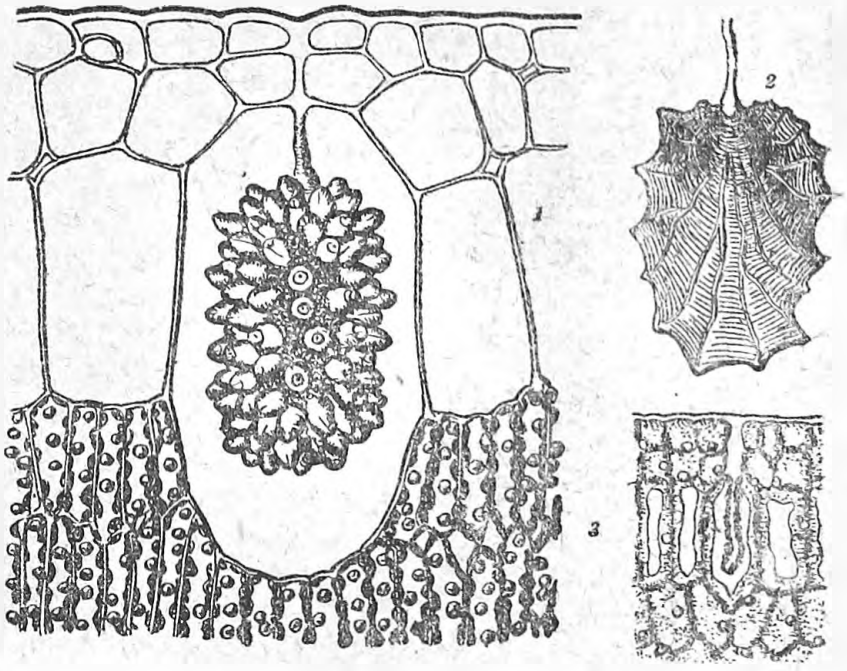



Рис. 67. *1* — цистолит на разрезе листа Ficus elastica; *2* — он же в оптическом разрезе по удалении извести; *3* — ранняя стадия развития. (По Кни.)

Типичные цистолиты стебельчаты, но встречаются сходные с ними образования, лишенные ножки и плашмя прилегающие к оболочке. Так, у многих бурачниковых, тыквенных и др. волоски сидят на особых, заметных невооруженным глазом бугорках; здесь в клетках кожицы находятся ложецистолиты в виде слоистых бородавок, окружающих основание волоска наподобие розетки. Эти образования также пропитаны либо углекислой известью, либо кремнеземом. Впрочем, встречаются цистолиты, лишенные инкрустирующего вещества, например, чисто целлюлезные (в сердцевине Goldfussia, по Молишу). По Линсбауэру (Linsbauer, 1921), у Acanthaceae лишенные извести цисто-

[1] Их открыл Мейен у Ficus elastica в 1839 году (Müller's Archiv), но назвал цистолитами Веддель (Weddell, 1854). См. далее: Payen, 1846; Schacht, 1854; Richter, 1887; Russow, 1880; Penzig, 1881; Molisch, 1882; Chareyre, 1883; Hobein, 1884; Melnikoff, 1887; Kohl, 1889; Radlkofer, 1890; Giesenhagen, 1890, 1891; Zimmermann, 1891*b*; Behm, 1895; Möbius, 1897; Renner, 1906, 1910. Хороший свод в книге Solereder. [См. также Netolitzky, 1929.]

[2] По Реннеру (Renner, 1910), форма цистолита, всюду изображаемая для Ficus elastica рис. 67), составляет исключительную особенность этого вида; у других Ficus цистолиты большею частью волосовидны.

[3] Ножка, а иногда и внутренняя часть самого цистолита обыкновенно пропитана кремнеземом. [Целлюлезные мицеллы основы цистолитов обусловливают их анизатропию — способность к двулучепреломлению в поляризованном свете, отмеченную еще Страсбургером (Strasburger, 1882*b*).

[4] Фрейслебен (Freisleben, 1933), изучавший вопрос об условиях образования и растворения цистолитов у ряда Urticaceae, приходит к выводу, что цистолиты представляют чисто экскреторные органы, а не запасающие.]

литы, указанные здесь еще Молишем, ясно отличаются от типичных отсутствием бородавок, деревенением и несколькими ножками — кроме одной обычной, иногда раздвоенной, они имеют по бокам еще до восьми и более ножек вторичного происхождения. По его представлению цистолит, лишившись первоначально пропитывающей его извести, дает дряблый скелет целлюлезы, склоняющийся к одной из стенок литоцисты, и подвергается различным изменениям — деревенению, отложению пектиновых веществ, каллезы, и в разных местах соединяется целлюлезными перекладинами со стенкой, напоминая кристаллы Розанова (рис. 77). Еще любопытнее то, что происходит в длинных литоцистах тех же растений. Лишившись извести, они могут разделиться перегородками, доходящими до длинного цистолита, и получается странная картина цистолита, пронизывающего целый ряд клеток. Характерны у Acanthaceae и Cucurbitaceae цистолиты-двойники, развивающиеся парами по обе стороны стенки разделяющей их литоцисты. Они могут быть сидячими или на ножках, тоже могут терять известь и деревенеть. У Begoniaceae такие двойни (без стебельков) пропитаны не известью, а смолой и получили название резиноцист.[1] Чисто целлюлезный остов их разбит лучами на камеры, занятые вначале жидким, потом — твердым слоистым веществом (смоляная кислота). У Girardinia (Urticaceae) Шорн (Schorn, 1907) нашел цистолиты, пропитанные слизью.

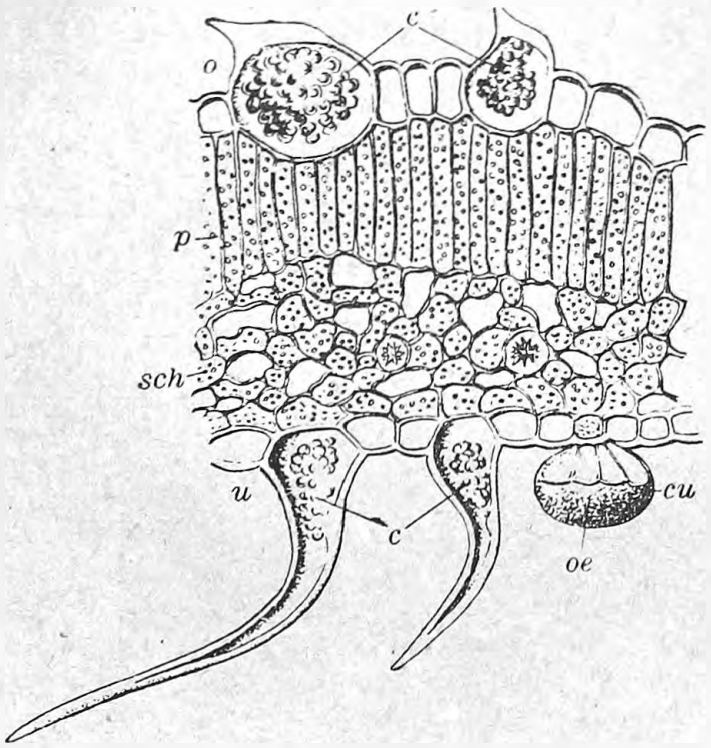
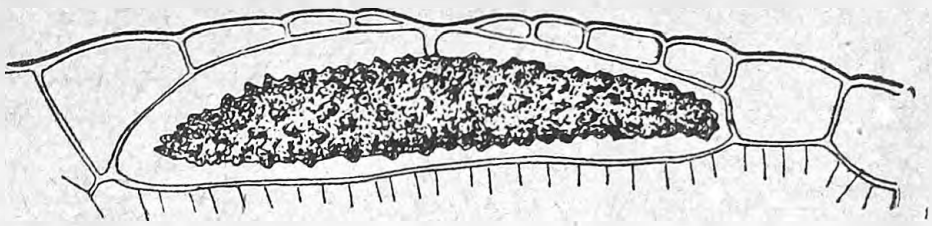


Рис. 68. Поперечный разрез листа конопли: *o* — верхняя, *u* — нижняя сторона листа; *p* — столбчатая, *sch* — губчатая мякоть; *c* — цистолиты; *oe* — масляная железка (*cu* — кутикула железки). (По Чирху.)

**Крахмальные зерна**[2] не только химически состоят из вещества, весьма близкого к клетчатке, но и морфологически представляют много общего с оболочкою клетки. Крахмал чрезвычайно распространен в растительном царстве; за исключением грибов и незеленых водорослей, в которых его никогда не встречали, он находится во всех растениях, но распределен весьма неравномерно по различным частям и клеткам. В зеленых органах (листьях) крахмал хотя и образуется ежедневно на свету, но не скопляется в значительном количестве и является лишь в мелких зернах, так как по ночам растворяется и в виде сахара уносится из листьев. В наибольших количествах и в виде особенно крупных зерен крахмал встречается в таких частях, как семена, корневища, клубни, луковицы, где он отлагается в качестве запаса на долгое время, составляя иногда до 70% сухого веса.[3] У многих растений, впро-


Рис. 69. Urtica macrophylla. Кожица верхней стороны листа с цистолитом. Увелич. 225. (По де-Бари.)

[1] Резиноцисты впервые обнаружены в конце прошлого столетия. Их заметил Феллерер (Fellerer, 1892), а также Шённе (Schoennet) (см. Zalewski, 1897).

[2] Важнейшие работы — Негели (Nägeli, 1858) и Мейер (Meyer A., 1895). В последней книге полный свод старой литературы предмета. Ротерт (Rothert, 1897) справедливо критикует некоторые из положений Мейера. (См. также Salter, 1898, — подтверждение выводов Мейера.) Фишер (Fischer H., 1898, 1903), напротив, оспаривает сложение зерна из трихитов, а Бючли (Bütschli, 1893, 1903) видит и в крахмальном зерне пенистое строение, как в плазме. См. далее Kraemer, 1902, и Denniston, 1903; [Netolitzky, 1935; Meyer, 1920.]

[3] [Некоторые многолетние растения много крахмала накопляют, однако, и в стеблях. Например, саговая пальма (Medemia nobilis) в сердцевине ствола, по Гартигу (Hartig, 1835), содержит до 66% крахмала при расчете на сухой вес; Леклерк дю Саблон (Leclerc du Sablon, 1904) отмечает также высокое содержание крахмала (от 17,6 до 24,2%, в зависимости от времени года) в стволе каштана (Castanea vesca).]

чем, подобные части, вместо крахмала, набиваются каким-либо другим питательным веществом (в семенах, например, всего чаще маслом).[1] Особенно богаты крахмалом мучнистые семена, например злаков: мука, добываемая из них, состоит главным образом из крахмала; также очень много его в клубнях картофеля. Почти всегда крахмал находится в паренхимных клетках. Рассматривая богатые крахмалом части растения под микроскопом, мы заме-

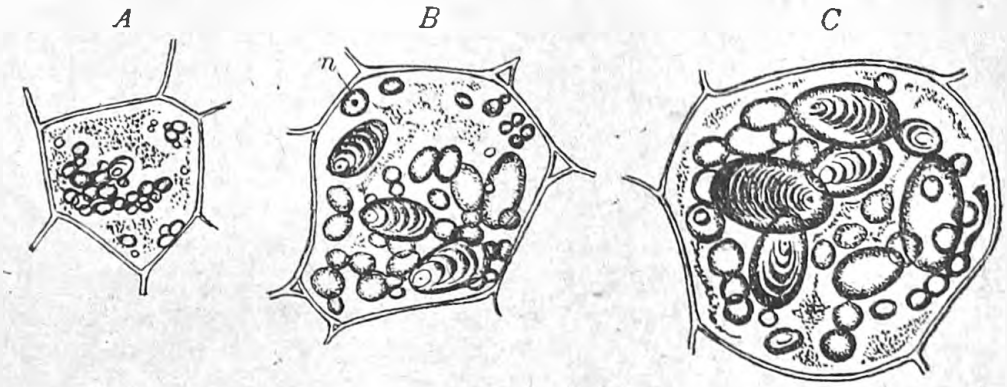



Рис. 70. Постепенное развитие крахмальных зерен в клубнях картофеля: *A* — одна клетка очень молодого. *B* — более развитого, *C* — почти зрелого клубня; *n* — клеточное ядро. (По Франку.)

тим, что паренхимные клетки, из которых они состоят, набиты бесцветными зернами (рис. 70 и 71).[2] Убедиться в том, что это зерна крахмала, очень легко, так как на крахмал есть очень чувствительная реакция: он окрашивается от иода в синий или фиолетовый цвет. От клетчатки крахмал отличается тем, что синеет уже от одного раствора иода, тогда как для окрашивания

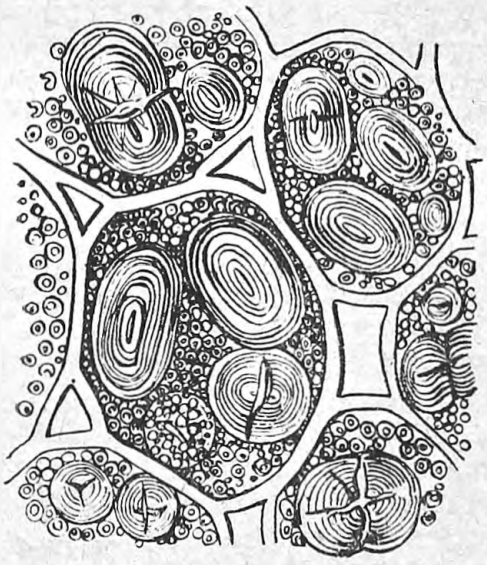


Рис. 71. Разрез из семядоли в зрелом семени гороха. Клетки содержат слоистые крахмальные зерна и мелкие протеиновые зерна; видны трех- и четырехугольные межклетные пространства. (По Саксу.)

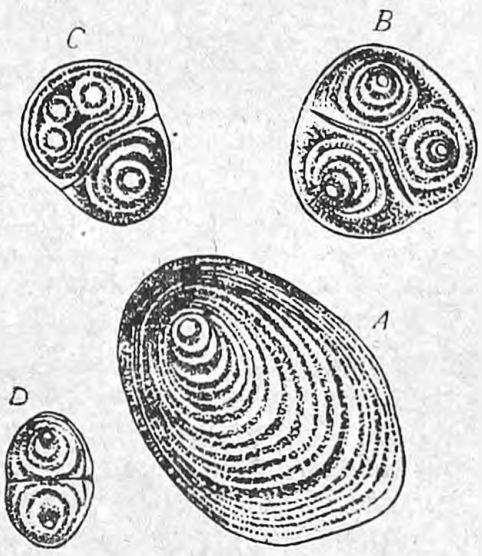



Рис. 72. Крахмальные зерна картофеля: *A* — простое; *B* — полусложное; *C* и *D* — сложные. Наслоение передано чересчур резко, в действительности слои очень нежны. (По Саксу.)

клетчатки нужно употреблять иод и серную кислоту или раствор иода в хлористом цинке. Зерна крахмала, заключенные в одной и той же клетке, бывают весьма различной величины; мелкие имеют шаровидную форму, форма же крупных зе-

[1] По Нэгели, лишь $^1/_{10}$ часть семенных растений снабжена мучнистыми семенами, особо редки они у спайнолепестных двудольных.

[2] Одно время их считали пузырьками (Распайль, [1826]), пока Фрицше (Fritzsche, 1834) не доказал, что это сплошные слоистые зерна.

рен различна у разных растений и иногда так характерна, что по форме крахмальных зерен можно узнать — из какого растения они взяты. Есть зерна яйцевидные (например, в картофельном клубне, рис. 70 и 72), эллиптические (рис. 71), многогранные, чечевицеобразные или более неправильные, даже палочковидные. [Величина зерен запасного крахмала обычно измеряется несколькими микронами. По Чирху (Tschirch, 1889), например, крахмальные зерна из эндосперма семян риса имеют в поперечнике 4,5—6 μ, а маиса — 10—18 μ. Особенно крупные крахмальные зерна в клубнях картофеля (70—100 μ), хотя и здесь величина их может колебаться в пределах 5—145 μ. Наиболее же крупные зерна крахмала (275 μ), по Эйхлеру (Eichler, 1904), встречаются в корневище Петрова креста (Lathrea squamaria). У Мюллера и Лемана (Müller u. Lehmann, 1926), Шульце (Schulze W., 1931), также у Гайека (Hayek, 1925), можно найти указание, что величина и форма крахмальных зерен характеризуют не только отдельные семейства, но также виды и даже сорта тех или иных растений.] Крахмальные зерна представляют характерную нежную слоистость. В шаровидных или эллиптических зернах слои идут концентрично (рис. 71), в яйцевидных же крахмальных зернах слоистость эксцентричная (картофель, рис. 72, *A*), т. е. центр, вокруг которого расположены слои, лежит не в средине, а придвинут очень близко к одному концу, так что на этом конце слои развиты очень слабо, а на противоположном — очень сильно. Кроме таких простых зерен, встречаются еще сложные крахмальные зерна, в которых находится не один центр наслоения, а несколько, так что получается несколько отдельных систем слоев (рис. 72, *D*). Сложные зерна производят впечатление нескольких сросшихся друг с другом простых зерен. Встречаются также зерна полусложные (рис. 72), в которых две системы слоев облечены снаружи несколькими общими слоями. В картофельном клубне сложные и полусложные зерна встречаются одновременно с простыми, но у риса или овса, например, все зерна сложные; у овса зерно содержит до 300, а у шпината даже до 30 000 дробинок.

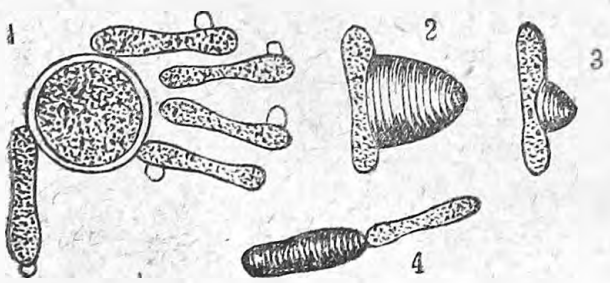



Рис. 73. Развитие эксцентричных крахмальных зерен на палочковидных хлоропластах в шишках орхидного Phajus: *1* — клеточное ядро и пять хлоропластов с крахмальными зернами в виде бесцветных бородавочек; *2—4* — слоистые крахмальные зерна в связи с породившими их хлоропластами. (По Шимперу.)

Чрезвычайно любопытные данные касательно истории развития крахмальных зерен обнаружили исследования Шимпера.[1] В зеленых частях растений крахмал, как давно известно, генетически связан с зелеными зернами хлорофилла. Зернышки крахмала возникают при этом или внутри последних, или на поверхности их, в виде бесцветных выростов. В связи с этим двояким происхождением находится и двоякое строение крахмальных зерен. Те из них, которые развиваются внутри хлорофильных зерен, питаются равномерно на всей своей поверхности и потому при дальнейшем разрастании получают округленную форму и концентрическую слоистость. Напротив, те, которые возникают в виде поверхностных выростов хлорофильного зерна, питаются исключительно на том конце, где они связаны с этим хлорофильным зерном, а потому принимают мало-помалу продолговатую форму и представляют эксцентричное наслоение, причем центр наслоения всегда лежит на свободном конце крахмального зерна (рис. 73). В частях, не содержащих хлорофилла, крахмальные крупинки возникают тоже не прямо в общей массе плазмы, как принимали прежде, а из особых нежных, легко расплывающихся протоплазменных зерен или палочек (рис. 74), к которым они представляют тоже двоякое отношение, как к зернам хлорофилла в зеленых частях, возникая или внутри, или на поверхности их; в первом случае

[1] Schimper, 1880, 1881; Meyer, 1881; Binz, 1882; Dodel, 1892.

получаются концентричные, во втором — эксцентричные крахмальные зерна. Сложные зерна представляют результат срастания нескольких отдельных вначале зерен; если, например, на поверхности одной пластиды возникнут два зерна почти рядом, то они при дальнейшем разрастании могут столкнуться, и если затем станут покрываться новыми слоями сообща, то получится так называемое полусложное зерно. Вначале Шимпер назвал бесцветные протоплазменные тельца крахмалообразователями, но затем, когда выяснилось родство их с хлорофильными зернами, возник термин — лейкопласты (см. выше); [их также называют амилопластами]. Итак, крахмальные зерна всегда [1] приготовляются пластидами, чаще всего лейко- или хлоропластами, изредка и хромопластами, а столь распространенная эксцентричная слоистость крахмальной крупинки есть прямое следствие одностороннего питания последней. Тем не менее как в химическом, так и в морфологическом отношении весь процесс возникновения и роста крахмального зерна представляется еще в высшей степени загадочным. В химическом отношении не выяснено, как азотистое белковое вещество лейкопласта или хлоропласта дает безазотистое вещество — крахмал и почему остальная часть плазмы неспособна к этому процессу, а в морфологическом отношении непонятно, как часто крошечный лейкопласт, являющийся в виде ничтожного придатка на широком конце зерна (рис. 74), может питать огромное сравнительно с ним крахмальное зерно. Поэтому некоторые ученые (Мейер, [Meyer A., 1895, 1920]) думают, что эксцентричные зерна возникают не на поверхности, а под поверхностью пластиды и даже во взрослом состоянии облечены тончайшим слоем ее азотистого вещества, никогда не прилегая непосредственно к протоплазме. [Позже образование крахмального зерна внутри пластиды подмечено Циркле (Zirkle C., 1926); по его данным, хлоропласт имеет внутри вакуолю, в которой и происходит формирование крахмального зерна, причем оно лежит в вакуоле свободно и может вываливаться при разрыве стенок пластиды. О присутствии на периферии крахмального зерна остатка амилопласта сообщает также Кудржичка (Kudrzička, 1930).]

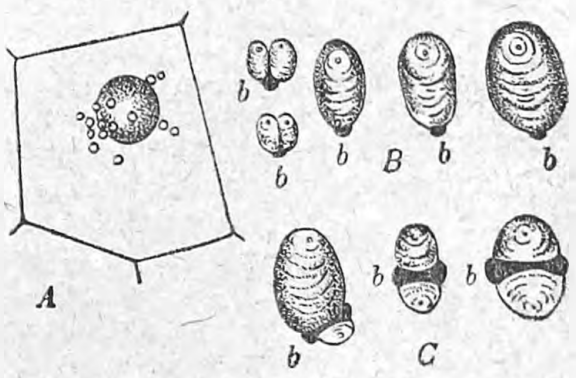



Рис. 74. *A* — клетка молодого крахмального клубня с лейкопластами вокруг ядра; *B*, *C* — развитие простых и сложных крахмальных зерен на лейкопластах *b*. Увелич. 850. (По Шимперу.)

Строение крахмального зерна в разное время толковалось весьма различно. Вначале слоистость объясняли периодическим ростом зерна путем наложения нового слоя на старый, т. е. признавали центр наслоения за самую старую, а внешний слой — за самую молодую часть зерна. Но в шестидесятых годах явилась быстро привившаяся теория интусусцепции (внедрения) Нэгели, которая была выработана им сначала для крахмальных зерен, а потом уже распространена и на оболочки (см. выше). Не входя в подробности этой сложной, ныне уже покинутой теории, укажем только на главнейшие факты, по мнению Нэгели, несовместимые с теорией наложения: 1) молодые зерна отличаются большою плотностью, тогда как внутренняя часть взрослого зерна (по теории наложения — самая старая его часть) сравнительно водянисты; 2) в зерне чередуются мягкие и плотные слои, но поверхностный слой всегда оказывается особенно плотным. Происхождение сложных и полусложных зерен Нэгели приписывал внутренней дифференцировке простого вначале зерна. Он предполагал у крахмальных зерен мицеллярное строение. По его представлению крахмальные зерна являются не одной сплошной громадной молекулой, а собранием построенных из элементарных молекул мицелл, которые соединяются посредством какого-то связующего вещества и образуют так или иначе сформированное зерно. [По Гессу (Hess K., 1933) и Функе (Funke, 1933), гипотетическое связующее вещество Нэгели идентично, повидимому, внутренним оболочкам, пронизывающим крахмальное зерно наподобие плетчатой сетки и разделяющим, таким образом, крахмальное зерно на

[1] Указания на случаи возникновения крахмальных зерен без всякого участия пластид, например в семенах многих растений (Belzung, 1891, Koningberger, 1892; Acqua, 1893), при тщательной проверке не подтвердились: всюду удалось обнаружить пластиды (см. книгу Мейера Meyer A., 1895, стр. 160) и Фаминцын (Famintzin, 1893).

отдельные мелкие камеры, в которых группируются мицеллы. Эти внутренние оболочки связаны с внешней оболочкой, одевающей крахмальное зерно с периферии.]

В настоящее время всего вероятнее, что крахмальные зерна суть своеобразные сферокристаллы.[1] Как мы увидим еще ниже, самые различные неорганические и органические вещества, в том числе и многие углеводы (см. инулин), могут при известных условиях, особенно в слизистой среде, кристаллизоваться в шаровидных массах, составленных из лучисто расположенных, нередко древовидно-разветвленных, игольчатых кристалликов, называемых трихитами. Нередко лучистое сложение в несомненных сферокристаллах едва обозначено или вовсе незаметно, а выступает концентричная слоистость, если кристаллизация шла неравномерно. Таковы, повидимому, и сферокристаллы крахмала, отличающиеся, однако, от всех известных сферокристаллов способностью к сильному разбуханию. Трихиты крахмального зерна, бывшие несколько гипотетическими, становятся все большею реальностью; на существование их указывает изредка наблюдаемая радиальная штриховатость, особенно в разбухающих зернах, да легкость, с которою внутри зерна образуются трещины, направленные от центра к окружности и всегда перпендикулярные к слоям. Такие трещины (рис. 71) встречаются не только в сухих, но и в свежих крахмальных зернах, лежащих в сочных клетках; трещины под микроскопом представляются черными и потому кажутся наполненными воздухом, но в действительности они содержат воду. [Микрокристалличность крахмальных зерен окончательно выявилась особенно после исследования крахмала рентгенографическим методом Дебай и Шеррера (Debye u. Scherrer, 1916).[2] Таковые исследования были выполнены Герцогом и Янке (Herzog u. Janke, 1920) и Спенслером (Spensler, 1924*b*). Данные авторы смогли установить и систему кристаллизации трихитов (ромбическая, по Герцогу и Янке; параллелепипеды квадратной системы, по Спенслеру). Последний, кроме того, исходя из измерений ребер параллелепипеда, вычисляет и объем его, выражающийся величиною $1.78 \cdot 10^{-24}$ см$^3$]. Сферокристаллы крахмала и строятся из концентрических слоев подобных параллелепипедов. Относительно слоистости зерен Негели был, повидимому, совершенно прав, утверждая, что она состоит в чередовании более и менее плотных слоев,[3] но он неправильно объяснил их происхождение. Крахмальное зерно растет, как сферокристалл, наложением, а слои являются результатом известной периодичности в отложении крахмалистого вещества; в некоторых случаях удалось даже показать (Мейер А.), что эта периодичность суточная: днем отлагается более плотный, светлый, а ночью менее плотный, темный слой, так что по числу слоев можно узнать возраст растущего зерна.[4]

В жизни крахмального зерна может играть важную роль еще одно явление. Растворение отложенного крахмала в растении происходит при помощи особого фермента — диастаза; последний превращает крахмал в сахар. Те же самые клетки, в которых возникают крахмальные зерна, приготовляют и растворяющий их диастаз, и весьма возможно, что растущее зерно непрерывно подвергается действию последнего (Krabbe, 1890). В некоторых случаях одно и то же зерно переживает несколько периодов, поочередно то строясь, то растворяясь; растворение, однако, идет не до конца, и обглоданное снаружи диастазом, иногда резко изменившее свою первоначальную форму зерно начинает опять расти, облекаясь новыми слоями. Этим объясняются сложные картины, представляемые многими зернами в луковицах гиацинта, например, где питающие чешуи служат растению хранилищем запасных веществ по нескольку лет каждая.

[Обратный процесс — образование крахмала из сахара, по данным Макенна (Maquenne, 1903, 1904), а также Вольфа и Фернбаха (Wolff u. Vernbach, 1904) осуществляется действием особого фермента амилокоагулазы (амилосинтеаза), найденной затем в водной вытяжке дрожжей (Nischimura, 1930).]

Двойное лучепреломление на крахмальных зернах обнаруживается еще легче, чем на клеточной оболочке, благодаря их массивности; каждое зерно в поляризо-

---

[1] Впервые этот взгляд высказал еще Фаминцын (1869), указавший на замечательное сходство крахмальных зерен с искусственно им полученными сферокристаллами углекислого кальция. Впоследствии к этому воззрению примкнул Шимпер, а окончательно развил его Мейер (Meyer, 1895). Искусственные крахмальные зерна описывали Бючли (Bütschli, 1897), и Родевальд и Каттейн (Rodewald u. Kattein, 1900). См. критические замечания о них в книге Чапека (Czapek, 1904, ч. I, [1922, 1]).

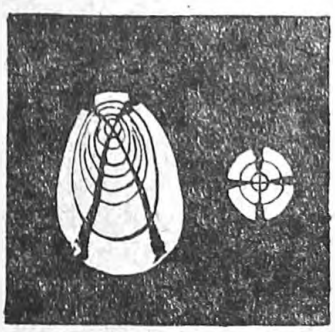
[2] [См. также Brill u. Halle, 1935.]

[3] Страсбургер пробовал было одно время отрицать существование особых мягких слоев, но очевидно зашел слишком далеко.

[4] Фишер (Fischer H., 1902) оспаривает это, так как, по его опытам, у Pellionia Daveuana даже при непрерывном электрическом освещении отлагаются слоистые крахмальные зерна. С физиологической точки зрения опыты эти, однако, не вполне убедительны, но и воззрение Мейера не может считаться доказанным. [Кюстер (Küster, 1913), исследуя клубеньки этиолированных ростков картофеля, не нашел связи между числом слоев в крахмальном зерне и числом дней; не отрицая мнения Мейера, автор полагает, что слоистость может получаться различно — то зависимо, то независимо от внешних условий (см.: Netolitzky, 1935).]

ваном свете дает черный крест (рис. 75); полосы, образующие крест, взаимно пересекаются в центре наслоения зерна. [Это явление долгое время считалось доказательством кристаллической структуры, которая и была подтверждена рентгеноскопическими исследованиями последних лет.]

Химический состав крахмала выражается (приблизительно) формулою $C_5H_{10}O_5$, как и состав клетчатки. Неудивительно, что в растении крахмал легко превращается в клетчатку и служит материалом для роста клеточной стенки. Истинная (частичная) формула крахмала наверное гораздо сложнее, но еще не установлена. [1] В химическом отношении крахмальное зерно не есть образование однородное: оно составлено по меньшей мере [2] из двух различных углеводов — [амилозы и амилопектина. Оба эти компонента крахмала тождественны по формулам своих элементарных молекул (Meyer u. Mark, 1929; Haworth, 1932), но отличаются по своим свойствам. Амилоза, составляющая внутреннюю часть зерна крахмала, растворима в воде (горячей) и от иода окрашивается в синий цвет. Амилопектин же, образующий периферический слой (оболочку) зерна, в воде нерастворим, а только набухает и от иода приобретает фиолетовую окраску. Амилопектин, кроме того, содержит небольшое количество (0,015 — 0,175%) фосфорной кислоты, эфироподобно связанной с особой углеводной группой (эритроамилозой). Обычно в крахмальном зерне преобладает амилоза; она может быть легко отделена от амилопектина благодаря своей легкой растворимости в разведенных щелочах. Амилопектиновая оболочка рассматривается как защитная, защищающая менее стойкую амилозную часть зерна; она обусловливает также ряд свойств крахмала. Крахмальное зерно содержит в себе затем различные катионы: K, Na, Ca, Si, S (Samec, 1914; Malfitano et Catoire, 1922), определяющие, по Цвикеру (Zwicker, 1921), различную устойчивость разных родов крахмала. Нормальные зерна крахмала, подвергнутые действию



*A* *B*

Рис. 75. Крахмальное зерно картофеля (*A*) и пшеницы (*B*) в поляризованном свете. (По Вейсу.)

---

[1] См. Czapek (Biochemie, 1904, [1922; также Крамер (Kramer, 1930); Функе (Funke, 1933); Гэворт (1934). Схематически мицеллу крахмала можно представить, как и мицеллу целлюлозы $[(C_6H_{10}O_5)x]y$, где $x$ — коэффициент полимеризации элементарной молекулы крахмала ($C_6H_{10}O_5$), а $y$ — коэффициент ассоциации (агрегации) (Демьянов и Феофилактов, 1933].

[2] Вопрос о числе углеводов, составляющих крахмальное зерно, издавна был спорным. Нэгели (Nägeli, 1858), изучая действие слюны, получил устойчивый скелет зерна, но неправильно счел его за целлюлезу. Моль (Mohl, 1859) исправил его ошибку и предложил название фаринозы. Нэгели (Nägeli, 1863) ввел термины гранулеза и крахмальная клетчатка. Мейер вначале (Meyer A., 1886) отрицал существование в зерне фаринозы, считая ее продуктом действия фермента или кислоты, несмотря на работы Броуна и Герона (Brown u. Heron, 1879), доказавших обратное; но потом Мейер (Meyer, 1895) изменил взгляд и стал отличать в зерне α-амилозу и β-амилозу; первая соответствует фаринозе или крахмальной клетчатке, а вторая — гранулезе. Далеко не все, однако, признают в крахмальном зерне два углевода. Синявский (1899) стоит за химическую однородность зерен. Буркело (Bourquelot, 1887) считает, что их много, очень между собою близких, также Макенн и Ру (Maquenne u. Roux, 1906), которые указали на присутствие в зерне, кроме разных амилоз, еще амилопектина (до 20%); последний составляет периферическую часть зерна, а амилозы — его внутренность (см. Gatin — Gruzewska, 1908).

[По Танре (Tanret, 1914), отношение этих двух веществ различно: амилопектина от 67% (каштан) до 80% (банан). С другой стороны, по Лингу и Нэнджи (Ling a. Nanji, 1925), амилопектина 34,22% (аррорут), 32,8% (картофель). Вообще соотношение компонентов крахмала оценивается различно; но все же больше указаний на то, что амилоза составляет, примерно, две трети всего вещества крахмала (см. Pringsheim u. Eissler, 1913; Samec, 1913; Ling a. Nanji, 1923; Pringsheim u. Wolfsohn, 1924). По Лингу и Нэнджи, в крахмале находится два вида амилозы: легко растворяемая водой и щелочами кристаллическая амилоза внутри зерна и с трудом растворяемая коллоидальная амилоза, дисперсно распределенная в амплопектиновом слое. Шрайвер (Sghryver, 1923) установил, что крахмал некоторых растений (ячмень, рожь, пшеница) содержит еще углеводы типа гемицеллюлезы (8—12%); крахмал картофеля и аррорута состоит только из амилозы и амилопектина. Гесс (Hess, 1928, 1929) полагает, что амилопектин находится не в оболочке крахмальных зерен, а внутри их.]

иода, становятся синими; [1] но] кроме таких нормальных зерен, синеющих от иода, встречаются изредка зерна, окрашиваемые иодом в красный цвет; [2] [они содержат, кроме амилозы, еще эритродекстрин (см. ниже).]

При обыкновенной температуре крахмальные зерна в воде не изменяются. Впрочем, подобно многим другим сферокристаллам, они, будучи пористыми, впитывают в себя некоторое количество воды (и даже красящие вещества), причем слегка разбухают, и, наоборот, слегка съеживаются, например в глицерине, отнимающем воду. Но при 60—70° С зерна крахмала в воде сильнейшим образом разбухают изнутри, превращаясь в клейстер, а при нагревании в запаянной трубке до 138° амилоза дает жидкий раствор, который синеет от иода и легко фильтруется. То же происходит и при обыкновенной температуре под влиянием едких щелочей и некоторых солей, особенно азотнокальциевой.

При нагревании в сухом виде до 200° С крахмал переходит в декстрин — углевод того же состава $C_6H_{10}O_5$, но образующий хрупкую, прозрачную, похожую на камедь массу, не синеющую от иода, легко растворимую в воде и осаждающуюся от крепкого спирта. Название декстрина произошло от способности его сильно отклонять вправо плоскость поляризации. При продолжительном кипячении крахмала в воде, — особенно же легко при нагревании со слабыми кислотами, а также под влиянием некоторых ферментов, как диастаз солода, птиалин слюны, — крахмал превращается в сахар. Под влиянием диастаза крахмал дает особый сахар — мальтозу (солодовый сахар) состава $C_{21}H_{22}O_{11}$; при кипячении же с кислотами реакция идет дальше, и получается, как и при осахаривании клетчатки, декстроза (виноградный сахар). В обоих случаях предварительно возникает несколько промежуточных соединений. [Из них известны: амилодекстрины, синеющие от иода и представляющие собою белые порошки, эритродекстрины, от иода краснеющие и в виде сферокристаллов выпадающие из горячего спиртового раствора, и ахроодекстрины — от иода совсем не окрашивающиеся.]

В органах растения, восприимчивых к действию силы тяжести (кончик корня, большинство травянистых стеблей), крахмальные зерна могут, повидимому, играть в известных клетках совершенно особую роль: будучи легко подвижными, они при всяком положении органа садятся на физически нижнюю стенку клетки, производя раздражение чувствительной протоплазмы и вызывая (косвенно) соответствующую геотропическую реакцию. Такие крахмальные зерна назвали статолитами, а содержащие их клетки — статоцистами. [3]

[1] Синение крахмала от иода известно еще с 1815 года, но представляет много загадочного. Одни видят в этом химическое соединение, другие — лишь «твердый раствор» иода в крахмале. Повидимому, синение происходит лишь в присутствии иодистого водорода, всегда имеющегося в обычных растворах иода; в чистом растворе иода в хлороформе крахмал не синеет. Целый ряд веществ мешает реакции, например щелочи. При нагревании посинevший крахмал обесцвечивается, но снова синеет при охлаждении. [Ряд авторов причисляет реакцию посинения крахмала к чисто физическому явлению абсорбции (Bechhold, 1912; Barger u. Field, 1912; Bergmann, 1924). См. также Муррей (Murray, 1925) — ассоциация молекул.]

[2] Их даже называют иногда красными крахмальными зернами. Они были известны уже Нэгели (у Chelidonium majus) и Гри (Gris, 1860) в зернах риса; Трейб (Treub, 1879) нашел их в зародышах орхидных, Руссов (1884) — у Malaxis, Goodyera, Monotropa, Swertia. Наиболее обстоятельно изучали их Мейер и Даферт (Dafert, 1884, 1886 и 1887).

[3] Они вполне соответствуют отолитам низших животных, которые долго считались слуховыми органами, но оказались органами для сохранения равновесия путем восприятия силы тяжести, почему Ферворн предложил и их называть статолитами. Учение о статолитах в растительном царстве развили в особенности Габерланд и Немец (первая мысль принадлежит Холлю), но оно и до сих пор возбуждает много сомнений и не может еще считаться окончательно установленным. (См. Haberlandt, 1904, [1924], Nemec, 1900*a*, 1901*a*, 1902*a* [1909].)

[Статолитный крахмал при обычных условиях растением не потребляется; он исчезает только при сильном голодании растений, вызванном, например, затемнением их (Zollikofer, 1918). Такая стойкость статолитного крахмала дала повод назвать его «оберегаемым крахмалом» (Ziegenspeck, 1924) в отличие от крахмала «автохтонного» (ассимиляционного), образуемого в зеленых частях растений хлоропластами, транзитного», образующегося из сахара по пути его передвижения к органам запаса, и «запасного» крахмала, отлагаемого, наконец, в различных вместилищах запасов (Tschirch, 1889; Netolitzky, 1935). О роли, приписываемой статолитному крахмалу, см. Костычев С. 1933).]

**Кристаллы.**[1] У большинства растений в известных клетках встречаются настоящие кристаллы, резко отличающиеся от упомянутых выше белковых кристаллов. Последние нежны, трудноразличимы, почти не действуют на поляризованный свет и исчезают от жара, тогда как кристаллы, о которых идет речь, прочны, резко очерчены, так что тотчас бросаются в глаза, блестят в поляризованном свете и при накаливании не исчезают, потому что заключают неорганическую основу — известь. Почти всегда они состоят из щавелевокальциевой соли и потому нерастворимы в уксусной кислоте, а в соляной легко растворяются без выделения пузырьков газа; если же их предварительно прокалить, то они превращаются в углекальциевую соль и тогда растворимы в обеих названных кислотах с выделением пузырьков. Прежние показания относительно нахождения кристаллов угле- или сернокальциевой соли в растениях большею частью не подтвердились; только у некоторых водорослей (Closterium) и в кожице Capparideae встречаются несомненные кристаллы гипса.[2]

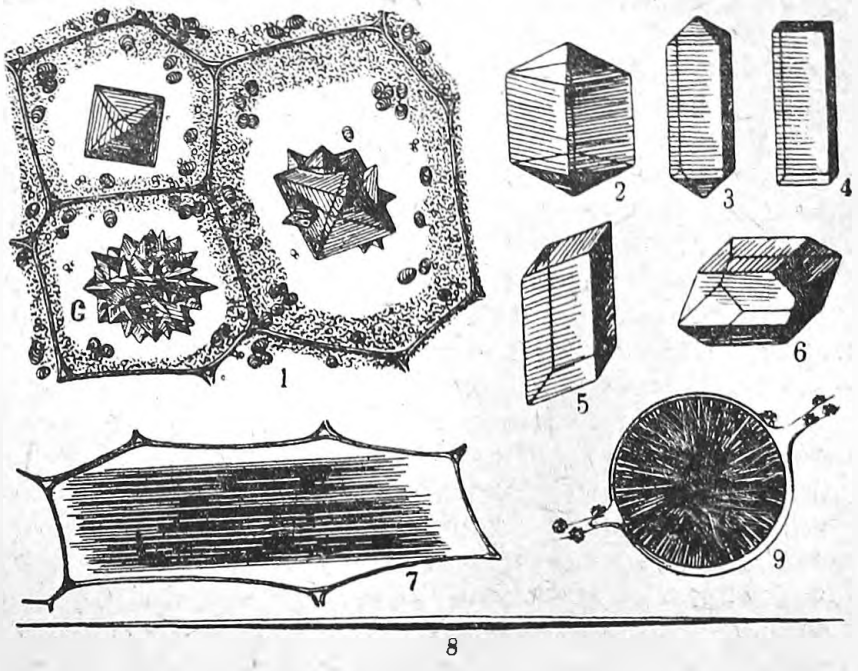



Рис. 76. Кристаллы щавелевокальциевой соли: *1* — три клетки из черешка бегонии (*c* — друза); *2* — *6*—разные формы одиноких кристаллов; *7* — клетка с рафидами из ряски; *8* — отдельная рафида; *9*— сферокристалл из гриба Phallus. (По Кни.)

Щавелевокальциевая соль может кристаллизоваться либо в квадратной системе (с шестью частицами воды), либо в клиноромбической (с двумя частицами воды). В растениях кристаллы встречаются в различных формах (рис. 76): 1) одиночные кристаллы, чаще всего клиноромбической системы, обыкновенно производящие впечатление ромбоэдров и большею частью почти выполняющие клетку; реже — квадратной системы в виде октаэдров и призм, большею частью мелких; 2) стилоиды — крупные призматические кристаллы клиноромбической системы (часто в виде двойников), похожие на кристаллы гипса и расположенные по одному в клетке; 3) рафиды — игольчатые кристаллы, лежащие в клетке целым пучком, параллельно друг другу, и часто рассыпающиеся, когда клетка перерезана; 4) друзы — сростки многих кристаллов, имеющие более или менее ясную звездчатую форму. Как рафиды, так и друзы могут быть обеих кристаллических систем. Все эти формы можно получить искусственно, заставляя кристаллизоваться щавелевокальциевую соль при разных условиях.[3] Изредка щавелевая известь встречается в сферокристаллах (рис. 76, *9*) или же в виде кристаллического песку; в последнем случае клетка набита множеством очень мелких кристалликов, кажущихся скорее зернами. Рафиды особенно распространены у однодольных, но встречаются и у некоторых дву-

[1] Литература в книге: Kohl, 1889. См. далее: Rothert u. Zalenski, 1899; Rothert, 1900 — Pontederiaceae (стилоиды); van Tieghem, 1902 — Ochnaceae (кристаллы); Guttenberg, 1902 — развитие кристаллов Citrus; Thum, 1904 — кристаллы в качестве статолитов. См. также свод данных в книге Solereder, (1908)[и позднейшие сводные работы: Netolitzky, 1929, 1935.

[2] По Молишу (Molisch, 1923), кристаллы сернокислого кальция или гипса $Ca(SO_4)2H_2O$] имеются также в паренхиме Tamaricaceae (см. Brunswik, 1920). При исследовании обезвоженного материала (спиртового) их можно встретить и у представителей других семейств.]

[3] Vesque, 1874.

дольных (например, в сем. мареновых, онагриковых); друзы преимущественно свойственны двудольным. Нередко друзы и одиночные кристаллы встречаются одновременно, например в коре многих деревьев. Вообще, присутствие или отсутствие, форма и распределение кристаллов оказываются чрезвычайно постоянными для целых групп — семейств или, по крайней мере, родов. [1] Так, в листьях крестоцветных, например, никогда не встречается кристаллов, тогда как у гвоздичных всегда есть друзы, рассеянные в мякоти листа; между мотыльковыми роды Genista, Astragalus всегда лишены кристаллов, тогда как, например, Vicia, Trifolium обильно снабжены одиночными кристаллами, сгруппированными вдоль жилок листа. В других случаях местом отложения кристаллов служит кожица, [2] причем либо в каждой клетке кожицы, либо только в некоторых отлагается по друзе, например. Насколько форма кристаллов может быть постоянною для данного растения ясно из следующего. У видов рода Rubus, в том числе и у малины (R. idaeus), в мякоти листьев рассеяны друзы, и только у ежевики (Rubus caesius) вместо друз находятся одиночные кристаллы в виде ромбоэдров; в природе нередко встречаются помеси малины с ежевикою, в листьях этих помесей и кристаллы представляют нечто среднее между ромбоэдром и друзою.

При изучении распределения кристаллов большие услуги оказывает поляризованный свет: на черном фоне, получаемом при скрещивании николевых призм, кристаллы тотчас бросаются в глаза благодаря блеску от двойного лучепреломления. При этом нередко там, где в обыкновенном свете незаметно было вовсе кристаллов, открывается особое диффузное отложение (Бородин, 1892) щавелевокальциевой соли: в каждой клетке известной ткани, например листовой мякоти, оказывается одно или несколько крошечных блестящих телец в виде то друзы, то просто округлого зернышка. Явление это свойственно целым родам или же только группе видов известного рода с блестящею (в поляризованном свете) листовою мякотью, тогда как у прочих видов того же рода мякоть темная. Изредка такое диффузное отложение сочетается с обычным дифференцированным отложением, при котором щавелевокальциевая соль является лишь в отдельных клетках, но зато в форме крупных, сразу заметных кристаллов; обыкновенно же эти два отложения взаимно друг друга исключают. Таким образом, изучение кристаллических отложений доставляет прекрасное подспорье систематике, которая в новейшее время охотно пользуется для своих целей анатомическими данными. Кристаллы встречаются почти исключительно в паренхимных клетках; клетки, заключающие одиночный кристалл, часто отличаются мелкостью, но зато собраны рядами или даже целым слоем. Клетки с друзами тоже мельче соседних, тогда как клетки с рафидами большею частью крупнее и вытянуты по длине игольчатого пучка. Обыкновенно кристаллоносные клетки лишены в развитом состоянии всякого другого содержимого; однако, клетки с рафидами нередко сохраняют плазму и ядро (Fuchs, 1898), а самые рафиды часто погружены в особую слизь. Друза иногда лежит внутри клетки не свободно, а связана со стенкою одною или несколькими твердыми перекладинами, составленными из клетчатки (рис. 77). Эти образования называют Розановскими кристаллами, по имени русского ботаника, впервые их заметившего. [3] Почти всегда щавелевокальциевая соль отлагается внутри каких-

[1] Borodin, 1885*a*; Бородин, 1891, 1892. См. также Solereder (l. c.); Любименко, В. Н. (1900). [Кристаллы щавелевокислого кальция клиноромбической системы образуют моногидраты [$Ca(C_2O_4)\cdot 1H_2O$], а квадратной системы — тригидраты [$Ca(C_2O_4)\cdot 3H_2O$]. Из сорока четырех форм моногидратов в растениях обнаружено только несколько форм. Друзы чаще всего состоят из моногидрата, реже из тригидрата; отличаются они легко по показателю преломления: у моногидратных кристаллов он в пять раз больше, почему эти кристаллы сильно блестят; тригидраты же кажутся матово-серыми. Рафиды обычно моногидратны.]

[2] Нужно иметь в виду, что иногда кристаллы, кажущиеся лежащими в кожице, на самом деле возникли в подкожной ткани. Кристаллоносная клетка может, разрастаясь, расщеплять перегородки лежащих под нею клеток кожицы и достигать кутикулы (см., например, Rothert, 1900 — Eichhornia и Guttenberg, 1902 — Citrus).

[3] Rosanoff, 1865, 1867; Poulsen, 1877; Penzig, 1880; Wittlin, 1896; Möbius, 1908*a*; Baccarini, 1908 (в стебле сочного растения Modecca abyssinica Hochst.); Heinricher, 1915 (в ягодах Arcenthoba Oxycedri).

либо клеток; единственное исключение составляют грибы, у которых она изредка выделяется на поверхности клеток, в виде друз (рис. 76, *9*) или мелких иголочек (спорангии мукоров).

Значение кристаллических отложений в точности неизвестно; судя по тому, что, раз образовавшись, кристаллы сохраняются обыкновенно без изменения до конца жизни растения, считают щавелевокальциевую соль за отброс; но есть достоверные показания об исчезновении впоследствии кристаллов в некоторых случаях. [1]

Наиболее вероятное общефизиологическое значение отложений щавелевокислой извести заключается в том, что известь нейтрализует вредную для растений щавелевую кислоту, образующуюся при жизненном процессе. Но помимо того, были и частные толкования значения кристаллов. Так, Сталь (Stahl, 1888*a*) приписывал рафидам защитную роль, утверждая, что животные не трогают растений, снабженных ими, вследствие механических повреждений, вызываемых иглами. Объяснение это, однако, несостоятельно с фактической стороны. [2] Одиночным кристаллам в листьях Citrus Пенциг (Penzig, 1883) приписывал без веских оснований роль зеркалец, разбрасывающих по зеленой мякоти лучи света. Наконец, утверждают, [3] будто у некоторых растений кристаллы могут заменять крахмальные зерна в роли статолитов (см. выше).

[В некоторых случаях кальций встречается в растениях в виде кристаллов виннокислого кальция [$Ca(C_4O_6H_4)\cdot 4H_2O$], ромбической системы. Их описал Грам в семенах Euphorbia Peplus. Они же, повидимому, имеются и в семенах мускатного ореха (Myristica) (Netolitzky, 1926). У грибов Citromycees имеются ясные кристаллы лимоннокислого кальция [$Ca_3(C_6O_7H_5)_2\cdot 4H_2O$]. Фосфорнокислый кальций образует конкреции в глобоидах (см. протеиновые зерна), но в виде сферокристаллов может быть обнаружен у многих растений после обезвоживания материала (выдерживания в спирте).]

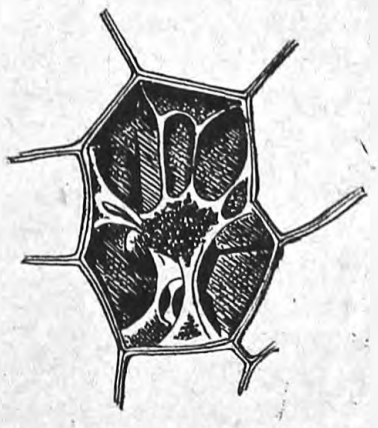


Рис. 77. Одна клетка из черешка Anthurium Selloum с Розановскою друзою. (По Розанову.)

Кроме щавелевокислой извести, в твердом виде отлагается иногда, но гораздо реже, внутри клеток кремнезем; обыкновенно же последний только пропитывает, как мы уже видели, клеточную стенку. Отложения кремнезема иногда сплошь выполняют клетку, так что после прокаливания они образуют слитки, на поверхности которых отпечатаны все неровности бывшей клеточной стенки. [4] Массы эти могут обнаруживать слоистость и радиальную полосатость, имеют вообще кристаллическое сложение и блестят в поляризованном свете; узнать кремнезем легко по нерастворимости его в кислотах (кроме плавиковой). У многих пальм, например, жилки стебля и листьев покрыты, словно бородавками, мелкими клетками полушаровидной формы, выполненными кремнеземом. [5]

[Очень редко наблюдаются случаи внеклеточного отложения кремнезема в виде конкреций; до сих пор известно только три таких случая: в стеблях бамбука, в коре Moquilea (Chrysobalanaceae) и у Selaginella (вдоль жилок). Очень интересными являются кремневые конкреции у бамбука, так называемый табашир (Cohn, 1887). Они образуют довольно крупные твердые опалесцирующие зернистые тела (3—4 см в поперечнике) в полых междоузлиях стеблей и при освобождении повторяют внутреннюю форму полого стебля в месте их залегания. Свежий табашир мелоподобный. При прокаливании (кальцинировании) он делается еще тверже, приобретает молочнобелый цвет и сходство с настоящим опалом, а вместе с тем необычайную легкость (уд. вес 0,56) благодаря присутствию в нем многочисленных пузырьков с газом. На востоке табашир долгое время применялся в качестве лечебного средства от поранений, так как мистики приписы-

---

[1] [Netolitzky, 1929; Niethammer, 1931]

[2] См. Lewin, 1900. Ср., однако, Haberlandt 1904.

[3] Thum, 1904.

[4] Crüger, 1857; Mettenius, 1865; Rosanoff, 1871; Cario, 1881; Kohl (l. c.); Булич, 1892; Küster, 1897; Bargagli-Petrucci, 1903; Möbius, 1908.

[5] Меттениус назвал такие клетки стегматами. Коль без всяких оснований приписал им роль клапанов, будто бы облегчающих передачу воды из жилок в окружающую мякоть, но не допускающих обратного движения ее оттуда в жилки.

вали ему сверхъестественную силу. Кора Moquilea (каутокора) (Cohn, 1887; Küster, 1897) представляет пример особенно сильного окремнения (96% золы составляет кремнезем), так что в Вест-Индии ее употребляют даже в гончарном производстве. Кремнезем здесь выполняет полости каменистых клеток коры и, кроме того, заполняет поры оболочек этих клеток и образует наросты на их поверхности.]

Элементы некоторых деревьев (вяз, клен) в старости выполняются углекислою известью, так что после сожигания остаются меловые тела тоже с отпечатками внутреннего рельефа клеточной стенки (Molisch, 1882*b*).

В листьях Symplocos Радлькофер (Radlkofer, 1904) наше твердые отложения глинозема в виде неправильных зерен по многу в клетке.

**Маслянистые отложения.** [1] Кроме ядра, пластид, крахмальных зерен и кристаллов, внутри клетки иногда замечаются еще сильно преломляющие свет, бесцветные или желтые шарики, состоящие из масла (см. выше, стр. 63). Впрочем, масло далеко не всегда является в клетке в непосредственно видимой форме. Богатые маслом семена при исследовании сухого разреза в глицерине не обнаруживают внутри клеток ничего, кроме протеиновых зерен (рис. 41), но при действии воды из основной массы, в которую погружены протеиновые зерна, выступает множество маслянистых капель; здесь масло тесно связано с белковым веществом, вода же нарушает эту связь и дает эмульсию. Масла разделяются на жирные и эфирные. Первые оставляют на пропускной бумаге прочное пятно, вторые отличаются летучестью. Те и другие легко растворимы в эфире, но жирные масла обыкновенно [2] нерастворимы в абсолютном спирте и уксусной кислоте, эфирные же — легко. От осмиевой кислоты те и другие медленно чернеют, а тинктурою алканны (Alkanna tinctoria — растение из сем. бурачниковых) окрашиваются (подобно смолам) в красный цвет.

Жирные масла в химическом отношении суть жидкие жиры; жирами же называются безазотистые органические вещества, представляющие сочетания глицерина с некоторыми кислотами; в жидких жирах преобладает олеиновая, в твердых — пальмитиновая и стеариновая кислоты; обыкновенно растительное масло есть смесь нескольких глицеридов и свободных жирных кислот. [3]

Сравнительно с углеводами, жиры отличаются гораздо меньшим содержанием кислорода. Одна из характернейших реакций жиров — омыление под влиянием едких щелочей: жир распадается на глицерин и кислоту, дающую со щелочью мыло; последнее нередко кристаллизуется, и под микроскопом на месте постепенно исчезающей капли масла является часто кучка игольчатых кристаллов. В физиологическом отношении жиры почти всегда играют роль запасного вещества, вполне заменяя крахмал, особенно в семенах, [4] и лишь очень редко являются отбросом (как в мякоти листьев некоторых растений).

Эфирные масла обыкновенно еще беднее кислородом, нежели жирные; некоторые даже вовсе не содержат его, представляя смесь нескольких углеводородов, или, вместо кислорода, заключают серу (например, чесночное масло). Они распространены гораздо менее жирных масел и свойственны преимущественно известным группам растительного царства (сем. зонтичных, губоцветных и др.);

---

[1] Pfeffer, 1874*b*; Borodin, 1878; Meyer, 1883, 1899; Монтеверде, 1886; Wakker, 1888; Petit, 1902; Garjeanne, 1903.

[2] Исключение составляет рициновое (касторовое) масло, довольно легко растворяющееся в спирте.

[3] Чапек (Czapek, 1922) насчитывает до 36 кислот, встречающихся в составе растительных жиров. Из них назовем здесь лишь, сверх трех обыденных, уксусную (у Evonymus), пропионовую, масляную (Sapindus), изовалериановую, капроновую, каприловую, каприновую, лавровую, маргариновую, эруковую, льняную и рициноловую (клещевины).

[4] В природе маслянистые семена встречаются гораздо чаще мучнистых, как показал еще Негели. [Местами запасанию жира, помимо семян могут служить также и подземные вегетативные органы; очень многие растения для этой цели используют, по Мейеру (Meyer A., 1920), корневища (Trollius grandiflorum, Funkia ovata, Jucca filamentosa, Iris germanica и др.), стеблеклубни (Cyclamen europaeum, Colocasia antiquorum, Pinella tubifera), корни (Cyperus esculentus, Dahlia variabilis, Bryonia dioica и др.).]

от них зависит запах, издаваемый всем растением или известными его частями (цветы). Эфирные масла заключены то внутри клеток (как в лепестках), то между клетками в особых вместилищах (см. ниже) и представляют отбросы, далее растением не утилизируемые.[1] То же относится и к смолам,[2] всего чаще встречающимся в особых вместилищах или ходах; кроме красного окрашивания тинктурою алканны, подобно маслам, смолы обнаруживают еще специальную реакцию — зеленую окраску от уксусномедной соли.

[Эфирные масла по составу образующих их органических веществ представляют большое многообразие. В масле, например, из семян аниса (Pimpinella anisum), по Демьянову (1930), насчитывается восемь различных компонентов, а в камфорном масле (Cinnamomum camphora) — свыше тридцати, относящихся к самым разнообразным классам органических соединений (спирты, эфиры, органические кислоты и др.). Видную составную часть эфирных масел образуют терпены и их производные. Некоторые эфирные масла (особенно у хвойных) представляют смесь почти исключительно терпенов. Эти вещества характеризуются как ненасыщенные углеводороды, полимеры наиболее простого из них изопрена ($C_5H_8$). Терпены и их производные — чаще всего жидкие или полужидкие вещества, сильно ароматические, но могут быть и твердыми кристаллизующимися продуктами (например, камфора).

Особую группу веществ, отличающихся своими эластическими свойствами и наблюдаемых нередко в виде скоплений в клетках и тканях различных органов растений, образуют высокополимеризованные терпены (политерпены $[C_5H_8]x$). Сюда относятся каучук и его изомеры (балата, гуттаперча). Каучук встречается у очень многих растений и в самых разнообразных их частях (см. стр. 197, млечники) в виде или мелких (0,5—4 μ), округлых или иной формы включений, или в виде тяжей, нитей, или в виде больших конкреций, выполняющих не только, например, млечники, но даже и внеклеточные промежутки (при разрывах тканей, например, в корнях тау-сагыза). Частицы каучука, по Веберу (Weber, 1904), а также по Фрейндлиху и Гаузеру (Freundlich u. Hauser, 1925), не однородны по своей консистенции, а имеют более жидкое тягучее ядро, облеченное уплотненной оболочкой; кроме того, на поверхности их обнаруживаются смолистые и белковые слои; последнее обстоятельство дает повод для высказывания суждений о пластидогенном образовании каучука (см. Костычев, 1937). Для обнаружения каучука при анатомо-микрохимических исследованиях пользуются теми же реагентами, как и в случаях обнаружения жиров, смол, эфирных масел (судан III, тинктура алканны), пользуются также органическими растворителями (каучук растворяется в эфире, хлороформе, бензоле, четыреххлористом углероде). В последнее время стали применять метод Прокофьева (1930), основанный на получении бромида каучука путем выдерживания срезов с растений в растворе брома в глицерине и на освобождении, в дальнейшем, бромидов от смол (при помощи ацетона, смеси спирта с четыреххлористым углеродом или с хлороформом). Очищенные от смол бромиды каучука характеризуются бурым или буро-серым цветом, блеском и свечением в отраженном свете. Подробные сведения о каучуке растений (распространение каучука, локализация, образование, химизм и пр.) сообщаются в большом монографическом сборнике «Каучук и каучуконосы» (1936).]

Развитие масла, заключенного в клетках, совершается [скорее всего в протоплазме] совершенно независимо от стенки (как в маслянистых семенах, например); по [отмечены случаи, когда] исходным пунктом его развития является оболочка: разрастающаяся капля масла все время заключена в кармановидном выросте оболочки, с которою связана маленьким кутинизованным, как в цистолитах, стебельком (рис. 78). Этот способ развития заметил впервые

[1] О возможности потребления эфирных масел растениями высказывался Шарабо (Charabot, 1905); [см. однако, Н. Н. Иванов, Григорьева и Ермаков, 1929, также Львов и Арцыховская, 1933.]

[2] Tschirch, 1906.

Бертольд и вполне подтвердил Габерландт.[1] Однако, Чирх описывает, отчасти для тех же объектов, участие стенки иначе, принимая, что масло или смола порождаются целым внутренним слоем оболочки; этот слой, сливающийся с плазмою, он назвал резиногенным слоем.[2]

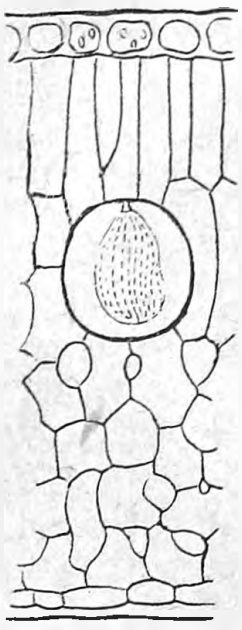


Рис. 78. Поперечный разрез листа Laurus (лавра) с маслянистою клеткою. Масло удалено спиртом, и остался лишь нежный спавшийся стебельчатый мешок, в котором оно было заключено. (По Габерландту.)

**Клеточный сок**. Согласно общепринятому воззрению, клеточный сок возникает с разрастанием клетки в виде отдельных вначале, потом сливающихся друг с другом вакуолей (рис. 10), и вакуоля может возникнуть в любой точке протоплазмы, как это можно заметить на выдавленной из клетки в воду плазме (рис. 79). Был, однако, высказан другой взгляд,[3] по которому для вакуолей существует будто бы такая же строгая преемственность, как для плазмы, ядра и пластид, т. е. будто вакуоли происходят не иначе, как из других вакуолей, и уже в клетках точки роста существуют зачаточные вакуоли,[4] размножающиеся делением. Воззрение это было опровергнуто опытами Пфеффера,[5] которому удалось в плазмодиях миксомицетов вызывать в любой точке образование искусственных вакуолей, заставляя плазмодий поглощать кристаллики аспарагина или гипса; последние, попав в плазму, растворялись, порождая вакуоли (рис. 80), ничем не отличавшиеся от нормальных.[6]

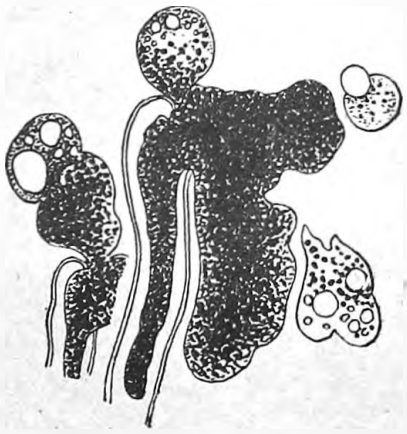


Рис. 79. Протоплазма, вытекающая из перерезанной водоросли Vaucheria и образующая вакуоли. (По Саксу.)

Клеточный сок обыкновенно содержит в растворе[7] целый ряд разнообразнейших веществ, присутствие которых редко обнаруживается непосредственно, как, например, для пигментов (красный, синий, фиолетовый), сообщающих всему соку известный цвет. Обыкновенно приходится прибегать к различным микрохимическим приемам, причем растворенное вещество осаждается внутри или вне клетки в твердом, часто кристаллическом виде, или же реактивом вызывается

---

[1] Berthold, 1886; Haberlandt, 1904.

[2] Против взгляда Чирха см. Шарабо и Гатен (Charabot et Gatin 1908), [Дорман (Dormann, 1924) и Леман (Lehmann, 1925, 1928). Данные указанных авторов говорят в пользу образования маслянистых отложений (эфирных масел, также смол, терпенов) непосредственно в протоплазме. Обстоятельные суждения по этому вопросу, а также критика положений Чирха, имеются в книге Тунмана (Tunmann, 1931), который определяет учение Чирха о резиногенном слое как учение неправильное, основанное на ложных заключениях, вытекающих из ошибочных наблюдений.]

[3] Фриз (Vries, 1885*b*), а особенно ученик его Вент (Went, 1887*a*, 1888).

[4] Фриз назвал эти образования тонопластами; французы употребляют термин — гидролейциты.

[5] Pfeffer, 1890. См. также Немец (Němeč, 1900*b*) — плазмолиз в точке роста корня, и Висселинг (Wisselingh, 1908) — безъядерные клетки спирогиры при центрифугировании. Интересны также опыты Дегена (Degen, 1905) с инфузориями, обработанными таннином; при промывании водою осадок, вызванный дубильною кислотою в теле инфузории, растворяется, порождая искусственные вакуоли; они увеличиваются, сливаются сначала между собою, а затем с пульсирующими вакуолями, не нарушая деятельности последних. Самостоятельность гидролейцит пробовал защищать Буле (Boulet, 1900).

[6] Впрочем, доказательность этих и других опытов может быть оспариваема, если стать на точку зрения Крато (1896) и признать ячеистое строение плазмы.

[7] Клебан (Klebahn, 1895) описал было у некоторых фикрохромных водорослей особые газовые вакуоли, дающие им будто бы возможность всплывать на поверхность воды; но существование таких вакуолей опровергается другими исследованиями. См. Бранд (Brand, 1901, 1906*b*) и Молиш (Molisch, 1903). Столь же сомнительны и газовые вакуоли, описанные Виллем (Wille, 1902) у серных бактерий (Thiothrix).

окраска бесцветного до тех пор сока, по которой заключают о присутствии известного вещества. В противоположность плазме, обнаруживающей щелочную реакцию,[1] клеточный сок обыкновенно кисел, вследствие содержания свободной органической кислоты — щавелевой, винокаменной, яблочной, лимонной, а также муравьиной или уксусной, или кислых солей.

Из веществ, встречающихся в клеточном соке, мы остановимся прежде всего на углеводах.[2]

Инулин[3] свойствен только некоторым растениям, особенно сложноцветным, и то лишь многолетним представителям этого семейства, так как он встречается почти исключительно в подземных зимующих частях. Инулин заменяет там крахмал, представляя запасное безазотистое вещество. Название его произошло от сложноцветного Inula (девясил), где впервые это вещество было замечено; обыкновенными же объектами для изучения его служат клубни георгины или земляной груши. Прямо инулина под микроскопом не видно — клетки мякоти наполнены водянистой жидкостью; но если подействовать на разрез спиртом, то содержимое клеток превращается в зернистую муть: это осаждается нерастворимый в спирте инулин. Особенно крупные отложения твердого инулина получаются при более медленном действии спирта (например, если целые куски клубней оставить в крепком спирте лежать несколько недель). Отложения эти имеют вид сферокристаллов,[4] т. е. шаровидных или округлых масс, представляющих радиальную полосатость и концентричную слоистость; они состоят из настоящих игольчатых кристаллов, лучисто расположенных; одна клетка может заключать много сферокристаллов, но при очень медленном осаждении образуются огромные сферокристаллы, заметные [на разрезах] невооруженным глазом в виде льдинок и занимающие каждый много клеток (рис. 81, *E*); клеточные стенки, пересекающие массу сферокристалла, кристаллизации инулина, следовательно, не мешают. Образование сферокристаллов свойственно, как мы уже видели (ср. выше крахмал), не одному инулину; весьма различные органические и даже неорганические вещества могут осаждаться в таком виде, особенно когда кристаллизация совершается в слизистой среде. Однако, сферокристаллы инулина отличаются от всех других сферокристаллов тем, что способны [слегка] разбухать, напоминая этим крахмальные зерна. Инулин, [несомненно], не кристаллоид, а коллоидальное вещество, что подтверждается и трудностью, с которою раствор его диосмирует. Химический состав инулина тот же, что и крахмала, — $C_6H_{10}O_5$. Подобно крахмалу, он легко превращается в сахар (при нагревании с кислотами, даже при кипячении с водой в запаянной трубке), но в

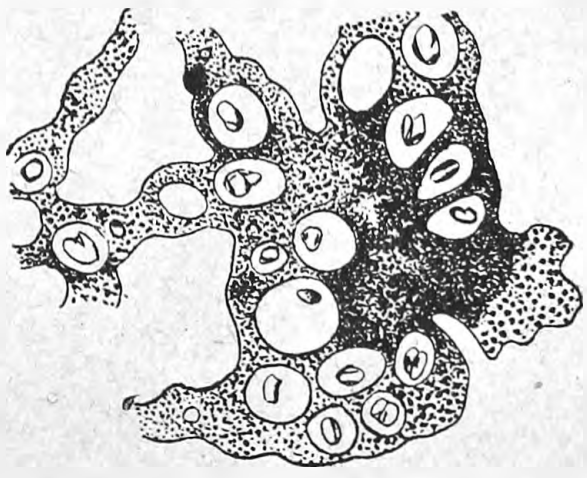


Рис. 80. Часть плазмодия Chondrioderma с искусственными вакуолями, в которых еще видны растворяющиеся кристаллики аспарагина. (По Пфеффер у.)

[1] Meyer, 1891.

[2] Все растворимые углеводы обнаруживают две характерные реакции: α-нафтол (в спиртовом растворе) с крепкою серною кислотою быстро окрашивает разрезы, богатые такими углеводами, в фиолетовый цвет, а тимол с серною кислотою — в красный цвет. Однако, обе реакции не вполне надежны, так как то же получается с некоторыми другими веществами, помимо углеводов. Ср. Molisch, 1886, и Nickel, 1890. Повидимому, это реакции на фурфурол, отделяемый под влиянием крепкой серной кислоты не одними только углеводами.

[3] Sachs, 1864; Prantl, 1870; Draggendorff, 1870; Kraus, 1878; Kiliani, 1880; Fischer, 1898, 1902; Lutz, 1907. См. также Czapek, 1904, 1922; [Шорыгин, 1932.]

[4] Впрочем, как показал впервые Лейтгеб (Leitgeb, 1887), не все сферокристаллы, получаемые при обработке спиртом клубней георгины, составлены из инулина; некоторые из них представляют фосфорнокальциевую соль; последние легко отличить по нерастворимости в горячей воде.

сахар другой: крахмал дает декстрозу, а инулин — левулезу [(d-фруктозу)]. Замечательно, что осевшие от спирта сферокристаллы инулина очень трудно растворимы в воде; чем удерживается инулин в растворе в живой клетке — неизвестно, но некоторые думают, что он образует два видоизменения — легко растворимое и трудно растворимое,— первое от спирта превращается во второе.

Инулин был открыт еще в 1804 году химиком Валентином Розе. Формула $C_6H_{10}O_5$, как и в других подобных случаях, чисто эмпирическая, настоящая же величина частицы с точностью еще не выяснена. Формула Тапрэ $6(C_6H_{10}O_5) + H_2O$ представляет лишь минимум вероятного уплотнения частицы, и Г. Фишер (1898), на основании осмотических свойств клеток с раствором инулина, вместо 6 ставит 33; Прингсгейм (Pringsheim, 1921, 1922), так же как и Каррер (Karrer, 1921), определяет молекулярный вес инулина соответственным 9 весам фруктозы, исходя из того, что триацетат (продукт ацетилирования инулина) в своей молекуле содержит 9 фруктозных остатков; затем он полагает, что элементарной молекулой, из которой ассоциируется инулин (а также триацетат), является ангидротрифруктоза. [По Дрю и Гэворту (Drew a. Haworth, 1928), затем по Бернеру (Berner, 1930), природный инулин содержит не менее 20—24 остатков фруктозы.] Инулин является представителем целой группы углеводов, называемых инулидами. Все они при гидролизе дают d-фруктозу, почти все уже в водном растворе вращают плоскость поляризации влево, но лишь некоторые, подобно настоящему инулину, образуют при осаждении спиртом характерные сферокристаллы. Все это запасные вещества, особенно в подземных частях, то сопровождающие, то вполне замещающие инулин. В клубнях земляной груши, например, по Тапрэ (Tanret, 1893) имеется четыре спутника инулина — псевдоинулин, ипуленин, гелиантенин и синантрин,[1] ясно различающиеся по растворимости в воде, спирте и пр. Настоящий инулин встречается, кроме сложноцветных, у близких к ним семейств колокольчиковых, лебилиевых, стилидиевых и гоодениевых,[2] затем у фиалковых (род Jonidium), у Drosophyllum (из росянковых), некоторых мальпигиевых, а из однодольных у Leucojum, Galanthus, Allium, Hyacinthus, Narcissus.[3]

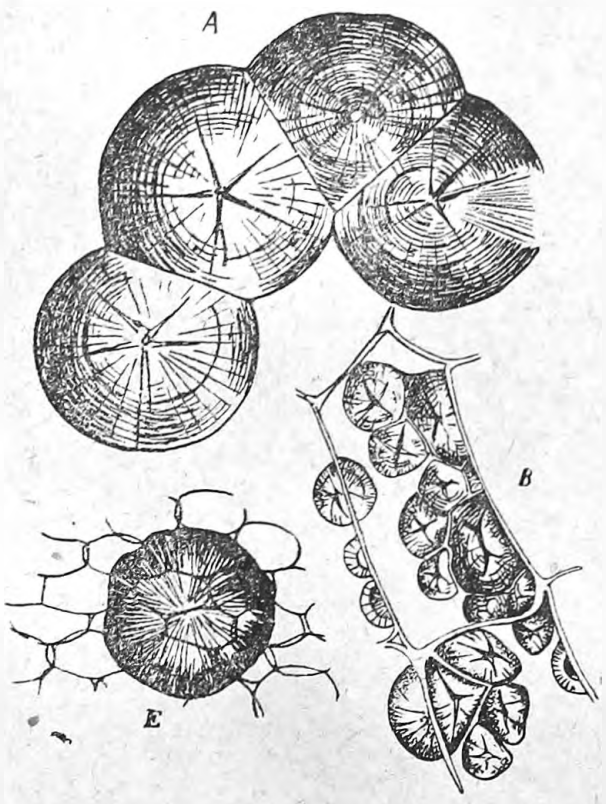



Рис. 81. Сферокристаллы инулина: *A* — при медленном осаждении из водного раствора; *B* — в клетках клубня георгины после суточного действия крепкого спирта; *E* — в кусках, долго лежавших в спирте. (По Саксу.)

Особенно неожиданно и интересно нахождение инулина у морских (пеклетчатых) водорослей Acetabularia, Botryophora и Polyphysa, где, по Негели (Nägeli, 1862) и Крамеру (Kramer, 1887), инулин содержится даже в спорах. Давно имеются указания на присутствие инулина не только в подземных, но и в воздушных органах — стеблях, и даже в листьях.[4] Возбуждался даже вопрос, не возникает ли это вещество или хотя бы соответствующий (левый) сахар в хлорофильных зернах при ассимиляции, особенно у растений, не образующих там крахмала. Однако, это предположение совершенно не оправдалось.

Сахара. В растениях встречается целый ряд различных сахаров. Одни из них имеют состав $C_6H_{12}O_6$, другие — $C_{12}H_{22}O_{11}$. Первые называют вообще глюкозами, а вторые — сахарозами.[5] Из первых наиболее распро-

[1] Синантрин, повидимому, тождественен с синантрозой, открытой еще в семидесятых годах (см. Czapek, I, 1922). Это аморфное, оптически недеятельное вещество, дающее, однако, при гидролизе фруктозу. Оно относится к инулину, как декстрин к крахмалу. Его находили [Дик и Толленс, по Эйлеру (Euler, 1909)], в клубнях в октябре, но в декабре его уже не было.

[2] Однако, у ворсянковых и валериановых, тоже близких к сложноцветным, инулина нет.

[3] Многие однодольные содержат полисахариды, отличные от инулина, но при гидролизе также дающие фруктозы; таковы синистрин или сциллин (в луковицах Urginea Scilla, в корневицах Polygonatum biflorum), иризин (у различных видов Iris), флеин (у Phleum pratense, тимофеевки и у Phalaris arundinaceae). У злаков, затем, находим другие инулиды — тритицин, граминин, которые, однако, мало изучены.

[4] Крауз (Kraus, 1877) в листьях Silliera radicans (из сем. Goodeniaceae) нашел инулин в хлорофильных клетках мякоти, Фишер (Fischer H., 1902) — у четырех сложноцветных (двух Petasites, Ligularia и Hertia), а Графе, как отмечает Колен (Colin, 1919), — у Cichorium Intybus.

[5] Кроме того, есть еще пентозы состава $C_5H_{10}O_5$.

странены декстроза и левулеза, из вторых — тростниковый сахар. Декстрозу, или виноградный сахар, называют также правою глюкозою вследствие способности ее отклонять плоскость поляризации вправо. Это тот сахар, который искусственно получается из клетчатки и из крахмала; в растениях он обыкновенно встречается в смеси с левулезою (даже в винограде) или с тростниковым сахаром, скопляясь иногда в больших количествах (например, в плодах, луковицах, и других подземных органах) в качестве запасного вещества, заменяющего крахмал. Декстроза легко кристаллизуется. Левулеза, или фруктоза отклоняет плоскость поляризации влево и не кристаллизуется, а образует сироп; она слаще декстрозы на вкус. Левулеза часто встречается в плодах, например, но всегда в смеси с декстрозою или тростниковым сахаром, а искусственно получается из инулина. [Сравнительно редко встречается манноза (семиноза, карубиноза) (например, в корке плодов апельсина, в плодах Anacardiaceae и др.)]. [1] Тростниковый сахар, [или сахароза] $C_{12}H_{22}O_{11}$— чрезвычайно распространен в растениях; это тот сахар, который мы потребляем в пищу, добывая его большею частью из корней свекловицы. [2] Он легко кристаллизуется и отклоняет плоскость поляризации вправо: важнейшая реакция его — способность присоединять к себе частицы воды и давать смесь из равных количеств декстрозы и левулезы; смесь эту называют превращенным или инвертированным сахаром, превращение же производится всего легче кипячением с кислотами. Одинаковый состав с тростниковым сахаром имеют, например, мальтоза (солодовый сахар), получающаяся при действии диастаза на крахмал, далее специальный грибной сахар — микоза или трегалоза, синантроза, извлекаемая из клубней георгины и земляной груши и др. Помимо способности кристаллизоваться, отношения к растворителям, к поляризованному лучу, различные сахара отличаются друг от друга еще тем, что некоторые из них легко окисляются и восстановляют закись меди из щелочного раствора медной соли, например из жидкости Фелинга (щелочный раствор виннокислой меди), причем по количеству полученной закиси меди можно судить о количестве сахара; другие же сахара неспособны к этому. К первой категории принадлежат декстроза, левулеза и вообще сахара состава $C_6H_{12}O_6$, т. е. глюкозы, а ко второй — сахара $C_{12}H_{22}O_{11}$; тростниковый сахар, например, восстановляет фелингову жидкость только, если его предварительно инвертировать. [3] На этом свойстве основан и способ микрохимического открытия сахара в клетках. Разрез кладут на несколько минут в раствор медного купороса, споласкивают водою, а затем нагревают в растворе едкого кали; если разрез заключал декстрозу или другой восстановляющий медные соли сахар, то в клетках образуется красный порошок закиси меди; в случае же содержания тростникового или другого той же кате-

---

[1] [Маннноза чаще встречается в виде высших углеводов, так называемых маннанов, которые при гидролизе дают одну маннозу или маннозу с другими сахарами (монозами). Маннаны являются запасными углеводами (один из видов гемицеллюлез) у многих растений (например в семенах многих пальм, в подземных органах спаржи, цикория и др. и особенно в клетках дрожжей). Маннаны часто сопровождаются галактанами, также сложными углеводами, отлагаемыми в качестве запасных в клеточной оболочке (например, у бобовых) и дающими при гидролизе, кроме фруктозы и других сахаров, еще галактозу; последняя, тем не менее, в свободном состоянии в растениях не обнаружена (см. однако, Czapek, I, 1922; Крамер, 1930).

[2] Очень богат сахарозой сахарный тростник (Saccharum officinarum), имеющий наряду со свеклой громадное промышленное значение. Этот же сахар в большом количестве содержат и другие растения, также являющиеся объектами промышленной эксплоатации: сахарный клен— Acer saccharinum в США, кокосовая пальма в Ост-Индии, затем сахарное сорго (Sorghum saccharatum) и др. Дыни, арбузы и другие многие сладкие плоды содержат тоже сахарозу наряду с продуктами его инверсии (декстроза, левулеза).]

[3] Исключение составляет, однако, мальтоза, хотя и имеющая состав сахаров, но по свойствам весьма близкая к глюкозам, особенно к декстрозе.

[Кроме приведенных выше наиболее распространенных сахаров (моно- и дисахаридов), в некоторых растениях встречаются еще трисахариды ($C_{18}H_{32}O_{16}$) и тетрасахариды ($C_{24}H_{42}O_{21}$), неспособные к восстановлению жидкости Фелинга. Из первых назовем раффинозу (в корнях свеклы, в семенах хлопчатника), гентианозу (в корнях горечавки — Gentiana lutea), мелецитозу (в листьях липы), а из вторых — стахиозу (в клубнях чистеца — Stachys tuberifera), лупеозу (в семенах лупина).]

гории сахара получается фиолетовое окрашивание без образования осадка; последняя реакция, впрочем, мало характерна, так как и белковые вещества дают с медным купоросом и едким кали такое же окрашивание. Но на фруктозу есть хорошая реакция Селиванова [1] — красное окрашивание от резорцина с соляною кислотою. Специально в грибах встречается гликоген, [2] углевод состава $C_6H_{10}O_5$, заменяющий собою крахмал и весьма распространенный в животном царстве; сам по себе он не восстановляет медных солей, но легко превращается в глюкозу; его можно узнать по красно-бурому окрашиванию от иодных растворов, исчезающему при подогревании, но снова появляющемуся при охлаждении, подобно синей окраске крахмала от иода. [Прингсгейм (Pringsheim, 1924) отождествляет гликоген с амилопектином крахмала, лишенным фосфорной кислоты — эритроамилозой; с другой стороны, имеются указания, что гликоген, подобно крахмалу (по данным Самеца), состоит из двух компонентов, из которых один (аналогичный амилопектину) содержит фосфорную кислоту (см. Демьянов и Феофилактов, 1933).] Наряду с белками сахара принадлежат к важнейшим веществам живого организма и вероятно находятся в плазме каждой клетки, но из всех известных сахаров в растении встречаются лишь немногие.

В близкой связи с сахарами стоят некоторые вещества состава $C_6H_{14}O_6$, не относящиеся, следовательно, к углеводам, а отличающиеся от глюкоз двумя лишними паями водорода. Таковы маннит, [3] встречающийся у ясеня, сирени (вообще у Oleaceae) и других растений, и дульцит, или мелампирит, свойственный многим норичниковым, роду Evonymus и другим Celastraceae. [4] Оба вещества легко растворимы в воде, но при обработке листьев и стеблей названных растений спиртом выкристаллизовываются — маннит в тонких, длинных иглах, а дульцит в более крупных призмах, радужно блестящих в поляризованном свете. Маннит и дульцит деятельно участвуют в обмене веществ, заменяя известным растениям сахар, к которому приближаются и сладким вкусом своим. По отношению к маннициту и дульциту резко бросается в глаза связь между выработкою известных веществ, между химизмом и морфологическим родством растений. Все Oleaceae содержат маннит, вещество сравнительно редкое; между Scrophulariaceae известные роды заключают постоянно (у всех видов) дульцит, другие столь же постоянно — маннит.

Затем есть целый ряд большею частью индифферентных органических веществ, способных при известных условиях, например при нагревании со слабыми кислотами или под влиянием особых ферментов, распадаться так, что в числе продуктов распадения получается какой-либо сахар состава $C_6H_{12}O_6$ или $C_{12}H_{22}O_{11}$. Такие вещества называют глюкозидами.

[Будучи выделенными из растений, глюкозиды представляют твердые кристаллические или аморфные вещества горького вкуса, легко растворимые в воде и в спирте. Некоторые глюкозиды обладают сильно токсическими свойствами. Большинство их состоит только из C, H и O, но есть и азотистые глюкозиды, как, например, амигдалин (в косточках плодов многих розоцветных), разлагающийся с образованием синильной кислоты, затем соланин (в клубнях картофеля, в его семенах и молодых побегах). Проросшие клубни вредны для по-

[1] Seliwanoff, 1887. Эта реакция распространяется на все кетогексозы, но из них в растениях, кроме фруктозы, до сих пор встречена лишь сорбоза в малом количестве вместе с сорбитом в плодах рябины.

[2] Errera, 1882, 1886*b*. Гликоген находится в клетках в виде бесцветных, полужидких, сильно преломляющих свет масс. Из гликогена состоит, например, так называемая эпиплазма, облекающая споры в сумках трюфелей и других сумчатых грибов. Наиболее изучен гликоген из дрожжей, повидимому тождественный с гликогеном печени. В дрожжах его открыл Эррера; в плазмодиях Aethalium он был указан еще Кюне в 1868 году (Clautriau, 1895; Кравков, 1892). Подробную библиографию гликогена дал Эррера (Errera, 1906); Цахариас и Хеглер нашли гликоген и у фикохромных водорослей.

[3] Манною называют вообще сладкие выделения различных растений под влиянием повреждений (например выделение Tamarix gallica от укола Coccus manniparus); но большая часть манн содержит не маннит, а какой-либо сахар.

[4] Бородин, 1895; Монтеверде, 1890.

требления благодаря повышенному содержанию соланина. Из безазотистых глюкозидов назовем арбутин (в листьях грушн, брусники), обладающий антисептическими и мочегонными свойствами, ванилин (в плодах ванили, также в плодах и корнях овса), известный своим удивительным ароматом, кониферин (у хвойных), индикан (в растениях, доставляющих индиго — Isatis tinctoria, Indigofera tinctoria). Интересны также сапонины, распространенные среди представителей сем. гвоздичных, чайных и др. Сапонины ядовиты и в воде дают коллоидные растворы, сильно опалесцирующие и вспенивающиеся (особенно сапонины мыльного корня — Saponaria officinalis). От серной кислоты (концентрированной) сапонины окрашиваются в красный цвет, а при нагревании в смеси той же кислоты со спиртом и при прибавлении одной капли раствора сернокислой закиси железа — в сине-зеленый цвет (дигиталиновая проба Лафона, Czapek, III, 1925). По Рихтеру (Richter A., 1933), сапонины имеют характер запасного вещества; ср. также Klein и Linser, 1932, — эскулин.]

К глюкозидам принадлежат отчасти и чрезвычайно распространенные в растениях дубильные вещества, или таннины, называемые также дубильными кислотами вследствие их слегка кислых свойств. Присутствие их легко открыть, основываясь на известной реакции дубильных веществ с солями окиси железа, причем получаются чернила. Если разрез погрузить в раствор хлорного железа ($Fe_2Cl_6$), то в клетках, содержащих дубильные вещества, все содержимое окрашивается или в темносиний, или в темнозеленый цвет; сообразно этому все дубильные вещества делятся на синеющие от железа [(например, таннин)] и зеленеющие [(например, катехин)]; нередко встречается в растении смесь тех и других. Другая реакция, общая всем дубильным веществам, — образование бурого нерастворимого соединения (неизвестного состава) при действии двухромокалиевой соли. [1] Для изучения распределения названных веществ прибегают исключительно к последнему реактиву, погружая в него на продолжительное время целые куски испытуемого растения. Той же цели можно часто достигнуть и простым нагреванием в растворе едкой щелочи: клетки, богатые дубильным веществом, резко выделяются после этого своим бурым цветом. Дубильные вещества встречаются или в растворе в клеточном соке, так что прямо незаметны (например, в почках), или же в виде светлых маслообразных масс, непосредственно различимых под микроскопом и представляющих сгущенный раствор дубильного вещества, отделенный от прочего содержимого клетки особою плазмовою пленкою (в коре дуба, тополя и пр.). Дубильные вещества могут также пропитывать крахмальные зерна. [2] Значение этих веществ, как вообще значение и других глюкозидов в жизни растения, еще не выяснено: то они представляются отбросом, не потребляясь далее, то являются лишь временно, чтобы впоследствии исчезнуть. [3] Благодаря способности их образовывать с животною кожею очень

[1] Эта реакция открыта Санио (Sanio, 1860, 1863). Новую реакцию предложил Гардинер (Gardiner, 1885): крепкий раствор молибденовокислого аммиака в крепком хлористом аммонии дает с дубильными веществами красный осадок. Ср. также Moll, 1885; Möller, 1888. О распространении дубильных веществ в растительном мире см.: Шелль, 1874; [Шлыков, 1932.]

[2] Hartig, Th. 1865; Nägeli u. Schwendener, 1877.

[3] [О значении дубильных веществ для растений см. Arnold, 1911; Shull, 1913; Wisselingh, 1915; Dekker, 1917; Sperlich, 1917; Lloyd, 1922; Lutz, 1928; Huber, 1928. Дубильные вещества несомненно представляют собою чисто искусственную группу, связанную указанными общими реакциями (см. Reinitzer, 1889). Изучением дубильных веществ много занимался Фишер Е. (1908—1919), и его исследования послужили основой для разделения дубильных веществ на две группы (Freudenberg, 1920). Депсиды и таннпды составляют первую группу гидролизуемых дубильных веществ. Наиболее изученным из них является таннин, широко распространенный среди дубильных растений. Особенно много его в чернильных орешках (галловых наростах) на листьях сумаха (Rhus semiliata). Таннин этих орешков, называемый китайским, представляет беловатое аморфное вещество, легко растворимое в воде. Вторую группу образуют конденсированные дубильные вещества, которые гидролизу не поддаются; они находятся во многих цепных дубильных растениях умеренного пояса (дуб, сосна, ива, лиственница, ель и др.), а также во многих дубителях тропической зоны (квебрахо, катеху, гамбир и др.). В образовании дубильных веществ этой группы участвуют кристаллические вещества катехины ($C_{15}H_{14}O_6$), особенно ценные в технике дубления кож. В качестве компонентов дубильных веществ, кроме таннина и катехина, назовем еще некоторые дубильные

прочное соединение, дубильные вещества (в коре дуба, ивы и пр.) имеют широкое применение в практике.

К числу глюкозидов относится, между прочим, г е с п е р и д и н,[1] названный так потому, что получен из плодов апельсинов и лимонов (сем. Hesperidaceae). Близкие гесперидину, однако не тождественные с ним вещества встречаются у многих растений, но только в кожице (эпидермисе), отчего их можно назвать э п и д е р м и н а м и.[2] В некоторых отношениях они напоминают инулин, так как находятся в растворе и осаждаются спиртом в виде сферокристаллов внутри клеток или вне их в отдельных иглах или игольчатых пучках. То же происходит и при высыхании, так что присутствие эпидермина легко открыть в кожице сушеного растения. От инулина эти осадки легко отличаются нерастворимостью в слабых кислотах. Можно установить две группы эпидерминов: в большинстве случаев они оказываются, подобно гесперидину, почти нерастворимыми в аммиаке, но некоторые легко растворяются не только в аммиаке, но даже в кипящей воде. Первый тип наблюдается, например, в листьях липы,[3] Capsella, многих Vicia, Campanula и др., второй — у гречихи, например. Присутствие или отсутствие эпидермина составляет постоянный, но чисто видовой признак, т. е. в пределах одного и того же рода обыкновенно есть виды снабженные эпидерминоы, и другие —лишенные его; Tilia parvifolia, Vicia cracca богаты им, а у Tilia grandifolia и Vicia sepium его нет вовсе, так что под микроскопом легко различить, пользуясь этим признаком, кусочек листа мелко- и крупнолистной липы. Значение эпидерминов еще не выяснено; повидимому, они являются отбросами.

Из п и г м е н т о в растворенными в клеточном соке встречаются всего чаще красный (всех оттенков от бледнорозового до темнокрасного), синий и фиолетовый, которые настолько близки друг к другу, что их соединяют под общим именем а н т о ц и а н а; фиолетовый и красный образуются, повидимому, из синего под влиянием кислот, щелочи же вызывают обратное превращение. Действительно, сок красных или розовых лепестков всегда имеет кислую реакцию, сок синих — нейтральную. Кроме лепестков, это вещество встречается и в других органах: ягодах, листьях, корнях и пр. Гораздо реже попадается желтый пигмент, растворенный в клеточном соке — а н т о х л о р (ксантин).

Антоциан (или антокиан) изучался весьма усердно и имеет громадную литературу, начиная с отца анатомии Г р ю (G r e w, 1682). В обширном труде Б у с к а л и о н и и П о л а ч ч и (B u s c a l i o n i и P o l l a c c i, 1903) приводится 866 относящихся сюда работ. [Большой список литературы приводится также в специальной монографии Л ю б и м е н к о и Б р и л л и а н т (1924), а также у О н с л о у - У э л д е л (O n s l o w - W h e l d a l e, 1925). Несмотря на это, антоцианы остаются во многих отношениях неясными.] Название дал М а р к в а р т (M a r q u a r t, 1835). В настоящее время все согласны, что это понятие собирательное и что существуют разные антоцианы. Повидимому (O v e r t o n, 1899), это безазотистые глюкозидные соединения каких-то дубильных веществ. На связь антоцианов с дубильными веществами указал еще В и г а н д (W i g a n d, 1862). [В таком же смысле высказались Д е к к е р, П е ш, Ф р е й д е н б е р г и Н о а к (D e k k e r, 1913; P e c h e, 1913; F r e u d e n b e r g, 1920; N o a c k, 1918).] Г р а ф е (C r a f e, 1906, 1909), изучая сушеные цветы Althaea rosea, получил два красных пигмента: один растворимый в воде $C_{20}H_{30}O_{13}$ глюкозидного характера и другой нерастворимый в воде, но растворимый в спирте $C_{14}H_{16}O_6$ — не глюкозид. П о р т г е й м и Ш о л л ь (P o r t h e i m u. S c h o l l, 1908) находят, что пигмент свеклы составлен из красного и желтого. По В е й г е р т у (W e i g e r t, 1894—1895, см. C z a p e k, Biochemie 1, 6. 473), все антоцианы можно раз-

кислоты; хлорогеновую (в бобах кофейного дерева) и широкораспространенные эллаговую, галловую кислоты. При окислении дубильные вещества дают коричневые или красно-бурые аморфные вещества — флобафены. Образованием флобафенов объясняется побурение мякоти яблока после разрезания, побурение или покраснение древесины ствола или коры после ее сдирания. По своему происхождению дубильные вещества, повидимому, связаны с углеводами и являются продуктами их переработки. По Ф р е й д е н б е р г у, катехины генетически связаны с антоцианидами, и, возможно, через антоцианы близко стоят к углеводам (см. далее — антоцианы).]

[1] P f e f f e r, 1874*a*; Б о р о д и н, 1883. [Гесперидин имеется, однако, не только в плодах цитрусовых, но также в их осевых и листовых органах. Встречается гесперидин и у представителей других семейств — рутовых, норичниковых, губоцветных, зонтичных (S c h u l z e, 1902; V o g l, 1896; T u n m a n n, 1915; S t y g e r, 1919).]

[2] Б о р о д и н, 1901 (стр. 83 — Лютиковые).

[3] Химически изучен в настоящее время, кроме гесперидина, эпидермин липы, оказавшийся новым глюкозидом и названный т и л и а ц и н о м. См. Л а ч и н о в, 1890. [К эпидерминам, повидимому, следует причислить сферит, наблюдавшиеся в эпидермисе черешков и листьев у одного из двенадцати видов Anthurium и принимавшиеся за гесперидин (B r u n s w i k, 1921.]

бить на две группы. Представителем одной служит пигмент красного вина, а другой — пигмент свеклы. Уксуснощелочная соль дает с первыми осадок синего, а со вторыми — красного цвета; от соляной кислоты первые красятся в светлокрасный, вторые в темнофиолетовый цвет. К первой группе относятся пигмент краснеющих осенью листьев Ampelopsis, Cornus, пигмент красной капусты, брусники и др., а ко второй — пигмент красных листьев разных Chenopodiaceae и Amarantaceae, ягод Phitolacca и др. Этими двумя группами, однако, не исчерпывается разнообразие антоцианов; особое место занимают, например, пигменты Tradescantia и цветов мака (Овертон), а также Juncaceae (Gertz, 1906). Уэлдел (Wheldale, 1909), изучавшая антоцианы с точки зрения наследственности, отличает три типа их: пурпурные, пурпурно-красные и красные. Некоторые из них, повидимому, связаны с растворимыми желтыми пигментами (ксантеины по Уэлдел, антохлор—стр. 60); последние появляются, например, между потомками красноцветных Antirrhinum majus, но всегда отсутствуют в потомстве Lathyrus odoratus. [С появлением работ Графе (Grafe, 1906, 1909, 1911) химическое познание антоцианов начало прогрессировать. Особенно важное значение приобрели многочисленные работы Вилльштеттера и его сотрудников (литература в книге Любименко и Бриллиант, 1924). В результате была создана новая классификация антоцианов, подразделяющая их на шесть групп, представители которых характеризуются различным изменением окраски в кислой и щелочной средах и другими признаками (Willstatter u. Ewerest, 1913). Вилльштеттер внес также ясность в вопрос о многообразии антоцианов и о разнообразии окраски растений и их органов, зависящей от данных пигментов. Он показал, что различная окраска (красная, синяя, фиолетовая) может быть обусловлена одним и тем же пигментом, несколько изменяющимся в зависимости от внутренних условий (реакция клеточного сока); в других же случаях сходная по цвету окраска различных растений или одного и того же растения и даже одного и того же органа, но в разных частях может быть результатом присутствия разных пигментов. По Вилльштеттеру (Willstätter, 1914), антоцианы генетически связаны не с дубильными веществами, а являются, как до него полагала Уэлдел (1909), продуктами преобразования красящих веществ (хромогенов) глюкозидной природы — флавонов, как результат их восстановления, а не окисления.] Из реакций антоцианов, кроме уже приведенных, можно отметить очень чувствительную, указанную Бускальони — от никотина.

Антоциан почти всегда растворен в клеточном соке, но при сгущении (например, от плазмолиза) может кристаллизоваться. Гильдебранд (Hildebrandt, 1863) описал ряд случаев нахождения синих или фиолетовых зерен в клетках ягод и цветов с антоцианом, а Молиш (Molisch, 1905) видел аморфные и кристаллические осадки его у многих растений; вне клеток он получал темнокрасные иглы, друзы или сферокристаллы из раздавленных под покровной пластинкой в уксусной кислоте лепестков розы или герани. Клеточные стенки у многих мхов окрашены в красный или фиолетовый цвет антоцианом (Czapek, 1899), то же у папоротников, многих однодольных и изредка у двудольных (Gertz, l. c.). Искусственно красятся им в пурпурный цвет, при прибавлении серной кислоты, вообще одеревеневшие оболочки — хорошая реакция на деревенение по Гертцу. Распределение антоциана по тканям изучалось неоднократно; массу подробностей дают работы Бускальони и, особенно, Гертца. В лепестках, где он часто находится в сочетании с хромо- или хлоропластами, антоциан сосредоточен в кожице, но в красных листьях встречаются различные случаи. Биологическое значение антоциана окончательно еще не выяснено. Генетическая связь его с хлорофиллом, вначале подозревавшаяся, отвергнута еще со времени Моля (Mohl, 1837), но косвенная возможна. Некоторые (Керпер, Кни) придают антоциану значение ширмы, защищающей хлорофилл от слишком яркого света, что, однако, маловероятно, так как лучи, разрушающие хлорофилл, свободно пропускаются антоцианом. Образованию последнего несомненно благоприятствует, кроме света, низкая температура, как доказывают альпийские и арктические растения и осенняя окраска листьев. К тому же опыты Шталя (Stahl, 1896) на Яве показали, что под влиянием антоциана ткань листа нагревается сильнее, чем без него. Всего любопытнее установленная Овертоном связь между антоцианом и содержанием сахара в соке — искусственным введением сахара в срезанные листья или ветви удавалось часто вызывать в них образование красного пигмента. [Целый ряд авторов (Cordemoy, 1908, Jumelle, 1908; Granier et Brun, 1908 и др.) наблюдал образование антоцианов в растении до цветения, что связывалось авторами с перенакоплением сахаров.]

Клеточный сок в большинстве случаев имеет кислую реакцию вследствие содержания органических кислот, или свободных, или в виде кислых щелочных солей. Наиболее распространены: щавелевая, яблочная, виннокаменная и лимонная кислоты; из них щавелевая легко открывается прибавлением раствора азотнокальциевой соли, отчего образуются кристаллы щавелевокислой извести. Органические кислоты играют важную роль в жизни клетки: их присутствием чаще всего обусловливается тургор (см. стр. 14).

За исключением немногих глюкозидов, все вещества клеточного сока, о которых до сих пор была речь, принадлежали к органическим безазотистым. Но азот в растении встречается не только в виде белковых веществ, входящих в состав плазмы. Некоторые растения заключают, например, в себе один или несколько алкалоидов. Это — органические вещества, всегда азотистые, но не всегда содержащие кислород, так что некоторые алкалоиды состоят только из C, H и N (например, никотин), большинство же — из C, H, N и O (хинин, стрихнин, кодеин и др.); они имеют резкие щелочные свойства и образуют с кислотами соли. Алкалоиды играют большую роль в медицине, но ботаники интересуются ими весьма

мало, хотя многие из них могут быть открываемы микрохимическим путем, [1] что дало возможность изучить их распределение в тканях. [2]

Большой интерес возбуждают некоторые органические азотистые вещества из группы амидов или аминокислот, так как вещества эти легко образуются в растении из белковых веществ плазмы и снова могут превращаться в белковые вещества; при известных условиях, особенно при голодании от недостатка углеводов, они накопляются в растении в большом количестве. Из них а с п а р а г и н, т и р о з и н и л е й ц и н могут быть открываемы микрохимически. [3] Для этого нужно обработать разрезы испытуемой части крепким спиртом и дать препарату высохнуть, после чего замечаются на стекле, вне разрезов, различного рода кристаллические и не кристаллические осадки, которые еще далеко не все изучены. Аспарагин осаждается от спирта в резких кристаллах, радужно светящихся в поляризованном свете; они весьма различной величины и формы, часто в виде правильных ромбиков и от других кристаллов отличаются своеобразным отношением к жару. Нагретые до 100° С, кристаллы аспарагина теряют кристаллизационную воду, сплавляясь в бесцветные капли, которые при 200° буреют и пузырятся вследствие разложения с выделением газа. Тирозин от спирта осаждается в виде иголочек, собранных двойными кисточками или снопиками, и тоже буреет от действия жара; смешать его можно разве с гесперидином и другими эпидерминами, которые образуют такие же игольчатые кисточки, но тирозин легко растворим в слабых кислотах, а гесперидин—только в щелочах. Наконец, лейцин осаждается от спирта в виде светлых шаров; при осторожном нагревании он возгоняется без разложения, причем на чистом покровном стекле получается муть, состоящая из мелких кристаллических чешуек лейцина. Для микрохимического открытия подобных веществ большие услуги оказывает также следующий общий прием, впервые примененный к аспарагину [4] и с тех пор получивший широкое распространение: растворимое в воде вещество, осевшее от спирта в твердом виде, не должно растворяться в собственном насыщенном растворе; таким образом, например, теплый насыщенный раствор тирозина может служить реактивом на тирозин: если испытуемый осадок действительно состоит из этого вещества, то он в названном растворе не только не будет исчезать, но скорее станет расти; всякое же другое вещество, если оно растворимо в воде, отнесется к подобному раствору как к простой воде и исчезнет из глаз.

Кроме органических веществ, клеточный сок часто содержит еще в растворе различные минеральные вещества. Некоторые из них могут быть обнаружены с помощью изложенного выше приема (обработки разрезов спиртом), причем они осаждаются в более или менее характерных кристаллах. Наиболее распространена из них с е л и т р а; [5] ее кристаллы отчасти напоминают аспарагин, так же радужно блестят в поляризованном свете, но, будучи неорганическими, легко отличаются от кристаллов аспарагина отношением к жару. На селитру или, вернее, на азотную кислоту [6] прекрасным реактивом служит дифениламин с крепкою серною кислотою, вызывающий темносинюю окраску разреза; реакция эта столь же чувствительна, как синение крахмала от иода, но в одеревеневших тканях она не удается. В некоторых случаях при обработке разрезов спиртом осаждаются х л о р и д ы (обыкновенно хлористый калий), кристаллизующиеся в правильной системе, или ф о с ф а т ы (чаще всего фосфорнокальциевая соль) в виде сферокристаллов. В настоящее время мы имеем возможность, применяя микрохимически обычные макрохимические реакции, открывать в клетках (или, по крайней мере, в тканях) присутствие всех важнейших минеральных веществ, как то: калия, кальция, магния, железа, хлора, фосфорной и серной кислот. [7]

[1] См. Z i m m e r m a n n, 1892; [T u n m a n n, 1931.]
[2] E r r e r a, 1891; E r r e r a, M a i s t r i a u et C l a u t r i a u, 1889.
[3] B o r o d i n, 1878; Б о р о д и н, 1881, 1882, 1885.
[4] B o r o d i n, 1878.
[5] Б о р о д и н, 1881; М о н т е в е р д е, 1881; M o l i s c h, 1883.
[6] Ту же реакцию дает и азотистая кислота, но в растениях она, повидимому, не встречается.
[7] H a u s h o f e r, 1885; S c h i m p e r, 1889*a*, 1890*b*. См. вообще Z i m m e r m a n n, 1892; И в а н о в, Л., 1905 и 1901 — фосфор [M o l i s c h, 1923; T u n m a n n, 1931].

**Образование клеток**. До тридцатых годов прошлого столетия, следовательно слишком 150 лет после открытия клетчатого строения растений, не было никаких данных относительно того, как возникают новые клетки. Ученые склонялись, вместе с Шлейденом, к совершенно неправильному представлению, будто в момент своего возникновения клетка должна быть едва видимою даже в микроскоп и затем постепенно разрастаться из ничтожного зачатка; подобные зачатки искали как внутри клеток, так и между ними. Еще в 1839 году Мирбель (Mirbel) описывал образование новых клеток между старыми, хотя уже в 1835 году Моль (Mohl) открыл и верно описал деление клеток у нитчатки Cladophora. В настоящее время одно из основных положений науки состоит в том, что клетка возникает не иначе, как из другой клетки, причем плазма получается из прежней плазмы, ядро — из ядра, пластиды — из пластид.

Все известные способы образования клеток можно свести к следующим четырем: 1) обновление, 2) копуляция, 3) свободное образование и 4) деление.

Обновление состоит в том, что из всей протоплазмы уже существующей клетки образуется одна новая клетка. Пример обновления — образование зооспор у водорослей в том случае (Oedogonium), когда из каждой клетки выходит одна только зооспора (рис. 7); если же содержимое клетки образует несколько зооспор, то это уже есть деление, о котором речь впереди. При обновлении число клеток не увеличивается, потому что клетка, все содержимое которой превратилось в новую клетку, перестает существовать.

Другой способ образования новых клеток — копуляция или конъюгация хотя мало распространен и встречается только у низших растений, имеет большое значение, так как один из важнейших актов растительной жизни, именно оплодотворение многих низших растений, есть в сущности образование новой клетки чрез копуляцию. Копуляция состоит в том, что содержимое двух клеток сливается в одну протоплазменную массу, которая затем одевается оболочкою и превращается в новую клетку, служащую для размножения. С особенною наглядностью мы встречаем копуляцию опять-таки у водорослей, где есть целая группа так называемых конъюгат (сцепляпок), образующая свои споры посредством копуляции. Та нитчатка, в которой хлорофилл расположен в каждой клетке в виде спиральной ленты, спирогира, представляет один из лучших примеров копуляции. Где две нити этой водоросли находятся в близком друг от друга расстоянии, клетки, приходящиеся одна против другой, образуют боковые выросты (рис. 82), которые постепенно сближаются и, наконец (рис. 83), сталкиваются; перегородка, образуемая ими, исчезает, и получается трубка, сообщающая полости двух копулирующих клеток. В каждой клетке содержимое в это время съеживается, а затем содержимое одной клетки, направляясь по трубке, сливается с содержимым другой клетки, так что одна клетка оказывается скоро пустою, другая же наполнена очень плотным, не прилегающим к оболочке содержимым, которое скоро одевается на своей поверхности оболочкою (рис. 83, *B*). Эта клетка, происшедшая через слияние содержимого двух клеток, носит название зиго-споры или зиготы и служит для размножения водоросли: по освобождении своем из нити через сгнивание последней она превращается в новую особь. У спирогиры обе копулирующие клетки вначале совершенно одинаковы, и нельзя предсказать, в которой из них образуется зигота. Однако, вскоре между копулирующими клетками устанавливается ясное различие, так как содержимое одной

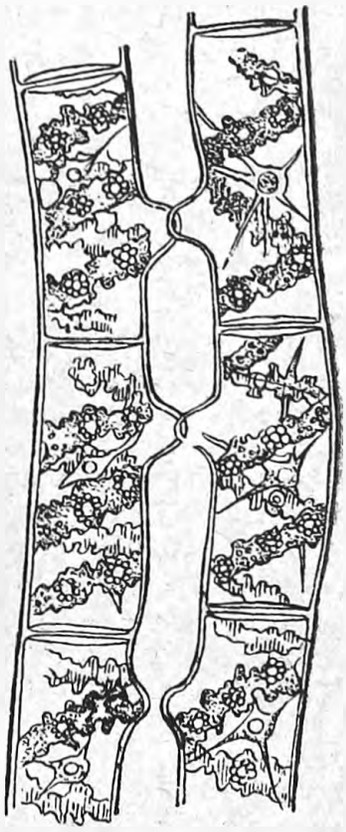


Рис. 82. Копуляция водоросли Spirogyr. Куски двух нитей, начинающих копуляцию. (По Саксу).

клетки является активным, другой—пассивным. Впоследствии мы увидим, что оплодотворение состоит именно в слиянии двух разнородных протоплазменных тел: одно, пассивное (яйцо), представляет женский элемент, другое, активное (живчик), — мужской элемент. Поэтому копуляцию считают за простейший вид оплодотворения, тем более что у конъюгат не встречается настоящего полового размножения. Та клетка спирогиры, которая при копуляции опоражнивается от содержимого, есть, следовательно, мужская, а та, в которой образуется зигота, — женская. Обыкновенно все клетки нити в этом отношении одинаковы, так что есть нити мужские и женские; после копуляции мужская нить составлена из пустых клеток, а в женской лежат зиготы. Но есть конъюгаты, где нет никакого намека на тот или другой пол, так как содержимые обеих сцепившихся клеток направляются навстречу друг к другу и сливаются в зиготу в соединительном рукаве. При копуляции происходит рано или поздно, как и при оплодотворении, слияние ядер обеих копулирующих клеток (гамет); иногда это слияние наступает лишь перед самым прорастанием зиготы. [1] Кроме водорослей, образование зигот существует у некоторых грибов (мукоры, рис. 84). У многих водорослей копуляция совершается вне растения в виде слияния двух бродяжек, что также рассматривается как простая форма полового процесса. Обыкновенно подобные водоросли образуют в разное время двоякого рода бродяжки, которые иногда наглядно отличаются, например, в числе ресничек. Одни из них — бесполые — прорастают непосредственно, тогда как другие — половые — попарно копулируют между собою, причем две (редко три) бродяжки, обыкновенно совершенно на вид одинаковые, сцепляются носиками, потом прикладываются друг к другу бочком и постепенно сливаются (рис. 85), продолжая некоторое время движение; с прекращением последнего образуется оболочка. Подлежащие копуляции бродяжки называют гаметами, а продукт копуляции — зиготою.

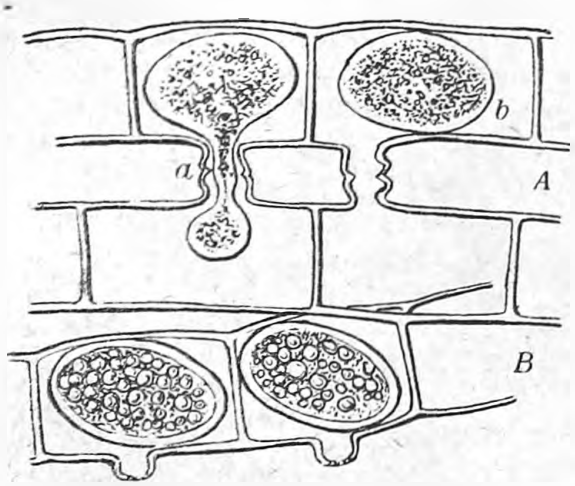



Рис. 83. Копуляция водоросли Spirogyra. Процесс оканчивается: в *A a* переливание содержимого почти, в *b* — совершенно окончено; в *B* — две готовые зиготы. (По Саксу.)

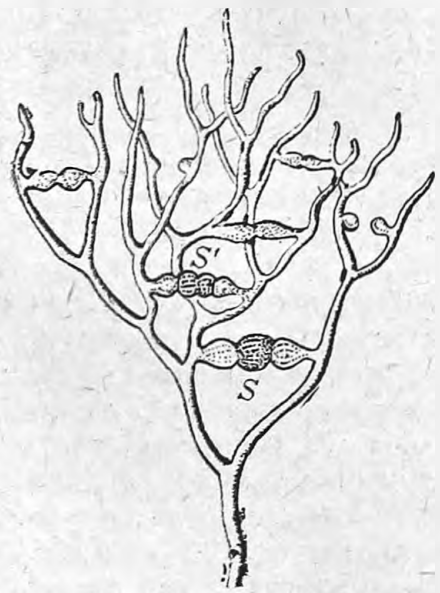



Рис. 84. Развитие зигоспор у мукорового гриба: *S* — зигота; *S*[1] — копулирующие гаметы.

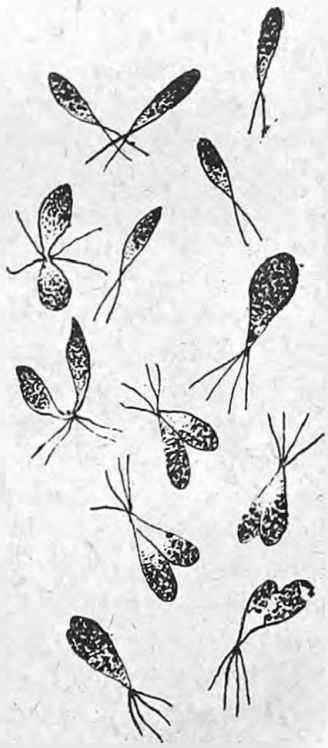


Рис. 85. Копуляция зооспор Botrydium. (По Воронину.)

При образовании клеток через обновление и копуляцию число клеток не увеличивается, а в последнем случае оно даже уменьшается. Между тем, число клеток в растении в течение его жизни должно увеличиваться в громадных размерах, так как даже

[1] См. в особенности работы Клебана (Klebahn, 1891 и 1892). Весьма любопытно наблюдение Хмелевского (1890), по которому при копуляции спирогиры в зиготе сохраняется лишь хлорофильная лента женской клетки, тогда как мужская лента постепенно разрушается.

высшие растения в начале своего возникновения состоят всего из одной клетки. Два остальных способа возникновения клеток и представляют вместе с тем способы размножения клеток.

Свободное образование клеток состоит в том, что внутри клетки из протоплазмы ее обособляется несколько участков, представляющих первичные или голые клетки, скоро одевающиеся оболочкою, но на образование их употребляется не вся плазма материнской клетки. Это — отличительная черта свободного образования клеток от деления, при котором все содержимое материнской клетки идет на образование двух или нескольких дочерних. Свободное образование мало распространено.[1] Только известные, немногие, клетки растения образуются свободно, а затем размножение происходит исключительно через деление. В отделе споровых хороший пример свободного образования мы встречаем при развитии спор сумчатых грибов (трюфели, сморчки) и лишаев. В каждой сумке, представляющей удлиненную клетку, появляется несколько, всего чаще восемь, клеточных ядер (рис. 86), вокруг которых скопляется плазма; каждый такой комочек одевается оболочкой и превращается в спору. Прежде думали, что ядра при свободном образовании возникают заново из плазмы; теперь убедились, что они получаются через повторное деление из прежнего ядра. Что касается высших (покрытосемянных) растений, то у них свободное образование клеток наблюдается в зародышевом мешке семяпочки при развитии в нем полового снаряда, как мы увидим впоследствии.

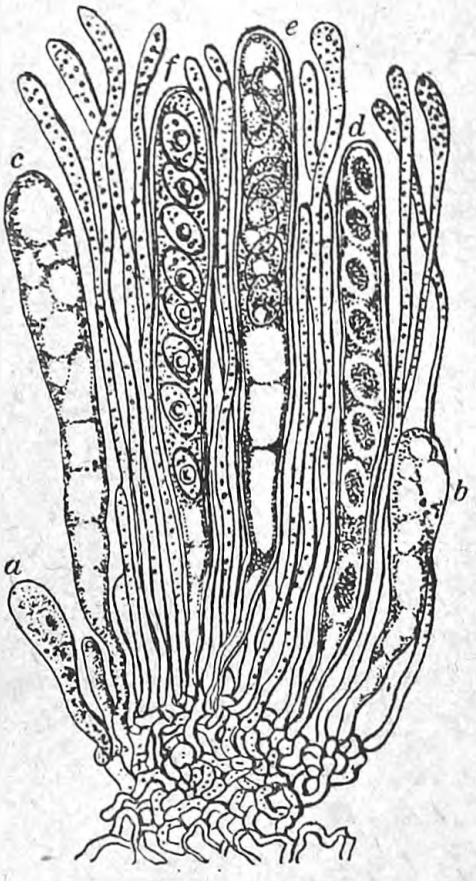



Рис. 86. Peziza convexula: часть гимения, увелич. в 550 раз: *a* — *f* — сумки на разных стадиях развития, а между ними бесплодные нити — парафизы. (По Саксу.)

Исследования Гарпера (Harper, 1897) обнаружили интересные и неожиданные подробности обособления спор в сумках грибка Erysiphe. Каждое ядро вытягивается в носик по направлению к полюсу (последнего деления), где лежит образование вроде центрозомы. Из последней растут дугами нити плазмы, постепенно отграничивающие территорию споры и сливающиеся затем в пленчатый слой ее.

Самый распространенный способ возникновения и вместе размножения клеток — деление. Оно представляет два главные видоизменения; в одном случае содержимое материнской клетки сначала обособляется в виде двух или нескольких голых клеток, и потом уже на поверхности их образуется оболочка; в другом случае обособление плазмы и выделение оболочки происходят одновременно. Примером первого случая может служить образование зооспор у тех водорослей, где в каждой клетке образуется не одна, а несколько зооспор. Плазма клетки распадается на участки, которые округляются и представляют голые клетки. Каждая из них получает реснички, затем все они выходят через боковое или верхушечное отверстие наружу, движутся в воде, наконец останавливаются, теряют реснички и тогда уже облекаются на поверхности оболочкою. Но в огромном большинстве случаев содержимое материнской клетки при делении распадается на две дочерние клетки. Почти все клетки организма получаются именно этим путем. Всего лучше исследовано и всего удобнее наблюдать такое деление на питчатках, где можно непосредственно под микроскопом следить за самым ходом его. У некоторых питчаток каждая клетка способна к делению, у других — только верхушечная клетка всей нити. Маленькое неудобство состоит в том, что

[1] Вначале ошибочно считали (Шлейден) свободное образование универсальным способом происхождения клеток.

деление совершается преимущественно почью; если, однако, на ночь оставить водоросль в холодном месте, то деление задерживается, и тогда его можно наблюдать днем. Один из поучительнейших объектов — знакомая нам спирогира. Делению клетки во всех случаях предшествует сложное деление ядра надвое, о котором уже была речь, [1] но за последним процессом не всегда следует деление самой клетки (многоядерные клетки). У спирогиры в делящейся клетке на середине ее длины появляется между обоими ядрами периферическая кольцеобразная складка или перетяжка содержимого; если заставить содержимое съежиться, то оказывается, что на этом месте есть тонкий кольцеобразный ободок из целлюлезы, прикрепленный к стенке и совершенно выполняющий перетяжку содержимого. Мало-помалу перетяжка становится все глубже, вместе с тем растет и выполняющий ее целлюлезный обод, отверстие которого суживается подобно зрачку, пока обод не превратится в сплошную перегородку, разделяющую полость производящей клетки на две отдельные и равные полости. У спирогиры, следовательно, перегородка образуется постепенно, как бы врезаясь в плазму по направлению от окружности к центру клетки. Вернее, впрочем, представлять себе перетягивание плазмы как активный процесс, как причину, а не следствие образования перегородки: плазма перетягивается под влиянием раздвоившегося ядра, а по мере образования перехвата он выполняется тотчас клетчаткою. Такое же постепенное врастание перегородки снаружи внутрь наблюдается и при делении многоядерных клеток нитчатой водоросли Cladophora (рис. 87). Однако, подобный способ деления клеток, наблюдаемый у спирогиры, отнюдь нельзя обобщать, так как несравненно чаще, например при делении клеток, входящих в состав тканей высших растений, перегородка образуется не постепенно, а сразу на всем своем протяжении. Мы видели, что молодые ядра после деления остаются связанными между собою [ахроматиновыми] нитями. Нити эти после сформирования у полюсов прежнего ядра двух молодых ядер не исчезают, а крепнут и увеличиваются в числе, причем нередко вся образуемая ими бочковидная фигура [фрагмопласт] растягивается в поперечном направлении так сильно, что занимает всю ширину клетки. Перегородка образуется поперек [фрагмопласта], как раз в середине между обоими ядрами. Ей предшествует появление клеточной пластинки (стр. 37). Клеточная пластинка обычно является провозвестником перегородки, которая образуется как бы через слияние отдельных ее зерен. Там, где [фрагмопласт] растянут поперек всей клетки, перегородка получается вся сразу; там же, где он уже клетки, [перегородка образуется постепенно (рис. 88). Пример центробежного разрастания клеточной пластинки дают клетки камбия (рис. 156). Ядерное веретено в них располагается наклонно и расширяется вследствие прибавления ахроматиновых нитей, по мере накопления которых экваториальная плоскость веретена распространяется по длинной оси клетки; срединные нити постепенно исчезают, оставляя клеточную пластинку, а пучки нитей, остающиеся по ее концам («кинопласмозомы» [2]), движутся к концам клетки; попутно нарастает и клеточная пластинка—до тех пор, пока не сомкнется со старой оболочкой клетки.] Наблюдения над сквозным сообщением клеток вызвали догадку, что

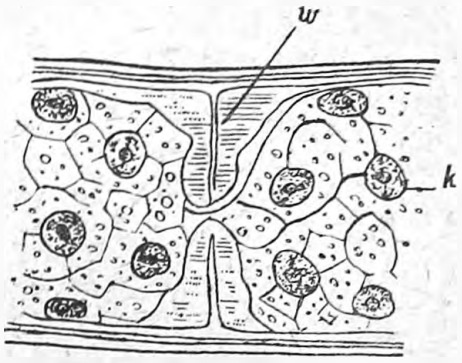



Рис. 87. Кусок делящейся клетки Cladophora fracta: *w* — врастающая снаружи внутрь перегородка; *k* — ядра. Деление почти окончено. Увелич. 600. (По Страсбургеру.)

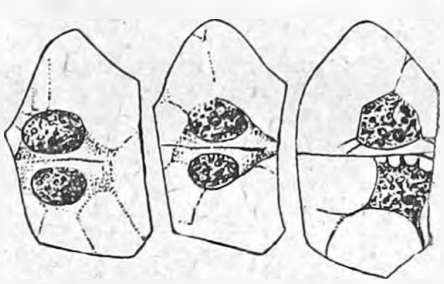


Рис. 88. Три стадии деления одной и той же клетки Epipactis palustris, наблюдавшейся под микроскопом в живом состоянии: перегородка получается не вся сразу. Увелич. 365. (По Трейбу.)

[1] О делении ядра спирогиры см. стр. 38.
[2] [Bailey, 1919; Александров, 1936.]

перегородка уже при самом образовании своем из клеточной пластинки не сплошная, а пронизана плазменными нитями, с помощью которых и устанавливается связь между смежными клетками (см. стр. 83).

При изложении развития пыльцы в тычинках двудольных растений мы познакомимся с характерным случаем деления, при котором производящая клетка распадается сразу на четыре клетки.

Встречаются способы образования клеток, которые представляют видоизменения общего процесса деления. Таково, например, п о ч к о в а н и е, свойственное дрожжам и дрожжевидным клеткам: клетка образует где-либо выпуклину, постепенно разрастающуюся и рано или поздно отделяющуюся в виде самостоятельной клетки; нередко, прежде нежели произойдет отделение, новая клетка почкуется в свою очередь, так что получаются целые четки (рис. 3). Довольно сходный с почкованием процесс наблюдается у множества других грибов при образовании спор (конидий, базидиоспор, рис. 89); часто очень тоненькая ни-

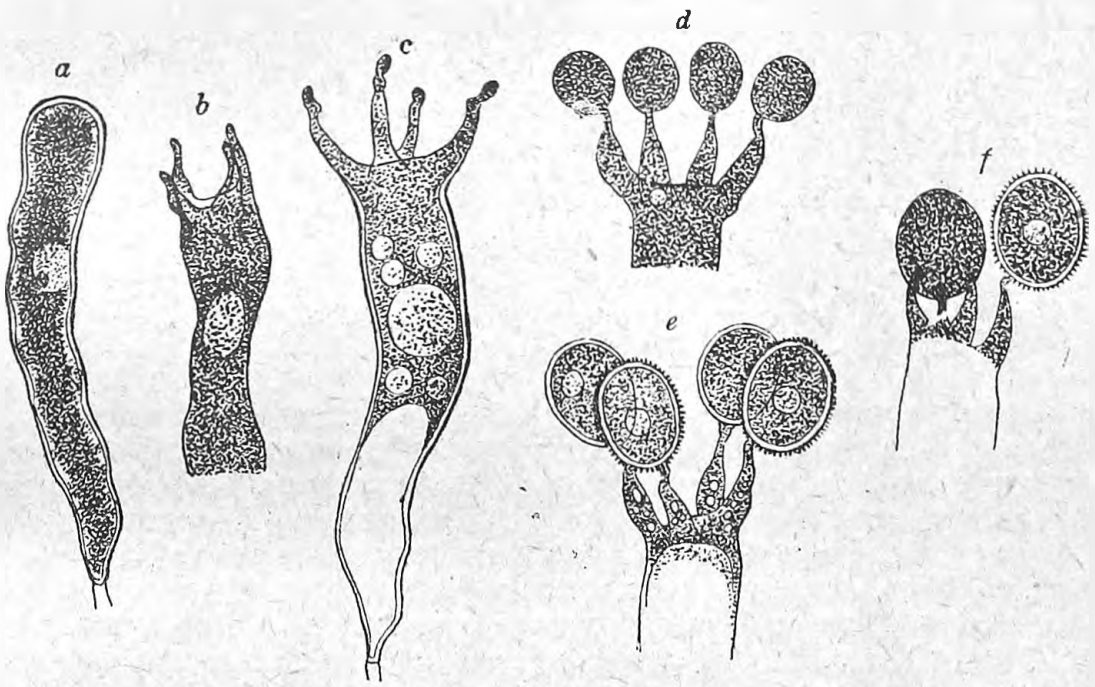



Рис. 89. Развитие спор на базидиях у гриба Corticium amorphum: *a*— базидия (с клеточным ядром); *b* — образование стеригм на вершине базидии; *c* — *f* — постепенное развитие спор на стеригмах. Увелич. 390. (По д е - Б а р и.)

точка, называемая стеригмою, постепенно вздувается на конце, и это вздутие отпадает в виде особой клетки — споры. У базидиальных грибов на клетке, называемой базидиею, вырастают (почти всегда) 4 стеригмы, дающие по одной споре. При этом ядро базидии двукратным делением дает четыре ядра, которые протискиваются через узкие стеригмы и направляются в споры. [1]

С тех пор как выяснилось, что и при свободном образовании клеток ядра возникают не прямо из плазмы, а получаются делением прежнего ядра, все различие между делением клетки и свободным образованием сводится к тому, вся ли или не вся плазма участвует в построении новых клеток; решить же это не всегда легко, и едва ли можно придавать такому обстоятельству существенное значение.

Любопытные исследования Г е р а с и м о в а (1890—1905) показали, что, действуя холодом или анестезирующими веществами на начинающие делиться клетки спирогиры, можно вызвать существенные уклонения от нормы. Вместо двух одноядерных клеток часто получаются одна безъядерная (см. стр. 48) и другая с двумя ядрами или с одним, но вдвое больше нормального. Вторая при дальнейшем делении дает потомство с тем же двойным количеством ядерного вещества. Но иногда при делении двухъ-

[1] Так как после этого в базидии не остается клеточного ядра, то процесс образования на ней спор, очевидно, повториться не может. Напротив, при развитии конидий каждый раз после деления ядра на два одно из них входит в состав конидии, а другое остается в конидиеносце, почему конидии могут развиваться одна за другою неограниченно.

ядерных клеток новые ядра распределяются неравномерно и получаются трехъядерная клетка с полуторным и одноядерная с половинным содержанием ядерного вещества. Этим путем удается увеличивать и уменьшать ядерную массу клеток, что быстро отражается на размерах последних. При удвоении ядра замедляется деление клетки и получается потомство, состоящее из более крупных клеток (рис. 90); наоборот, с уменьшением ядерной массы деление наступает быстрее и клетки мельчают. Очевидно, между ядром и плазмою существует известное соотношение,[1] определяющее размеры клетки. Когда это соотношение достигнет известной предельной величины, наступает деление клетки. Увеличение или уменьшение ядерной массы вдвое не влечет за собою у спирогиры каких-либо вредных для жизни клеток последствий, но при увеличении в четыре раза наступают уже патологические явления, причем четверное ядро часто распадается внезапно на два или четыре ядра без соответственного деления самой клетки. Это наводит на мысль, что редукция ядерного вещества, наблюдаемая в процессе оплодотворения (см. стр. 41), имеет целью предотвратить вредные последствия чрезмерного накопления ядерного вещества в клетке. Для половых клеток соотношения ядра и плазмы подробно изучали Л ю б и м е н к о и М е ж (1907) на пыльце Nymphaeaceae, где это отношение всегда больше, чем в вегетативных клетках того же пыльника.

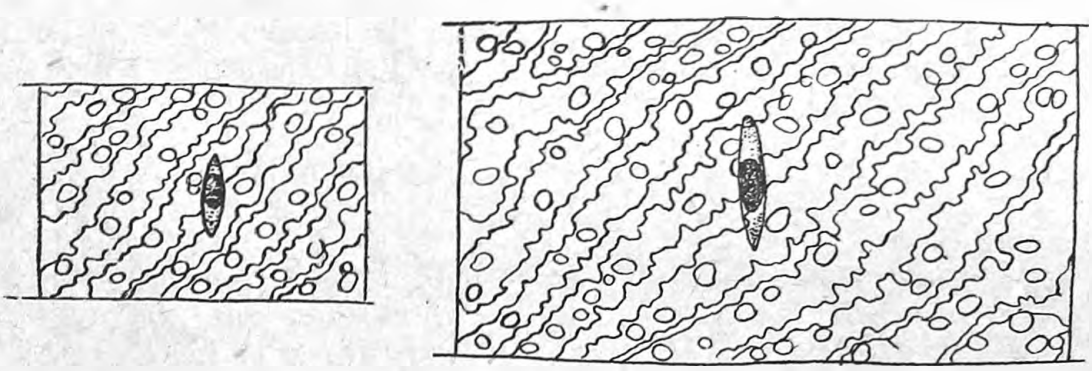


Рис. 90. Две клетки спирогиры: слева с нормальным, справа с удвоенным ядром (см. текст). (По Г е р а с и м о в у.)

**Межклетное вещество**. Огромное большинство растений состоит из большого числа клеток, которые соединены между собою почти всегда очень плотно, так что механически отделить их друг от друга не удается. В редких только случаях, например в мякоти многих плодов (арбуз), клетки соединены между собою слабо, образуя рыхлую массу; в клубне картофеля достаточно прокипятить разрез в воде, чтобы он распался на отдельные клетки; при развитии спор или пыльцы происходит само собою полное разъединение клеток. Все это случаи исключительные. Есть, однако, вещества, посредством которых можно произвести разъединение даже плотно соединенных клеток; для этого кипятят разрез или в смеси азотной кислоты и бертолетовой соли, или в растворе хромовой кислоты. Эту операцию называют м а ц е р и р о в а н и е м.[2]

Разъединение клеток при мацерировании указывает на то, что между клетками есть особое вещество, по свойствам своим отличное от целлюлезы клеточных стенок, служащее как бы цементом, который склеивает клетки; оно получило название м е ж к л е т н о г о в е щ е с т в а. Вначале его принимали за первичное образование, за основную массу, внутри которой возникают клетки; впоследствии, когда ознакомились с действительным способом образования клеток, стали рассматривать межклетное вещество как продукт выделения клеток; в настоящее же время склоняются к тому, что оно получается из углеводов через химическое видоизменение известной части клеточной оболочки. Когда при делении в клетке образуется перегородка, то даже при самых сильных увеличениях незаметно, чтобы она состояла из двух сложенных пластинок. В виду, однако, той легкости, с которой при дальнейшем разрастании перегородка часто раз-

[1] К тому же выводу пришли и зоологи благодаря интересным опытам Б о в е р и над яйцами иглокожих и Р. Г е р т в и г а — над инфузориями (см. O. H e r t w i g, 1906). Термин «Kernplasmarelation» установлен Р. Г е р т в и г о м в 1903 году.

[2] Теперь отдают предпочтение хромовой кислоте, так как азотная кислота с бертолетовой солью (смесь Шульца) выделяет вредные пары азотноватой кислоты. Хромовую кислоту употребляют холодную или горячую; в первом случае оставляют в ней разрез несколько часов, во втором — кипятят его в хромовой кислоте несколько минут. [К и с с е р (K i s s e r, 1926) в качестве хорошего средства для мацерирования употребил разведенную перекись водорода.]

двоется на большем или меньшем протяжении, образуя межклетные пространства (см. далее), многие думают, что она бывает двойною с самого же начала; полагают даже, что при делении клетки образуется не только новая перегородка, а что обе новые клетки выделяют целлюлезу на всей своей поверхности, вследствие чего деление сопровождается непременно известным утолщением прежней стенки. Для некоторых случаев это не подлежит сомнению. Между водорослями встречаются, например, студенистые колонии шаровидных клеток, причем студень разбит на отдельные слои, образующие правильную вставочную систему, в которой каждая отдельная клетка, а также каждые 2, 4, 8, 16 и т. д. клеток — облечены одним или несколькими слоями (рис. 91). Происхождение такой системы понятно, если при каждом делении производные клетки облекаются внутри производящей новыми оболочками. Кажущаяся однородность перегородки у высших растений не противоречит сказанному, так как есть примеры несомненного образования совершенно однородной на вид стенки через слипание двух отдельных оболочек. Это наблюдается, когда, например, при копуляции у спирогиры (рис. 82) прикладываются друг к другу выросты сцепившихся нитей. То же можно видеть в камбиальном слое сосны. Нежные клетки камбия на поперечном разрезе расположены радиальными рядами; в каждом ряду клетки отделены друг от друга тонкими однородными перегородками, но между рядами находится мягкая межклеточная масса, которая постепенно исчезает как снаружи — к коре, так и внутри — к древесине, после чего тоненькие оболочки смежных клеток, разделявшиеся ею, склеиваются в совершенно однородную на вид пластинку (рис. 62). [1]

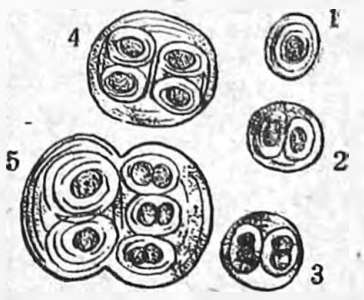


Рис. 91. Развитие студенистых колоний у пальмеллевидных водорослей. (По Саксу.)

Итак, молодая стенка, разделяющая полости двух клеток, кажется однородною, хотя и расщепляется легко на два листочка, но во взрослой стенке, особенно если она значительно утолщается, часто дифференцируется посредине тонкая непарная пластинка, химически отличная от прочей массы стенки; она-то и образует так называемое межклетное вещество. Весьма часто она оказывается составленною из пектиновых веществ (стр. 68). [2] От смеси Шульца или хромовой кислоты эта пластинка растворяется, тогда как стенка вообще остается нетронутою, что и влечет за собою разъединение клеток; наоборот, крепкая серная кислота растворяет всю массу стенки, за исключением этой пластинки. Обыкновенным объектом для изучения межклетного вещества служит древесина, особенно хвойная. На поперечном разрезе в массе стенок здесь резко выступает сеточка срединных пластинок (рис. 92); каждая из них образует непарный срединный слой в толстой стенке, по обе стороны которого симметрично группируются слои утолщения той и другой клетки. Эту сетку можно рассматривать как систему первичных оболочек. Одно время думали, что она целиком растворяется в хромо-

---

[1] Происхождение упомянутой массы не вполне выяснено, но обыкновенно ее считают продуктом изменения оболочек материнских клеток, так как вследствие деления камбия почти исключительно тангентальными перегородками (параллельно поверхности ствола) радиальные стенки (отделяющие один ряд от другого) должны отличаться большею толщиною.

[2] Mangin, 1889, 1890 [1891, 1892, 1893]. По Дево (Devaux, 1903), в мягких тканях непарная пластинка состоит начисто из пектозы, которая имеется и во всех прочих слоях оболочки, но вместе с клетчаткою.

[Из последних работ, посвященных изучению оболочки и межклетного вещества, укажем на работы Реймера, Герло, Керра и Бейли (Reimer, 1921; Härlow, 1927; Kerr и Bailey, 1934). Последние два автора исследовали более 800 растений. Теперь известно, что межклетное вещество состоит из пектиновых веществ, связанных с кальцием и магнием (кальций-магний-пектаты). Однако, это вещество не всегда составлено только пектиновыми веществами. Это относится, пожалуй, к молодым клеткам, например камбиальным. При старении клеток межклетное вещество обогащается лигнином (Kerr a, Bailey, 1934; Александров, 1936). Лигнификация межклетного вещества может быть настолько сильной, что, например, оболочки трахеид хвойных деревьев при механическом разрушении древесины разрываются во вторичных слоях, а не по месту залегания межклетного вещества (Л. Иванов, 1933).]

вой кислоте, но потом выяснилось, [1] что она сама расклеивается при этом на два листочка. Действительно, в поляризованном свете мнимая однородность ее исчезает, и непарная пластинка оказывается сама составленною из трех слоев — двух блестящих (первичные оболочки) и между ними темного; только этот последний имеет свойства межклетного вещества. Если поперечный разрез древесины обработать крепкою серною кислотою. то межклетное вещество изолируется в виде очень нежной сеточки, гораздо более тонкой, нежели та сеть, которая непосредственно обрисовывается на свежем разрезе.

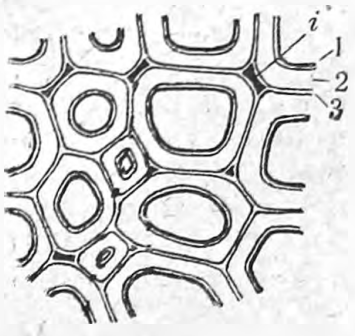



Рис. 92. Поперечный разрез через древесину сосны: *1* — третичный слой стенки; *2* — вторичные слои; *3* — система первичных оболочек; *i* — межклетное вещество, заметное лишь кое-где по углам клеток. Увелич. 400. (По Ротерту.)

[Межклетное вещество (пектиновые вещества) в поляризованном свете кажется темным вследствие своей изотропии. Это обстоятельство указывает на аморфность вещества. Однако, некоторые авторы полагают, что пектиновые вещества клеточной стенки, вероятно, сами по себе анизотропны, так как технически добытый пектин не является аморфным веществом; высушенный гель пектина построен из оптически отрицательных частиц (Iterson, 1933). Наблюдаемая же в поляризованном свете изотропия межклетного вещества (а также и других пектиновых слоев клеточной стенки) есть, повидимому, результат неправильного расположения пектиновых частиц; произвольное же расположение, без какой-либо определенной ориентации, этих частиц делается понятным, если принять во внимание то положение Эрлиха (Erlich, 1917), что молекула пектина включает четыре остатка галактуроновой кислоты, т. е. представляет цепь такую короткую, которую не так легко расположить в одном и том же направлении, как нитевидные молекулы целлюлезы.]

**Межклетники и вместилища выделений**. Хотя оболочки молодых тонкостенных клеток представляются, как сказано, совершенно простыми, но они часто расщепляются на две пластинки там, где сталкиваются несколько клеток. В этих местах получаются между клетками небольшие полости в разрезе трех- или четырехугольной формы (рис. 71 и 93) — так называемые межклетные пространства, или просто межклетники. Чем сильнее развиты последние, тем рыхлее связаны между собою клетки. Иногда соединение клеток так плотно, что вовсе не замечается межклетников (древесина, пробка, кожица); в других случаях, напротив, шаровидные, например, или звездчатые клетки только в весьма ограниченных местах прилегают друг к другу; тогда сильно развитые межклетники образуют целую систему каналов, наполненных воздухом и сообщающихся с атмосферою помощью отверстий, находящихся между клетками, лежащими на самой поверхности растения (устьица в кожице). Межклетники, имеющие форму каналов, называются межклетными ходами. Наиболее сильного развития достигают они в стебле растений, погруженных в воду. На поперечном разрезе здесь замечаются правильно расположенные одним (рис. 94) или несколькими концентрическими кругами очень крупные воздушные ходы, сообщающие стеблю большую рыхлость. Эти ходы там и сям прерваны так называемыми диафрагмами — поперечными пластинками, составленными из одного слоя паренхимных клеток, не плотно сомкнутых, так что диафрагма сквозная и отнюдь не препятствует движению газа по ходам. Зато для воды она трудно проницаема. Таким образом, диафрагмы не только

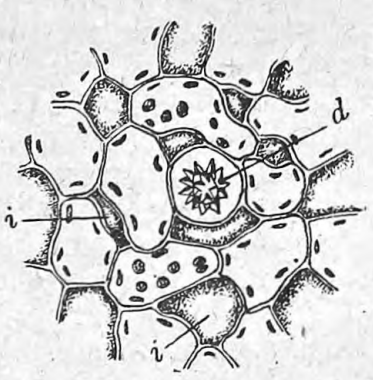



Рис. 93. Губчатая мякоть в листе камелии: *i* — воздухоносные межклетники; *d* — клетка с друзою. Увелич. 250. (По Ротерту.)

[1] Исследования Диппеля. См. Бородин, 1880.

играют механическую роль, придавая ходам устойчивость, но и предохраняют их от наливания водою при отмирании или поранении. У растений, лишенных диафрагм, в межклетных воздушных ходах встречаются любопытные образования, называемые внутренними волосками или трихобластами. [1] У Nymphaeaceae — это неправильно ветвистые клетки, напоминающие звездчатые волоски (рис. 131, *3*) на кожице многих растений. Оболочка их покрыта бугорками, заключающими мелкие кристаллики щавелевокислой извести. Ветви того же волоска впячиваются в несколько смежных ходов. Такие же, но гладкие трихобласты встречаются у Limnanthemum. У многих ароидных они имеют вид буквы H, причем параллельные ветви этой клетки тянутся по двум смежным воздушным ходам. Значение трихобластов скорее всего механическое. В сущности, это отнюдь не волоски, а склеренхимные волокна.

Вследствие обмена газов, совершающегося в растении, газ, наполняющий межклетные пространства и ходы, обыкновенно отличен по составу от атмосферного воздуха, но давление, под которым он находится, в сухопутном растении равно давлению атмосферы. У растений, совершенно погруженных в воду, газ, наполняющий межклетные ходы, конечно, изолирован от атмосферы.

По некоторым показаниям, [2] межклетники часто выстланы тонким слоем плазмы, которая сквозь стенку сообщается с плазмою клеток.

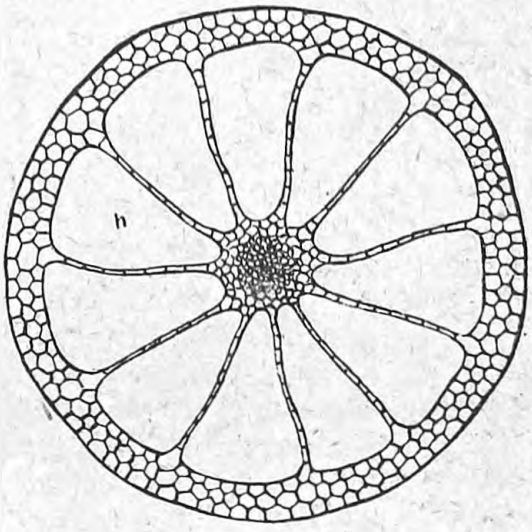


Рис. 94. Поперечный разрез стебля Elatine Alsinastrum: *h*—большие воздушные ходы. (По Саксу.)

Межклетные пространства не всегда наполнены воздухом: нередко растение пользуется ими для отложения в них известных веществ, которые можно рассматривать как продукты выделения растительного организма, как своего рода отброс. Сюда принадлежат: слизи, камеди, смолы, эфирные масла и пр. Такого рода отбросы могут встречаться и внутри специальных, употребляемых собственно для этого, клеток, которые или разбрасываются поодиночке, или группируются рядами. Отдельные клетки, отличающиеся от соседних по своей форме, содержимому или по утолщению оболочки, вообще называют идиобластами. Идиобласты нередко служат вместилищами выделений, хотя могут, как увидим, играть и другую, например чисто механическую, роль. Гораздо чаще, однако, отбросы оказываются заключенными не внутри особых идиобластов, а отложенными между клетками. Примером отброса, почти всегда скопляющегося внутри особых клеток, идиобластов, могут служить уже знакомые нам отложения щавелевокальциевой соли (рафиды, друзы и пр.). Напротив, смолы и эфирные масла обыкновенно отлагаются в межклетных полостях. Разные части того же растения могут в этом отношении различаться; так, у Lysimachia один и тот же отброс находится в листьях в межклетных полостях, а в прочих органах он заключен в идиобластах. Вместилища выделений [3] являются или в виде небольших, шаро-

[1] См. анатомию де-Бари (de Bary A., 1877) и диссертацию Гюртлера (Gürtler, 1905).

[2] Russow, 1884; Schenck, 1885; Барапецкий, 1886. Особенно любопытны показания Баранецкого, который в воздушных ходах водных растений находил не только слой плазмы, но даже крахмальные и хлорофильные зерна. Михневич (Michniewicz, 1904) нашел в семядолях Lupinus многочисленные плазмодесмы, соединяющие внутреклетную плазму с внеклетною. Тем не менее вопрос не выяснен в виду периодических колебаний. Кни, который в 1900 году отрицал существование межклетной плазмы, в 1904 году признал ее в семядолях Lupinus даже с крахмальными зернами, а в 1905 году снова отверг, утверждая, что она попадает в межклетники из соседних клеток при изготовлении разрезов (Kny, 1900, 1904 и 1905).

[3] Frank, 1868; Müller, 1867; van Tieghem, 1872, 1885, 1891; Höhnel, 1881; Шишлович, 1881; Blenk, 1884; Vesque, 1885; Tschirch, 1888, 1889, 1893 *a*, *b*, 1894, 1900, 1906; Biermann, 1988; Guignard, 1892 *b*; Becheraz, 1893; Newcombe, 1894; Mangin, 1894; Lutz, 1895; Sieck, 1895; Col, 1904; Müller, 1905; Wonisch, 1909.

видных, например, полостей, или же в виде длинных каналов; те и другие обыкновенно замкнуты, т. е. не открываются наружу. Происхождение полости может быть двоякое — с х и з о г е н н о е и л и з и г е н н о е. В первом случае она образуется путем разъединения клеток. На месте будущего вместилища первоначально находится часто одна клетка (или вертикальный ряд клеток, если должен получиться ход); она делится крестообразно на четыре клетки, которые в центре скоро слегка расступаются и дают начало узкому межклетному пространству; последнее постепенно расширяется, между тем как окружающие его клетки получают радиальные перегородки, увеличиваясь таким образом в числе (рис. 95). Лизигенные вместилища образуются через растворение группы клеток; предварительно внутри этих клеток показывается выделение (смола, масло и пр.), а затем уже исчезают стенки клеток (рис. 96). Отличать схизогенные вместилища от лизигенных можно иногда и в готовом состоянии, так как первые окаймлены на разрезе (рис. 97) особыми нежными паренхимными клетками, которые называют в ы д е л и т е л ь н ы м и.[1] Они почти всегда образуют один слой (рис. 97),

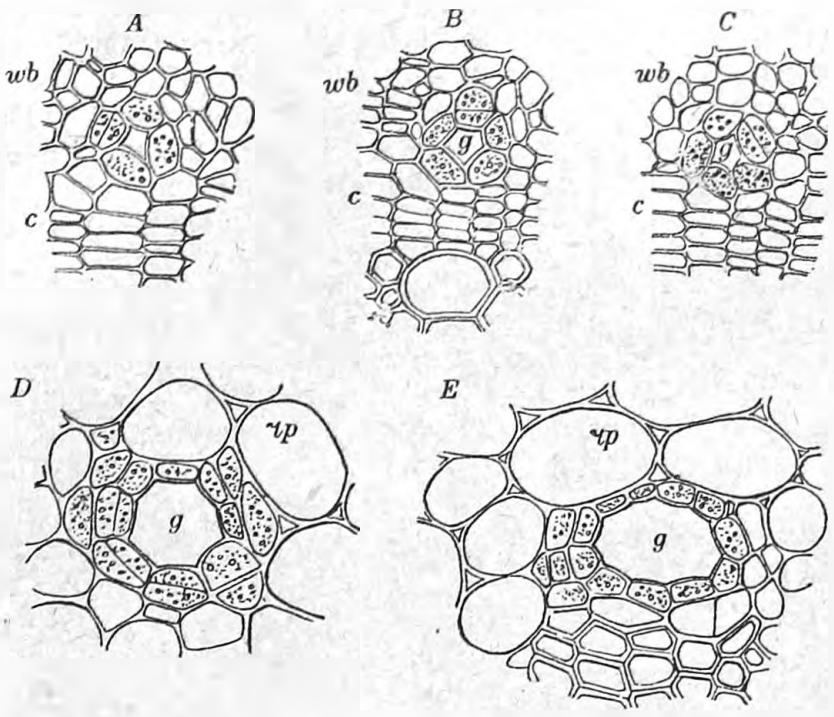



Рис. 95. Развитие соковместилищ *g* в молодом стебле плюща (попер. разрезы). Они лежат в *A*, *B*, *C* на границе камбия *c* и луба *wb*, а в *D* и *E* на границе луба и паренхимы коры *гр*. Увелич. 670. (По Саксу).

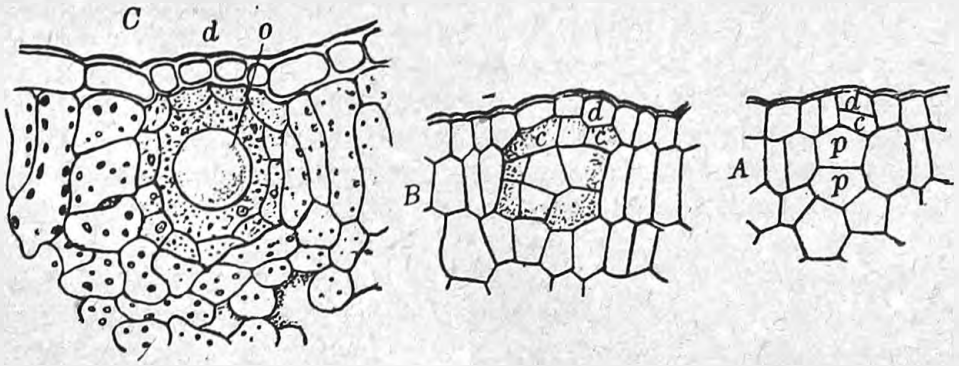



Рис. 96. Dictamnus Fraxinella: *A* — заложение вместилища из подкожной ткани *pp* с участием кожицы, делящейся тангентально; *B* — дальнейшая стадия (клетки налиты маслом); *C* — готовое вместилище; *o* — капля эфирного масла; *d* — вторичная кожица. (По Раутеру.)

редко больше, благодаря тангентальному делению, как у плюща (рис. 95); содержимое их — густая плазма и крупное ядро. Считают, что они-то и приготовляют выделение, изливающееся в ограничиваемое ими межклетное пространство; но замечательно, что в содержимом этих клеток [очень часто] не встречается приготовляемого ими вещества; смола, эфирное масло и пр. пока-

[1] Слой выделительных клеток часто называют э п и т е л и е м, хотя это термин несколько неопределенный.

зываются лишь с возникновением межклетного пространства, с самого же начала выполняя его. [1] Лизигенные вместилища обыкновенно не имеют такого слоя выделительных клеток, но это признак ненадежный. Впрочем, оба типа иногда сочетаются вместе, — полость, возникшая схизогенно, может разрастаться затем лизигенно. [2] Возможно, что все вместилища возникают через разъединение клеток, но одни сохраняют схизогенный характер до конца, другие же разрастаются лизигенно. Обыкновенно выделение наглухо заключено в своем вместилище. Однако, известны случаи, в которых лежащее на некоторой глубине вместилище может изливать свое содержимое наружу в силу особого устройства. Таковы, например, подкожные железки многих Rutaceae и Myrtaceae; [3] они окружены одним или несколькими слоями клеток, обладающих сильным тургором и потому давящих на содержимое вместилища, а сверху прикрыты крышечкою из четырех (у рутовых, рис. 98) или двух (у миртовых) клеток; они или расступаются, образуя выводящую щель (рис. 98), которая на поперечном разрезе поразительно напоминает устьице (ср. рис. 106), или же (у миртовых) одна из двух клеток прорывается. Опорожнивание совершается при сгибании листа вследствие одностороннего усиления тургора. Развитие вместилищ и характер заключенного в них выделения оказываются весьма постоянными для целых групп растительного царства; хвойные, например, снабжены смоляными ходами, саговые — камедистыми; вместилища миртовых возникают и растут схизогенно, а вместилища рутовых — лизигенно и т. д. Неудивительно, что систематика охотно пользуется этими анатомическими признаками для своих целей (S o l e r e d e r, 1908).

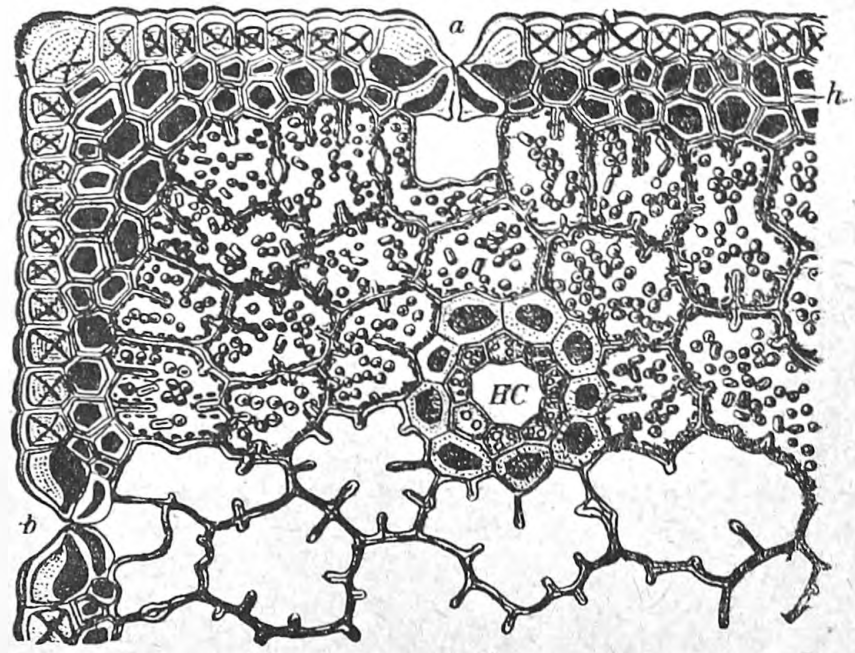



Рис. 97. Часть поперечного разреза хвои Pinus Laricio, сильно увелич.: *a* и *b* — устьица; *HC* — смоляной ход, одетый слоем выделительных клеток и слоем механических волокон. Клетки мякоти со складками; *h* — гиподерма. (По К и и.)

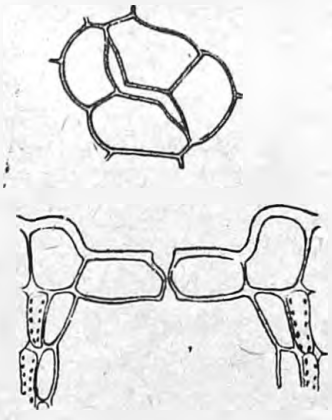


Рис. 98. Выводящий снаряд железок Ruta graveolens сверху и в разрезе. (По Г а б е р л а н д у.)

Вместилища выделений встречаются даже у слоевцовых споровых растений. Особенно любопытные факты указаны Г и н ь я р о м (G u i g n a r d, 1892 *a*) для крупных морских водорослей Laminariaceae. В теле их имеется целая сеть щелей, образовавшихся схизогенно и наполненных слизью. Стенки их покрыты разрозненными группами выделительных клеток, богатых плазмою. Ветви этой сети местами доходят до кожицы, но заканчиваются слепо, не открываясь наружу.

---

[1] Ч и р х и здесь признает существование особого слизистого р е з и н о г е н н о г о слоя; он лежит [будто-бы] на внешней поверхности выделительных клеток, обращенной к вместилищу, и приготовляет, по его мнению, выделение.

[2] Большинство вместилищ, считавшихся прежде лизигенными, оказались в действительности схизолизигенными, т. е. возникающими через разъединение, но развивающимися через растворение клеток. Таковы, повидимому, и вместилища Dictamnus (и других рутовых), возбуждавшие много споров (см. S i e c k, 1895).

[3] H a b e r l a n d t, 1898 — Rutaceae, P o r s c h, 1903 — Myrtaceae; D e t t o, 1903 — Dictamnus.

**Продукты слияния клеток**. Длинные ходы далеко не всегда получаются в растении путем разъединения клеток; весьма часто встречаются трубки, снабженные собственною стенкою, вследствие чего их можно мацерированием изолировать из растения. Таковы сосуды, ситовидные трубки и млечные сосуды, с которыми мы познакомимся далее при описании различных тканей. История развития показывает, что подобные трубки могут возникать двояко. Иногда трубка получается через сильное разрастание в длину одной клетки; в стебле бузины, например, встречаются трубки, наполненные дубильным веществом и тянущиеся на протяжении целого междоузлия, — каждая разрослась из одной клетки; еще более резкий пример представляют млечные сосуды молочайных, которые тянутся снизу доверху по всему растению (см. далее). Но в большинстве случаев подобные образования получаются через слияние многих клеток, путем растворения разделяющих их перегородок. Степень слияния может быть весьма различна: в млечных сосудах, например, перегородки исчезают бесследно, в сосудах собственно — перегородка получает только одно или несколько крупных отверстий, а в ситовидных трубках перегородка сохраняется почти целиком, только пронизываясь мелкими отверстиями.

---

# Ткани

**Общее понятие о тканях**. Различные формы клеток не разбросаны в растении без порядка, а собраны группами, которые называют тканями. На вопрос, сколько и какие ткани следует различать в растении, нельзя дать категорического ответа уже потому, что ученые несогласны между собою даже относительно принципов, на основании которых следует классифицировать ткани. До настоящего времени борются два направления. Одно, полнейшим выражением которого может служить «Сравнительная анатомия вегетативных органов» де-Бари (de Bary, 1877), кладет в основу деления историю развития, то или другое происхождение известных групп элементов, отвлекаясь от физиологической их функции; другое, новейшее направление, созданное Швенденером и его школою, наоборот, придает решающее значение именно физиологическому отправлению и обусловливаемому им анатомическому строению элемента, на происхождение же его смотрит, так сказать, сквозь пальцы: все элементы, служащие для одной и той же цели, где бы они ни находились и как бы ни возникли, образуют одну ткань. Первое направление можно назвать морфологическим, второе — физиологическим. Единственная попытка последовательного применения физиологического принципа была сделана Габерландом в его «Физиологической анатомии растений» (2-е издание 1884 года и 4-е издание 1909 [6-е изд. 1924]).[1] Вполне строгое применение того или другого принципа

---

[1] Анатомо-физиологическая классификация тканей, предложенная Габерландом (Haberlandt, 1884, 1909, 1924), состоит в следующем:

I. Образовательные ткани (меристемы первичные и вторичные).

II. Накожная система (кожица, пробка, корка).

III. Механическая система (толстостенный луб, либриформ, колленхима, склеренхима).

IV. Всасывающая система (всасывающий слой корня с корневыми волосками, ризоиды, чехол воздушных корней, водопоглощающие волоски листьев, всасывающая ткань ростков и паразитов [сапрофитов и насекомоядных растений]).

V. Усвояющая система (хлорофиллоносная паренхима, столбчатая и губчатая ткань), в которой приготовляются углеводы из неорганических веществ [усвояющая система мхов и водорослей].

VI. Проводящая система, по которой разносятся выработанные вещества. Сюда относится: проводящая паренхима (как то: паренхима коры, древесины и сердцевины, сердцевинные лучи, паренхимные влагалища), сосудоволокнистые пучки (но не все их элементы) и млечные сосуды.

VII. Скопляющая система, служащая для временного отложения выработанных веществ (паренхима, заключающая запасные вещества семян, луковиц, клубней, а также водоносная ткань).

в анатомии растений в настоящее время столь же мало осуществимо, как и в морфологии; изучая внешнюю форму растений, мы также устанавливаем то чисто морфологические понятия — корня, стебля, листа, волоска, то чисто физиологические — тычинки, пестика, яичка. Точно также, задолго до Швенденера, анатомы признавали особую пробковую ткань, хотя происхождение ее, как увидим, может быть весьма различное, и только физиологическое значение ее везде одно и то же, но последовательное применение физиологического принципа встречает серьезное затруднение в малом знакомстве нашем с функцией различных клеток и открывает широкое поле догадкам. Кроме того, сплошь и рядом одна и та же ткань участвует в нескольких различных функциях растительной жизни, и далеко не всегда можно сказать с уверенностью, которая из этих функций главная.

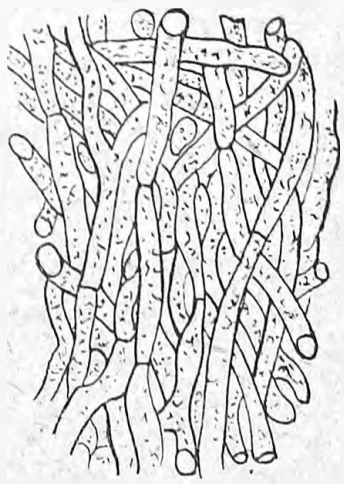


Рис. 99. Продольный разрез пенька белого гриба: типичная войлочная ткань. Увелич. 300. (По Страсбургеру.)

Самое слово «ткань» можно понимать в весьма различном смысле — в широком или более тесном. С известной точки зрения можно, например, всю древесину рассматривать как одну ткань, а с другой — можно видеть в ней соединение многих разнородных тканей — сосудистой, механической и т. п.

Мы установим некоторые основные понятия, исходя из истории развития, но сначала выделим, как исключение, так называемую войлочную ткань, из которой строятся грибы. Не только низшие грибы (например, плесени, рис. 6), но и высшие шляпочные грибы сотканы из отдельных, очень тонких, длинных бесцветных нитей (гиф), которые представляют обыкновенно ветвистые ряды клеток; нити эти, сплетаясь по различным направлениям, образуют все тело гриба (рис. 99). Такую ткань, состоящую из множества членистых нитей, обладающих каждая самостоятельным ростом, —

---

VIII. Система проветривания (воздухоносные межклетные пространства с их выводящими отверстиями — пнейматодами, устьицами и чечевичками).

IX. Органы выделения и хранилища выделений (гидатоды, переваривающие железки, нектарии; слизевые, смоляные [камедистые] и масляные железки; слизевые, масляные, смоляные и камедистые ходы; кристаллоносные мешки и пр.).

X. Двигательные ткани (летучие волоски и летучие ткани, плавательная ткань, гигроскопические [и кохезионные механизмы] и живые двигательные ткани).

XI. Органы чувств (чувствительные поры, сосочки, волоски, щетинки, статолитные снаряды — крахмальное влагалище, столбочек корневого чехлика, снаряды для восприятия света).

XII. Структуры и ткани для передачи раздражения (плазмодесмы, трубчатая система Mimosa pudica). [При изложении систем II—IX Габерланд включает дополнительно аналогичные системы таллофитов].

Во главе этой классификации поставлены образовательные ткани, дающие начало всем постоянным тканям. Системы покожная и механическая образуют вместе систему защиты. Следующие шесть (IV—IX) служат совокупно для обмена веществ в широком смысле. Наконец, три последние предназначены для таких отправлений, которые долго считались исключительно свойственными животному организму; в этой области особенно много поработал сам Габерланд.

Эта классификация имеет в виду исключительно органы питания, оставляя в стороне органы размножения растений. Из более крупных руководств физиологическая классификация Габерланда принята в книге Чирха (Tschirch, 1889). [Термин «толстостенный луб» представляет у И. П. Бородина вынужденный вольный перевод Schwendener'овского (1874) и Haberlandt'овского термина «Bast» («Bastfasern», «Bastzellen»); под «Bast» («луб») «Bastfasern» («лубяные волокна») и «Bastzellen» («лубяные клетки») Габерланд разумеет всякую прозенхимную толстостенную ткань, за исключением либриформа, т. е. то, что многие авторы (и мы вместе с ними) называют теперь склеренхимой («Sklerenchym»). Словом «склеренхима» И. П. Бородин перевел термин «Sklerenchymzellen» (= «Sklereiden»), которым Габерланд обозначает толстостенные клетки непрозенхимной формы, т. е. то, что теперь обычно называют склереидами или каменистыми клетками.

Некоторые русские авторы, применяющие термин «лубяные волокна» как синоним всякой прозенхимной ткани прочности, пользуются терминологией Швенденера и Габерланда; при этом, однако, забывают, что у Габерланда термин «луб» («Bast») = «лубяные волокна» как синоним вторичной коры не применяется; в русской терминологии, где термином «луб» продолжают пользоваться для обозначения вторичной коры (и, нередко, первичной флоэмы), отмеченное пользование термином «лубяные волокна» в габерландовском его понимании не рационально, так как производит путаницу анатомо-топографических и гистологических терминов и представлений.]

каждая нить растет своею верхушкою, — следует отличать от тканей большинства растений; это — ложная ткань. В некоторых случаях она живо напоминает обыкновенную паренхиму высших растений (рис. 100), но история развития показывает, что это — ложная паренхима, получающаяся через сплетение обычных гиф, столь плотное, что в готовом состоянии уже нет возможности сказать, какая клетка с какою входили в состав той же нити.

Так как новое растение получается чаще всего через деление одной клетки, то, разумеется, различие в клетках его должно проявляться лишь на известной стадии развития, т. е. существует период, в котором различных тканей в растении еще заметить нельзя. Но уже очень рано в однородной массе клеток начинается, как говорят, дифференцировка тканей: клетки начинают становиться разнородными. Для того чтобы наблюдать эту дифференцировку, незачем обращаться непременно к только что возникающему растению, к зародышу, на котором только что обозначаются различные органы: тот же процесс совершается постоянно и в органах развитого растения, именно в молодых возрастающих частях этих органов. Так, в стебле вполне развитом (рис. 2) мы замечаем на поперечном разрезе много разнородных тканей, но, исследуя самую молодую часть стебля, верхушку или точку роста его, которою он возрастает в длину, мы можем наблюдать постепенное возникновение этих тканей. Если мы сделаем разрез из самой верхушки стебля (рис. 1), то увидим, что она составлена из клеток совершенно однородных; все клетки мелкие, паренхимные, нежные, с очень тонкими, гладкими стенками, состоящими из чистой клетчатки; содержимое их — густая протоплазма, ядро и трудноразличимые лейкопласты; эти клетки прилегают плотно друг к другу, не образуя межклетных пространств; все они обладают способностью делиться. Различных тканей, следовательно, в самой вершине стебля или корня отличить нельзя; но клетки, из которых составлена точка роста, сами образуют ткань, которая получает название первичной образовательной ткани, первичной паренхимы, или меристемы.[1] Понятно, что эта ткань служит исключительно для образования прочих тканей; все назначение ее клеток состоит в увеличении числа клеток, входящих в состав органа. Но не все постоянные, т. е. утратившие способность размножения своих клеток ткани, входящие в состав готового органа, развиваются непосредственно из первичной образовательной ткани. Первый признак дифференцировки состоит в том, что на поперечном разрезе замечаются группы или островки более мелких клеток (рис. 101, *A*, *c*), которые на продольных разрезах оказываются сильно вытянутыми по продольной оси стебля; в остальном они сходны с клетками первичной паренхимы, т. е. также очень нежны, тонкостенны, плотно прилегают друг к другу и набиты плазмою. Это — вторичная образовательная ткань, или прокамбий. Она дает начало системе так называемых сосудоволокнистых пучков, представляющих большею частью плотные жилки, которые тянутся по разным органам растения, то отдельно, то сливаясь друг с другом в сплошные массы. Сосудоволокнистые пучки составлены преимущественно из прозенхимных элементов и сосудов. Масса первичной образовательной ткани, оставшаяся за выделением из нее прокамбия, превращается в две постоянные ткани: самый наружный слой ее клеток (рис. 101, *P*), лежащий на поверхности органа, дает так называемую кожицу, вся же остальная масса (рис. 101, *m*) образует выпол-

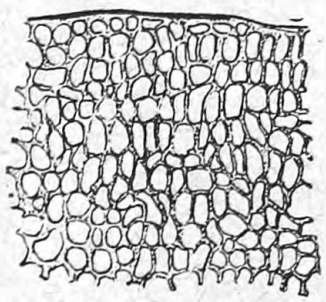


Рис. 100. Рожок спорыньи в продольном разрезе — ложная паренхима. Увелич. 300. (По Страсбургеру.)

[1] Такая меристема встречается не только в точках роста стеблей (и корней). Так называемый вставочный (интеркалярный) рост междоузлий многих стеблей вызывается тем, что при основании каждого междоузлия (например, у злаков тотчас над узлом) — реже при его вершине (Galeopsis tetrahit) — имеется поперечный слой меристемной ткани, которая по отношению к междоузлию играет такую же роль, как точка роста для всего стебля.

мяющую, или основную ткань, как ее назвал Сакс (Sachs, 1868), или попросту мякоть. Эта мякоть, очевидно, выполняет все промежутки между сосудоволокнистыми пучками и состоит преимущественно из паренхимных элементов. Кожицу, мякоть и сосудоволокнистые пучки мы можем отличать в каждом органе (кроме волосков), по крайней мере у семенных и высших споровых растений. Особенно наглядно выступают они в листе; с поверхности его сдирается бесцветная пленочка — кожица; жилки листа, заметные большею частью простым глазом, суть сосудоволокнистые пучки, а зеленая масса, выполняющая промежутки между жилками и окутывающая все или более тонкие жилки, представляет мякоть. Кожица и мякоть развиваются непосредственно из первичной образовательной ткани; все прочее, составляющее иногда (например, в деревьях) главную массу органа, образуется через посредство прокамбия. Если я назвал кожицу и мякоть постоянными тканями, то это не надо принимать в абсолютном смысле, потому что они могут со временем дать начало новой ткани, следовательно — могут играть роль ткани образовательной; у весьма многих растений (например, у всех наших деревьев) появляется впоследствии новая ткань — пробка, которая образуется то из клеток кожицы, то из наружных слоев основной ткани.

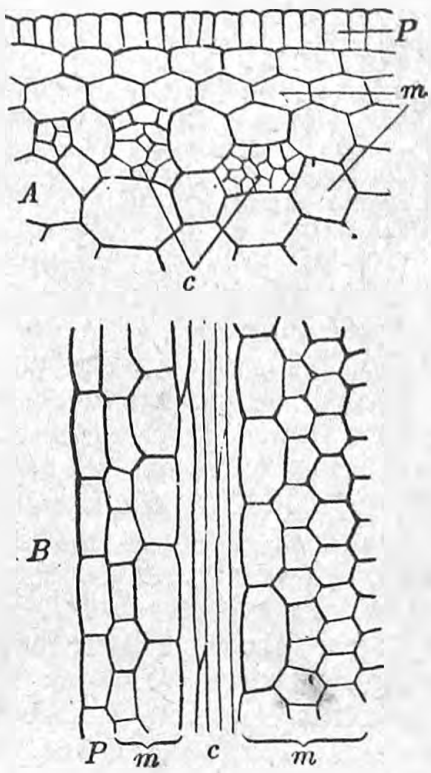



Рис. 101. Очень молодой лист Pandanus utilis: *A* — поперечный, *B* — продольный разрез: *P* — будущая кожица; *m* — мякоть; *c* — прокамбий, который даст будущие жилки листа. Увелич. 400. (По Габерланду.)

В предложенной Саксом схеме, по которой в каждом органе следует отличать кожицу, сосудоволокнистые пучки и мякоть, самое слабое место составляет мякоть. Между тем как кожица и сосудоволокнистые пучки представляют понятия вполне определенные, — мякоть оказывается термином собирательным для часто очень разнородных элементов. Здесь приходится ввести существенную поправку. Основная масса органа, среди которой тянутся названные пучки и которая облечена кожицею, в некоторых случаях действительно представляет довольно однообразную паренхимную ткань, вполне заслуживая названия мякоти. Но нередко в состав ее входят целыми группами прозенхимные толстостенные волокна, составляющие так называемую механическую ткань. Обыкновенно эта ткань более или менее тесно связана с сосудоволокнистыми пучками, но нередко она образует и самостоятельные, независимые от последних массы. Так, не всякая жилка в листе, например, есть непременно сосудоволокнистый пучок, — могут быть и жилки, не содержащие вовсе сосудов, а составленные начисто из волокон и представляющие механическую ткань. Итак, мы будем отличать: кожицу, сосудоволокнистые пучки, мякоть и механическую ткань.

Кроме того, необходимо иметь в виду, что указанная схема к некоторым органам применима [большею частью] лишь в раннем возрасте их. В древесных стеблях мы тщетно стали бы искать отдельных жилок — сосудоволокнистых пучков: уже в однолетней веточке эти пучки слились между собою в сплошные массы, образовав из себя так называемую древесину и известную (внутреннюю) часть коры.

**Кожица.** [1] Рассмотрение отдельных тканей мы начнем с самой наружной — с кожицы. Кожица, как сказано, происходит непосредственно из первичной образовательной ткани и почти всегда состоит только из одного слоя клеток.

[1] Литература кожицы (до 1876 года) тщательно собрана в Анатомии де-Бари (de Bary, 1877). См. далее у Solereder, 1899, 1908, [у Solereder — Meyer, 1928; Linsbauer, 1930; Netolitzky, 1932] и приведенные ниже ссылки.

Есть, впрочем, случаи двухслойной [1] и даже многослойной кожицы, что зависит от позднейшего деления ее клеток перегородками, параллельными поверхности (тангентальными).

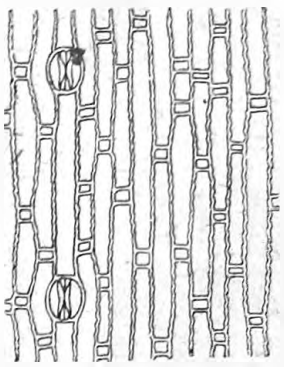


Рис. 102. Кожица листа волоснеца песчаного (Elymus arenarius) — в плане. (По Ротерту и Иосту.)

Клетки кожицы обыкновенно довольно долго сохраняют способность размножения, вследствие чего кожица может следовать за растяжением органа, который она покрывает; но деление происходит почти всегда перегородками, перпендикулярными поверхности. Кожица покрывает поверхность всех частей растения: стеблей, корней, [2] листьев и пр., но не везде сохраняется она до конца жизни органа; весьма рано лишаются своей кожицы корни, а на стебле она впоследствии часто заменяется пробковою тканью. Кожица, покрывающая листья и зеленую кору однолетних растений, состоит почти всегда из паренхимных клеток, которые нередко сплюснуты перпендикулярно поверхности, так что имеют плиткообразную форму. [В редких случаях (например, у хвои сосны) клетки кожицы являются прозенхимными]. Наружные очертания клеток ее бывают весьма различны. На органах, которые быстро растут в длину (например, на листьях злаков), [лилейных], клетки кожицы вытянуты по направлению роста (рис. 102), [3] в других случаях они многогранны или принимают неправильные формы; весьма часто встречаются клетки кожицы с извилистыми контурами (рис. 103). [4] [Тангентальные стенки клеток кожицы как наружные, так и внутренние, большею частью выпуклы.] Какова бы ни была форма клеток кожицы, они соединены друг с другом совершенно плотно, без всяких межклетных пространств; [5] напротив, с лежащими под ними клетками мякоти они обыкновенно соединены гораздо слабее, вследствие чего кожица часто легко сдирается с поверхности растения в виде тонкой бесцветной (так как клетки ее не содержат хлорофилла) перепонки. Поэтому кожица представляет одну из наиболее доступных для исследования тканей, по крайней мере для изучения формы ее клеток и их содержимого. Последнее состоит сначала, пока клетки еще молоды и способны делиться, из плазмы, ядра и мелких лейкопластов [(рис. 104)]; впоследствии же в них содержится преимущественно водянистый сок, иногда окрашенный красным пигментом. У некоторых водных растений, а также в кожице, покрывающей листья папоротников, находятся зерна хлорофилла, [6] встречаются иногда дубильное вещество,

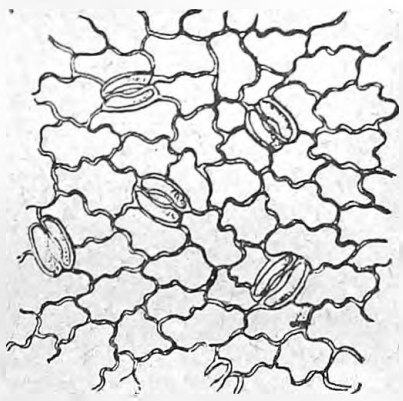


Рис. 103. Кожица листа с устьицами, рассматриваемая с поверхности.

[1] Иногда, впрочем, кожица только кажется двухслойною вследствие ослизнения внутренних стенок ее клеток, причем слой оболочки, остающийся целлюлезным, производит впечатление (ложной) перегородки. Такому ослизнению подвергаются большею частью лишь отдельные клетки кожицы, обыкновенно более крупные и впячивающиеся в подкожную ткань, но иногда оно распространяется на весь слой кожицы, например в листьях многих ив. На это ослизнение впервые обратил внимание Radlkofer в своей Monographie der Gattung Serjania (1875) (из сем. Sapindaceae, близкого к кленовым). См., далее, Walliczek, 1893; Добровлянский, 1891; Kruch, 1896; Solereder, 1908; [Linsbauer, 1930.]

[2] Впрочем, поверхностный слой корня не все называют кожицею (см. анатомию корня).

[3] У многих злаков кожица листьев состоит из чередующихся длинных и коротких клеток (рис. 102).

[4] Иногда эта волнистость стенок простирается не далеко вглубь, так что с внутренней стороны те же клетки ограничены прямыми линиями (злаки, хвощи).

[5] Исключения очень редки. См. Hiller, 1884*a* — кожица лепестков; Leibnger, 1905; Мильде (Milde, 1868) и Кни видели такие промежутки в кожице на черешках папоротников; автор указывает их на луковицах Allium сера. Мне случалось наблюдать то же на листьях Lycopodium annotinum; [см. еще у Линсбауэра (Linsbauer, 1930, стр. 71—72).]

[6] Stöhr, 1879. [Наличие хлоропластов в клетках кожицы многих — и притом не только теневых, но и суккулентных и др. растений из семенных — установлено Рыжковым с сотрудниками (Рыжков, 1927; Рыжков, Шапиро и Булапова, 1928). Ср. Linsbauer, 1930, стр. 131—135.]

эпидермины, кристаллические отложения [(рис. 105)], цистолиты. Они либо находятся в каждой клетке кожицы (антоциан, эпидермины, а изредка и кристаллы), или же в особых клетках — идиобластах (стр. 119), отличающихся от прочих и по величине [1] и по форме. Эти клетки то разбросаны поодиночке, то собраны группами.

Всего характернее для кожицы строение стенок, для изучения которого нужно уже делать разрезы. Только в редких случаях — в кожице, покрывающей нежные и мягкие листья, стенки клеток слабо и притом равномерно утолщены; почти всегда наружная стенка утолщена сильнее, часто — гораздо сильнее прочих. [2] Самая наружная пластинка внешней стенки в каждой клетке кожицы почти всегда [3] кутинизуется, и все кутинизованные пластинки смежных клеток сливаются в одну непрерывную пленочку, [4] которая покрывает, следовательно, все растение. [5] Это так называемая кутикула, или падкожица. [6] Она может быть изолирована мацерированием листьев в концентрированной серной кислоте, [7] после чего получается в виде бесцветной, бесструктурной пленки, в которой нельзя заметить границ отдельных клеток. [В некоторых случаях (у Aucuba и др.) кутикула состоит из отдельных пластинок, и над границами клеток кожицы кутикулы нет (Frey, 1925; Fritz, 1935) или же она тонка]. На разрезах, перпендикулярных к поверхности листа, кутикула является в виде полоски, которая тянется непрерывно над всеми клетками (рис. 106), от иода желтеет, не растворяется в крепкой серной кислоте, но растворяется в едком кали. [Большею частью кутикула очень тонка, но в некоторых случаях

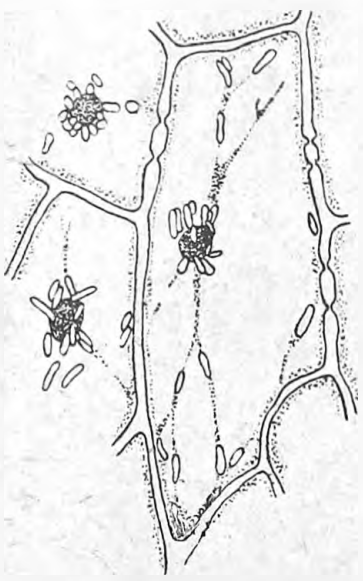


Рис. 104. Клетки кожицы основания листа Colchicum с палочковидными лейкопластами. (По Линсбауэру.) Видны поры боковых стенок.



*a* *b*

Рис. 105. Кристаллы гипса в кожице Capparis cynophallophera (*a*) и C. polyantha (*b*). (Из Линсбауэра, по Солередеру.)

[1] Кристаллоносные идиобласты кожицы, например, иногда особенно мелки, чаще же крупнее прочих клеток кожицы.

[2] [В некоторых случаях (например, у хвои сосен) все стенки клеток кожицы сильно утолщены; у ряда растений из сем. бромелиевых наружная стенка клеток кожицы тонка, остальные же стенки их сильно утолщены.] В боковых стенках, если они утолщены, встречаются поры. У Stylidium найдены даже окаймленные поры (Burns, 1900), свойственные вообще лишь сосудам и трахеидам. У многих растений с извилистыми очертаниями клеток имеются краевые поры по внешней стенке, по одной в каждом выступе (Ambronn, 1884).

[3] Исключение составляет кожица подводных растений и корней, покрытая легкопроницаемою для воды пленочкою неизвестного состава, в виду чего Чапек (Czapek, I, стр. 580 [1922, стр. 703]) предлагает отличать ее от кутикулы под именем мукозы.

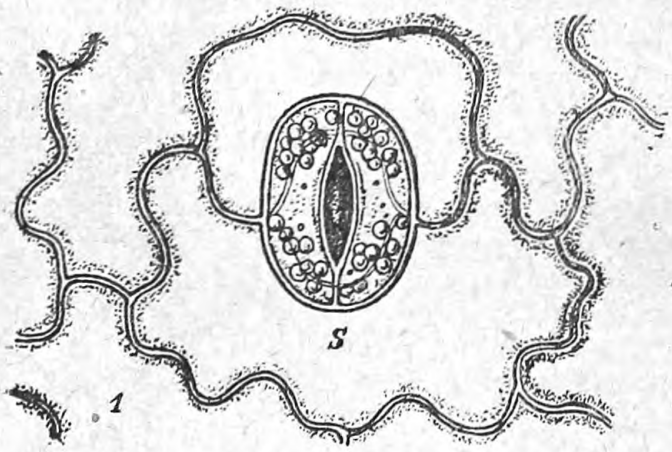
[4] Так обыкновенно представляют себе возникновение кутикулы, хотя развитие ее неясно и до сих пор; возможно, что она представляет продукт выделения, о чем когда-то спорили. [В настоящее время вопрос о возникновении кутикулы можно считать разрешенным (Lee and Priestley, 1924; Wisselingh, 1925; Ziegenspek, 1928; Martens, 1931, 1933, 1934; Fritz, 1935): кутин образуется в клетках кожицы и проникает в клеточные стенки, главным образом — в наружную стенку; часть его, выделяясь на поверхности последней, образует кутикулу. Исследования Мартэнса (над традесканцией) показали, что кутикула сначала покрывает наружную стенку клетки кожицы в виде тягуче-жидкого слоя; при затвердении этого слоя играют существенную роль процессы окисления и конденсации (Ли и Пристли). У видов Aloë и др. было обнаружено, что через тончайшие канальцы в оболочке клеток кожицы выделяется наружу в жидком виде вещество, которое, присоединяя, вероятно, кислород, затвердевает подобно лаку (Цигеншпек).]

[5] [Уже зародыш, включая и корешок его, покрыт кутикулой; позже корень — в зоне поглощения — лишен кутикулы (Lee and Priestley, 1924).]

[6] Géneau de Lamarlière (1906) находит на кутикуле еще эпикутикулу, особенно богатую кутином.

[7] [Иногда кутикула отделяется уже при искусственном понижении температуры, при действии гипер- и гипотонических растворов (Küster, 1924; Martens, 1933).]

сравнительно мощна и даже достигает большей толщины, чем целлюлезная часть стенки. На поперечных разрезах кутикула обычно резко выделяется благодаря сильному лучепреломлению]. Иногда кутинизуется и часть боковой стенки: в таком случае на разрезах кутикула имеет как бы клиновидные выросты, [1] внедряющиеся в боковые стенки (рис. 107). Кутикула склонна к наружному утолщению, которое происходит неравномерно — появляются узелки, бугорки, сетчатые перекладины, прямые или волнистые ребрышки, словом — различные узоры, которые заметны, если смотреть на кожицу с поверхности; они тянутся непрерывно, не находясь в зависимости от границ соприкосновения отдельных клеток. В некоторых случаях кутинизация оболочки ограничивается образованием кутикулы, так что остальная часть стенки окрашивается иодом и



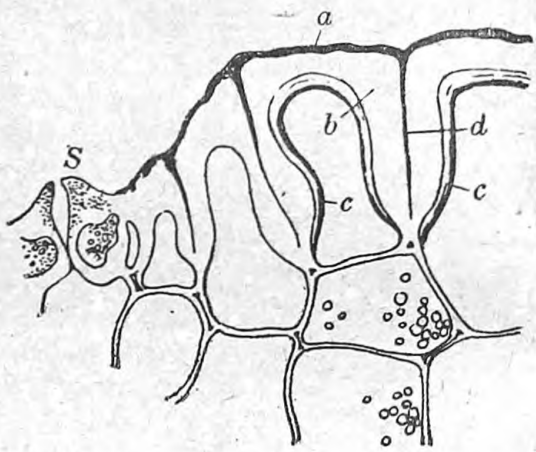




Рис. 107. Поперечный разрез листа Piper rubricaule: *a* — кутикула; *b* — кутикулярные слои; *c* — целлюлезные слои; *d* — выросты кутикулы; *S* — устьице. (По Вейсу.)

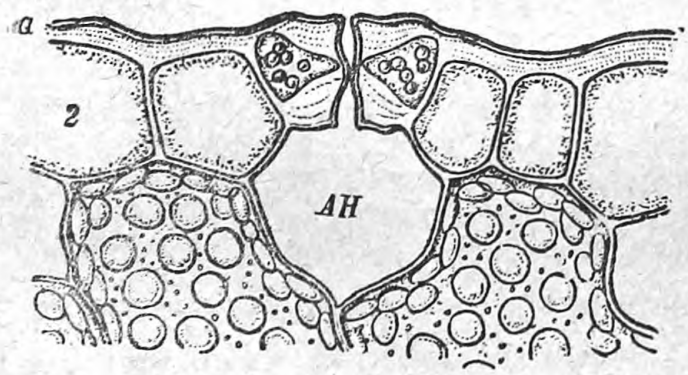



Рис. 106. Устьица Thymus Serpyllum: *1* — с поверхности, *2* — в разрезе; *S* — щель устьица; *AH* — дыхательная полость; *a* — кутикула. (По Кни.)

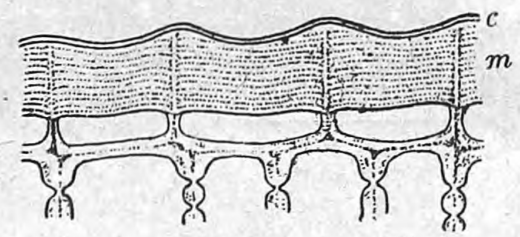



Рис. 108. Кожица стебля Kleinia neriifolia: *c* — кутикула; *m* — кутикулярные слои. (Из Ротерта и Иоста, по Молю.)

серной кислотой в синий цвет; но часто некоторые из слоев, лежащих под кутикулою, также кутинизуются, хотя и более слабо, не сливаясь, однако, друг с другом, а образуя в каждой клетке отдельную систему. Это кутикулярные слои. [2] Таким образом, можно отличать кожицу с кутикулярными слоями и без кутикулярных слоев. [Содержание кутина изменяется или постепенно — убывая в стенке непрерывно снаружи ковнутри (например, у Clivia nobilis — Anderson, 1928), или же прерывисто, вследствие чего в стенке возникает слоистость (у видов Aloë, Gasteria: Fritz, 1935). В предельном случае кутинизация распространяется на всю толщу наружных стенок кожицы (например, у стеблей Kleinia neriifolia, рис. 108). Кутикулярные слои нередко вдаются в утолщенные боковые стенки клеток кожицы (рис. 107). У некоторых растений кутикулярные слои и целлюлезный слой оболочки внедряются

[1] В сущности, это целые пластинки, отделяющие клетку от клетки.

[2] Толстая внешняя стенка и сильное развитие кутикулярных слоев в кожице свойственны особенно ксерофитным растениям.

отрогами друг в друга.] Иногда во внешней [1] утолщенной стенке клеток кожицы наблюдается отложение мелких кристалликов (рис. 47) или зернышек щавелевокислой извести, которые лежат [в кутикуле [2]] или в кутикулярных слоях, или в целлюлезных, или в тех и других. [3] От минеральных кислот, а также от хлористого цинка с иодом эти кристаллы или зерна исчезают, после чего остаются на их месте полости в массе стенки. Еще более распространено отложение кремнезема в стенках клеток кожицы, иногда во всех, преимущественно же в наружных. [4] Под микроскопом такое отложение ничем не обнаруживается, так как кремнезем пропитывает равномерно стенку, но после осторожного сожигания получается кремнеземный скелет. Нередко либо внутренняя, либо внешняя стенки каждой или только некоторых клеток кожицы подвергаются ослизнению. [5] Во многих случаях кожица покрыта снаружи тонким восковым налетом, [6] который придает поверхности органа сизый цвет или особенный блеск глазури и нередко возобновляется после стирания. [Плоды слив и винограда, листья капусты покрыты налетом, сходным внешне с восковым, но состоящим из настоящих жиров (Molisch, 1923).] Ствол и листья южноамериканских восковых пальм покрыты особенно толстым слоем воска, достигающим иногда пяти миллиметров и получающим техническое применение. Воск есть органическое соединение, составленное из углерода, водорода и очень небольшого количества кислорода, [и представляет собой смесь эфиров высокомолекулярных кислот и высокомолекулярных алкоголей, свободных жирных кислот, алкоголей и углеводородов (Czapek, 1922—1925; Linsbauer, 1930]. Наиболее характерными его признаками служат плавкость ниже 100° С, [7] нерастворимость в холодном спирте и растворимость в кипящем. Микроскопическое исследование показывает, что восковые налеты могут иметь весьма различное строение. Иногда воск является в виде зернышек, образующих на поверхности кутикулы один слой [(на листьях тюльпанов, капуст, садовых гвоздик)] или несколько слоев [(с нижней стороны хвои пихты)]; иногда же он принимает своеобразную форму палочек, расположенных отвесно, весьма близко одна от другой и на свободном конце загнутых крючком или локоном—[на молодых листьях бананов, на стеблях сахарного тростника (рис. 109), на стеблях обыкновенного тростника (Phragmites communis) — книзу от каждого узла. У некоторых растений воск образует корочку, толщиною от 1 μ (на листьях некоторых видов туй, заячьей капустки — Sempervivum) и до 5 мм (на стволах восковых пальм, относящихся к роду Ceroxylon).] Необыкновенно толстый сплошной слой восковых пальм, легко отстающий от кожицы (рис. 110, *b*) и представляющий на внутренней поверхности ясный отпечаток строения кожицы, составлен из вертикальных, сросшихся друг с другом восковых призм. Каждая клетка кожицы несет свою призму, вещество которой не однородно, а полосато по трем направлениям. Сплошной восковой слой прерывается только там, где лежат устьица (см. дальше); над

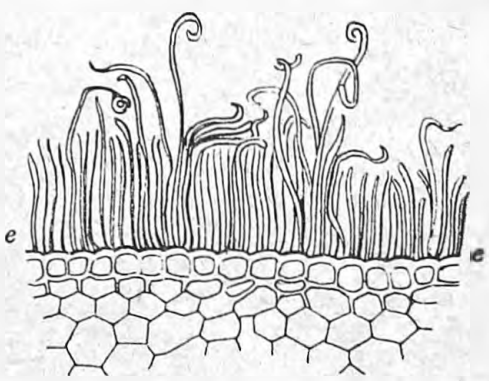



Рис. 109. Поперечный разрез через узел стебля сахарного тростника: *e* — кожица с восковыми палочками. Увелич. 142. (По де-Бари.)

---

[1] [Кристаллики щавелевокислой извести встречаются, впрочем, также и в боковых (у листьев Dracaena reflexa) и во внутренних (у видов Mesembryanthemum) стенках кожицы.

[2] Thomas, 1865—1866; Solms-Laubach, 1871; Klemm, 1886.]

[3] Solms—Laubach, 1871; Heimerl, 1886 — Nyctagineae; [Molisch, 1882; Pfitzer, 1872; Бородин, 1884; Schmidt, 1891; Zweigelt, 1912].

[4] Mohl, 1861; [de Bary, 1877; Kohl, 1889; Netolitzky 1912, 1932; Linsbauer, 1930. По Капану (Kapahn, 1905), окремнению подвергается кутикула листьев некоторых осоковых].

[5] Radlkofer, 1875; Добровлянский, 1891, см. выше; [Walliczek, 1893].

[6] De Bary, 1871; Wiesner, 1871; Tschirch, 1881; Tittmann, 1897; Knothe, 1902; [Linsbauer, 1930].

[7] [Однако, воск пальмы Ceroxylon andicolum плавится при 102—105° С (Mikosch, 1914).]

каждым устьицем ($S$) замечается узкий канал ($S'S''$). Воск, покрывающий кожицу, конечно, должен выделяться наружу из клеток кожицы. Однако, в содержимом последних нет воска, и его следует искать в массе стенки. Действительно, наружная стенка клеток кожицы, даже у растений, лишенных воскового налета, почти всегда пропитана воском; присутствие его обнаруживается при нагревании разреза, так как при этом из кутинизованных частей стенки выступают капли расплавленного воска. Вследствие содержания воска в кутикуле, поверхность кожицы большею частью трудно смачивается водою.

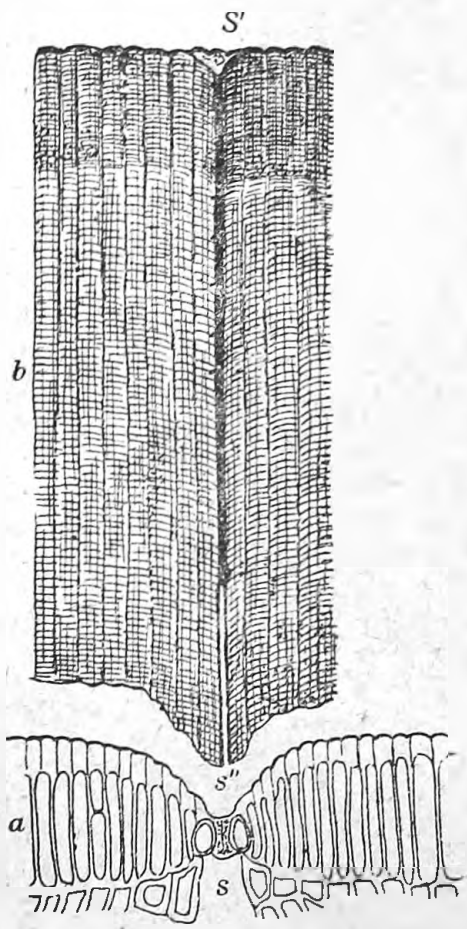



Рис. 110. Поперечный разрез через кожицу ($a$) пальмы Klopstockia cerifera: $b$ — слой воска, отставший от кожицы $a$; $s$ — устьице, $s's''$ — канал над ним. Увелич. 116. (По де-Бари.)

Нельзя сказать, чтобы роль, которую играет кожица в жизни растения, была вполне выяснена. Обыкновенно кожицу рассматривают, как поверхностный покров, защищающий мякоть от высыхания. С этой точки зрения, однако, понятна лишь функция кутикулы, кутикулярных слоев и воска, [1] но непонятно, почему затрачивается целый слой клеток, лишающийся обыкновенно хлорофилла. [Однако, Фиттинг (Fitting, 1911) и другие обратили внимание на то, что высокое осмотическое давление клеточного сока благодаря понижению давления паров воды ослабляет кутикулярное испарение, а потому слой клеток кожицы в целом защищает мякоть органа от высыхания. Кожица может ослаблять нагревание и высыхание мякоти листа путем отражения и рассеивания части световых лучей, падающих на лист]. Повидимому, [2] кожица играет роль водоносного слоя, роль постоянно мокрой и в то же время прозрачной пелены, которая в случае нужды может уступать покрываемой ею хлорофиллоносной ткани свою влагу, если прекратится доставка воды по жилкам. Догадка эта основана главным образом на опытах с листьями, снабженными многослойною кожицею. У бегоний, например (рис. 111), зеленая мякоть с обеих сторон прикрыта несколькими слоями бесцветных,

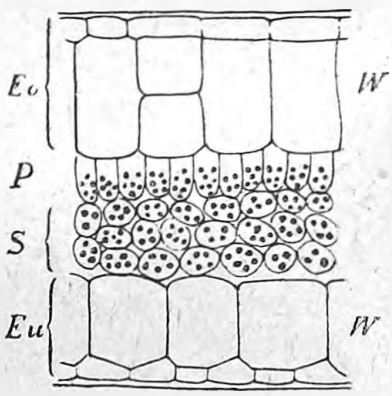



Рис. 111. Поперечный разрез листа Begonia manicata: $W$ — водоносная ткань верхней ($Eo$) и нижней ($Eu$) кожицы; $P$ — столбчатая, $S$ — губчатая мякоть. Увелич. 150. (По Пфицеру.)

[1] По опытам Г. Габерланда (Haberlandt G., 1909), лишенная устьиц верхняя сторона листьев плюща, убитых хлороформом, чтобы исключить влияние живой плазмы, испаряет в 157 раз меньше свободной водной поверхности. Подводные растения, не имеющие настоящей кутикулы, быстро вянут, будучи вынуты из воды. Значение воскового налета явствует из опытов Габерланда Фр. (Haberlandt Fr., 1877$c$) над листьями рапса. Если стереть с них зернистый восковой налет, то они испаряют почти на треть больше воды. По опытам Титмана (Tittmann, 1897), такой налет, будучи стерт, снова восстанавливается. Но, помимо защиты от испарения, толстая внешняя стенка и сильная кутинизация увеличивают прочность кожицы, доставляя растению известную защиту от нападения животных, напора дождевых капель и т. п. [Эпидермис должен играть серьезную роль в обеспечении прочности, упругости и устойчивости листовых и стеблевых органов растений (Раздорский, 1934). В некоторых случаях клетки кожицы даже по их форме и по степени утолщения стенок приближаются к склеренхиме (Klercker, 1884; Kraus, 1865—1866; Thomas, 1865—1866). См. еще работу Damm, 1902]. По опытам Шталя (Stahl, 1888), кремнезем кожицы отталкивает улиток, охотно поедающих листья тех же злаков, если они выращены без кремнезема.

[2] Westermaier, 1884; Vesque, 1883, 1887.

наполненных водянистым соком клеток; если измерить на разрезе свежего листа толщину зеленого и бесцветных слоев, а затем повторить эти измерения над листом, срезанным с растения и оставленным несколько дней без воды, то оказывается, что зеленый слой сохранил прежнюю толщину, тогда как бесцветные слои заметно спались. То же наблюдали и в листьях с типичною однослойною кожицею. При потере воды она спадается, причем нежные боковые стенки клеток ложатся складками, снова расправляющимися. Возможно, впрочем, что и при нормальных условиях водянистое содержимое кожицы играет известную роль, задерживая некоторые лучи света (например, темные тепловые), падающего на зеленую мякоть; в нередких случаях, в которых сок кожицы окрашен красным пигментом, думают, что кожица играет роль умеряющей свет ширмы, способствуя в то же время нагреванию растения и усилению, например, испарения. [1] В новейшее время кожице стали приписывать еще особую роль — светочувствительного эпителия (см. ниже). [Линсбауэр (Linsbauer, 1930) подчеркивает, что кожица нередко является органом и хранилищем выделений (кристаллов щавелевокислого кальция, дубильных веществ и т. д.), скопляющихся в стенках или в полостях клеток. При наличии хлоропластов в клетках кожицы эпидермис играет роль и усвояющей (ассимиляционной) ткани.

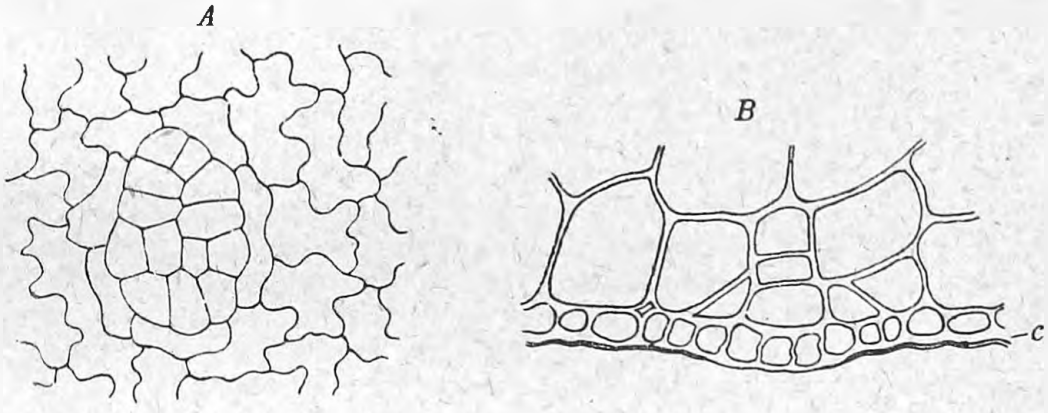



Рис. 112. *A* — гидропота Lophotocarpus scubertianum в плане; *B* — гидропота стебля водяной сосенки Myriophyllum spicatum в поперечном разрезе. Гидропота находится в поздней фазе существования: кутикула (*c*) частично разрушена, клетки эпидермиса начинают спадаться. (По Майру.)

У погруженных в воду листьев и стеблей многих водных и болотных растений участки кожицы метаморфизированы в так называемые гидропоты (Perrot, 1897*a*, 1897*b*, 1898; Mayr F., 1914, и др.), служащие, вероятно, для всасывания воды с растворенными в ней солями. Гидропоты представляют собой узкие полоски или же более или менее округлые группы из нескольких клеток, более мелких и менее извилистых в очертании (в плане), нежели прочие клетки кожицы (рис. 112); кутикула над клетками гидропот подвергается химическим изменениям (она растворяется в жавелевой воде, краской судан III окрашивается в бледнооранжево-желтый цвет); позже кутикула гидропоты вовсе исчезает. В наружных стенках эпидермальных клеток гидропоты, под кутикулой (а у некоторых видов и в прочих их стенках, иногда еще и в стенках клеток субэпидермальных) происходит химический метаморфоз с образованием так называемого пропитывающего вещества, стойкого при действии горячей концентрированной серной кислоты, растворимого в жавелевой воде, сильно красящегося фуксином, генциан-виолетт, анилинблау; такие стенки, как и покрывающая их кутикула, легко проницаемы для воды и растворенных в ней солей. Клетки гидропот богаты протоплазмой; в них много мелких пластид, большею

[1] Kny, 1893 *a*; Stahl, 1896. Ср., однако, сказанное об антоциане (стр. 108). [Современное учение о водном и о тепловом хозяйстве растений, с указанием роли кожицы, устьиц, волосков (и других тканей), излагается в трудах Вальтера (Walter, 1926), Зейбольда (Seybold, 1929), Губера (Huber, 1928, 1935) и др.]

частью без крахмала. Гидропоты найдены в некоторых случаях на плавающих листьях, с нижней их стороны; имеются они (в незначительном количестве) и у воздушных листьев некоторых водных растений. Иногда (например, у пластинок плавающих листьев рдеста Potamogeton natans) вся кожица носит характер гидропоты.

О функции гидропот высказывались различные суждения: одни авторы (Mayr F., 1914; Gicklhorn, 1926; Linsbauer, 1930) полагали, что гидропоты служат для всасывания питательных веществ, другие [(Riede, 1921; Heil, 1929) считали их органами выделения.

Мейер присоединился ко мнению первого рода, подкрепив его рядом доводов, основанных на сравнительно-анатомическом исследовании (Meyer F. J., 1932—1935); вместе с Мейером мы можем сказать, что, хотя в эксперименте гидропоты могут работать и как всасывающие и как выделительные органы (органы гуттации), в естественных условиях они являются важными, а в отдельных случаях даже единственными всасывающими органами («Aufnahme-Organe») водных и болотных растений.]

**Устьица.** Особенного внимания заслуживают характерные, весьма распространенные в кожице листьев и стеблей, образования, называемые устьицами. Устьице есть щель или межклетное пространство, ограниченное двумя клетками, отличающимися по форме от клеток кожицы и называемыми замыкающими клетками (рис. 106). Так как под каждою щелью находится большое межклетное пространство (дыхательная полость), которое сообщается с межклетными ходами, находящимися в мякоти листа, то понятно, что посредством устьиц воздух, заключенный внутри листа, сообщается с атмосферой. Главная масса водяного пара при испарении воды растением выделяется именно через устьица. [1] В таком значении устьиц убеждает нас и распределение их: они находятся в кожице, граничащей с воздухом. На листьях растений, погруженных в воду, совершенно не бывает устьиц; [2] на листьях, плавающих на воде, устьицами покрыта только верхняя сторона листа, обращенная к воздуху; [3] листья же растений сухопутных имеют особенно много устьиц на нижней своей поверхности, а иногда, — например, у большинства кожистых листьев, — кожица верхней стороны даже совершенно лишена устьиц. [4] [Некоторые безлистые и бесхлорофильные паразиты и сапрофиты из числа листо-стебельных (сосудистых) растений лишены устьиц. Подземные листовые и стеблевые органы весьма бедны устьицами.]

Число устьиц у разных растений чрезвычайно различно и иногда очень велико, так что на пространстве одного квадратного миллиметра насчитывают их, например, до шестисот и более. [5] В способе расположения устьиц иногда наблюдается большая правильность: на листьях многих однодольных растений, на хвоях

---

[1] Физиологи строго различают слабое кутикулярное испарение от сильного испарения через устьица.

[2] Ср., однако, гидатоды [и гидропоты]. См. также Porsch, 1903*a*.

[3] [Впрочем, у ряда водных растений (Nelumbium speciosum, Eichhornia crassipes и др.) Риде (Riede, 1921) констатировал наличие устьиц на обеих сторонах некоторых плавающих листьев.]

[4] Есть, однако, сухопутные растения, у которых устьица находятся исключительно на верхней стороне листа. Таковы, например, многие злаки, и не только ксерофитные, с листьями свертывающимися в сухости, а и с плоскими, как Festuca elatior, например (Pfitzer, [1869—1870]; см. также Stier, 1904). То же распределение наблюдается у некоторых двудольных (см. список их у Solereder, 1908), большею частью экзотических. Weberbauer (1905) на высоких Андах Перу нашел из шестидесяти растений у тринадцати устьица только на верхней стороне. То же наблюдается на первых листьях годичного побега Lycopodium annotinum; однако, вскоре устанавливается обратное отношение и большинство листьев вовсе лишено устьиц сверху, но на последних осенних листьях они появляются там все в большем числе. Таким образом на одном побеге этого плауна можно найти всевозможные соотношения в распределении устьиц (Бородин, 1908 и 1910).

[5] Чаще всего число их колеблется между 100 и 300; наибольшее наблюдавшееся число — 1326 (у Typha, по Рейнгарду). Счетом устьиц занимались особенно в шестидесятых годах прошлого столетия, когда появились почти одновременно работы: Morren, 1864; Czech, 1865; Weiss, 1865, 1890*b*; Карельщиков, 1866. Из них наиболее подробная — Вейсса —обнимает всего 716 видов. Из более поздних можно указать на диссертацию Штира (Stier, 1904). [См. еще Заленский, 1904; Колкунов, 1905; Якушкин и Вавилов, 1912; Espe, 1911; Voss, 1916; Rywosch, 1925].

сосны и ели, на многих стеблях, вообще на органах, сильно вытянутых в длину, устьица образуют правильные продольные ряды, причем все щели повернуты одинаково параллельно длине органа (рис. 102). На широких листьях устьица не образуют рядов и обращены щелями в разные стороны (рис. 103); обыкновенно устьица разбросаны более или менее равномерно по всей кожице, иногда же собраны группами — островками. [1] [Устьиц нет на тех участках листьев (и стеблей), где ткани с плотно сомкнутыми клетками (колленхима, склеренхима) подстилают кожицу.]

Замыкающие клетки [большею частью значительно уступают по размерам другим клеткам кожицы; они] имеют, при рассматривании сверху (рис. 103, 106), чаще всего полулунную или почковидную форму; ограниченная ими щель может, смотря по внешним условиям, расширяться или суживаться, даже совсем закрыться, если замыкающие клетки плотно прижмутся друг к другу. Таким образом устьица — не простые отверстия в кожице, а играют роль воздушных клапанов, регулирующих испарение [(рис. 118, 119)]. С условиями их раскрывания и закрывания знакомит нас физиология. [2] Замыкающие клетки могут иметь различное положение относительно смежных клеток кожицы, что видно на разрезах: они или лежат на одном уровне с ними (рис. 106), или приподняты вверх или, напротив, лежат глубже клеток кожицы, так что кожица покрыта углублениями, на дне которых лежит устьице (рис. 114). Такое скрывание устьиц в ямочках [3] встречается особенно у растений ксерофильных, т. е. приуроченных к сухим местностям, [4] и представляет одно из приспособлений, устраняющих опасность чрезмерного испарения: над устьицем получается полость, более или менее защищенная сверху отворочками, волосками и т. п., в которой застаивается воздух; иногда, как на изнанке листьев олеандра, в каждой ямочке скрыта целая группа устьиц.

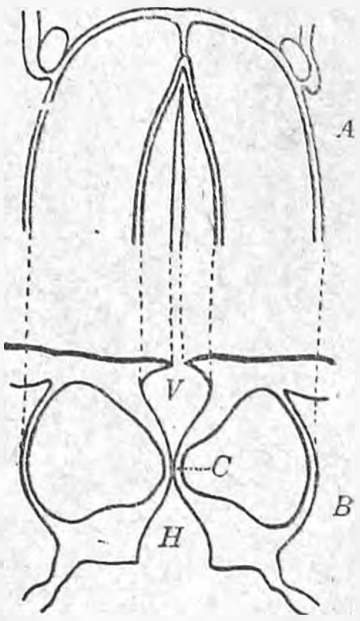


Рис. 113. Устьице Narcissus biflorus: *A* — половина устьица с поверхности; *B* — поперечный разрез; *V* — преддверие, *C* — щель устьица; *H* — задний дворик. (По Габерланду.)

Поперечный разрез устьица обыкновенно открывает довольно сложное строение замыкающих клеток: на наружном краю стенка каждой из них представляет сплошной отрог (рис. 107 и 113), который в действительности имеет форму сплошной перепоночки или отворочки; края обеих отворочек направлены друг к другу и ограничивают то, что Молль назвал преддверием устьица, или передним двориком его (рис. 113). Такие же перепончатые отростки (большей частью слабее выраженные) находятся иногда и на внутреннем крае замыкающих клеток, ограничивая задний дворик (рис. 113,*H*); самое же устьице есть

---

[1] Самый известный пример — Saxifraga sarmentosa, где на каждой из выпуклин, которыми усеян лист снизу, имеется группа устьиц среди более мелких (чем во впадинах) клеток кожицы. У Chrysosplenium alternifolium в такой группе можно видеть устьица на разных стадиях развития (Бородин, 1883). Нередко встречаются у самых разнообразных растений местами устьица, сближенные до непосредственного соприкосновения, обыкновенно по-два, реже больше — близнецы, как их назвал еще Gümbel в 1855 году; историю развития их см. у Пфицера (Pfitzer, 1869—1870).

[2] Mohl, 1856; Unger, 1857; Müller, N., 1872; Schwendener, 1881; Leitgeb, 1886; Haberlandt, 1886 *b*, 1887; Schaefer, 1888; Benecke, 1892; Stahl, 1894; Kohl, 1895; Schellenberg, 1896; Darwin Fr., 1898, 1899; Westermaier, 1899 *a*; Copeland, 1902; Lloyd, 1908; [Molisch, 1912; Lloyd, 1913; Huber, 1928; Paetz, 1930; Stålfelt, 1929 *b*, 1932. О современной методике определения степени раскрытия устьиц см.: Stålfelt, 1929 *a*; Schorn, 1929; Long a. Clements, 1934; Pisek, 1935].

[3] Такую ямочку называют иногда внешнею дыхательною полостью; ее не следует смешивать с преддверием устьица, образуемым замыкающими клетками.

[4] Tschirch, 1881. Особенно резкий случай описал Бессэй (Bessey, 1904) у Holacantha Emoryi — безлистного колючего кустарника пустыни. Каждое устьице лежит здесь на дне длинного трубчатого канала, образованного восемью ярусами клеток.

щель [«центральная щель»], находящаяся между средними частями замыкающих клеток и, следовательно, ведущая из переднего дворика в задний (рис. 113, *C*). Поэтому, если смотреть сверху, мы заметим, опуская постепенно трубу микроскопа, сначала щель, ведущую в передний дворик, затем щель самого устьица и наконец щель, ведущую из нижнего дворика в воздушную полость, лежащую под устьицем [1] [и сообщающуюся с системой воздухоносных межклетников листа]. Стенки замыкающих клеток обыкновенно утолщены неравномерно: там,

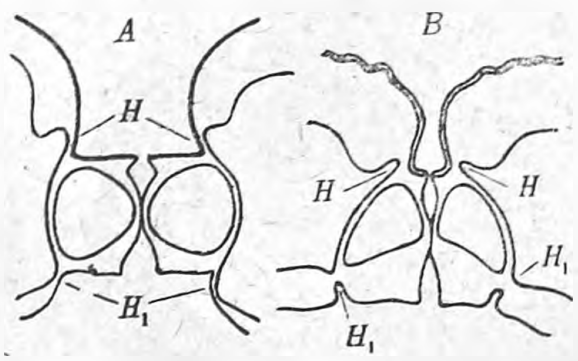



Рис. 114. Разрезы устьиц с двумя сочленениями — внешним *H* и внутренним $H_1$: *A* — Chlorophytum comosum: *B* — Allium cepa. (По Габерланду.)

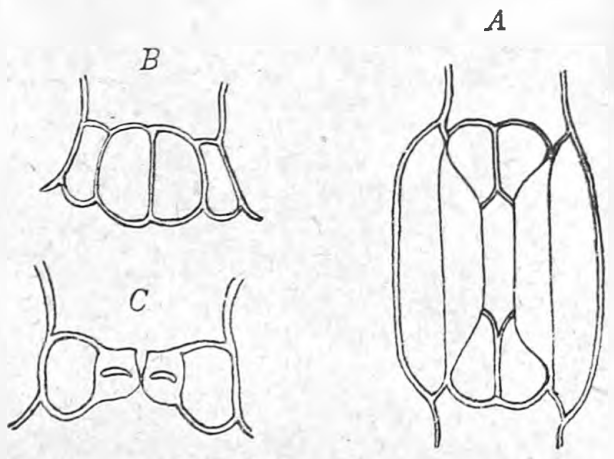



Рис. 115. Устьице Poa annua: *A* — вид с поверхности; *B* — поперечный разрез расширенных концов: *C* — поперечный разрез средней части. (По Габерланду.)

где находятся оторочки, оболочка толще, тонка лишь стенка, отделяющая замыкающую клетку от соседней клетки кожицы, и средняя часть стенки, обращенной к самому устьицу (рис. 106, *2*). Это неравномерное утолщение стенок имеет известное значение для механизма устьиц. Кутикула, покрывающая клетки кожицы, тянется и над замыкающими клетками и нередко проникает в самое устьице, даже

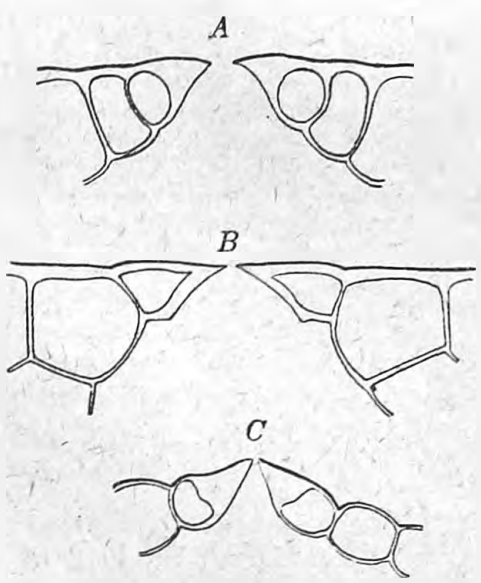



Рис. 116. Разрезы устьиц: *A* — Trianea bogotensis; *B* — Lemna minor; *C* — Alsophila sp. (По Габерланду.)

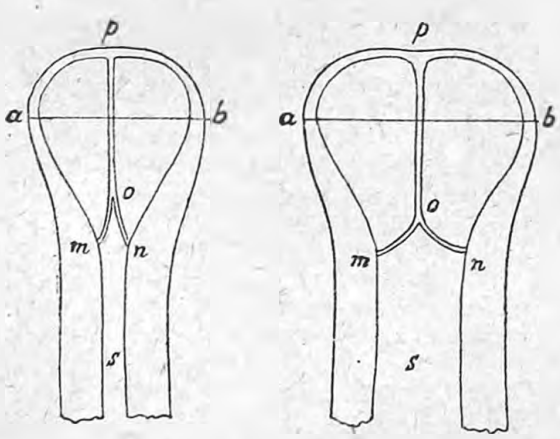



Рис.117. Схематическое изображение половины устьица злака, слева — в замкнутом, справа — в раскрытом виде (ср. текст). (По Шведенеру.)

в дыхательную полость, где уже постепенно исчезает. [Оторочки переднего и заднего двориков нередко нацело образуются кутикулой.]

Содержимое замыкающих клеток обыкновенно отличается от содержимого прочих клеток кожицы присутствием зерен крахмала, облеченных [— каждое —]

[1] Входную (в предверие) щель Чирх назвал эйсодиальным, а выходную (в дыхательную полость) — опистиальным отверстием.

тонким слоем [стромы хлоропласта, т. е. пластиды с содержанием] хлорофилла; крахмал этот не исчезает даже в темноте. [1]

Та или иная форма замыкающих клеток в связи с различным утолщением их стенок и различным очертанием полости часто весьма постоянны для целых групп, а потому приобретают важное значение в систематике. Признаки эти наилучше изучены пока у однодольных, голосемянных, хвощей и мхов. Характерный злаковый тип устьиц (свойственный также Cyperaceae) установил Швенденер (1889). Замыкающие клетки здесь бабковидной формы (рис. 115); средняя, узкая часть их внутри сильно утолщена сверху и снизу, так что в поперечном разрезе средней части полость имеет вид горизонтальной щели, расширенные же концы тонкостенны. [По Кауфману (Kaufmann, 1927), у молодых листьев злаковых и осоковых стенки замыкающих клеток являются одревеснев шими, а у взрослых листьев — неодревеснев шими: надо предполагать, что здесь имеет место процесс раздревеснения стенок.] Голосемянный тип устьиц (рис. 97), изученный Порше м,[2] характеризуется тем, что замыкающие клетки на срединном поперечном разрезе имеют вид эллипсов, продольные оси которых образуют с поверхностью органа угол в 45°, внешние стенки утолщены сильнее внутренних и в обеих стенках имеется одревеневший слой оболочки. [3] С другой стороны, есть типы, так сказать, биологические, свойственные самым разнообразным растениям в силу сходных условий их жизни. Особенно резко это выражено у растений, плавающих на воде или живущих в очень сырых местах. [4] Здесь (рис. 116) нет вовсе двориков, и смыкание производится исключительно верхними отрогами замыкающих клеток. Механику устьиц разъяснил главным образом Швенденер (1881). Еще Моль (Mohl, 1856), нашел, что на препаратах срезанной кожицы устьица в воде широко раскрываются, а в растворе сахара, наоборот, закрываются. Очевидно, все сводится к изменению тургора. Швенденер доказал, что решающее зна-

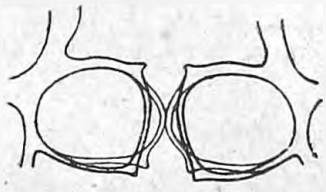


Рис. 118. Разрез устьица с коробочки мха Mnium cuspidatum в замкнутом и раскрытом состоянии (ср. текст). (По Габерланду.)

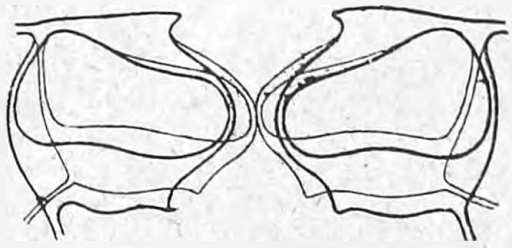


Рис. 119. Схематическое изображение устьица Helleborus в замкнутом (тонкие линии) и открытом (резкие линии) состоянии. (По Швенденеру.)

чение здесь имеет тургор замыкающих клеток. Микрометрические измерения устьиц Amaryllis показали, что длина снаряда при раскрывании не изменяется, но увеличивается ширина, а следовательно и объем замыкающих клеток. Напор содержимого отражается главным образом на тонкой стенке, отделяющей замыкающую клетку от смежной клетки кожицы; эта стенка выпукляется, что и вызывает раскрытие щели. При ослаблении тургора выпуклость исчезает и щель смыкается. Немало содействует игре замыкающих клеток то обстоятельство, что они связаны с клетками кожицы как бы шарнирными сочленениями: на границе с замыкающею клеткою толстая внешняя стенка кожицы ясно утончена (рис. 114, *H*); иногда и на внутренней стенке тоже видно сочленение (рис. 114, $H_1$). В описанных выше устьицах злаков и осок (рис. 115) механизм раскрывания несколько иной и поясняется схематическим рис. 117. Тургор действует здесь в расширенных концах замыкающих клеток; с возрастанием тургора они, увеличиваясь в объеме, расширяются, а раздвигание точек *a* и *b* влечет за собою и раздвигание *m* и *n* с соответственным увеличением угла *mon*. Таким образом, щель устьица здесь расширяется как щель спектроскопа, сохраняя параллельность краев. Встречаются, однако, и другие типы, при которых ширина снаряда остается без изменения. Таков тип Mnium, описанный Габерландом (Haberlandt, 1887). Как видно из рис. 118, здесь нет шарниров, нет тонкой стенки со стороны кожицы, а «играет» тонкая стенка, обращенная к щели; последняя раскрывается вследствие закругления клетки от тургора. Нечто подобное оказывается и у Helleborus, как видно из рис. 119, ставшего классическим вследствие кочевания со времен Швенденера из учебника в учебник. Когда устьице закрыто, полость замыкающей клетки имеет на разрезе вид неравностороннего треугольника; с увеличением тургора клетки треугольник становится почти равносторонним, и щель раскрывается, причем внешнее очертание пред-

[1] Одно время думали объяснять это тем, что замыкающие клетки устьиц, в противоположность всем прочим, совершенно замкнуты, т. е. лишены обычного сквозного сообщения со смежными клетками кожицы. Впоследствии, однако, плазмодесмы (стр. 83) найдены были и здесь (Kohl, 1897).

[2] Porsch, 1905; Kraus, 1865—1866, — Cycadeae; Mahlert, 1885, — Coniferae; Klemm, 1886, — Cupressineae.

[3] К голосемянному типу примыкают и устьица хвощей, но там замыкающие клетки прикрыты тоже косыми побочными клетками, причем неравномерное утолщение внутренних стенок последних вызывает особый характерный для хвощей рисунок, — устьице как бы испещрено поперечными полосками, иногда ветвистыми или прерванными посредине, смотря по виду хвоща. См. Duval-Jouve, 1865, и Milde, 1867, а также Sanio, 1858; Strasburger, 1866; de Bary, 1877; Luerssen, 1889; [Riebner, 1925].

[4] Haberlandt, 1887.

дверия (эйсодиальное отверстие) остается без изменения. Исследования Копленда (Copeland, 1902) указали на еще большее разнообразие в механике устьиц.

[Гриневецким описан тип так называемого воронковидного устьица, в котором межклетник между замыкающими клетками имеет на поперечном разрезе сходство с воронкой; воронка суживается по направлению ко внутренним тканям листа; автор считает, что воронка является передним двориком и что центральной щели и заднего дворика здесь нет; вход в воронку извне сужен кутикулярной оторочкой каждой из замыкающих клеток; аналогичные оторочки, находящиеся с противоположной стороны замыкающих клеток, могут сближаться до соприкосновения, чем и производится замыкание устьица. Этот тип устьиц найден у ряда видов из сем. камнеломковых, у многих сложноцветных и др. (Hryniewiecki, 1912; Muszynski, 1914).]

Не подлежит сомнению, что главное назначение устьиц заключается именно в регулировании испарения, хотя они вместе с тем служат вводящими и выводящими отверстиями при всяком обмене газов, будь то дыхание или ассимиляция. Закрытие устьиц вследствие ослабевшего тургора замыкающих клеток сводит потерю воды растением к сравнительно ничтожному испарению сквозь кутикулу. Разнообразнейшие опыты [1] давно убедили физиологов в том, что пар выделяется почти исключительно нижней стороной сухопутного листа, на которой сосредоточены устьица. С точки зрения целесообразности вполне понятна большая чувствительность устьиц к условиям влажности; в листе, близком к увяданию, устьица закрываются — растение начинает экономить воду. Менее понятно огромное влияние света — яркий свет [при достаточном содержании воды в листе] раскрывает устьица, в темноте же они (неизвестно

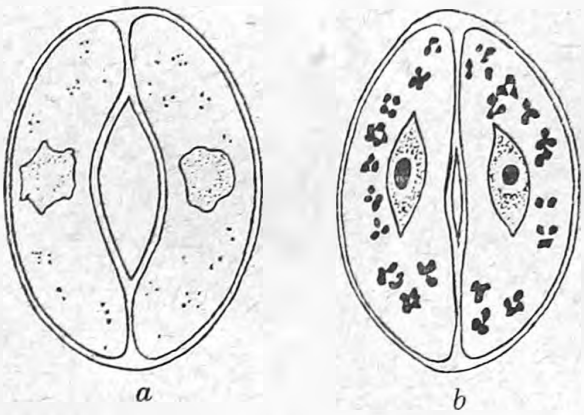



Рис. 120. Форма ядер замыкающих клеток устьица Vicia faba при открытой (*a*) и при закрытой (*b*) щели устьица. (По Веберу.)

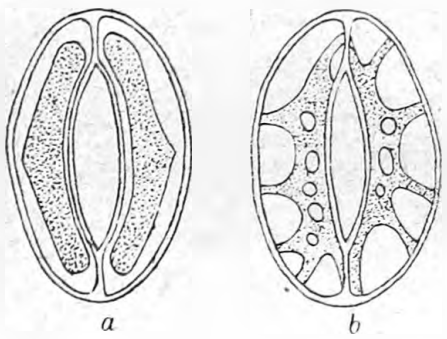



Рис. 121. Плазмолиз замыкающих клеток устьица Vicia faba: *a* — при открытом, *b* — при закрытом устьице. (По Веберу.)

зачем) закрываются, хотя и не у всех растений — у водных и болотных, вполне обеспеченных водой, этого не происходит. Конечно, внешние условия действуют, изменяя тургор замыкающих клеток, но для физиолога это воздействие представляет много загадочного, и значение крахмала и хлорофилла замыкающих клеток понятно ему лишь в самых общих чертах.

[Параллельно с закрыванием и открыванием устьиц происходят в замыкающих клетках изменения в форме ядер и в свойствах протоплазмы. По Веберу (Weber, 1925), у конских бобов (Vicia faba) ядра замыкающих клеток принимают при закрытом устьице веретенообразную форму, а при открытом устьице — лопастинчато-округлую (рис. 120); в исследованиях над традесканцией (Tradescantia virginica) Вебер (Weber, 1926) наблюдал как раз обратное явление, и обнаружил, что подобные изменения формы ядра замыкающих клеток могут вызываться и другими условиями, а не только степенью раскрытия устьичной щели. Протоплазма замыкающих клеток более вязка при открытой щели устьица, нежели при закрытой, более вязка на свету, нежели в темноте (Weber, 1927); фигуры плазмолиза различны в этих случаях (Weber, 1925) (рис. 121).[2]

Любопытно, что у некоторых растений замыкающие клетки живут чрезвычайно долго: так, у Carnegiea gigantea они могут не только оставаться живыми, но и функционировать в течение столетия (Long, 1929).]

Для ознакомления с историей развития устьиц [3] особенно удобны длинные листья некоторых однодольных, потому что они долго растут при основании, так что, срезая кожицу при основании листа, мы можем на одном и том же листе проследить весь ход развития устьиц. При основании листа гиацинта, например, отличающегося очень крупными устьицами, кожица состоит из

[1] Кроме определения путем взвешивания выделенных паров или всего растения с заклейкою или замазыванием одной из сторон листа, употреблялись и специальные методы. Пользовались бумагой, пропитанной веществами, меняющими цвет от воды, например хлористым соединением палладия (Merget, 1878), хлористым кобальтом (Stahl, 1894) или особыми роговыми пластинками (Darwin Fr., 1897).

[2] [О физиологии устьичного аппарата см. еще: Schaefer, 1888; Рихтер, 1917; Ильин, 1922; Steinberger, 1922; Stålfelt, 1932; Sayre, 1923; Щепкина, 1934 (оригинальные, спорные взгляды на механизм устьиц).]

[3] Strasburger, 1866; Pfitzer, 1869; Immich, 1897; [Wassermann, 1924].

однородных клеток, вытянутых по длине листа. Образование устьиц начинается с того, что в некоторых клетках появляется перегородка, перпендикулярная как к поверхности, так и к продольной оси листа и разделяющая клетку на две неравные части, на меньшую — почти кубической формы (рис. 122, *S′ S″*) — это производящая клетка устьица, и на большую, которая превращается в клеточку кожицы. В кубической клетке появляется затем перегородка, также перпендикулярная поверхности, но параллельная длине листа, чем обозначаются две замыкающие клетки устьица (рис. 122, *S‴*); далее перегородка эта расщепляется, вследствие чего между замыкающими клетками появляется щель, ведущая в межклетное пространство. Не всегда, однако, образование устьиц совершается так просто; гораздо чаще образованию производящей клетки устьица предшествует ряд последовательных делений клетки кожицы; так, например (рис. 123), сначала появляется дугообразная перегородка, потом другая, изогнутая в противоположную сторону, иногда еще третья и т. д., прежде чем получится клетка, производящая устьице и распадающаяся посредством перегородки на две замыкающие клетки.[1] Вследствие такого порядка деления замыкающие клетки готового устьица бывают тогда окружены несколькими клетками, отличными по форме от обыкновенных неделившихся клеток кожицы; присматриваясь к ним, можно воскресить ход развития устьиц, даже если иметь только окончательную стадию. Тот или другой способ заложения устьиц, без образования п о б о ч н ы х к л е т о к или с образованием то одной, то двух, то более, оказывается весьма постоянным для целых семейств и принадлежит к числу важнейших анатомических признаков, которыми может пользоваться систематика.

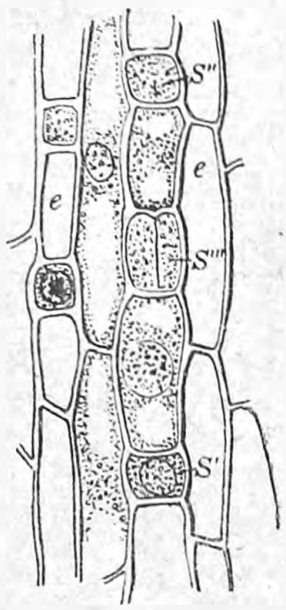



Рис. 122. Развитие устьиц на листе гиацинта. Увелич. 800. (По С а к с у.)

Побочные клетки могут, по происхождению своему, быть двоякими — первичными и вторичными, смотря по тому, залагаются ли они раньше замыкающих клеток (как описано выше), или позже их. Наиболее распространены следующие типы заложения устьиц, указанные еще В э с к о м:[2] 1) тип лютиковых — побочных клеток нет вовсе (как и у гиацинта, рис. 122); 2) лже-мареновый тип у многих

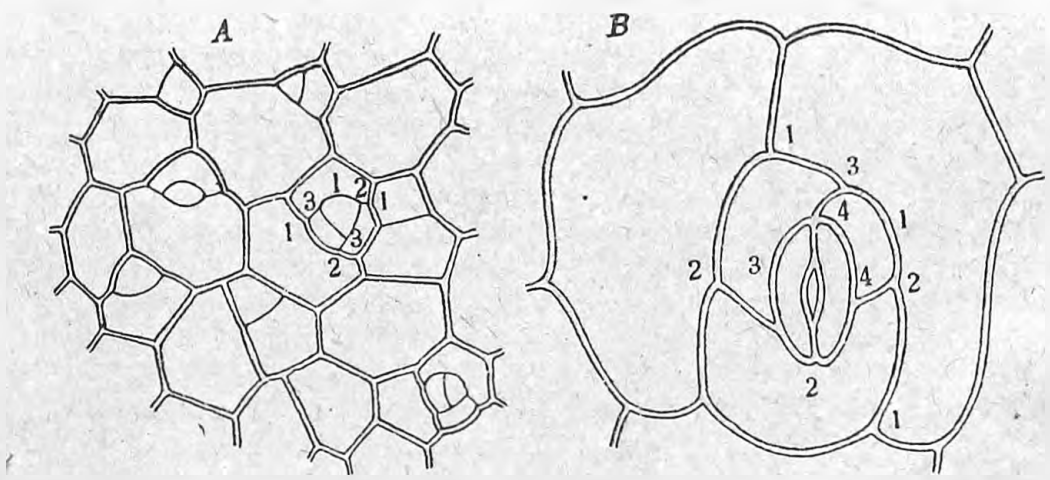



Рис. 123. Развитие устьиц на листе Sedum purpurascens: *A* — очень молодые стадии; *B* — почти готовое устьице. Цифры означают порядок появления перегородок. (По С а к с у.)

однодольных — с вторичными побочными клетками по бокам замыкающих; 3) хвойный тип (он же у саговых и многих однодольных) — с четырьмя и более также вторичными побочными клетками; 4) мареновый тип — с первичными побочными клетками справа и слева от замыкающих; 5) гвоздичный тип — первичные побочные клетки расположены спереди и сзади замыкающих, т. е. поперек щели устьица;

[1] Крайне редко устьица развиваются еще проще, чем у гиацинта, без всякого предварительного деления. См. T o g n i n i, 1894.

[2] V e s q u e, 1889.

6) тип крестоцветных (рис. 123) — первичные побочные клетки окружают устьице кольцом. В готовом листе, впрочем, эти типы не всегда различимы (например, мареновый и ложе-мареновый). Тоньини утверждает, будто в разных органах того же растения наблюдаются иногда разные типы заложения устьиц.

Устьица встречаются, конечно, только у растений с более сложной организацией; грибы, водоросли, вообще типичные слоевищовые растения лишены устьиц, но уже у печеночных мхов есть образования, вполне им соответствующие, хотя строение их несколько иное. [1] Верхняя сторона слоевища обыкновеннейшего печеночника — Marchantia polymorpha — состоит из одного слоя воздушных полостей, которые не сообщаются между собой, так как разделены сплошными однослойными перегородками; но сверху каждая полость сообщается с воздухом широким отверстием, обрамленным не двумя, а многими клетками, расположенными в несколько ярусов, по четыре клетки в каждом (рис. 124). Дно камеры унизано хлорофиллоносными клетками, собранными в вертикальные ветвистые четки. [2] У листовых мхов листья соткапы большей частью из одного слоя клеток, а потому отсутствие устьиц понятно; однако, в стенке плода их, отличающегося наиболее сложным строением, встречаются настоящие [3] устьица.

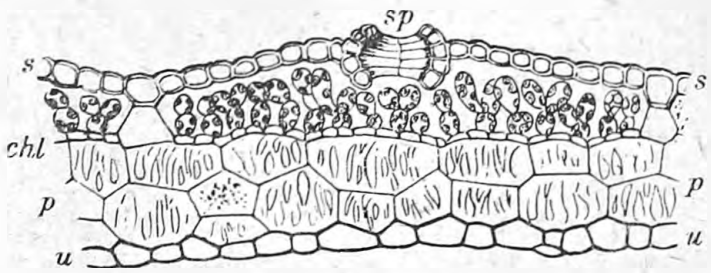



Рис. 124. Поперечный разрез слоевища Marchantia polymorpha: *u* — кожица нижней; *s* — кожица верхней стороны; *sp* — устьице; *p* — бесцветная, *chl* — хлорофиллоносная паренхима. (По Саксу.)

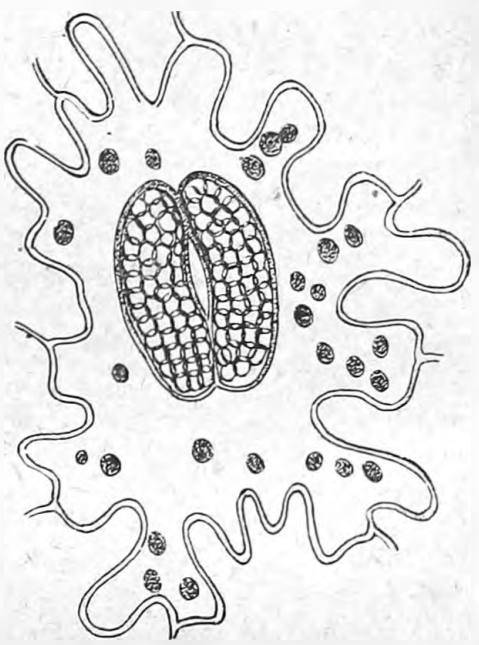


Рис. 125 Устьице папоротника Aneimia с поверхности. Увел. 400. (По Саксу.)

Папоротники и другие высшие споровые растения по строению листьев сходны с семенными и снабжены настоящими устьицами. Некоторые папоротники обнаруживают ту особенность, что устьице кажется лежащим среди одной клетки кожицы (рис. 125), так как стенки замыкающих клеток нигде не соприкасаются с боковыми стенками первой. Это странное на первый взгляд положение удовлетворительно объясняется историей развития. [4] Из клетки кожицы вырезается срединный кусок посредством перегородки, упирающейся в верхнюю и нижнюю стенки, но нигде не касающейся боковых. Эта центральная клетка затем обычным путем дает устьице.

Кроме настоящих устьиц, служащих для проветривания, встречаются еще устьица, которые можно назвать водными, [5] так как обыкновенно широко

[1] В отличие от устьиц Лейтгеб назвал их дыхательными отверстиями.

[2] Mirbel, 1837; Voigt, 1879; Leitgeb, 1888; Kamerling, 1897; Haberlandt, 1924. Новые данные о развитии дыхательных отверстий Marchantia (из схизогенных межклетников) см. у Барнса и Ленда (Barnes a. Land, 1907). Спорогоний Anthoceros имеет типичные двухклетные устьица.

[3] У некоторых мхов, например у Funaria hygrometrica, замыкающие клетки сливаются в одну кольцевидную, а у Polytrichum нередко на одной коробочке находятся трояких устьица: нормальные двуклетные, слитые одноклетные и четырехклетные, вследствие деления замыкающих клеток.

[4] Ее разъяснил впервые Раутер в 1870 году (см. анатомию де Бари).

[5] Розанов (Rosanoff, 1869); Бородин (Borodin, 1870); Рейнгард, 1878; Volkens, 1883; Sauvageau, 1890, 1894; Haberlandt, 1894 *a*, *b*, 1895; Nestler, 1896; Spanjer, 1898; Minden, 1899; Edelstein, 1902; Lepeschkin, 1902; Areschoug, 1902; Porsch, 1903 *a*. Особый тип водных устьиц описали для лобелиевых Цвет (Tswett, 1907) и Флаксбергер, 1907 — щель их затянута сверху кутикулой, и от нее внедряется кутинизованная

раскрытая щель их наполнена не воздухом, а водой, и служат они для выдавливания наружу излишней воды в капельно-жидком виде. Такого рода водные устьица встречаются даже на подводных листьях, вообще лишенных устьиц; у сухопутных же растений они находятся обыкновенно на самом кончике листа, а также по концам зубчиков [(рис. 126)]; из них-то и выступают капли воды при известных условиях. Нередко эти устьица отличаются значительной величиной, [более простым строением за-

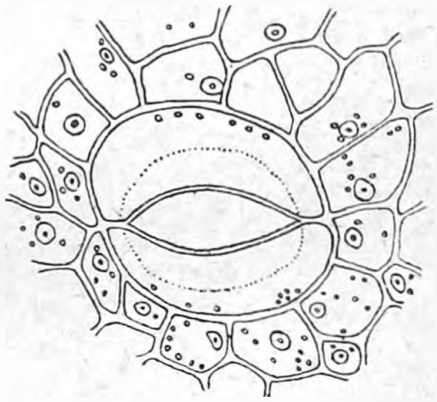


Рис. 126. Водное устьице края листа настурции (Tropaeolum majus) среди окружающих устьице клеток кожицы (вид в плане). (По Страсбургеру.)

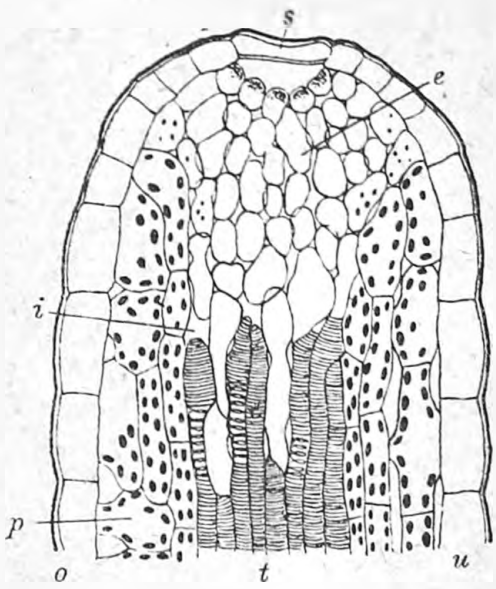



Рис. 127. Продольный разрез через гидатоду зубчика листа китайской примулы (Primula sinensis): *t* — трахеиды; *e* — клетки эпитемы; *i* — межклетники; *s* — одна из двух замыкающих клеток водного устьица; *o* — верхняя, *u* — нижняя кожица листа; *p* — палисадная клетка. (По Габерланду.)

мыкающих клеток, — имеющих стенки сплошь тонкие или же снабженные слабыми местными утолщениями, более крупными размерами замыкающих клеток и устьичной щели]. Под водными устьицами часто лежит особая ткань — эпитема, составленная из мелких, бесцветных [1] и нежных паренхимных клеток, находящаяся в связи с проводящим пучком (рис. 127), по которому доставляется вода. Кончик или каждый зубчик листа несет то одно, то несколько водных устьиц. Замыкающие клетки последних укреплены неподвижно, образуя широко раскрытую щель; иногда они впоследствии растворяются, обнажая эпитему. [2]

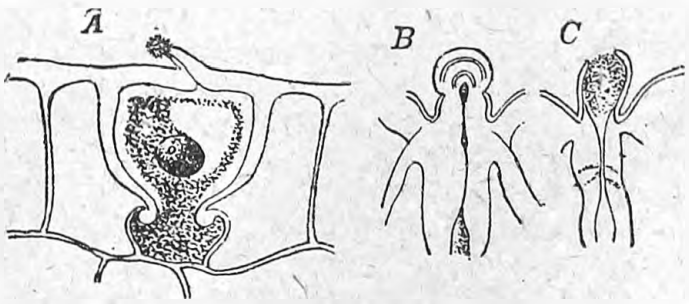



Рис. 128. *A* — одноклетная гидатода Gonocarim pyriforme; *B* и *C* — ослизнение сосочка гидатоды Anamirta Cocculus, через который выдавливается из нее вода. (По Габерланду.)

В последнее время образования, служащие для выделения капельно-жидкой воды, стали называть гидатодами (водными железками). Строение их весьма разнообразно. Рис. 127 изображает наиболее сложный тип гидатоды с особой эпитемой и водными устьицами. Нередко строение их проще. Так, у многих однодольных жилка на конце листа своими сосудами упирается прямо в кожицу, которая на этом месте скоро разрушается. У многих папоротников над расширенным концом жилки кожица составлена из мелких, нежных, богатых плазмой клеток, выделяющих доставляемую по жилке

перекладина, разделяющая канал на два. У многих Saxifraga водные устьица выделяют известь и давно известны под именем известковых железок.

[1] [У яванского фикуса (Ficus javanica) Молиш (Molisch, 1916) описал цветные гидатоды в виде красных пятнышек на верхней стороне листьев; здесь эпитема содержит каротин.

[2] Эпитема выделяет воду или активно (у растений сем. крапивоцветных, тутовых), или же пассивно, путем фильтрации (у фуксий, примул и др.).]

воду.[1] У некоторых тропических растений для этой цели служат отдельные, оригинально построенные клетки кожицы, не связанные вовсе с жилками; два таких случая одноклетных гидатод представлены на рис. 128. Наконец, нередко гидатодами служат, как увидим ниже, волосковидные образования.

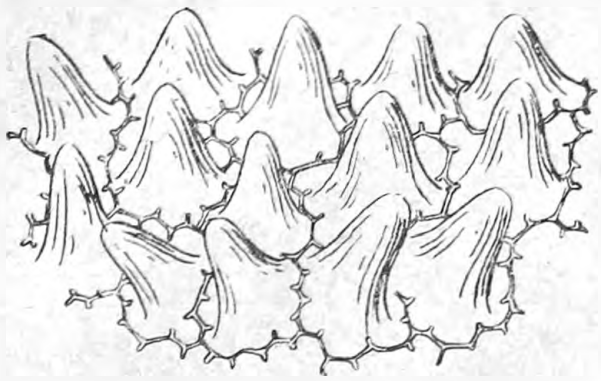


Рис. 129. Сосочки на кожице лепестков Wiola tricolor. Увелич. 300. (По Визнеру.)

На примере устьиц можно видеть основное различие между морфологической и физиологической группировками тканей. Приняв первую, мы должны отнести устьица к кожице, так как по развитию своему они входят в состав этой ткани. Напротив, с точки зрения физиологической соединять кожицу и устьица невозможно, так как функции их различны, можно сказать — противоположны: кожица закупоривает растение,[2] устьица же открывают доступ внутрь его. Мало того, водные устьица следует отделить от настоящих воздушных, причислив их к различным системам.

**Волоски**.[3] Почти у всех растений[4] некоторые клетки кожицы образуют, через выпячивание внешней стенки, выросты, называемые волосками. [В некоторых случаях органы растений, снабженные в молодой стадии волосками, позже теряют их: волоски засыхают и сваливаются.] Волоски, представляющие огромное разнообразие (часто на одном и том же растении можно найти несколько различных форм их), всегда, следовательно, принадлежат кожице и сдираются вместе с ней; поэтому исследование их не представляет затруднения. Простейшую форму волосков образуют так называемые сосочки (рис. 129), встречающиеся, например, на лепестках;[5] здесь каждая клетка кожицы производит вырост, остающийся сравнительно коротким и не отделяющийся при основании перегородкой от произведшей его клетки; от таких сосочков зависит бархатистость многих лепестков. Весьма простое строение имеют также корневые волоски, представляющие иногда очень длинные выросты, образуемые клетками кожицы корня и также не отделенные при основании перегородкой; они живут обыкновенно недолго и скоро сменяются другими; их можно найти не только у семенных растений, но и у споровых, например у папоротников, хвощей, даже

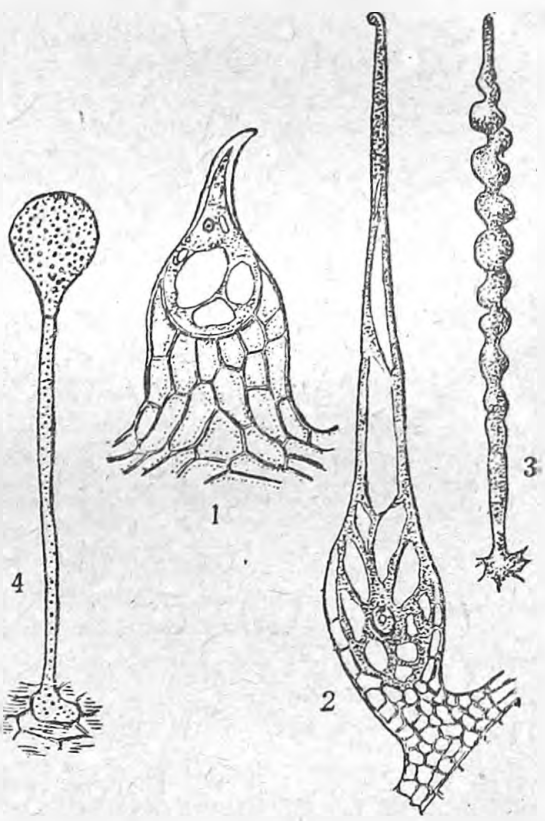



Рис. 130. Одноклетные волоски: *1* — на стебле марены; *2* — жгучий волосок крапивы; *3* — из цветка фиалки; *4* — из трубки венчика Antirrhinum. (По Кни.)

---

[1] Mettenius, 1856; Розанов, 1870.

[2] [См., однако, выше о гидропотах.]

[3] Weiss, 1867 и 1878. Прежняя литература приведена у де-Бари (de Bary, 1877). Для развития волосков: Rauter, 1871; Uhlworm, 1873; Hirsch, 1899; Theori, 1905—1908; [Netolitzky, 1932.]

[4] Нет вовсе волосков у рясок и рдестов (Potameae). Хвойных относили сюда несправедливо (Tubeuf, 1895).

[5] Впрочем, сосочки не всегда могут считаться зачаточными волосками; на листьях Aira caespitosa, например (Raunkiær, 1901), их часто несколько на одной клетке.

у мхов, не имеющих настоящих корней.[1] Если клетка кожицы лишь вытягивается или если вырост отделяется при основании перегородкой от произведшей его клетки кожицы, но далее сам уже не делится, то образуется о д н о к л е т н ы й волосок (рис. 130), который может иметь весьма разнообразную, даже в е т в и с т у ю, например з в е з д ч а т у ю форму (рис. 131). Но весьма часто волосок делится поперечными перегородками на несколько клеток, превращаясь таким образом в волосок м н о г о к л е т н ы й (рис. 132). Верхняя клетка этого ряда нередко вздувается шаровидно, так что получается г о л о в ч а т ы й волосок (рис. 133). Если головка служит для выделения известного вещества, то волосок называется ж е л е з и с т ы м.[2] Обыкновенно, впрочем, шаровидная конечная клетка предварительно распадается — часто весьма правильно расположенными перегородками —

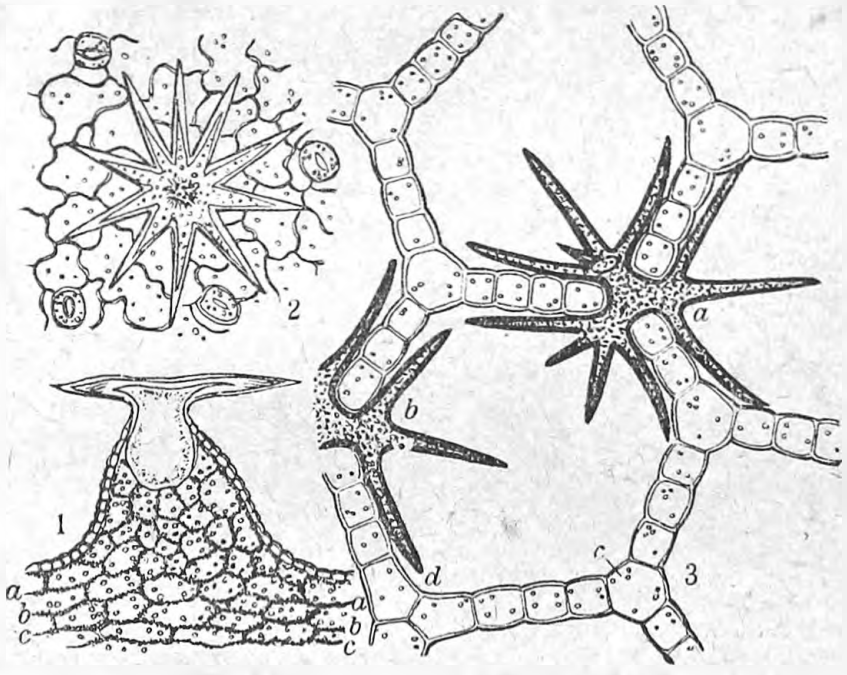



Рис. 131. *1* — цепкий волосок хмеля; *2* — звездчатый волосок Deutzia сверху на содранной кожице; *3* — внутренние звездчатые волоски Nuphar, вдающиеся в воздушные ходы черешка (попер. разр.). (По С а к с у.)

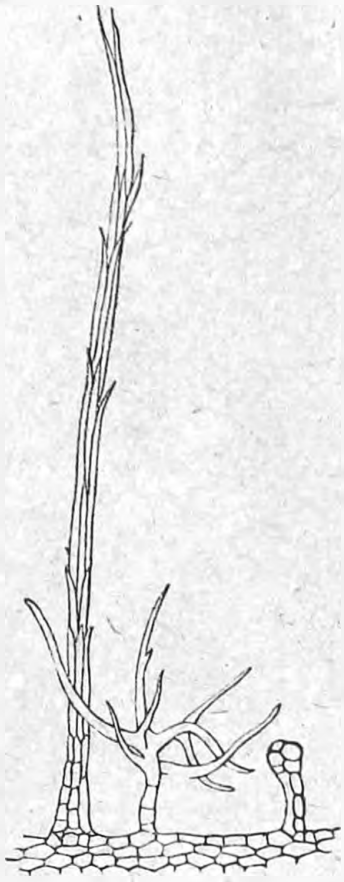


Рис. 132. Многоклетные волоски с листа Hieracium piliferum. Увелич. 66. (По д е - Б а р и.)

на целую группу клеток, которая вся превращается в железистую головку. Волоски, подобно кожице, облечены снаружи слоем кутикулы, которая и здесь утолщается часто неравномерно, так что поверхность волоска покрывается, например, бугорками. В железистых волосках нередко выделяемое вещество (слизь, смола, эфирное масло) вовсе не встречается в содержимом клеток, а появляется в массе стенки, под кутикулою, которая пузыревидно оттопыривается им (рис. 133 и 134); впоследствии пузырь лопается, но обнаженная стенка покры-

[1] Впрочем, корневые волоски мхов и предростков хвощей и папоротников обыкновенно отличают под названием р и з о и д о в. По справедливому замечанию Г а б е р л а н д а, они совмещают в себе свойства корневых волосков и корней, которые они заменяют. Так, ризоиды обладают чувствительностью к силе тяжести и к свету, которой совершенно лишены корневые волоски. Анатомически ризоиды представляют несколько типов. На предростках хвощей и папоротников они отличаются от типичных корневых волосков лишь тем, что отделены при основании перегородкой от несущей их клетки. Из печеночников у Marchantia, кроме обыкновенных, встречаются также одноклетные б о р о д а в ч а т ы е р и з о и д ы, у которых внутренняя поверхность оболочки усеяна бугорками. Наиболее сильного развития достигают ризоиды у лиственных мхов, где они ветвисты, и все ветви, кроме самых тонких, состоят из одного ряда клеток, отделенных друг от друга к о с ы м и перегородками. Служат ли ризоиды мхов и для всасывания воды или только для укрепления в субстрате, — вопрос спорный. См. P a u l, 1903, и H a b e r l a n d t, [1924, стр. 208—212], где приведена и литература.

[2] H a n s t e i n, 1868; M a r t i n e t, 1872.

вается новой кутикулой, под которой повторяется тот же процесс. Клетки кожицы, окружающие основание волоска, часто отличны от прочих по форме, значительному утолщению стенок, особому содержимому и т. п., так что образуют вокруг волоска более или менее характерную розетку. Иногда клетки кожицы, окружающие основание волоска, а также лежащие под ними клетки, разрастаются, образуя бугор, на котором сидит волосок (рис. 130, *1* и *2*). У жгучей крапивы, например, вздутое основание одноклетного волоска скрыто внутри такого бугра (рис. 130, *2*). Заостренный кончик жгучего волоска, вследствие значительного отложения кремнезема, очень хрупок и ломается в заранее намеченном месте от слабого прикосновения, притом так, что острие оказывается скошенным совершенно как в спринцовках для подкожного впрыскивания; благодаря этому, острие легко вонзается в кожу и туда изливается сок, причиняющий ожог. [1] Обыкновенно волоски живут довольно долго и погибают лишь вместе с кожицей, которой принадлежат; другие же отпадают, иногда очень рано. [2] Так, в почках многих растений волоски образуют густой войлок, исчезающий при распускании почек. Одни волоски сохраняют в своих клетках сочное содержимое, даже образуют хлорофилл, другие рано теряют содержимое, заменяя его воздухом. [Клеточные стенки волосков или тонки, или же, например, у многих бурачниковых — утолщены, нередко почти до исчезновения просвета; при этом оболочки часто пропитываются известью или кремнеземом и иногда одревесневают.]

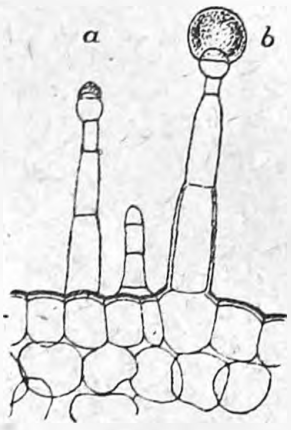



Рис. 133. Железистые волоски на листовом черешке Primula sinensis. В *a* выделение начинается, в *b* оно образовало большой пузырь. (По де-Бари.)

К покровным образованиям должны быть отнесены и так называемые шипы, [3] рассеянные без порядка на поверхности стебля, листьев и других органов некоторых растений (роза, малина, тыква) и состоящие из большого числа одеревеневших клеточек. Не следует смешивать шипы с колючками. Отличить их можно по тому, что шипы, как образования покровные, обыкновенно сдираются вместе с кожицей, между тем как колючки плотно соединены с глубокими тканями органа, на котором сидят. История развития шипов показывает, что некоторые из них образуются совершенно наподобие волосков, т. е. обязаны своим происхождением разрастанию и делению одной клетки кожицы; таковы, например, шипы малины. Но во многих случаях в образовании шипа принимают участие и паренхимные клетки основной ткани, лежащие под кожицей; тогда и внутреннее строение шипа становится нередко весьма сложным, так как в состав его входят даже сосуды. Подобные образования иногда отличают от настоящих волосков, развивающихся исключительно из кожицы, под именем выростов. Впрочем, резкой границы между волосками и выростами провести нельзя, так как степень участия подкожных слоев основной ткани может быть весьма различна. В некоторых случаях главная масса шипа представляет продукт деятельности кожицы, и только при самом основании его находятся клетки, развившиеся из мякоти; напротив, при развитии других шипов, например шипов, покрывающих завязь дурмана и конского каштана, кожица играет совершенно пассивную роль, и вырост образуется через местное деление и разрастание двух или трех подкожных слоев.

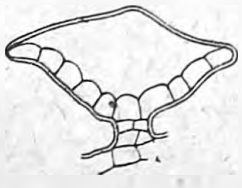


Рис. 134. Железка хмеля; кутикула оттопырена выделением. (По де-Бари.)

[1] О жгучих волосках, встречающихся в разных семействах (Urticaceae, Malpighiaceae, Loasaceae), см. Haberlandt, 1886 *c*; Knoll, 1905; [G. Küster, 1914; Rouppert, 1914—1915.] Мнение, будто ожог вызывается муравьиной кислотой сока, совершенно несостоятельно. [Нестлер (Nestler, 1925) показал, что «ожоги», причиняемые крапивой, вызываются совместным действием муравьиной кислоты и энзима (белкового характера), содержащихся в клеточном соке волосков и застревающих в коже вместе с верхушкой волоска.]

[2] О различных формах отпадения волосков см. Keller, 1890*a*.

[3] Suckow, 1873; Delbrouck, 1875; Lothelier, 1893; Besecke, 1909.

Шипы облечены на поверхности кожицей, которая иногда даже снабжена устьицами и простыми волосками. Периферическая ткань обыкновенно составлена из толстостенных одеревеневших элементов, а внутренняя, более нежная, часто содержит хлорофилл. Если волосок развивается не столько в длину, сколько в ширину, то получается чешуйка (рис. 135), которая может играть роль кроющего органа или служит для выделения, подобно железистым волоскам.

Хотя у того же растения, даже на одном и том же листе, встречается иногда несколько различных форм волосков (рис. 132),[1] однако волоски имеют огромное, давно оцененное значение в систематике растений. Всего важнее присутствие или отсутствие железистых волосков, часто постоянное для целых семейств, а затем строение волоска, так как некоторые формы с упорством повторяются в целой группе сродства. Есть семейства, как крестоцветные например, у которых встречаются не иначе как одноклетные волоски, у других (сложноцветных), напротив, — многоклетные. При железистых волосках очень важно, разделена ли головка исключительно вертикальными перегородками, или разбита на ярусы горизонтальными; первое, например, наблюдается постоянно у норичниковых, второе столь же постоянно у пасленовых, что дает возможность различить эти два семейства в затруднительных случаях.[2]

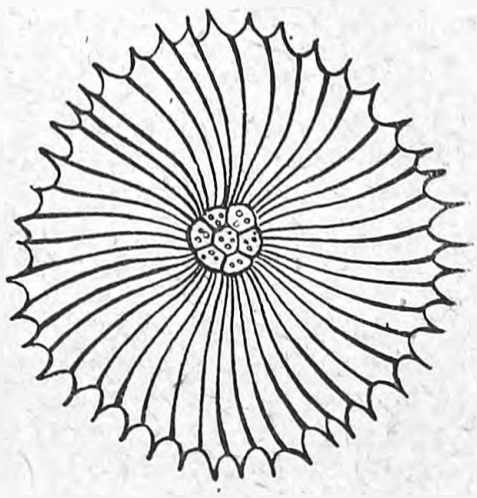


Рис. 135. Чешуйки листа Elaeagnus, с поверхности. Увелич. 75.

Назначение волосков может быть чрезвычайно разнообразным, хотя оно и не всегда ясно. Нередко даже один и тот же волосок исполняет несколько различных функций. Воздухоносные мертвые волоски, покрывающие надземные органы растения иногда густым белым войлоком, охраняют растение от чрезмерного нагревания[3] [и резкого сильного охлаждения,] наподобие белого платья, или, если войлок находится, например, на нижней стороне листьев, не подвергающейся яркому освещению, он сильно понижает испарение, затрудняя движение воздуха над устьицами; такой покров свойственен многим растениям пустынь и вообще открытых солнечных мест. На семенах или плодах многих растений воздухоносные волоски нередко образуют летучку (например, хохолок сложноцветных), способствуя рассеванию ветром. Воздухоносные волоски, если они крепки, жестки и развиты в виде так называемых щетинок, могут служить для защиты растения от нападений [некоторых] животных, не трогающих растений, снабженных щетинками. Таковы, например, волоски бурачниковых и многих других растений. Та же цель еще лучше достигается в некоторых случаях развитием жгучих волосков или образованием шипов. Некоторые железистые волоски благодаря своему выделению также могут служить растению защитой, хотя назначение выделения не всегда ясно; по мнению Тиндаля, летучие и эфирные масла важны для растения тем, что уменьшают теплопрозрачность окружающего воздуха, предохраняя растение от чрезмерного лучеиспускания или лучепоглощения.[4] Молодые листья в почках и почечные чешуи часто густо

[1 Robert, 1912; G. Küster, 1914.]

[2] Подробности у Солередера (Solereder, 1908). Определение трудного рода Astragalus Бунге значительно упростил, положив в основу деления волоски, которые у одних видов прикреплены основанием, а у других — срединою. Интересный пример значения волосков в систематике дает работа Корренса над видами Cerastium (Correns, 1909). Греческая форма Cerastium tomentosum L. резко отличается от итальянской: у первой (Корренс выделяет ее в особый вид C. candidissimum) волоски звездчатые, а у второй — простые.

[3] Опытным путем это доказал впервые Баумерт (Baumert, 1907).

[4] См., однако, критику Детто (Detto, 1903). [Критика Детто является с современной точки зрения неубедительной. В настоящее время имеется, впрочем, целый ряд доводов, опровергающих мнение Тиндаля и доказывающих, что если эфирные масла могут выполнять указанную Тиндалем роль, то лишь в ничтожно слабой мере (Huber, 1935).]

покрыты короткими волосками, выделяющими слизь (смесь камеди с эфирным маслом или смолой); [1] эта слизь предохраняет листья от чрезмерного испарения и механических повреждений. Волоски, загнутые на конце крючком, могут служить растению опорой, позволяя ему цепляться за посторонние предметы [(W e g e n e r, 1913). Подобные волоски (и шипы) при плодах, липкие железистые волоски на листочках обвертки соплодий (Siegesbeckia) и т. д., способствуют распространению семян при посредстве животных, к шерсти которых прицепляются плоды или целые соплодия (Siegesbeckia) (U l b r i c h, 1928)]. Корневые волоски являются органами всасывания воды и вообще питания из почвы. Но всасывать воду могут и волоски, покрывающие воздушные органы; явление это особенно распространено у пустынных растений, вынужденных дорожить каждой каплей росы, но встречается и в наших широтах. В с а с ы в а ю щ и е воду в о л о с к и могут быть как одно-, так и многоклетными, причем для всасывания приспособляется основание волоска; оно одно оказывается проницаемым для воды, хотя и здесь есть тонкая кутикула. Внутри волоска в этом месте находится живое содержимое, притягивающее воду; вся же прочая часть волоска лишена содержимого и нередко утолщена до исчезновения внутренней полости. У многих сложноцветных, например, всегда имеющих волоски многоклетные, верхняя клетка, на первый взгляд составляющая весь волосок, толстостенная и наполнена воздухом; она является поэтому составной частью войлока, предохраняющего растение от чрезмерного нагревания. Но при основании каждого волоска находится еще несколько мелких тонкостенных и сочных клеток, назначенных для всасывания воды. [Эпифитные бромелиевые, лишенные корней, покрывают потребность в воде за счет дождевой воды и росы, всасываемых помощью своеобразных многоклетных чешуйчатых волосков. Насекомоядные растения всасывают посредством особых волосков воду вместе с органическими веществами из тела насекомых.]

Однако, волоски могут служить не только для всасывания, но и, наоборот, для в ы д е л е н и я в о д ы, когда она находится в избытке, т. е. служат г и д а т о д а м и (см. выше, стр. 139). Выделение производится либо целым коротким волоском, составленным из нескольких нежных сочных клеток, либо основной частью обычного волоска, получающего такое же строение. В последнем случае не легко решить, служит ли нежное основание волоска для всасывания или для выделения воды. Впрочем, обе эти функции вообще не строго разграничены: волоски — гидатоды часто оказываются способными к тому и к другому, смотря по условиям. [Своеобразные многоклетные гидатоды имеются в листьях свинцовковых — Plumbaginaceae (V o l k e n s, 1884; V u i l l e m a i n, 1887; R u h l a n d, 1915 и др.); у свинцовок (Plumbago) они состоят из двенадцати клеток, происходящих путем деления из одной клетки дерматогена, и имеют почти полушаровидную форму (рис. 136); клетки богаты протоплазмой, оболочки их тонки и нежны, но стенки, отграничивающие гидатоду от окружающей ткани, утолщены и, за исключением пропускных участков в них, кутинизированы. В наружной стенке каждой из четырех центральных клеток имеется небольшой округлый участок, лишенный кутикулы, пропускающий воду. Гидатода окружена четырьмя своеобразными клетками кожицы, имеющими в плане полулунную форму. У кермеков (Statice) при образовании гидатоды четыре наружные клетки, делясь, образуют восемь клеток, и в результате гидатода состоит из шестнадцати клеток; окружающие ее клетки кожицы пузыревидны. Вода, выделяющаяся из гидатод свинцовковых, богата солями, — у некоторых видов (из родов Plumbago, Statice, Armeria) главным образом углекислой известью, растворенной в воде с углекислотой; после высыхания воды известь отлагается в виде чешуек; у других видов выделяется, главным образом, хлористый натрий.]

На органах цветка встречаются, как показал Г а б е р л а н д, [2] ч у в с т в и т е л ь н ы е с о с о ч к и. Они напоминают чувствительные поры (стр. 82 и

[1] Г а н ш т е й н назвал эти волоски к о л л е т е р а м и. О значении слизевого выделения см. также S c h i l l i n g, 1894, H u n g e r, 1899.

[2] H a b e r l a n d t, 1901*b*, 1906, 1909, [1924].

рис. 58), отличаясь от них тем, что в тонком месте оболочка выпячивается наружу сосочком. Такие образования встречаются на раздражительных тычиночных нитях (Portulaca, Opuntia). У василька чувствительный сосочек образуется двумя клетками, так как утончение оболочки и выпячивание ее происходят по обе стороны перегородки, разделяющей две клетки кожицы (рис. 137). В других случаях, например на тычинках барбариса, выпячивается сосочком вся внешняя стенка клетки, по краям утонченная и сочлененная наподобие сочленения замыкающих клеток устьица с клетками кожицы. При надавливании на сосочек сверху в сочленении происходит сдвиг. Встречаются также чувствительные волоски разнообразного строения. Некоторые из них (например на раздражительных листьях Biophytum sensitivum) живо напоминают строением волоски-гидатоды. Они слагаются из двух частей: собственно волосок (стимулятор, как его называет Габерланд), одноклетный, толстостенный, нечувствителен и лишь передает раздражение находящейся при его основании группе нежных, богатых плазмою чувствительных клеток.

Сосочкам кожицы Габерланд приписывает во многих случаях значение световосприимчивых органов. Известно, что листья многих растений, особенно

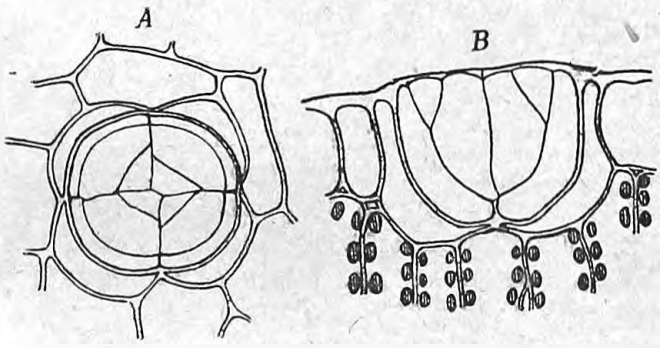



Рис. 136. Гидатода верхней стороны листа Plumbago lapathifolia: *A* — вид в плане; *B* — вид в поперечном разрезе. (Содержимое клеток удалено, изображены лишь хлоропласты.) (По Габерланду.)

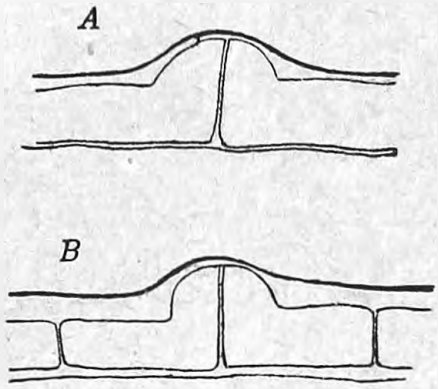



Рис. 137. *A* — чувствительный сосочек тычиночной нити Centaurea cyanus; *B* — тоже у Echenais carlinoides. (По Габерланду.)

теневлюбивых, обладают так называемым поперечным гелиотропизмом, т. е. поворачиваются перпендикулярно к наиболее яркому рассеянному свету, стремясь достигнуть наиболее полного освещения. Самый поворот производится обыкновенно при помощи листового черешка, но, как показали опыты, совершается даже, если чувствительный к свету черешок искусственно затемнить. Очевидно, воспринимает свет пластинка и сообщает раздражение черешку, который и производит соответствующее движение. По соображениям Габерланда, свет должен восприниматься кожицей, — дальше вглубь он так неправильно рассеивается, преломляется, поглощается, что восприятие там маловероятно. И вот, у целого ряда таких растений (бегонии, Tradescantia, Tropaeolum и пр.) он находит клетки кожицы верхней стороны листа с сосочками или с сильно выпуклой внешней стенкой. В силу этого каждая клетка кожицы становится плоско-выпуклой чечевицей, и внутренняя прямая стенка ее не может освещаться равномерно. Когда лучи падают на пластинку листа перпендикулярно, то средняя часть внутренней стенки в каждой клетке кожицы освещена ярко, а краевая затемнена, в чем можно убедиться непосредственным опытом. К подобному распределению света кожица, так сказать, привыкла и при этом условии не раздражается светом. Но при косом падении лучей положение освещенного местечка на внутренней стенке меняется, и лежащий здесь слой плазмы, играющий роль сетчатой оболочки глаза, приходит в раздражение. У некоторых растений при почти гладкой кожице во внешней стенке каждой из ее клеток имеется срединное утолщение чечевицеобразной формы, составленное то из воска, то из пектиновых веществ, то из кремнезема (Campa-

nula persicifolia [1] и др.); оно должно играть роль собирательного стекла. Другой, более простой тип светочувствительных листьев (плющ, многие ароидные) имеет кожицу с совершенно ровными внешними стенками, но зато выпуклы внутренние — эффект тот же. В обоих случаях воспримчивы все клетки кожицы, но изредка наблюдается в ней дифференцировка, и тогда известные клетки кожицы играют роль глазков. [2] Такой случай изображен на рис. 138. Среди обыкновенных клеток кожицы рассеяны крупные круглые сосочки, несущие при вершине маленькую чечевицеобразную клетку; морфологически эти глазки не что иное, как слабо развитые волоски. Исследования Габерланда вызвали в короткое время целую литературу по этому вопросу. [3] Его учение нашло как защитников, так и противников. Последние указывают, с одной стороны, на ряд случаев, в которых структуры, связываемые Габерландом со светочувствительностью, находятся на совершенно неподходящих местах, например сосочки на нижней стороне листа, а с другой — опровергают опыты, которыми Габерланд старался подтвердить справедливость своего толкования. Пробовали покрывать листья слоем желатины или парафинового масла и, несмотря на то, что сосочки при этом теряли свое оптическое значение, пластинка оставалась воспримчивой к свету. Таким образом, вопрос, поставленный Габерландом, не может считаться решенным. [Габерланд и его ученики, с одной стороны, противники его, с другой стороны, произвели еще целый ряд исследований;[4] все эти исследования не дали окончательного решения ни за, ни против учения Габерланда; во всяком случае, Габерланд принужден был, отстаивая свою теорию, ввести существенные оговорки и дополнительные гипотезы.]

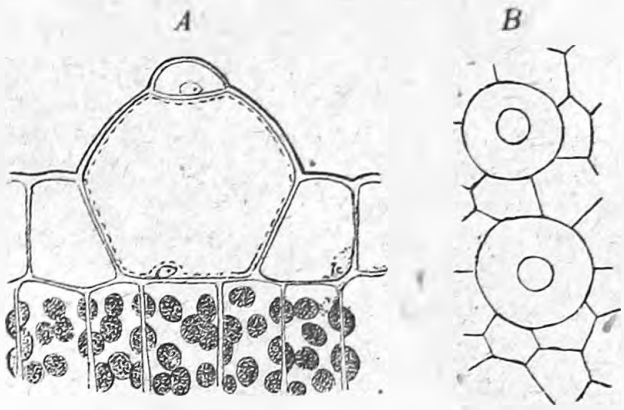



Рис. 138. Глазки на верхней стороне листа Fittonia Verschaffeti: *A* — один глазок на поперечном разрезе листа; *B* — кожица с поверхности. (По Габерланду.)

**Сосудоволокнистые пучки.** Обратимся теперь к тканям, образующимся из прокамбия, [5] а не прямо из первичной образовательной ткани. Все эти

[1] Эти кремнеземные «пробки» заметил еще Гейнрихер (Heinricher, 1885), но считал за зачаточные волоски. У Petraea volubilis кремнеземное тело представляет особую клетку (Габерланд), насаженную на клетку кожицы.

[2] Название это не следует понимать буквально. Габерланд приписывает листьям лишь способность ощущать яркость и направление света, изображений же, как в настоящем глазу, при этом не получается. [Надо заметить, однако, что Габерланду удалось констатировать случай, когда на уровне близ задней стенки в «светочувствительных» клетках кожицы получается довольно отчетливое изображение внешних предметов. См., например, микрофотоснимки микроскопа, полученные при посредстве кожицы листа Anthurium Warocqueanum (Haberlandt, 1924). Признать за листьями способность «ощущать» (яркость и направление света) мы не можем: речь может идти лишь о восприятии (световых) раздражений.]

[3] Haberlandt, 1904, 1905, 1908 — против Альбрехта; Seefried, 1907 — наши теневые растения; Sperlich, 1907 — тропические; Kniep, 1907 — парафиновое масло — против Габерланда; Nordhausen, 1907 — желатин — то же; Albrecht, 1908 — против Габерланда; Gaulhofer, 1908*a* — против Альбрехта; Schürhoff, 1908 — глазки у Peperomia [Guttenberg, 1905; Gius, 1907.

[4] Haberlandt, 1910, 1916, 1924; Wager, 1909; Nordhausen, 1910; Summers, 1911; Werdermann, 1922; Raydt, 1925; см. еще Linsbauer, 1930.]

[5] Некоторые авторы (Руссов, Баранецкий, [Ротерт (Rothert, 1911), Иост (Jost u. Rothert, 1934)] считают термин прокамбий неудачным и заменяют его другим — десмоген; вместо прокамбиальный пучок они говорят десмогенный пучок. [Термин «прокамбий» принадлежит Саксу (Sachs, 1878—1879). Нам кажется убедительной мотивировка Руссова, предложившего новый термин: «мы хотим вместо прокамбия применять выражение десмоген, так как термин прокамбий не отвечает положению вещей: прокамбий, ведь, является предварительной стадией не камбия, — как то отвечает смыслу слова прокамбий, но всего проводящего пучка; он является образовательной тканью, производящей пучок или, проще сказать, пучок (δεσμός), почему выражение десмоген (образование аналогично со словом дерматоген) кажется нам более удачным»; в тех случаях, когда из пучка десмогена образуется пучок без камбия, термин прокамбий является еще более абсурдным.]

ткани, вместе взятые, составляют в растении систему так называемых сосудоволокнистых, или, проще, п р о в о д я щ и х [1] пучков.

У всех высших споровых и всех без исключения семенных растений по всем их органам проходят, заметные и простым глазом на продольных и поперечных разрезах, как бы шнурки, имеющие обыкновенно более плотную консистенцию, чем основная ткань, в которую они погружены; шнурки эти имеют вообще продольное направление, но различным образом извиваются, переплетаются и соединяются между собой, составляя целую сеть, которая в листьях тотчас бросается в глаза в виде нервации листа. Эти шнурки состоят, главным образом, из плотно друг с другом соединенных прозенхимных элементов, и так как они обыкновенно заключают в себе, между прочим, сосуды, то получают название сосудных или, [при наличии у них и сосудов и склеренхимы (волокон)], сосудоволокнистых пучков. Эти пучки вначале тянутся всегда отдельно друг от друга, но впоследствии, утолщаясь, они нередко сливаются между собою, так что получаются сплошные массы п р о з е н х и м н ы х элементов, в которых уже нельзя отличить отдельных пучков. [2] Сеть сосудоволокнистых пучков часто можно изолировать от окружающей их основной ткани растения различными способами. Всего удобнее это достигается посредством продолжительного вымачивания органа в воде, потому что окружающая их ткань при этом сгнивает, а пучки, сильнее противостоящие гниению, получаются свободными, иногда на значительном протяжении. Проследим сначала их развитие.

Точка роста стебля не представляет еще дифференцировки тканей: она вся состоит из клеток первичной образовательной ткани (рис. 1). Но если сделать разрез несколько ниже, то мы заметим (рис. 101) зачатки сосудных пучков в виде расположенных местами групп более мелких клеток, оказывающихся на продольном разрезе почти прозенхимными: эта ткань получает название п р о к а м б и я. При дальнейшем развитии, обыкновенно на двух противоположных сторонах разреза прокамбиального пучка, кнаружи и ковнутри, прокамбиальные клетки превращаются в постоянные. [3] Иногда все клетки пучка дают постоянные, т. е. теряют способность делиться, причем оболочка некоторых из них сильно утолщается и деревенеет; иногда же в каждом пучке часть клеток прокамбия остается деятельною и от времени до времени производит новые постоянные клетки; эту деятельную ткань называют тогда к а м б и е м. В первом случае пучок утолщаться не может, так как не заключает деятельных элементов; во втором случае происходит утолщение, причем отдельные пучки могут сливаться друг с другом в сплошные массы прозенхимных клеток. Смотря по тому, есть ли камбий, или нет, сосудоволокнистые пучки делятся на о т к р ы т ы е (рис. 140) и з а м к н у т ы е (рис. 139). Открытые, способные утолщаться, пучки свойственны исключительно двудольным и голосемянным растениям; все же высшие споровые, все однодольные и некоторые двудольные имеют замкнутые пучки. [4]

Элементы, входящие в состав сосудного пучка, распадаются обыкновенно на две группы: на группу элементов д р е в е с и н ы, или, иначе, к с и л е м ы,

---

[1] Точнее говоря, из десмогена (прокамбия) могут образовываться: a) сосудоволокнистые пучки (проводящие пучки со склеренхимой), b) проводящие пучки, c) пучки склеренхимы (волокнистые пучки).

[2] [О других вариантах заложения и расположения пучков см. ниже в главах об анатомии стебля и корня.]

[3] Первые постоянные элементы, дифференцирующиеся при развитии пучка, называют вообще п е р в е н ц а м и (Erstlinge д е - Б а р и, Primane С т р а с б у р г е р а) и отличают между ними п р о т о к с и л е м н ы е (первые сосуды) и п р о т о ф л о э м н ы е (первые ситовидные трубки) элементы. Пока соответствующая часть растения еще вытягивается, в пучках ее имеются лишь эти первенцы, а прочая масса пучка остается прокамбиальною. Дальнейшее развитие ксилемы и флоэмы совершается, когда орган достиг окончательных размеров в длину. В готовом пучке первенцы часто оказываются разрушенными.

[4] В сущности, однако, различие между замкнутыми и открытыми пучками не вполне резко. Тщательное исследование так называемых замкнутых пучков обыкновенно открывает и в них присутствие камбия, но камбий здесь остается деятельным весьма недолго и нередко дает только новые элементы луба. См. в особенности сообщение А н д е р с о н (A n d e r s o n, 1889) и П е т е р с е н (P e t e r s e n, 1894).

и на группу элементов л у б а, или ф л о э м ы.[1] Разница между ксилемой и флоэмой заключается в том, что в состав первой входят главным образом элементы мертвые и одеревеневшие, в том числе сосуды, а в состав второй — преимущественно живые, недеревенеющие и сохраняющие свое содержимое. Это, впрочем, справедливо лишь в общих чертах, так как в составе древесины есть и живые элементы, а в лубе встречаются иногда мертвые, толстостенные, одеревеневшие. Наиболее характерным элементом древесины представляются с о с у д ы, а важнейшим элементом луба — с и т о в и д н ы е т р у б к и. Но кроме таких п о л н ы х пучков, составленных из древесины и луба, встречаются иногда н е п о л н ы е пучки, заключающие лишь одну из этих частей, например только луб. Один и тот же пучок может иногда быть полным или неполным в разных местах своего протяжения. Расположение флоэмы и ксилемы в полных пучках не всегда одинаково как относительно друг друга, так и относительно центра стебля; обыкновенно флоэма обращена на поперечном разрезе к окружности стебля, ксилема же — к его оси; если пучок открытый, то между флоэмой и ксилемой лежит полоска камбия. Пучок, одна сторона которого (почти всегда обращенная кнаружи, передняя) состоит из луба, а другая — из древесины, называют к о л л а т е р а л ь н ы м или б о к о б о ч н ы м. Это наиболее распространенный нормальный тип пучков в стеблях (рис. 140) и листьях, причем в листе ксилема обращена кверху, а флоэма — книзу. Долгое время отличали еще особые б и к о л л а т е р а л ь н ы е (двубокобочные) пучки, в которых древесина занимает среднюю часть пучка, а луб находится не только снаружи, но и совнутри (например, у тыквы, рис. 141). Исследования Б а р а н е ц к о г о[2] показали, однако, что внутренняя флоэма принадлежит особым неполным пучкам, прилегающим более или менее плотно к ксилеме нормального пучка. Далее встречаются к о н ц е н т р и ч е с к и е пучки, в которых либо флоэма окружает ксилему, либо, наоборот, ксилема окружает флоэму. Настоящие концентрические пучки наблюдаются в корневищах многих растений, причем обыкновенно древесина образует плотный футляр вокруг нежного луба. Таковы же и пучки в стеблях драцен и других утолщающихся однодольных (рис. 147). Концентрическими считали долгое время также пучки папоротников (рис. 202), в которых флоэма окружает ксилему; история развития показала, однако, что здесь мы имеем не один, а несколько слитых между собою пучков, т. е. не простой, а с л о ж н ы й пучок.[3] В корнях

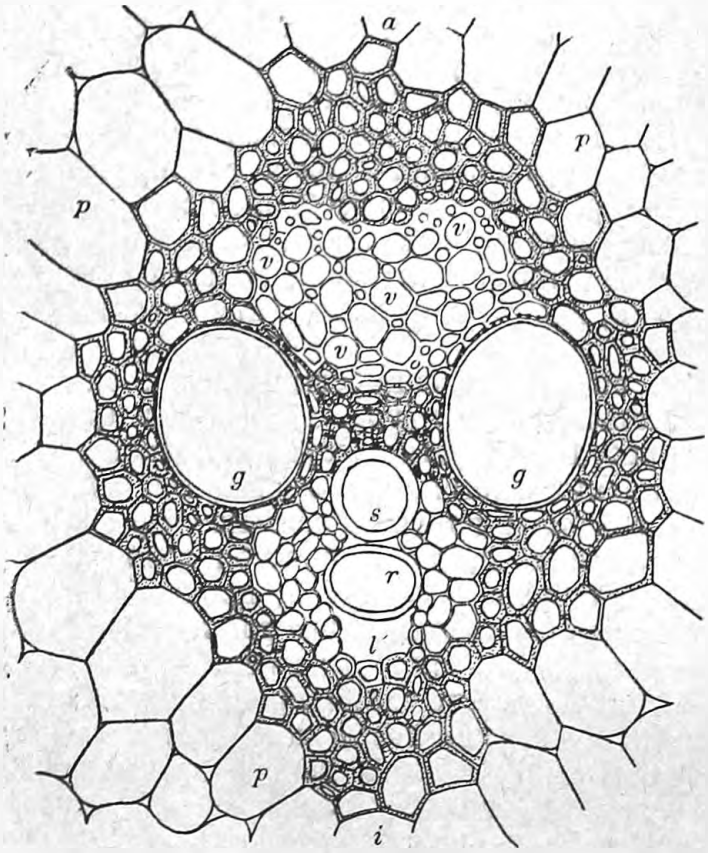



Рис. 139. Поперечный разрез одного замкнутого пучка в стебле кукурузы: *g*, *s*, *r*, — сосуды; *v* — лубяная часть пучка; *p* — мякоть. Увелич. 440. (По С а к с у.)

[1] Древесину называют также г а д р о м о ю, а луб — л е п т о м о ю (Г а б е р л а н д). Впрочем, это не совсем синонимы; термины Г а б е р л а н д а относятся только к местоме пучка (ср. стр. 156).

[2] Б а р а н е ц к и й (1899, 1900). Ср., однако у Ф а б е р а (F a b e r, 1904), по которому обе флоэмы в пучке тыквы залагаются одновременно. Об уклоняющихся типах пучков у двудольных см. также C o l, 1904.

[3] Это явствует из того, что при развитии пучка папоротника первенцы древесины (протоксилемные элементы, ср. стр. 147) показываются не в одном, а сразу в двух или более местах, например в рис. 202 — справа и слева, по обоим краям будущей ксилемной части пучка.

мы познакомимся (см. анатомию корня) с оригинальным типом сложного пучка, в котором тянутся, не прилегая друг к другу и перемежаясь по окружности, отдельные древесинные и отдельные лубяные пучки.

Разделение элементов пучка на ксилему и флоэму до известной степени оправдывается и физиологическими данными. Сосудоволокнистые пучки служат вообще для передачи по растению различных веществ, почему их нередко называют проводящими пучками (Leitbündel). При этом вода и растворенные в ней вещества передаются [обычно] по ксилеме, а выработанные органические вещества [большею частью] — по флоэме. Таким образом, в каждом пучке стебля, например, по древесинной части поднимается сырой сок, направляясь из почвы в листья, где он должен подвергнуться переработке, а по лубяной части того же пучка спускается пластический (образовательный) сок, состоящий из органических веществ, выработанных листьями.

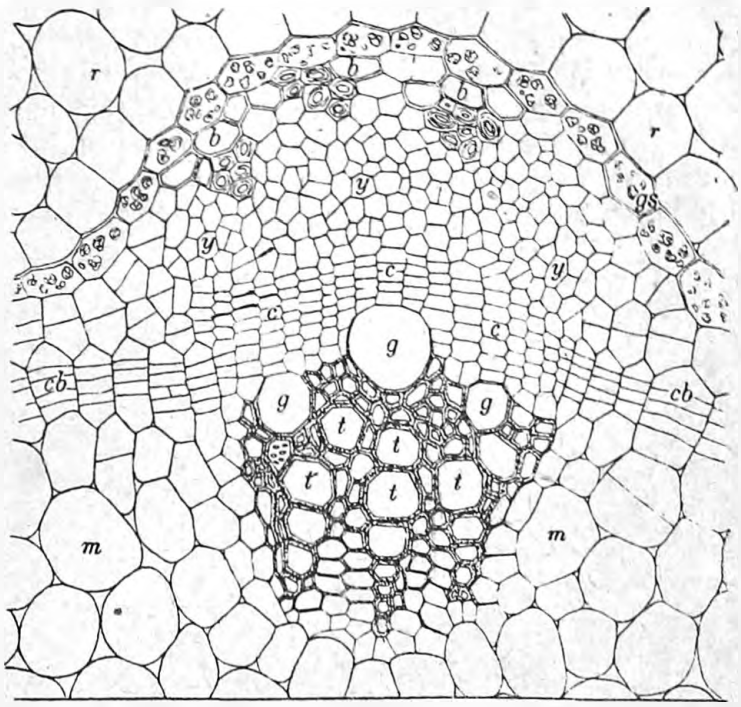



Рис. 140. Поперечный разрез одного открытого пучка в стебле клещевины (Ricinus): *r* — мякоть коры; *m* — мякоть сердцевины; *c* — пучковый, *cb* — межпучковый камбий. Книзу (внутрь) — ксилемная часть пучка с сосудами *g* и *t*: кверху (кнаружи) — флоэмная часть *y* с пучками толстостенного луба *b*. (По Сакс у.)

Обратимся теперь к следованию сосудных пучков по органам растения. Нетрудно заметить, что те пучки, которые тянутся вдоль стебля, не принадлежат исключительно ему, а проходят обыкновенно и в листья; такие пучки называются общими, в отличие от специальных, принадлежащих одному стеблю. В листьях сосудные пучки заметны для простого глаза (нервы); из листа они по черешку вступают в стебель и загибаются всегда книзу; спускаясь вдоль по стеблю, они проходят одно (рис. 142) или, чаще, несколько междоузлий (рис. 143); часть общего пучка, принадлежащая стеблю, называется листовым следом. Число выходящих из каждого листа сосудных пучков различно для различных растений; у хвойных, например, — один, но это самый простой случай; обыкновенно их несколько (3—15), и тем более, чем шире основание листа, которым он прикрепляется к стеблю. Эти пучки заметны зимой в виде точек на так

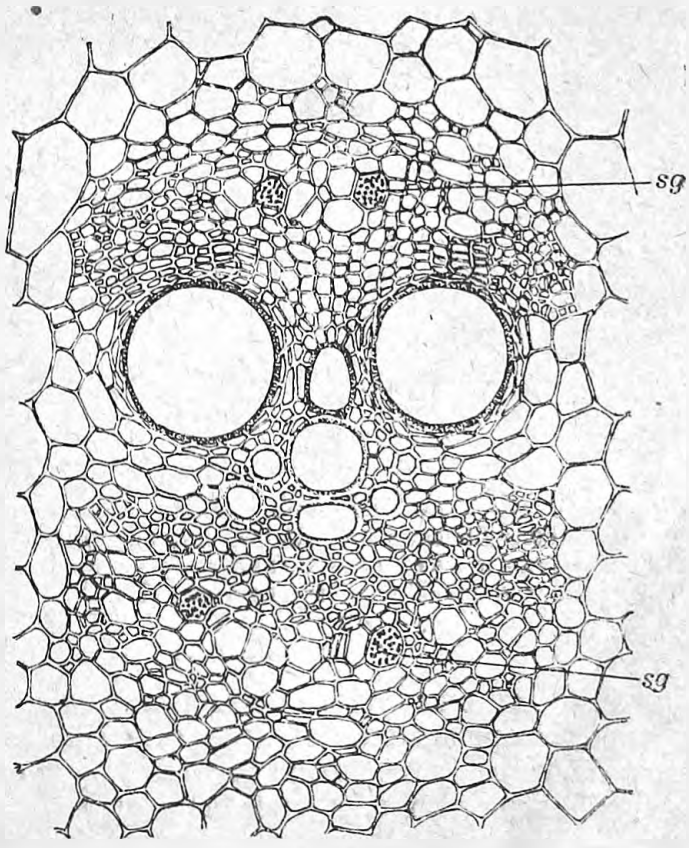



Рис. 141. Поперечный разрез так называемого биколлатерального пучка в стебле тыквы. Сосуды занимают срединную полосу мнимого пучка, а по обе стороны последней (кнаружи и внутрь) лежит флоэма с ситовидными трубками *sg* (ср. текст). (По Кн и.)

называемых листовых подушечках, представляющих след прикрепления отпавшего осенью листа. Листовые следы бывают, значит, *однопучковые* или *многопучковые*. Предполагая, что листья сидят спирально и из каждого листа спускается в стебель один только пучок, который тянется по нескольким междоузлиям, мы заметим на поперечном разрезе междоузлия несколько сосудных пучков, принадлежащих листьям различных возрастов; ибо один будет принадлежать листу, сидящему на ближайшем узле; другой, принадлежащий следующему, более молодому листу, уже проходит здесь второе междоузлие, следующий, выходящий из еще выше сидящего листа, будет перерезан еще ниже, т. е. при

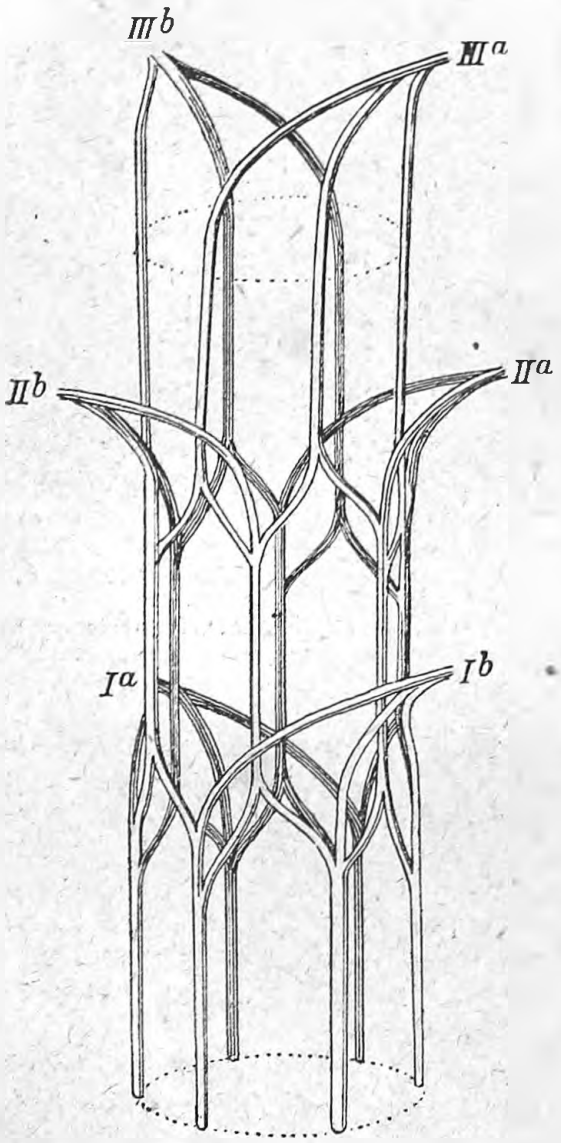



Рис. 142. Схема следования общих пучков в стебле Clematis integrifolia. Листья сидят парами и из каждого выходят три пучка, проходящих лишь одно междоузлие. (По Киницу.)

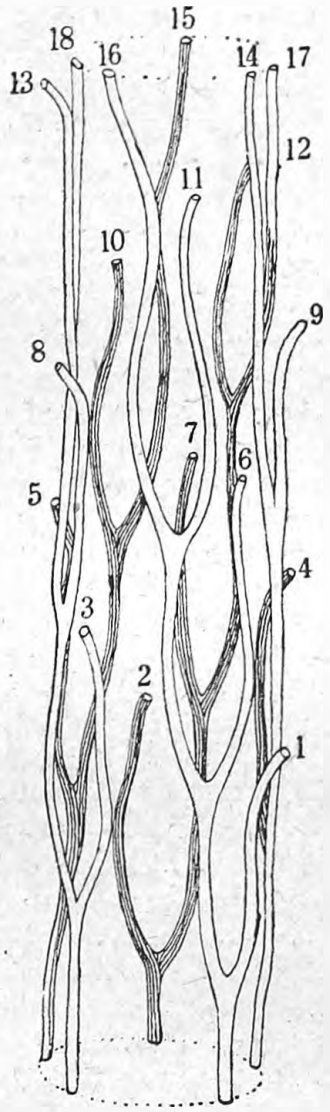



Рис. 143. Схема следования общих пучков в стебле Iberis amara. Листья сидят спиралью 5/13 и посылают по одному пучку, который тянется не отвесно, а изгибаясь в тангентальной плоскости. (По Киницу.)

прохождении им третьего междоузлия, и т. д. Очевидно, что в таком случае число пучков, замечающихся на поперечном разрезе какого-нибудь междоузлия, будет равно числу проходимых каждым пучком междоузлий; понятно также, что расположение общих пучков на поперечном разрезе стебля будет до некоторой степени служить отражением листорасположения. Нисходящий листовой след почти никогда не оканчивается внизу свободно, обыкновенно же прикладывается сбоку к средней или верхней части более глубокого (старого) листового следа; при этом пучок внизу расщепляется на две ветви, сообщающиеся с более глубокими пучками (рис. 142), или же изгибается косвенно вправо или влево и при-

кладывается к другому пучку, а иногда прямо упирается в таковой. Таким образом, первоначально одиночные листовые следы соединяются в стебле в одну общую систему в виде сети, которая (как это и считал, например, Шахт) кажется происшедшею через разветвление, хотя в действительности она образуется через раннее слияние отдельных пучков. История развития показывает, что прежде всего появляется та часть общего сосудного пучка, где он переходит из листа в стебель: здесь прежде всего из прокамбия дифференцируются спиральные сосуды; это, следовательно, самая старая часть пучка, отсюда же пучок развивается в обе стороны — вверх, по листу, и вниз, по стеблю, причем нижний конец прикладывается к другому, более старому пучку. [1] Конечно, следует помнить, что все это происходит еще в почке, когда междоузлия мало развиты. [2]

Следование пучков по стеблю изучают при помощи последовательных поперечных разрезов, хотя бы грубых, но многочисленных. Для ориентировки делают на стебле заметку, например продольный надрез, а затем, комбинируя последовательные разрезы, судят о том, как долго тянется каждый пучок, где и как он прикладывается и к какому другому пучку. Полученные результаты изображают схематически (рис. 142 и 143), причем иногда для наглядности представляют себе стебель развернутым в плоскость (как при изображении листорасположения). В некоторых случаях удается прямо видеть следование пучков в стебле, если изолировать их мацерированием или просветлить едким кали продольную половину тонкого стебля. [3] Всего сложнее система пучков в узлах, так как здесь вступают в стебель новые пучки из листа или листьев, сидящих на узле; здесь же происходит обыкновенно прикладывание пучков друг к другу; наконец, в узле часто замечаются специальные пучки, [3] которые тянутся более или менее горизонтально, иногда связывая колечком продольные общие пучки; у кукурузы, например, в узле оказывается густо разветвленная сеть пучков (рис. 144), [4] тогда как в междоузлиях пучки тянутся совершенно отвесно. Понятно, что изучение следования пучков — задача очень кропотливая, а потому неудивительно, что обстоятельно изучен этот предмет сравнительно у немногих растений, однако, уже установлен целый ряд типов. [5] Описание их представляет интерес слишком специальный, тем более что иногда близкие растения разнятся между собою в этом отношении.

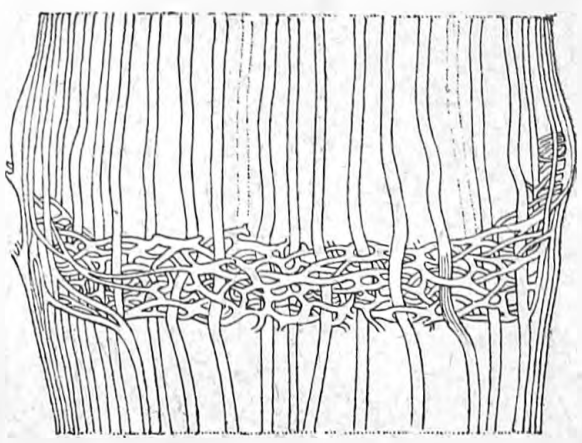


Рис. 144. Сплетение специальных пучков в узле кукурузы на продольном разрезе стебля. (По Линку.)

[При изучении тканей органов различных растений обращают внимание на то, что, кроме о б щ е й приспособленности строения тканей к их функциям, наблюдаются черты строения, отвечающие условиям м е с т о о б и т а н и я экологических групп растений — черты гигро-, мезо- и ксероморфии, черты строения гелио- и сциофитов (солнечных и теневых растений) и т. д. Данные э к о л о г и ч е с к о й а н а т о м и и (и соответствующая литература) довольно тщательно

[1] Повидимому, впрочем, только древесинная часть жилки развивается в указанной последовательности, в лубяной же части первые ситовидные трубки появляются одновременно по всему междоузлию. См. Баранецкий, 1899.

[2] Описанный тип развития, однако, не единственный, а лишь наиболее распространенный, установленный Нэгели (Nägeli, 1858) и свойственный большинству двудольных и голосемянных. У однодольных, по де-Бари (de Bary, 1877) и Фалькенбергу (Falkenberg, 1876), пучки нередко развиваются именно согласно схеме Шахта, т. е. снизу вверх. Специальные пучки всегда растут верхушкою акропетально.

[3] Hanstein, 1857.

[4] См. еще Haga, Anna, 1923.

[5] Nägeli, 1858; Hanstein, 1858. Очень полный свод дал де-Бари в своей анатомии (de Bary, 1877).

собраны Любименко (1924), Шимпером и Фабером (Schimper A. F. u. Faber F. C., 1935, I-er Bd.). При внимательном изучении строения растений обнаруживаются более или менее крупные анатомические модификации, — ненаследственные, индивидуальные, частью приспособительные, — особенности, обусловливаемые теми воздействиями среды, которым подвергается особь (или ее органы) в онтогенезе. Изучение в опыте зависимости анатомического фенотипа от факторов среды составляет задачу экспериментальной анатомии. Чрезвычайно многочисленные работы в этой области, произведенные при весьма разнообразной (и лишь за последнее время уточняющейся) методике постановки опытов и обработки результатов, ждут еще критической сводки.]

После этих общих замечаний мы перейдем прямо к анатомии отдельных органов растения и начнем со стебля, на изучении которого, можно сказать, более всего развилась анатомия растений. Строение стебля ознакомит нас ближе с различными тканями.

---

# Анатомия стебля

## Стебель однодольных

**Следование пучков.** Сосудоволокнистые пучки однодольных растений всегда на всем протяжении замкнуты; значит, весь их прокамбий скоро употребляется на образование ксилемы и флоэмы, а камбия, способного к дальнейшему развитию, не образуется;[1] вследствие этого вполне развитый пучок уже неспособен к утолщению, а так как обыкновенно и в мякоти нет деятельных клеток, то весь стебель быстро достигает окончательных размеров в толщину, а не утолщается из года в год, как у многолетних двудольных. Особенно резкий пример этого доставляют пальмы, которые в глубокой старости имеют ствол не толще, чем в ранней молодости.[2] Это отсутствие утолщения, несомненно, тесно связано с тем обстоятельством, что масса листвы у пальм не увеличивается из года в год, как у хвойных и двудольных деревьев.

На поперечном разрезе стебля однодольного растения оказывается часто большое число сосудных пучков, разбросанных без особого порядка среди паренхимной основной ткани (рис. 146), или же они располагаются несколькими кружками. У пальм, где следование пучков было подробно изучено Молем,[3] пучки, занимающие средину стебля, значительно крупнее прочих: зато мелких периферических пучков гораздо больше и на самой окружности стебля они плотно скучены. Всё это общие пучки, ибо каждый из них проходит и по листу и по стеблю. Продольный разрез стебля пальмы показывает, что эти пучки не тянутся вниз отвесно, а описывают каждый дугу, обращенную вогнутой стороной к окружности. Сначала, выйдя из листа и направляясь вниз по стеблю, пучок приближается к центру стебля, тянется на некотором расстоянии параллельно оси, а затем опять приближается к окружности и нижним концом прикладывается к другому

---

[1] [Исследования последних лет показали, что у многих однодольных имеются редуцированные остатки камбия.]

[2] Впрочем, в молодости стволы пальм заметно утолщаются, но простым разрастанием уже имеющихся клеток, особенно клеток мякоти, а не образованием новых. См. Eichler, 1886; Kraus, 1899; Borsickow, 1901; Zodda, 1904; Schoute, 1907 — для Pandanus. Повидимому, однако, некоторые пальмы обнаруживают настоящее вторичное утолщение ствола с образованием новых сосудоволокнистых пучков, как у драцен (см. ниже). См. La Floresta, 1905; Kränzlin, 1906; Strasburger, 1906 и Baccarini, 1907. Страсбургер, впрочем, отрицает у пальм (и пандан) существование полного кольца утолщения, как у драцен, а находит лишь местные образовательные процессы, приводящие как к умножению основной ткани, так и к заложению новых пучков; эти процессы вызываются, по его мнению, местными потребностями, например необходимостью связать уже существующие пучки и т. п.

[3] Mohl, 1831; Karsten, 1847.

пучку. Пучки, выходящие из более молодых листьев, сидящих выше старых, скрещиваются с пучками, идущими из более старых листьев и лежащими в той же плоскости, так что вслед затем тянутся снаружи от последних (рис. 145). Пучок у пальм не сохраняет на всем своем протяжении постоянного диаметра; при выходе из листа он тонок, затем по мере приближения к центру постепенно утолщается и в середине стебля достигает наибольшей толщины, после чего постепенно снова утончается. Поэтому крупные средние пучки на поперечном разрезе суть пучки, перерезанные в средней части своего следования по стеблю, мелкие же, периферические, разрезаны частью в начале своего следования, т. е. в то время, когда они только что вступили в стебель из листа, частью в конце. Проследить дугообразный ход пучка можно только у тех однодольных растений, где междоузлия остаются малоразвитыми, как, например, у пальм. У злаков же, например, пучки кажутся тянущимися совершенно прямо, параллельно оси. Однако, и у них в почве, пока междоузлия еще не развиты, пучки описывают такие же дуги, но потом, при вытягивании междоузлий, эти дуги выпрямляются.

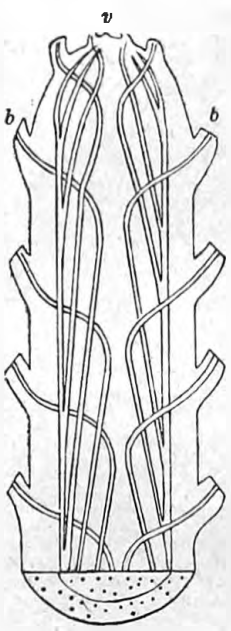
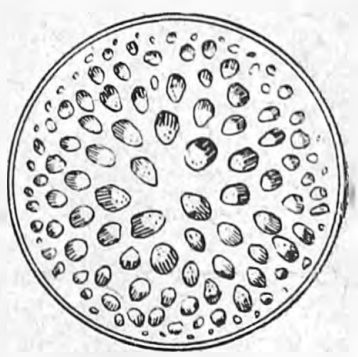


Рис. 145. Схема следования пучков Aspidistra: *v* — конец стебля; *b* — основания листьев. Пучки скрещиваются (пальмовый тип). (По Фалькенбергу.)

Описанное следование пучков у пальм долго считалось типичным для однодольных вообще, но более подробные исследования [1] показали, что это несправедливо. Так, у многих однодольных пучки, выйдя из листа, хотя и приближаются к центру стебля, но потом не отклоняются снова к периферии, а потому, если следить за пучками снизу вверх, они кажутся расходящимися при вершине, как колосья в снопе (снопообразный тип). В однодольном стебле нередко лежит, как и в двудольном, под кожицею сначала несколько слоев мякоти, образующих паренхимную кору; эта кора не содержит пучков, кроме тех, которые пересекают ее, чтобы по выходе из листа пробраться в центральную часть мякоти, по которой они затем тянутся. Своеобразный тип строения представляют стебли однодольных (и двудольных) водных растений; с ним мы познакомимся далее.


Рис. 146. Схема расположения пучков на поперечном разрезе стебля пальмы.

**Утолщение стебля.** [2] Как уже сказано, стебель однодольных, вследствие замкнутости сосудных пучков, рано теряет способность утолщаться. [В последнее время следы пучкового камбия, однако, найдены в стеблях и листьях почти у всех групп однодольных. Большинством авторов такие следы камбия понимаются как результат редукции и принимаются как доказательство происхождения однодольных от двудольных. Таким образом, утолщение путем настоящего вторичного роста для однодольных указывается, но несомненно, что значительной роли оно не играет.] Исключение составляют, однако, древесные растения сем. лилейных (драцены, алоэ, юкки), [3] ствол которых утолщается в течение всей жизни растения. Но утолщение это происходит совершенно иначе, чем у двудольных, и обусловливается деятельностью не сосудных пучков, а основной ткани. Сначала, т. е. в молодой, верхней части стебля, из первичной образовательной ткани дифференцируются, как обыкновенно, изолированные общие сосудные пучки, занимающие среднюю часть стебля и переходящие в листья согласно общему паль-

[1] Falkenberg, 1876.

[2] Литературу см. у де-Бари (de Bary, 1877). Затем: Millardet, 1865; Guillaud, 1877; Kny, 1886; Röseler, 1889; Strasburger, 1891; Scott u. Brebner, 1893; Lindinger, 1908; [Chrysler, 1906; Kraus, 1911; Shoute, 1912; Arber, 1917, 1918, 1922; Chamberlain, 1921; Pfeiffer, 1923].

[3] Также клубни Dioscoreaceae.

мовому типу. На некотором расстоянии от точки роста паренхимные клетки основной ткани, окружающие самые наружные пучки, приходят в деятельное состояние и начинают оживленно делиться преимущественно тангентальными, т. е. параллельными поверхности, перегородками; таким образом, вокруг общих сосудных пучков получается на поперечном разрезе целое кольцо делящихся паренхимных клеток. Деятельностью этого кольца и обусловливается утолщение ствола, почему его и называют кольцом утолщения.[1] У драцен оно работает односторонне, производя новые элементы почти только ковнутри: по мере того, как наружные клетки его постоянно делятся, внутренние превращаются частью в паренхимные клетки основной ткани, частью же в прокамбиальные пучки, которые дают начало новым, также замкнутым сосудным пучкам. Таким образом, число пучков в стебле постоянно увеличивается, но все пучки замкнуты и не могут сами утолщаться. Сосудные пучки, образующиеся из кольца утолщения, отличают под именем вторичных пучков от первичных, происшедших из первичной образовательной ткани. Вторичные пучки не заходят в листья, следовательно — суть пучки специальные. Кроме того, они и построены иначе. Первичные пучки коллатеральны, снабжены сосудами[2] и вообще похожи на сосудные пучки кукурузы (рис. 139). Напротив, специальные пучки — концентрические и лишены настоящих сосудов, а древесина их, окружающая нежный луб, составлена из трахеид. Таким образом, на поперечном разрезе утолщающегося стебля драцены (рис. 147) мы заметим, начиная снаружи: кожицу (*e*), пробку (*k*), слой постоянной основной ткани (*r*), образующий мягкую кору, кольцо утолщения (*x*), далее продолговатые вторичные пучки, образовавшиеся из кольца утолщения, и, наконец, круглые в поперечном разрезе первичные пучки. Так как основная ткань, лежащая ковнутри от деятельного кольца, между сосудными пучками, подобно большинству элементов, составляющих самые пучки, деревенеет, то, при поверхностном исследовании, стебель драцены напоминает древесные стебли двудольных: под мягкою корою лежит как бы сплошная масса древесины. Итак, утолщение стебля однодольных в тех редких случаях, где оно вообще существует, зависит не от присутствия открытых сосудных пучков, а от постоянного образования новых замкнутых пучков из особого деятельного кольца основной ткани.

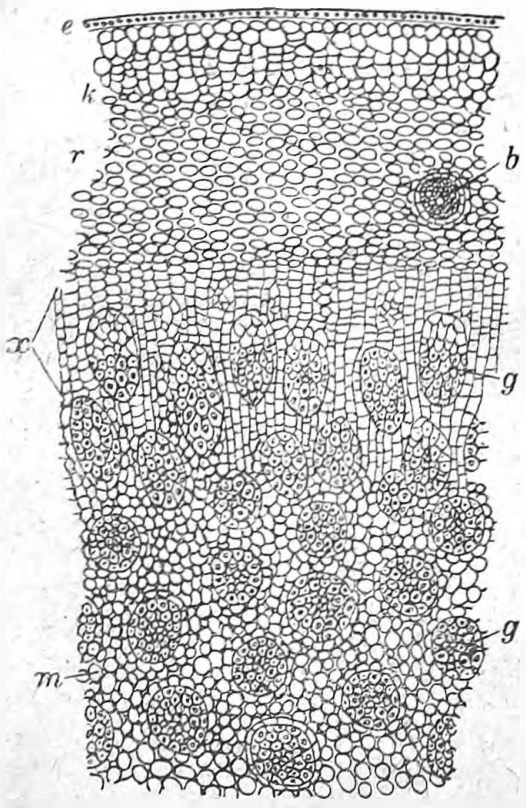



Рис. 147. Часть поперечного разреза стебля драцены: *e* — кожица; *k* — пробка; *r* — первичная кора; *b* — разрез пучка, отходящего в лист; *x* — деятельное кольцо; *g* — пучки; *m* — мякоть. (По Саксу.)

Вторичные пучки соединены друг с другом анастомозами в радиальном и в тангентальном направлениях, так что на продольных разрезах образуют сеть. В узлах стебля эта сеть связана с системою первичных пучков. Кольцо утолщения возникает, смотря по растению, либо очень рано, почти в точке роста, когда намечены, но не окончательно развиты все первичные пучки, либо поздно, среди вполне сложившейся ткани, на расстоянии до 20 см от верхушки стебля, как у большинства драцен. От настоящего камбиального кольца голосемянных и двудольных кольцо утолщения лилейных отличается, помимо способа возникновения, и формою своих клеток, очень мало (в два — четыре раза) вытянутых

[1] [Его не следует смешивать с прокамбиальным кольцом утолщения Сания, встречающимся у двудольных. У однодольных такое кольцо ближе к перициклу, подобно тому как это наблюдалось у саксаула. Но, по Пфейферу (Pfeiffer, 1923), у Liliaceae новый камбий возникает не из перицикла, а кнаружи от него.]

[2] По Каспари, впрочем, и это не настоящие сосуды, а трахеиды, но сосудовидного типа, а не либриформного, как во вторичных пучках.

в длину. Кнаружи отлагается из кольца лишь немного слоев тонкостенной паренхимы, и то уже впоследствии.

Смена дождливого и сухого времен года вызывает у древесных лилейных образование годичных слоев, хотя и менее ясных, чем у двудольных (см. ниже). Слои получаются по трем типам.[1] В простейшем, наименее резком, меняется лишь продольное направление вторичных пучков, которые никогда не тянутся строго отвесно, а всегда скошены в тангентальном направлении, притом поочередно — в одном слое все вправо, в другом — все влево. Во втором типе (юкки) внутренняя часть каждого слоя, соответствующая весенней древесине двудольных, состоит главным образом из мякоти и бедна пучками, а во внешней части слоя, соответствующей осенней древесине, наоборот, много пучков и мало мякоти; в пределах каждого слоя переход постепенный, но на границе двух слоев очень резкий. В третьем типе (Aloë dichotoma) дело не в пучках, а в мякоти, обнаруживающей слоистость: широкие полосы тонкостенной мякоти чередуются с узкими прослойками толстостенной; последняя развивается в конце каждого периода роста.

**Строение пучка**. Теперь всмотримся ближе в строение отдельного пучка у однодольных. Для примера возьмем кукурузу.[2] Рис. 139 изображает поперечный разрез одного из внутренних сосудоволокнистых пучков ее стебля. Для уяснения последующего нужно припомнить, что такие пучки рассеяны по всему поперечному разрезу стебля в большом числе среди паренхимных тонкостенных клеток основной ткани (*p*). Сторона разреза (*a*) обращена к окружности, сторона (*i*) — к центру стебля. Прежде всего в пучке бросаются в глаза два больших отверстия (*gg*) справа и слева; это широкие точечные сосуды (с окаймленными порами). Между ними, ближе ковнутри, лежат один за другим два, иногда три меньших отверстия (*s*) и (*r*), которые на продольных разрезах оказываются кольчатыми сосудами. При развитии пучка эти сосуды появляются раньше крупных, почему их можно назвать первичными сосудами. Они окружены нежными, тонкостенными, недеревенеющими элементами, которые, впрочем, рано исчезают, так что на их месте получается воздушная полость; начало последней (*l*) видно и на рисунке. Между двумя широкими точечными сосудами (*gg*) находится соединительная полоска, представляющая группу узких, частью сетчатых, частью точечных сосудов. Вся рассмотренная до сих пор часть пучка (обращенная ковнутри) составляет, очевидно, ксилему его, так как построена главным образом из сосудов, наиболее характерных элементов ксилемы. Кнаружи от широких сосудов (*g*) замечается группа нежных тонкостенных элементов (*v*), стенки которых от хлористого цинка с иодом окрашиваются в фиолетовый цвет; эти элементы, встречающиеся во всех замкнутых пучках однодольных, образуют флоэмную часть пучка, лежащую, следовательно, как обыкновенно, кнаружи от ксилемы. Впоследствии мы увидим, что она слагается из двоякого рода элементов.[3]

**Механическая ткань**. Указанные выше элементы сосудного пучка кукурузы окружены несколькими слоями толстостенных, одеревеневших воздухоносных клеток, которые на продольном разрезе оказываются прозенхимными и снабжены косыми щелевидными порами. В виду того, что по всей окружности пучка эти клетки имеют одинаковое строение, нет основания те из них, которые прилегают к сосудам и вообще обращены вовнутрь, причислять к ксилеме, а прочие — к флоэме. Затруднение это разрешается, если последовать примеру Швенденера[4]

---

[1] Lindinger, 1908, 1909.

[2] Описываемый здесь тип строения пучка далеко не единственный. Шерер (Scherer, 1904) отличает у однодольных до девяти различных типов. Так, у Asparageae при общем строении пучка, сходном с кукурузою и вообще злаками, имеется не по одному, а по два крупных сосуда с каждой стороны флоэмы; у лилейных крупных сосудов нет вовсе; у пальм они занимают среднюю часть пучка, причем у некоторых пальм в каждом пучке имеется по два, справа и слева лежащих, участка флоэмы (указано Кни в 1881 году); у некоторых Dioscorea тоже два или даже больше флоэмных участка, но они расположены один за другим по радиусу; у Scilla и многих других луковичных весь пучок сильно вытянут по радиусу, причем ксилема и флоэма соприкасаются лишь очень узкою полоскою, а у Scitamineae, Bromeliaceae, Typhaceae и др. в месте соприкосновения и без того узкий пучок еще образует перехват. В корневищах однодольных распространены концентрические пучки, в которых ксилема окружает флоэму см. Laux, 1887).

[3] Более крупные (*v*, рис. 139) суть ситовидные трубки, более мелкие — спутники их (см. ниже). В прежнее время (Нэгели) всю некую флоэмную часть в пучке однодольных называли камбиформом; она производит впечатление камбия, но состоит из элементов остоянных, утративших способность деления.

[4] Schwendener, 1874. Возражения, сделанные Детлефсеном (Detlefsen 1881), были опровергнуты Швенденером (Schwendener, 1884).

и отделить эти элементы от прочих в качестве самостоятельной группы, не причисляя их к сосудоволокнистому пучку, так как с одной стороны, подобные элементы могут встречаться и вне сосудоволокнистых пучков, среди основной ткани, а с другой — встречаются сосудные пучки, совершенно лишенные этих элементов. По той роли, какую играют в растительном организме толстостенные прозенхимные клетки, о которых идет речь, их назвали механическими элементами, или стереидами,[1] так как они служат преимущественно для сообщения надлежащей крепости данному органу, образуя как бы скелет растения. В этом отношении целлюлеза представляет превосходный материал. Швенденер вырезывал продольные полоски из частей, богатых механическими элементами, и определял груз, при котором разрывалась полоска, а также приблизительную площадь поперечного сечения, занятую стереидами (так как сопротивление, оказываемое прочими элементами, совершенно ничтожно). Подобные опыты[2] показали, что площадь в один квадратный миллиметр выдерживает, не разрываясь, груз в 15—20 кг, так что по сопротивлению разрыву стереиды почти не уступают стали или, по крайней мере, ковкому железу, но в 10—15 раз растяжимее их. Все прочие внутренние элементы сосудоволокнистого пучка следует считать, в противоположность наружным, чисто механическим элементам, физиологическими или проводящими элементами, так как они проводят по растению частью воду (сосуды), частью белковые вещества и углеводы (флоэма). Совокупность физиологических элементов пучка Швенденер назвал местомою: если говорят местомный пучок, то под этим следует понимать сосудоволокнистый пучок без находящихся при нем стереид; в тех же случаях, когда сосудоволокнистый пучок вовсе не содержит механических элементов, оба выражения становятся, конечно, однозначащими.

Как уже было сказано, механические элементы могут встречаться и независимо от сосудоволокнистых пучков среди основной ткани. Расположение их в стебле однодольных представляет известную законность, на которую впервые указал Швенденер в 1874 году; законность эта заключается в том, что механические элементы группируются сообразно механическим принципам, стремясь доставить растению возможно бо́льшую прочность при возможно меньшей затрате строительного материала. Воздушный стебель должен сопротивляться главным образом сгибу, а механика показывает, что для достижения этой цели всего выгоднее сосредоточить прочный материал на поверхности, в чем легко убедиться на основании следующих простых соображений. Если представить себе горизонтальную балку, подпертую на обоих концах и нагруженную посредине, то очевидно, что она должна стремиться несколько укоротиться на верхней стороне и соответственно удлиниться на нижней; напряжение частиц будет наибольшее на верхней и нижней поверхностях; но так как эти напряжения прямо противоположны, то по мере удаления от поверхности напряжение частиц должно слабеть, и внутри балки должно быть нейтральное волокно или нейтральная ось, частицы которой не испытывают никакого напряжения; эта нейтральная ось соединяет центры тяжести всех поперечных сечений. Отсюда вытекает, что внутренность балки, сопротивляющейся сгибу, может быть сделана из менее прочного материала, нежели поверхностные части, а потому, если мы желаем достигнуть возможно большей прочности при возможно меньшей затрате материала, нужно сосредоточить последний наверху и внизу, т. е. придать балке такую форму, чтобы она в поперечном сечении имела вид I. Подобная балка будет сопротивляться сгибу лишь по одному направлению; но, соединяя несколько балок так, чтобы они имели

[1] Механическую ткань (за выключением, впрочем, так называемой колленхимы) часто называют также склеренхимою. Термин этот, однако, употребляется не всегда одинаково. Большинство авторов применяет его в широком смысле, различая затем склеренхимные волокна и склеренхимные клетки; по некоторые (Чирх, а затем и Габерланд) склеренхимою, или склереидами, называют исключительно паренхимные клетки, если они толстостенны и одеревенели.

[2] м., кроме Швенденера, Weinzierl, 1877; Haberlandt Fr., в Wollny's Forsch. Agriculturphysik. , 5; Firtsch, 1883, — Polytrichum; Sonntag, 1892; Schwendener, 1894; Wiesner, 1902; [Buchholz, 1920.]

общую нейтральную ось, мы получим систему, одинаково прочную по нескольким направлениям, перпендикулярным к оси. Понятно, что если поперечные части будут достаточно крепко соединены друг с другом, то радиальные связи сделаются ненужными. Постепенно увеличивая число сторон многоугольника, мы придем, наконец, к полому цилиндру. Итак, мы видим, что, располагая данным количеством материала, выгоднее придать ему форму цилиндрической трубки, чем сплошного стержня, если имеется в виду специально сопротивление сгибу.

Швенденер показал, что в стеблях однодольных заметно стремление расположить механические элементы возможно ближе к поверхности; если это стремление обыкновенно достигается лишь отчасти, то это зависит главным образом от того, что и другие элементы, именно паренхимные клетки основной ткани, заключающие хлорофилл, также стремятся расположиться на поверхности, ибо хлорофилл для своего физиологического отправления нуждается в свете. Таким образом, между стереидами и хлорофиллоносными клетками существует борьба, результатом которой являются чрезвычайно различные комбинации, вызывающие огромное разнообразие в расположении тканей на поперечном разрезе однодольного стебля. Швенденер установил в этом отношении до двадцати различных типов, из которых мы остановимся лишь на немногих, наиболее выдающихся. Но предварительно нужно еще заметить, что не все стереиды, встречающиеся в стебле, служат непременно для придания ему крепости: некоторые из них имеют, повидимому, более специальное назначение. Так, например, стереиды, окружающие наподобие влагалища местому в сосудных пучках средней части стебля кукурузы (рис. 139), расположены слишком невыгодно в механическом отношении (далеко от окружности), чтобы оказывать сколько-нибудь заметное влияние на прочность всего стебля; они, вероятно, служат главным образом для изолирования и охраны элементов местомного пучка. [1]

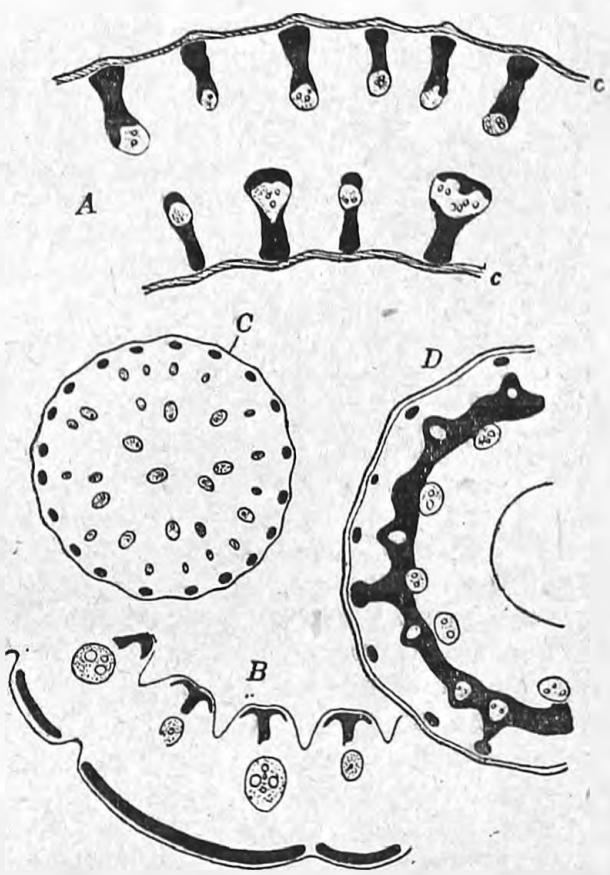



Рис. 148. Расположение механических элементов (черные места) на поперечных разрезах: *A* — листа Dasylirion; *B* — листа злака Gynerium argenteum; *C* — в ножке соцветия ароидного Atherurus; *D* — стебля злака Bromus. (По Швенденеру.)

Первый тип (рис. 148, *C*) представляют стебли (и черешки) некоторых ароидных. Под кожицею лежит ряд небольших отдельных пучков толстостенных прозенхимных клеток, а затем среди основной ткани разбросана масса сосудоволокнистых — или, вернее, местомных — пучков, так как эти пучки совершенно лишены механических элементов. Здесь, следовательно, механическая система развита весьма слабо, но все элементы ее сгруппированы у самой поверхности.

Другой тип представляют полые стебли некоторых камышей (сем. Cyperaceae). Сосудоволокнистые пучки расположены в один кружок, причем более крупные чередуются с более мелкими. В каждом пучке к проводящим элементам прилегает

[1] Тем не менее и в стебле кукурузы указанный Швенденером механический принцип выражен весьма резко, так как ближе к поверхности пучки сильно скучены и снабжены гораздо более толстыми механическими футлярами. Сверх того, под самою кожицею лежит тонкое механическое кольцо, составленное начисто из нескольких слоев стереид. Что стебель кукурузы всего крепче близ поверхности своей, легко заметить и без микроскопа.

снаружи и совнутри по группе механических элементов; поэтому отдельный пучок имеет как раз строение перекладины в виде I; прочный материал (стереиды) отброшен наружу и внутрь, а менее прочный образует между ними связку.

Третий характерный тип представляют стебли большинства наших злаков. Стереиды образуют на поперечном разрезе кольцо на некотором расстоянии от поверхности (рис. 148, *D*), которое, однако, местами пускает как бы отроги, упирающиеся в кожицу. В это кольцо частью погружены, частью примыкают к нему совнутри местомные пучки, которые часто охватываются механическими элементами. Механическая система образует здесь, следовательно, полый ребристый цилиндр, ребрами упирающийся в кожицу; в желобах между ребрами располагаются хлорофиллоносные клетки основной ткани.

Наконец, в сем. лилейных, орхидных и многих других хлорофиллоносные клетки до такой степени берут перевес над механическими элементами, что последние совершенно оттесняются от поверхности на известную глубину, где образуют на поперечном разрезе замкнутое кольцо (рис. 2), следовательно — в действительности — цилиндрическую трубку. Этот чрезвычайно распространенный тип допускает значительное разнообразие, так как сосудные пучки могут прилегать к механическому кольцу или снаружи, или совнутри; кроме того, во внутренней части стебля (которую здесь можно назвать сердцевиною) часто встречаются еще разбросанные пучки, совсем не связанные с механическим кольцом.

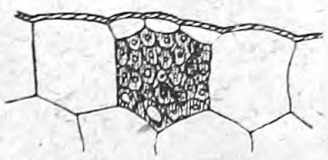


Рис. 149. Механический пучок в стебле ситовникового, образовавшийся из одной клетки кожицы (поперечный разрез). (По Габерланду.)

Не всегда, однако, сосредоточение механических элементов близ поверхности оказывается наиболее выгодным. Если данная часть растения должна сопротивляться не сгибу, а тяге, то механически выгоднее сплотить прочные элементы, собрав их в центре, [1] что, как увидим далее, действительно имеет место в корнях и корневищах, вообще в подземных органах.

С другой стороны, надлежащая крепость органа далеко не всегда обусловливается присутствием особых механических элементов. Кончик корня, например, вонзается в почву несмотря на то, что состоит исключительно из нежных, сочных клеток. Крепость сообщается ему тургором его клеток, напором сока на стенки. Но тургор зависит вполне от внешних условий, исчезая при недостатке влаги, а потому довольствоваться им во всех случаях невозможно. Образованием специальных механических элементов растение обеспечивает себе достаточную крепость даже при неблагоприятных условиях.

Новейшая физиологическая школа в анатомии растений выросла именно на механической ткани и с торжеством указывает на нее как на незыблемо установленную основу и наилучше изученную ткань растения. Название ткани она заслуживает только с физиологической точки зрения, так как происхождение механических элементов самое разнообразное. Они могут возникать из прокамбия, вместе с проводящими элементами сосудоволокнистых пучков, из мякоти, даже из кожицы (рис. 149). Мы видели, однако, что применение чисто-механического принципа требует известных ограничений; столь распространенные у однодольных футляры механических элементов, облекающие даже центральные пучки, очевидно удовлетворяют какой-то специальной цели.

О пробке однодольного стебля см. ниже при пробковой ткани двудольных.

[Раздорский (1917—1936) показал ошибочность взгляда, укоренившегося в ботанике на основе высказываний Швенденера и его учеников, а именно, будто Швенденер впервые и вместе с тем исчерпывающе осветил строительно-механические принципы в конструкции растений. Раздорский обратил внимание на то, что уже основатели учения о сопротивлении материалов (Галилей,

[1] Теоретически распределение прочной массы при этом безразлично, так как сопротивление тяге зависит лишь от общей площади поперечного сечения этой массы, но практически выгоднее сплотить ее, так как при сколько-нибудь неравномерном распределении тяги отдельные тонкие жилки скорее подвергаются опасности разрыва, чем один общий более толстый столб.

в 1638 г.), теории упругости (Роберт Гук) и анатомии растений (Неемия Грю, в 1672 г., в сотрудничестве с Р. Гуком) усмотрели в полотрубчатой конструкции соломины приспособление к достижению сопротивления продольному изгибу от действия тяжести (главным образом колоса) при экономной затрате материала; Грю, а затем Сенебье (1800) и Спенсер (1863) в сотрудничестве с Гукером развили эту мысль далее: Грю отметил аналогичное значение периферического расположения «волокон», «жилок» в листовых черешках со сплошным сечением; Спенсер говорил о значении периферического расположения «поддерживающих тканей» и полагал, что оно имеет значение для сохранения определенной формы, и положения органа и для сопротивления «постоянно меняющемуся ветру».

Грю и Гук правильно указали, что сосредоточением прочного материала в центре корней (в первичном строении) обусловливается возможность изгибов и искривлений корней при их росте в твердой почве. Фриц Мюллер (1866) отметил, что необходимая для лиан гибкость обусловливается тем, что «древесинное тело их обособляется вдоль по длине на более или менее независимые куски или же пропизывается тяжами более мягкой ткани».[1]

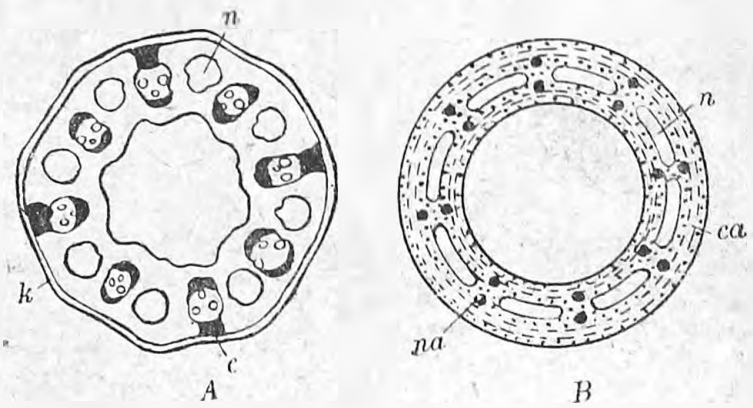



Рис. 150. *A* — схема поперечного разреза стебля Trichophorum germanicum. Увелич. 30 (по Габерландту); *B* — схема поперечного разреза фабричной трубы в Елизаветпорте (уменьшение 90, из курса железобетонных сооружений); *k* — кожица; *c* — склеренхимные тяжи; *na* и *ca* — железная арматура, *n*, *n* — полости. Тяжи склеренхимы работают аналогично железным прутьям; кожица — аналогично железной обмотке; мягкие и тонкостенные ткани — аналогичны бетонному заполнению.

Швенденер (1874) дал впервые развернутое учение о тканях прочности («механических тканях») и о распределении их в органах растений, но его концепция «механического принципа в анатомическом строении» растений страдает рядом ошибок: 1) в самом деле, при истолковании деталей распределения стереома[2] Швенденер говорит о **I**-балках, о фалангах **I**-балок; Раздорский показал (1924, 1928), что применение здесь этих терминов совершенно ошибочно; 2) тяжам, удаленным от периферии органа, Швенденер приписывает неизвестное «местное значение», вводя, таким образом, вспомогательную гипотезу; 3) «немеханическим» тканям Швенденер приписывает, от случая к случаю, роль «заполнения» «**I**-балок». Вопрос о принципах распределения стереома в теле растения и о роли «немеханических» тканей в строительно-механическом отношении получает правильный ответ, если принять во внимание комплексный характер растительных сооружений, их аналогию с железобетонными сооружениями — балками, колоннами; в этих сооружениях имеется железный каркас (арматура) и бетонная основная масса (заполнение) (рис. 150); монолитность в работе осуществляется путем распределения железных проволок, стержней среди заполнения; применяются и специального типа сетки (штрекметалл и пр.); в предупреждение внутренних сдвигов, колонны снабжаются спиральной обмоткой из железа, в балках стержни частично располагаются под углом в 45° к продольной оси балки; во всех случаях практикуется заякоривание арматуры.

Раздорский констатирует в строении органов растений осуществление тех же принципов: роль арматуры здесь играют тяжи и пластинки стереома, роль заполнения — тонкостенные ткани (паренхима и др.) (рис. 150 и 151); монолитность в работе различных компонентов обеспечивается «заякориванием» стереома

[1] [Изложение истории развития учения о строительно-механических принципах в строении растений см. у Раздорского (1917, 1923—1934).

[2] Так называет Швенденер совокупность механических тканей органа.]

путем сращения тяжей стереома друг с другом — особенно в стеблевых узлах, в местах прикрепления ветвей, черешков листьев — и с окружающими тканями раздробленностью стереома, особенно ясно выраженной у однодольных и у двудольных в первичном строении; [1] имеется и «обмотка» — в предельной форме — в виде сплошной кожицы или поверхностных слоев «прочной ткани»; тяжи частью идут под углом около 45° к продольной оси, что особенно ясно выражено в базальной части стволов пальм. В свете учения о растениях, как комплексных сооружениях, мы получаем ясное представление о строительно-механической роли и «механических тканей» и тканей «заполнения» (Раздорский, 1923—1924, 1928).

Учение о значении полотрубчатой конструкции для самостоятельно поддерживающихся надземных органов растений Швенденер развил подробнее своих предшественников, но его учение привнесло ряд ошибок и противоречий: 1) основным механическим фактором для растений он считает изгибающее действие ветра (рассматривая его при этом как фактор статический) и 2) основным принципом строения названных органов — жесткое (не податливое) сопротивление изгибу («Biegungssteifigkeit») при малой затрате строительного материала; [2] целый ряд вычислений Швенденера имеет целью доказать полную аналогию в этом отношении между стереомом полых стеблей и железным остовом полотрубчатого моста; 3) сплошные конструкции Швенденер определенно признает нерациональными, что подчеркнуто им — в отношении стволов деревьев — в полемике с Детлефсеном. [3] На это Раздорский указал, что 1) для растения, как сооружения, серьезными являются и факторы статические и факторы динамические (порывы ветра, удары капель дождя), что 2) сравнительные вычисления Швенденера основаны на недоразумении и совершенно не доказательны и что 3) признание конструкции наиболее крупных и долговечных растительных конструкций «нерациональными» делает теорию Швенденера крайне ограниченной в ее применении; однако, с другой стороны, и в применении к «рациональным», по Швенденеру, полым стеблям (соломинам злаков, и др.) его теория приемлема в той мере, в какой эти стебли можно признать жесткими на изгиб от ветра.

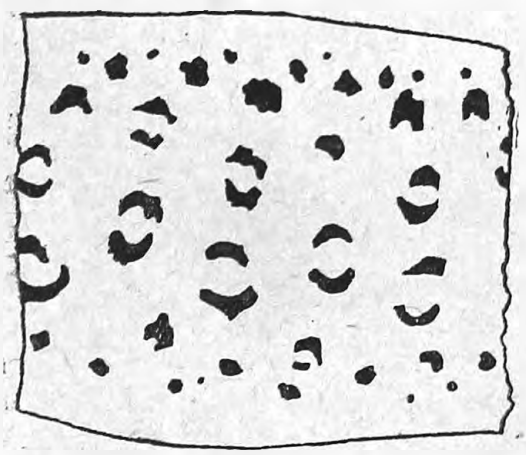


Рис. 151. Схема средней части поперечного разреза листа Yucca filamentosa. Кожица и тяжи склеренхимы зачернены. (По Раздорскому.)

К более стройной теории мы придем, если — по Раздорскому — учтем более полно и механические факторы и черты конструкции растений.

Упругая устойчивость по отношению к продольному изгибу силою тяжести (веса органа и поддерживаемых им частей растений, отягчаемых иногда дождевой водой и снегом) и прочность по отношению к действию ветра установившейся скорости обеспечивается, при экономной затрате материала, периферическим расположением прочного материала; по отношению к динамическим воздействиям (порывам ветра, ударам капель дождя) органы растений ведут себя как пружины изгиба, что имеет большое значение, так как при ударных воздействиях места соединений органов (оснований листьев со стеблями, ветвей со стволом и т. д.) являлись бы иначе весьма опасными, и так как почва лишь в слабой мере

---

[1] [В древесине двудольных и голосемянных, где либриформ или же толстостенные трахеиды распределены диффузно среди массы тканей, комплексный характер конструкции не бросается в глаза.

[2] В полемике с Детлефсеном Швенденер (Schwendener, 1884) настаивает на этой формулировке.

[3] Если для стройности своей теории Швенденер, таким образом, наиболее крупные и долговечные растительные сооружения признал конструктивно нерациональными, то он легко шел на это потому, что скептически относился к дарвинизму.]

может поглощать живую силу (работу) ударов, если эти удары не поглощены работой упругих деформаций наземных органов растений. Пружина изгиба должна иметь материал, приближенный к нейтральной плоскости, и притом материал ее, помимо прочности и упругости, должен обладать значительным упругим живым сопротивлением, т. е. способностью совершать большую упругую работу деформаций на единицу объема ($a_e$). [1] Надо принять еще во внимание необходимость раздробленности арматуры (см. выше).

У стеблей первичного анатомического строения (постоянного у большинства однодольных и временного у голосеменных и двудольных) берет верх периферическая тенденция: здесь решающим моментом является обеспечение при быстром росте сопротивления продольному изгибу силою тяжести с малой затратой материала, потребность же в пружиноподобной конструкции стоит на заднем плане; [2] центропетальная тенденция древесных стволов (и ветвей), где сечение является сплошным, с наиболее плотным, прочным и упругим материалом в центральной части (особенно — в «ядре»), отвечает высокой потребности в работе пружины. [3]

Конструкция, занимающая среднее положение, наблюдается у крупных листьев (в пластинках многих лилейных, в черешках пальм и пр.); так как здесь высоки и статические требования (в силу большой тяжести листьев, действующей на длинном плече) и потребности в пружинной работе (в силу большой парусной поверхности), то сплошное поперечное сечение с приблизительно равномерным распределением арматуры по сечению (рис. 151) является здесь конструктивно рациональным. [4]]

## Стебель двудольных и голосемянных

**Развитие стебля.** [При рассмотрении взрослого стебля хвойного или двудольного мы в подавляющем большинстве случаев находим сплошной цилиндр ксилемы (древесины) и флоэмы (луба), разделенных тонкой прослойкой камбия. По внутренней прилегающей к сердцевине стороне этого цилиндра часто встречаются различной формы выступы, как бы вдающиеся в сердцевину. Эти выступы, сложенные прозенхимной, сосудоволокнистой тканью, многими авторами [5] принимались за остатки первичных пучков, последующим слиянием которых образуется сплошной цилиндр древесины и флоэмы (рис. 152). Однако, еще Санио [6] отметил, что у целого ряда древесных и травянистых двудольных, а частично и у хвойных, в прокамбиальной ткани эмбриональной зоны стебля невозможно обнаружить заложение отдельных пучков. В большинстве случаев наблюдается сплошной прокамбиальный слой, названный Санио кольцом утолщения. Позже Костычев [7] на основании детального исследования уточнил основные черты строения стебля двудольных. По Костычеву, в конусе нарастания стебля могут закладываться либо сплошное кольцо прокамбия, либо отдельные прокамбиальные пучки. Развивающиеся между отдельными пучками полоски камбиальных клеток образуют так называемый межпучковый кам-

---

[1] [Произведенное Раздорским (1924) исследование обнаружило высокие значения величины $a_e$ для тканей прочности у растений.

[2] Растения в фазе первичного строения большею частью живут в тесных группах, имеют небольшую высоту и допускают — в силу пропорций их размеров — большие относительные прогибы; поэтому они подвергаются порывам ветра лишь невысокой интенсивности и, сверх того, могут большею частью пассивно уклоняться при действии ветра.

[3] Эти растения имеют большею частью огромные парусные поверхности, подвергаемые в течение ряда лет действию интенсивных порывов ветра, причем уклонение от действия более сильных ударов ветра возможно в несравненно меньшей мере, нежели в случае малых растений, — в силу иных пропорций в размерах органов, нежели в случае малых растений. (О пропорциях размеров см.: Раздорский, 1923, 1926.)

[4] См. еще о стволах древовидных однодольных и о ветвях бамбуков (Раздорский, 1932, 1936).]

[5] [Hanstein, 1858; Nägeli, 1858; de Bary, 1877; Sachs, 1882.

[6] Sanio, 1863.

[7] Костычев, 1917, 1921; Kostytschew, 1924.]

бий; его клетки путем деления откладывают только паренхимные клетки, впоследствии часто деревенеющие.

Для правильного понимания строения стебля необходимо тщательно различать процессы развития меристематических тканей и дифференциацию их производных. Так, ткани возникающие непосредственно из прокамбия, называются первичными тканями в отличие от отлагаемых камбием тканей вторичных. На поперечных разрезах прокамбий легко отличается от камбия тем, что клетки прокамбия делятся во всех направлениях без какого-либо заметного порядка, тогда как клетки камбия делятся преимущественно тангентально-продольными перегородками. Поэтому ткани, возникшие непосредственно

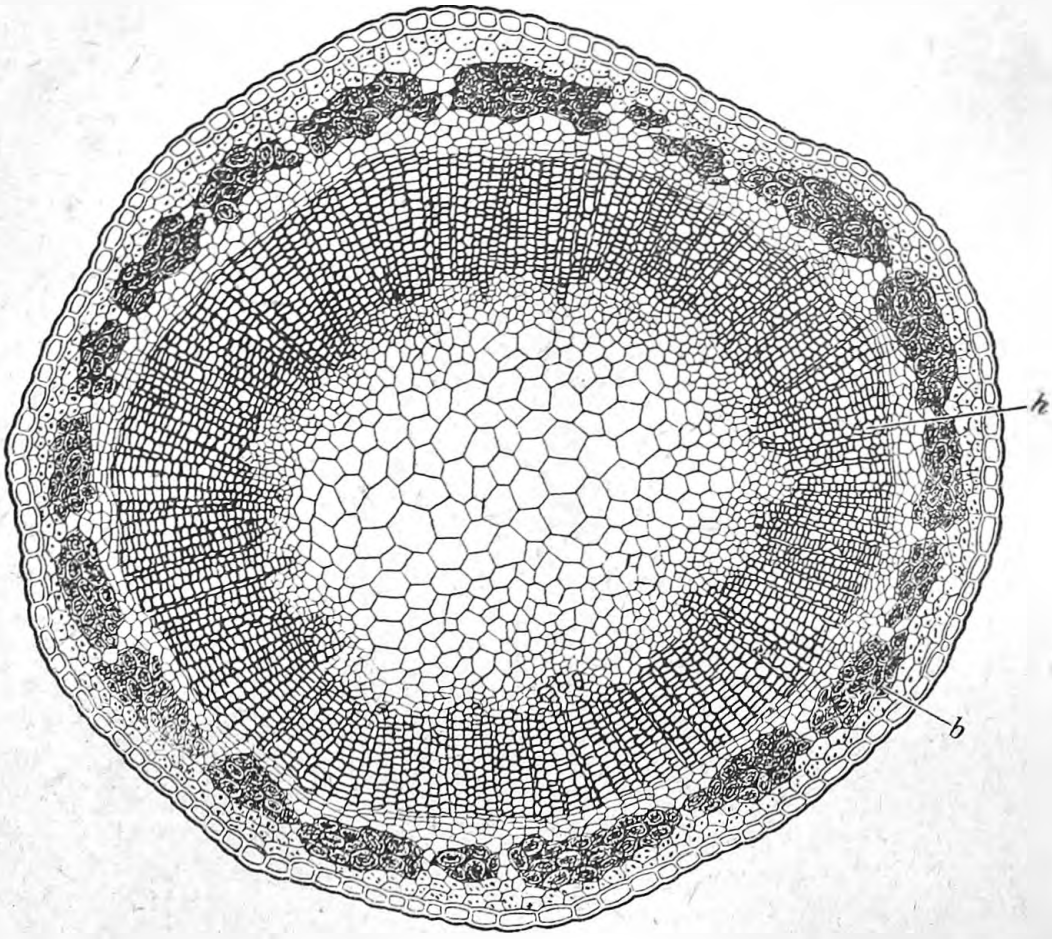



Рис. 152. Поперечный разрез стебля льна. Слияние сосудоволокнистых пучков совершилось очень рано. Древесина *h* образует сплошное кольцо, на внутренней границе которого заметны лишь слабые группы элементов первичной древесины, внедряющиеся в сердцевину. В коре бросаются в глаза пучки толстостенного луба (прядильные волокна льна) — *b*. (По Франку.)

от прокамбия, будут состоять из клеток, расположенных в кажущемся беспорядке, тогда как отлагаемые камбием ткани состоят из клеток, расположенных более или менее правильными радиальными рядами.

По Костычеву, следует различать два типа строения стебля: а) с замкнутым кольцом прокамбия и б) без сплошного прокамбиального кольца. Наиболее типичным случаем будет развитие сплошного кольца древесины и луба из кольца прокамбия. На рис. 153 можно видеть строение молодого стебля Veronica Chamaedrys. Слева внизу видны беспорядочно сгруппированные клетки сердцевины и несколько сосудов первичной ткани, за которыми поднимаются радиальные ряды древесины, отложенной камбием. За камбием лежит луб, клетки которого несут явные черты дифференцировки от прокамбия. Справа срез, сделанный на 0,5 мм ниже предыдущего. Ширина древесинного слоя не увеличилась, активность камбия невелика, но элементы древесины дифференцировались. Это случай, когда не образуется листовых следов. В некоторых же случаях, после обра-

зования сплошного прокамбиального кольца, развитие листовых следов вызывает разрывы в сплошном кольце первичных тканей. Может быть сплошное кольцо древесины и перерыв в первичном лубе или, наоборот, однородное кольцо луба, с перерывом в древесине. Развитие листовых следов, вызывающее неоднородное развитие тканей, по К о с т ы ч е в у, зависит от экологических условий. Так, например, у дуба весенние побеги, выросшие в затенении, не развивают листовых следов, залагая сплошные кольца первичных тканей, тогда как побеги, взятые из более южных местностей и развивающиеся в условиях действия прямого солнечного света, образуют ясные листовые следы.[1] Иногда залагается сплошное прокамбиальное кольцо, но дальнейшее развитие прокамбия происходит только в местах, соответствующих будущим листовым следам, а между ними размещается мелкоклеточная ткань с редко делящимися клетками. Клетки, развивающиеся из последней, весьма похожи на клетки основной паренхимы. Развитие отдельных листовых следов с последующим развитием в них камбия

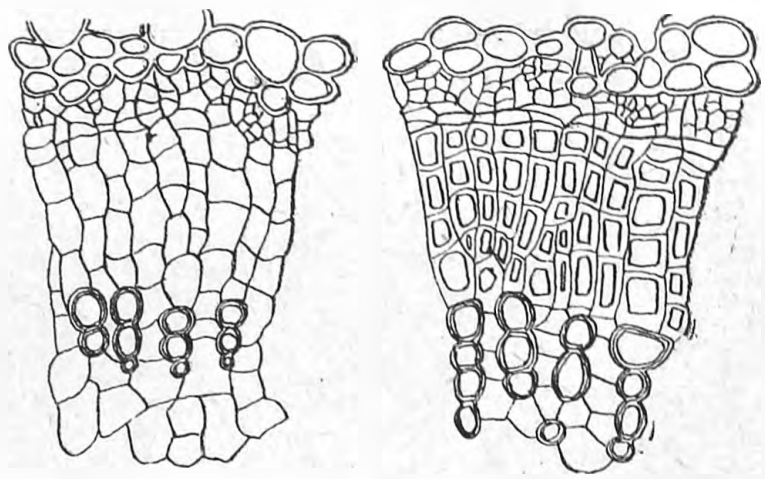


Рис. 153. Части поперечного разреза молодого стебля Veronica Chamaedrys (По К о с т ы ч е в у.)

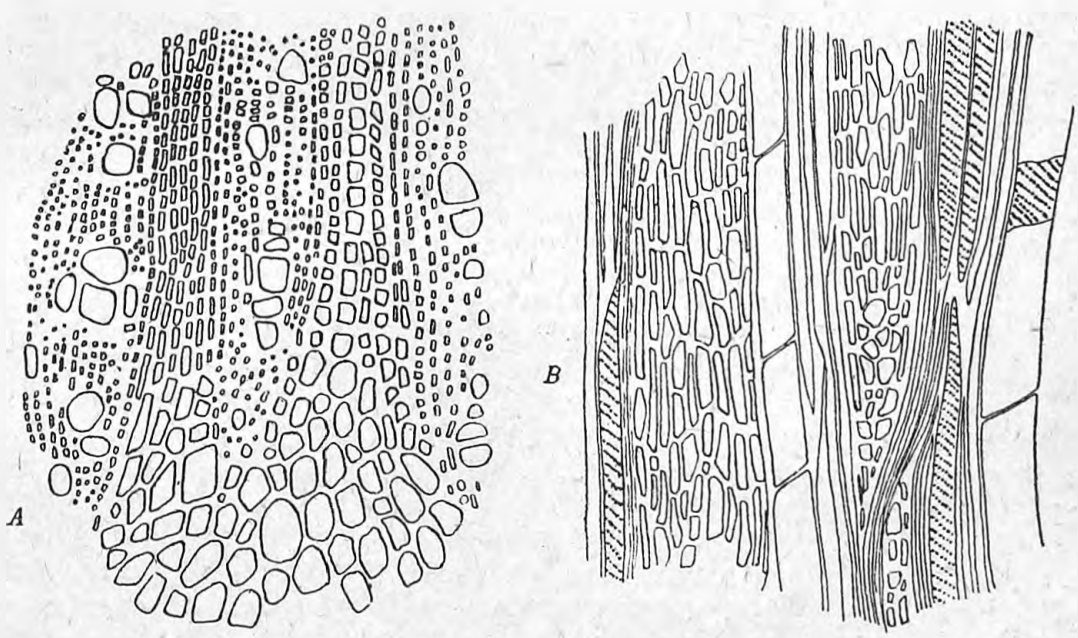



Рис. 154. Части поперечного (*A*) и продольного (*B*) разрезов старого стебля Cirsium arvense. В *A* видны внутренние части древесины разросшихся листовых следов (пучков). Межпучковый камбий отложил исключительно паренхиму, отделяющую пучки друг от друга. В *B* между сливающимися пучками, состоящими из пористых сосудов и волокон, расположены прослои паренхимы с тонкими, но древеснеющими стенками клеток. (По К о с т ы ч е в у.)

приводит к их разрастанию в радиальном направлении. Одновременно появляется межпучковый камбий. Рис. 154, *A* показывает картину радиального разрастания листовых следов с одновременным умножением межпучковой паренхимы. На рис. 154, *B* виден тот же участок в продольном разрезе, показывающий, что межпучковый камбий откладывает только паренхимные элементы. Третьим слу-

[1] [По вопросу о влиянии листовых пучков на строение стебля см. также E a m e s, 1911; B a i l e y, 1911.]

чаем развития является заложение сплошного прокамбиального кольца с последующим пространственным разделением механической и проводящей ткани. На рис. 155 видно заложение двух листовых следов (по краям) и одного специального пучка (в центре), соединенных прослоями прокамбиальной ткани. В некоторых случаях прямо из прокамбия (извне) образуется сплошное кольцо механических элементов, а изнутри более или менее заметные листовые следы, но такие следы не являются еще отдельными сосудными пучками. Часто из наружных слоев прокамбия развивается слой камбия, деятельность которого несколько усложняет картину строения стебля. Наиболее часто этот тип развития встречается у зонтичных и крестоцветных, а также довольно часто и у сложноцветных.

Развитие отдельных пучков прокамбия приводит к строению стебля, при котором сосудоволокнистые пучки являются окруженными основной паренхимой. В этих случаях камбий развивается только в пределах пучка и деятельность его является относительно кратковременной. По Синноту и Бейли,[1] растения с отдельными сосудоволокнистыми пучками появились филогенетически позже растений со сплошным кольцом древесины и луба и, должно быть, происходят от них. Возможно, судя по новейшим систематическим и анатомическим данным, что однодольные являются производным от двудольных типа Ranales, не имеющих сплошного прокамбиального кольца утолщения.]

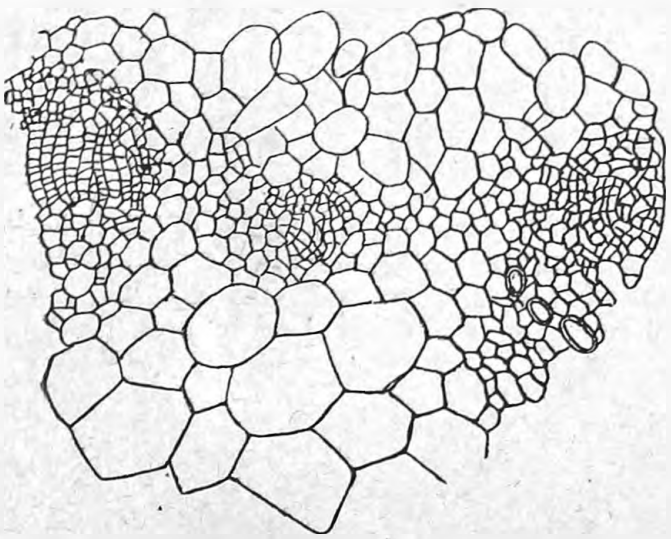


**Рис. 155. Части поперечного разреза прокамбиального кольца Anthriscus silvestris. По краям — начинающие развиваться листовые следы, в середине — специальный пучок. Все пучки соединены прослойками прокамбия, но сплошного камбиального кольца не образуется. (По Костычеву.)**

Как во флоэме, так и в ксилеме самые молодые части будут те, которые лежат всего ближе к камбию; но так как камбиальное кольцо отлагает элементы флоэмы кнаружи, а элементы ксилемы — ковнутри, то самая старая часть ксилемы есть самая внутренняя, а во флоэме, напротив,— самая наружная. Поэтому отдельные пучки первичной флоэмы следует искать кнаружи от сплошной флоэмы на самой границе вторичной коры (т. е. флоэмы) с первичной корою, представляющей основную ткань.

**Камбий**. [Особый интерес среди тканей стебля, естественно, привлекает к себе камбий. Это почти единственная ткань взрослого стебля, сохраняющая функцию деления клеток, т. е. более или менее постоянное или, чаще, периодическое образование новых элементов.] Отдельная камбиальная клетка[2] имеет вид четырехгранной призмы, концы которой скошены наподобие односкатной или двускатной крыши, причем скаты обращены направо и налево относительно радиуса органа. Поэтому на поперечном разрезе камбиальная клетка имеет приблизительно четырехугольное очертание (рис. 62), но сплюснута по радиусу, на продольном же форма ее различна — смотря по направлению разреза; на тангентальном разрезе, проведенном параллельно окружности (вернее — перпендикулярно к радиусу) и лежащем в плоскости камбиального слоя, мы заметим крышевидное заострение камбиальных клеток (рис. 157), тогда как на радиальном продольном разрезе, пересекающем камбий, клетки последнего представятся отделенными от выше и ниже лежащих клеток горизонтальными перегородками

[1] [Sinnot a. Bailey, 1914.]
[2] Velten, 1875; Krabbe, 1886; Krüger, 1892.

(рис. 50, *г*). Между тем как тангентальные стенки камбиальных клеток всегда тонки и гладки, радиальные заметно утолщены (рис. 62) и снабжены круглыми порами, которые расположены в один ряд и отделяются друг от друга поперечными утолщенными перекладинками; особенно ясен этот узор, когда камбий находится в покое, т. е. зимою, так как в это время радиальные стенки толще, чем летом. [Относительное утолщение радиальных стенок клеток камбия, по сравнению с тангентальными, не следует рассматривать как вторичное утолщение клеточных оболочек во флоэме или ксилеме. Поэтому и поры, образующиеся в клетках вторичной ткани за счет вторичного утолщения клеточной стенки, не гомологичны камбиальным порам. Последние гомологичны только первичным норовым полям стенок клеток, подвергающихся вторичному утолщению.] На местах этих первичных пор, имеющихся уже в отчленяющихся от камбия клетках, развиваются окаймленные поры на элементах древесины или ситовидные пластинки на элементах луба, отлагаемых камбием. Камбиальная клетка густо наполнена плазмою, в которой можно различить и клеточное ядро, обыкновенно вытянутое по длине клетки; другие же вещества, как крахмал и хлорофилл, встречаются редко.

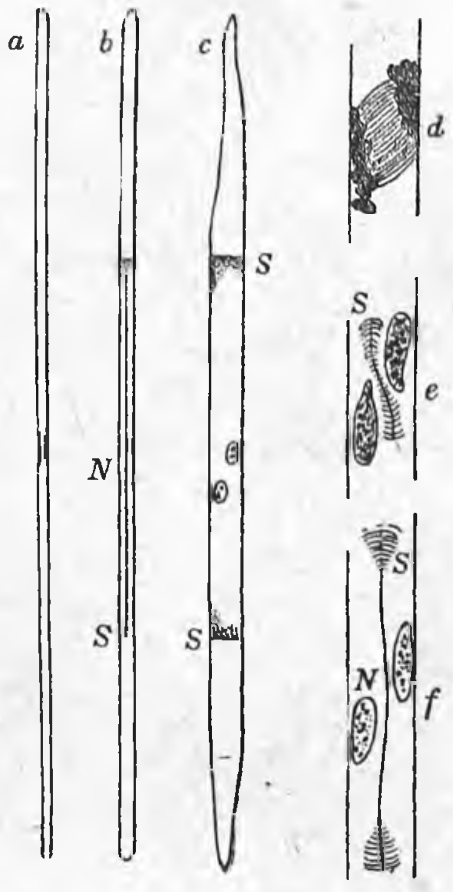



Рис. 156. Pinus strobus L.: *a* — камбиальная клетка в радиальном положении с косо расположенной ядерной фигурой; *b* — она же с дочерними ядрами (*N*) и клеточной пластинкой; *c* — клетка, как и *b*, в тангентальном положении; *d* — фигура деления ядра из *a* (увеличенная); *e* — начало образования клеточной пластинки; *f* — более поздняя стадия клеточной пластинки; *S* — «киноплазмозомы», собрание плазменных нитей, образующих разделяющую стенку. (По Бейли.)

[Преобладающим типом деления камбиальных клеток является деление их в тангентальной плоскости. Должно быть в силу наибольшей сплюснутости этих клеток в радиальном направлении полярная ось первых фигур — митоза — располагается косо (рис. 156); однако, новая стенка, вначале образующаяся в виде клеточной пластинки, располагается по длинной оси клетки, т. е. параллельно ее тангентальным стенкам. В результате тангентальных делений] производные от камбия клетки расположены на поперечном разрезе всегда в несколько слоев, образуя правильные радиальные ряды (рис. 62). [По вычислениям Р а а т ц а,[1] к осени (за период роста) накопляется в радиальном ряду в древесине 105—110 элементов (клеток), тогда как во флоэме — всего 10—11. Размеры дифференцирующихся от камбия клеток связаны с размерами начальных клеток камбия. По Б е й л и,[2] веретенообразные осевые клетки камбия голосеменных достигают 3,8 мм длины, а таковые же у высших покрытосеменных с ярусным камбием — всего 0,3—0,6 мм. Эти цифры согласуются с большей общей длиной элементов древесины у голосеменных, по сравнению с длиною этих же элементов у высших покрытосеменных.

По расположению осевых элементов камбий может быть разделен на два типа; н е я р у с н ы й, в котором все клетки располагаются без какой-либо резко заметной правильности, и я р у с н ы й, где явно видно расположение этих клеток более или менее правильными горизонтальными рядами (рис. 157). Такое расположение клеток вытекает из различного типа деления и разрастания камбиальных клеток. У высших споровых, голосеменных и примитивных двудоль-

[1] [R a a t z, 1892 *a*.
[2] B a i l e y, 1923.]

ных распространен неярусный камбий, тогда как в древесине высоко специализированных двудольных преобладает ярусный]. [1] Действительно ли все эти слои нежных клеток одинаково входят в состав камбия, представляется спорным; возможно допустить, что большинство их суть молодые элементы древесины или луба, уже выделившиеся из камбия, но не достигшие окончательного развития и не вполне еще утратившие камбиальный характер. [Отделившиеся от камбия в обе стороны, внутрь и наружу, клетки не сразу приобретают те окончательные размеры и форму, которые характерны для них по окончании развития. Наиболее примитивные начальные клетки камбия мало отличаются от их еще не дифференцировавшихся производных и вместе с ними образуют слой

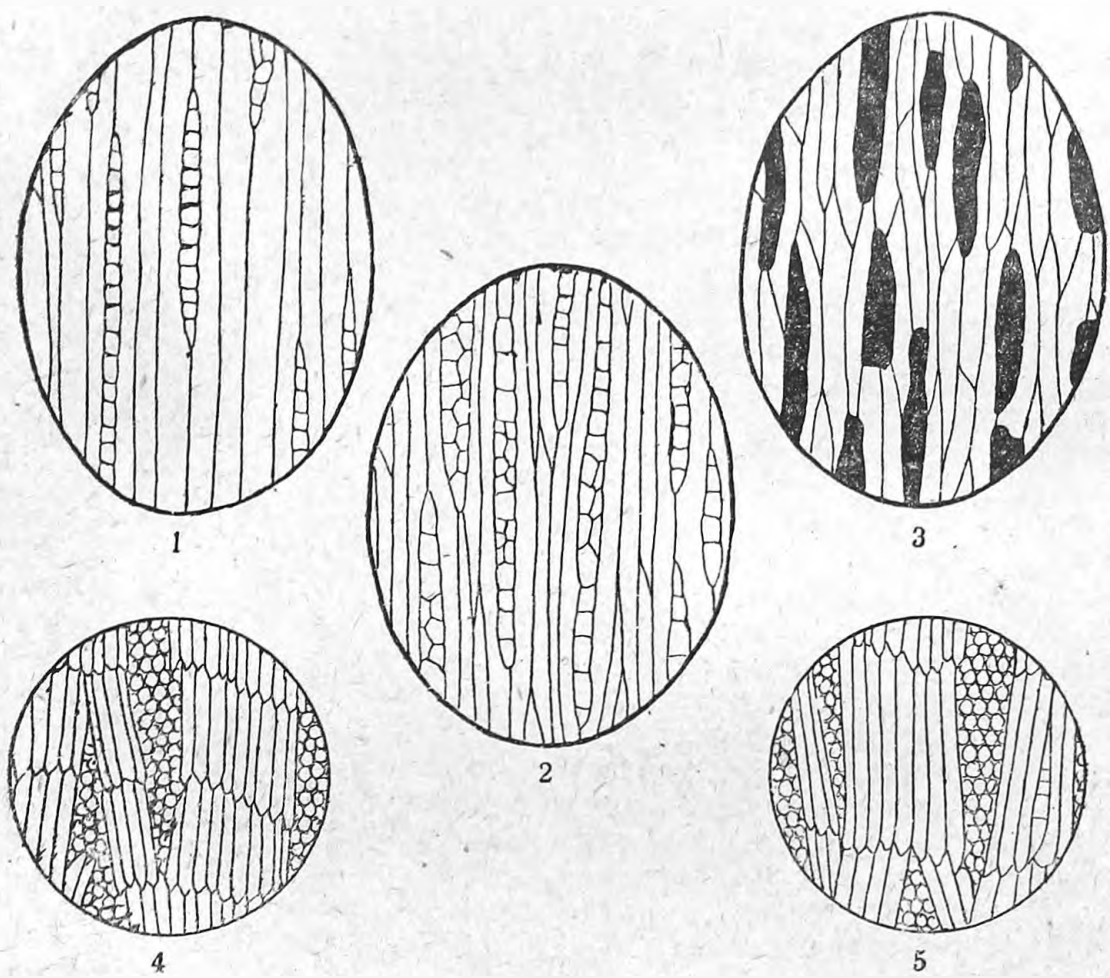



Рис. 157. Различное положение начальных клеток: *1*, *2*, *3* — в неярусном камбии; *4*, *5* — в ярусном камбии; *1* — Pinus strobus; *2* — Myristica philippensis; *3* — Fraxinus americana; *4* — Robinia Pseudo-Acacia; *5* — Heritiera littoralis. (По Бейли.)

в несколько рядов, называющийся камбиальной зоной.] Всего важнее решить вопрос — существуют ли в камбиальном слое особые клетки для образования новых лубяных элементов и другие, производящие только новую древесину, или такого разграничения нет. Взгляд ученых на камбий двудольного стебля менялся уже неоднократно. Гартиг [2] считал его двуслойным; один слой производит элементы древесины, а другой — новые элементы луба. Впоследствии тщательные исследования Санио [3] над сосной привели его к тому заключению, что производящие клетки луба и древесины в камбии не разделены, т. е. что камбий, собственно, состоит из одного только слоя клеток, так что в каждом из радиальных рядов, замечаемых на поперечном разрезе,

[1] [Bailey, 1923; сводка работ этого автора у Александрова, 1936.]

[2] Теодор Гартиг (отец), знаменитый лесовод и известный ботаник.

[3] Sanio, 1876; Krabbe, 1884 (исследования Краббе показали, что схема Санио применяется и к лиственным породам); Mischke, 1890; Schoute, 1902.

имеется всего одна только клетка, вполне заслуживающая название камбиальной; эта клетка дает начало как лубяным, так и древесинным элементам, помещающимся в одном с нею радиальном ряду. Происходит это следующим образом. От времени до времени камбиальная клетка делится продольною перегородкою, параллельною поверхности (тангентальною), на две равные клетки — внутреннюю и внешнюю, из которых одна сохраняет свойства камбиальной клетки, другая же употребляется на построение луба или древесины, смотря по ее положению: если внешняя клетка остается камбиальною, то внутренняя прибавится к древесине; в противном случае получается новый лубяной элемент. Так как древесина нарастает гораздо быстрее и обильнее луба, то при тангентальном делении камбиальной клетки внешняя клетка чаще, нежели внутренняя, будет оставаться камбиальною. Таким образом, каждая камбиальная клетка, благодаря тангентальному делению, как бы нанизывает радиальный ряд элементов, частью древесинных, частью лубяных, причем древесинные откладываются ею внутрь в центробежном порядке, лубяные же — возникают кнаружи от камбия в обратном, центростремительном порядке; первые накладываются друг на друга, вторые подкладываются новые под старые. В древесине элементы будут тем моложе, чем ближе они лежат к окружности органа; в лубе же, напротив, внутренние всегда моложе внешних, но в обоих случаях элементы тем моложе, чем ближе они лежат к общей их колыбели — камбию.

По наблюдениям Санио, выделенные из камбия клетки не превращаются непосредственно в древесинный или лубяной элемент, а предварительно сами делятся тангентально на две клетки; вследствие этого оба рода элементов возникают из камбия, так сказать, парами. Впрочем, от этой общей схемы даже у сосны нередко встречаются различные уклонения: вслед за раздвоением выделившегося из камбия элемента одна из двух клеток или даже обе могут еще раз повторить тангентальное деление, а следовательно клетка, отделившаяся от камбиальной, даст тогда начало не двум, а трем-четырем древесинным или лубяным элементам. В начале XX столетия, впрочем, возникли сомнения относительно верности всего учения Санио об однослойности камбия, [1] [которые и поныне не рассеялись.

В результате деления клеток камбия в тангентальной плоскости и образования из них все новых и новых элементов (древесины и луба), накладывающихся на прежде образованные, происходит разрастание стебля в толщину или, как говорят, вторичное утолщение стебля. Вторичное утолщение, при котором камбий, благодаря наслоению новых элементов древесины, меняет постоянно свое положение (скользит от центра к периферии), в свою очередь приводит к необходимости увеличения площади (обхвата) камбиального слоя. Последнее достигается, по Бейли (Bailey, 1923), с одной стороны, разрастанием самих камбиальных клеток в тангентальном направлении, а с другой — умножением их количества путем спорадического деления радиальными перегородками. [2] В механизме последнего имеются некоторые особенности, отличающие его от описанного выше деления клеток камбия в тангентальной плоскости. Деление клеток камбия типичными радиальными перегородками наблюдается, однако, не всегда. Часто можно наблюдать различные переходы в положении разделяющей клетку перегородки — от радиального до почти поперечного (рис. 158, *B*, *C*, *D*). У споровых, голосемянных и примитивных двудольных распространенным типом деления клеток камбия, при их умножении, является деление путем

[1] См. особенно Raatz, 1892*a*; Nordhausen, 1899; Schoute, 1902; Александров, 1936.

[2] По Бейли (1923), одногодичный стебель Pinus Strobus имеет окружность камбия в 12566 μ со средней длиной веретенообразных начальных клеток в 870 μ и тангентальным диаметром в 16 μ. Шестидесятилетний стебель той же сосны имеет окружность камбия в 1 256 640 μ при средней длине веретенообразных клеток камбия в 4000 μ и среднем тангентальным диаметром в 42 μ. Средний тангентальный диаметр клеток сердцевинного луча в одногодичном стебле — 14 μ, а в шестидесятилетнем — 17 μ. Таким образом, если увеличение окружности камбия при утолщении стебля было бы следствием только одного тангентального разрастания камбиальных клеток, то последние должны были бы разрастаться непомерно, достигая по тангентальному диаметру 150 μ и больше. Однако, этого на самом деле не происходит.]

заложения перегородок, направленных косо-поперечно по отношению к оси клетки (рис. 158, *A*). Такое деление, при условии дальнейшего продольного роста дочерних клеток, должно было бы привести только к сильному продольному (в направлении оси стебля) удлинению камбиального слоя, которое может быть несоразмерным общему удлинению стебля. Однако, эта возможная несоразмерность устраняется, так как дочерние клетки, удлиняясь, скользят своими стенками одна об другую и, таким образом, взаимно вклиниваются (рис. 158, *aa*, рис. 159). Это явление получило название скользящего роста клеток.[1] При косо-поперечном делении камбиальных клеток, сопряженном со скользящим ростом, образуется неярусный камбий (рис. 158). У высших двудольных клетки камбия делятся продольными радиальными перегородками (рис. 158, *E*), образуя в результате ярусный камбий. Между неярусным и ярусным камбием существует ряд переходов, обусловленных различным положением перегородок, залагающихся при делении камбиальных клеток (рис. 158, *B*, *C*, *D*).]

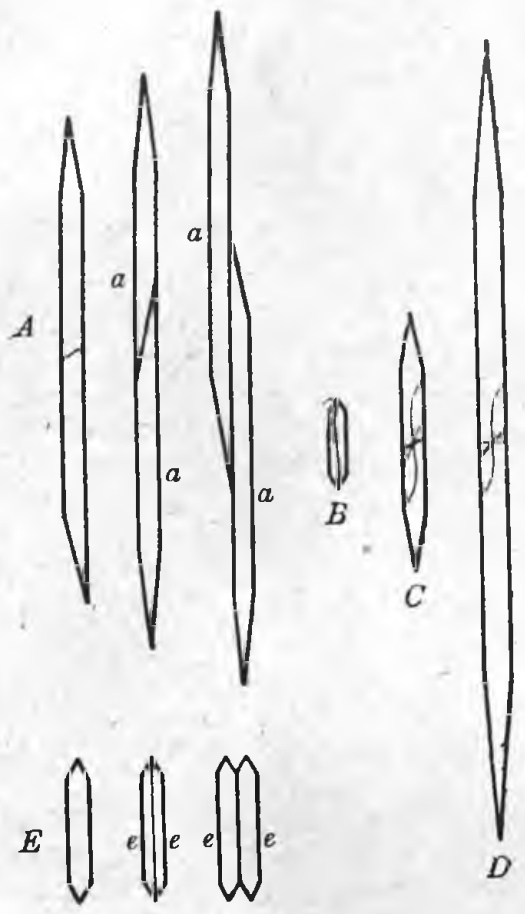



Рис. 158. Схема деления камбиальных клеток при периферическом разрастании камбия: *A* — при неярусном расположении; *a*, *a* — продукты деления и их положение при скользящем росте; *E* — при ярусном расположении; *e*, *e* — продукты деления; *B* — камбиальная клетка ярусного камбия; *C*, *D* — камбиальные клетки неярусного камбия. (По Бейли.)

**Сердцевинные лучи**. На отсутствие разграничения производящих клеток луба и древесины в камбие, повидимому, указывает уже постоянное совпадение сердцевинных лучей по обе стороны камбия: каждый луч, проходящий по древесине, непременно имеет соответствующее продолжение в лубе, следовательно всегда пересекает камбий. Если бы в камбие имелись отдельные производящие клетки для луба и древесины, то могло бы случиться, что лишь одна из них разделилась бы поперечными перегородками на ряд паренхимных клеток,[2] как это необходимо для образования луча, и тогда луч получился бы односторонний, чего, однако, никогда не замечается. Если же в радиальном ряду имеется вообще только одна камбиальная клетка, то понятно, что, раз она разделилась поперечными перегородками на ряд паренхимных клеток, дальнейшее возникновение волокон в этом ряду делается невозможным по обе стороны камбия; вместо того отлагаются паренхимные клетки, которые располагаются в радиальные ряды и тянутся по ксилеме и флоэме. Эти-то полоски, расщепляющие древесину и флоэму на участки, называются вторичными сердцевинными лучами. С первичными лучами они сходны в том отношении, что также со-

[1] [О явлении скользящего роста сообщается еще у Санио (Sanio, 1875); позже о нем сообщают Краббе (Krabbe, 1886), Клинкен (Klinken, 1914), Ниф (Neeff, 1920). Скользящий рост отмечается также для клеток точки роста (Lundegårth, 1914). Недифференцированные производные камбия, несомненно, также обладают способностью к скользящему росту. Отметим здесь особо, что переход от недифференцированного к дифференцированному состоянию протекает очень быстро (Костычев, 1924).

Несмотря на многократные указания на скользящий рост механизм этого явления в сущности еще не объяснен. Возможность же скольжения камбиальных клеток (или других) одной вдоль другой, повидимому, связана с их физиологическими особенностями и с большой пластичностью их оболочек и межклетного вещества срединной пластинки.]

[2] Иногда, впрочем, для образования луча не вся камбиальная клетка делится поперек, а от одного из концов ее отрезаются поперечною перегородкою одна-две короткие клетки.

стоят из паренхимных клеток; разница же та, что первые заложены были основною тканью, а последние суть всецело продукты деятельности камбия. Отличить на поперечном разрезе первичный луч от вторичного нетрудно. Первичный луч всегда простирается до самой сердцевины с одной стороны и до первичной коры — с другой; вторичный же до сердцевины не доходит, так как он образуется, когда уже есть часть древесины, отделяющая камбий от сердцевины; с другой стороны, он не достигает и до первичной коры; следовательно, он расщепляет массу ксилемы и флоэмы только на известном протяжении, которым определяется его возраст; чем длина луча меньше, тем позже он образовался. Раз образовавшись, сердцевинный луч никогда более не прекращается, т. е. если где-нибудь в камбиальном кольце начинается образование паренхимных клеток вместо прозенхимных, то оно продолжается в течение всей жизни растения; поэтому все лучи всегда доходят до камбия, — также косвенное доказательство однослойности камбия. Число сердцевинных лучей увеличивается с каждым годом по мере расширения окружности камбиального кольца. Так как паренхимные клетки отлагаются при этом из камбия не только ковнутри, но и кнаружи, то каждый луч представляет две части: ксилемную и флоэмную; клетки ксилемного луча всегда деревенеют, подобно прозенхимным элементам ксилемы, флоэмные же лучи вообще не деревенеют.

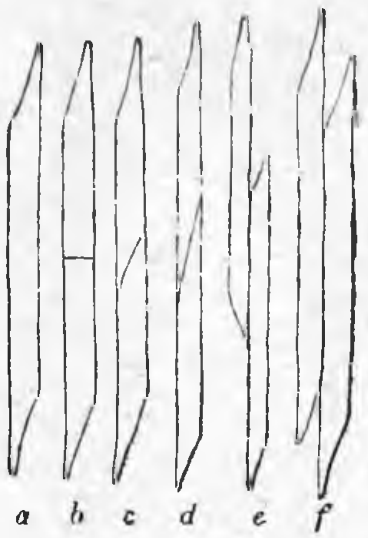



Рис. 159. Скользящий рост камбиальных клеток у Tilia tomentosa (схема по Нифу): *a* — *f* — последовательные стадии удлинения и скольжения двух дочерних клеток.

Чтобы ясно уразуметь строение сердцевинных лучей, нужно познакомиться с ними на разрезах древесины, проведенных по различным направлениям

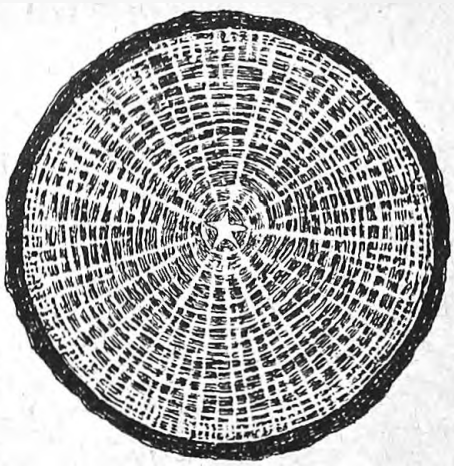


Рис. 160. Сердцевинные лучи и годичные слои на поперечном разрезе 18-летнего ствола дуба. В центре звездообразная сердцевина.

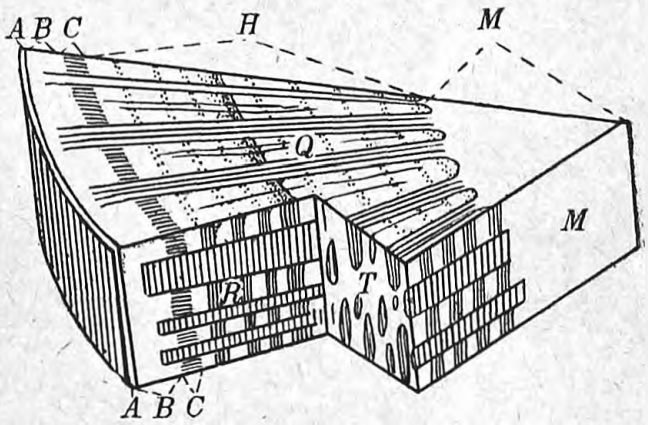



Рис. 161. Сердцевинные лучи на трех разрезах ствола двудольного: поперечном — *Q*, радиальном — *R* и тангентальном — *T*; *A* — пробка; *B* — кора; *C*—камбий; *H*—древесина; *M*—сердцевина.

(рис. 161). На поперечном разрезе они заметны иногда уже простым глазом в виде радиальных полос (рис. 160); под микроскопом каждый луч оказывается состоящим из одного или нескольких радиальных рядов паренхимных клеток, значительно вытянутых по радиусу; в первом случае (однорядный) сердцевинный луч называется у з к и м (рис. 164, *f*), во втором — ш и р о к и м (рис. 162, *m*). Некоторые деревья имеют исключительно узкие лучи, другие же — как узкие, так и широкие. Чтобы получить полное понятие о строении лучей, надо сделать еще два продольных разреза — радиальный и тангентальный, так как каждый из них дает совершенно различную картину; первый (рис. 161, *R*) проходит (или прошел бы, будучи продолжен) через центр стебля,

следовательно — тянется параллельно лучам и пересекает те из них, которые лежат в плоскости разреза, вдоль; напротив, тангентальный разрез (рис. 161, *T*) идет параллельно окружности ствола, следовательно пересекает сердцевинные

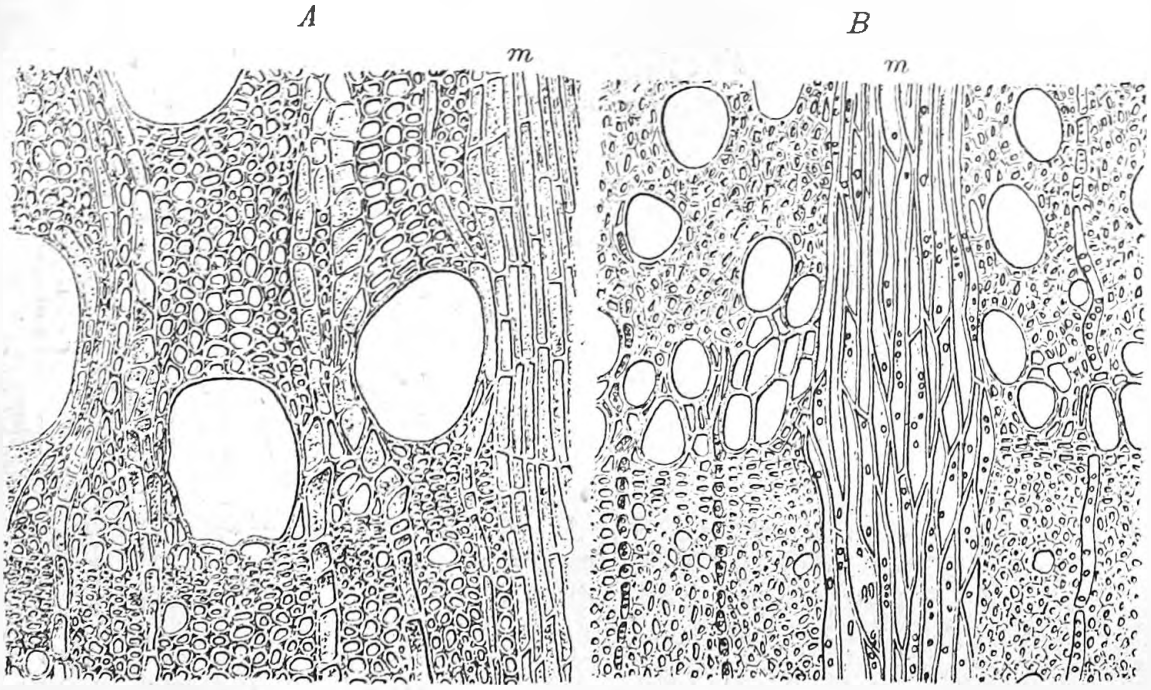



Рис. 162. Поперечные разрезы древесины: *A* — дуба; *B* — бука; *m* — сердцевинные лучи. Увелич. 250. (По Вейсу.)

лучи поперек. На обоих разрезах главная масса элементов древесины представится уже не в виде четырех- или шестиугольных паренхимных клеток, как на поперечном разрезе, а в виде прозенхимных волокон, тянущихся вдоль; по ра-

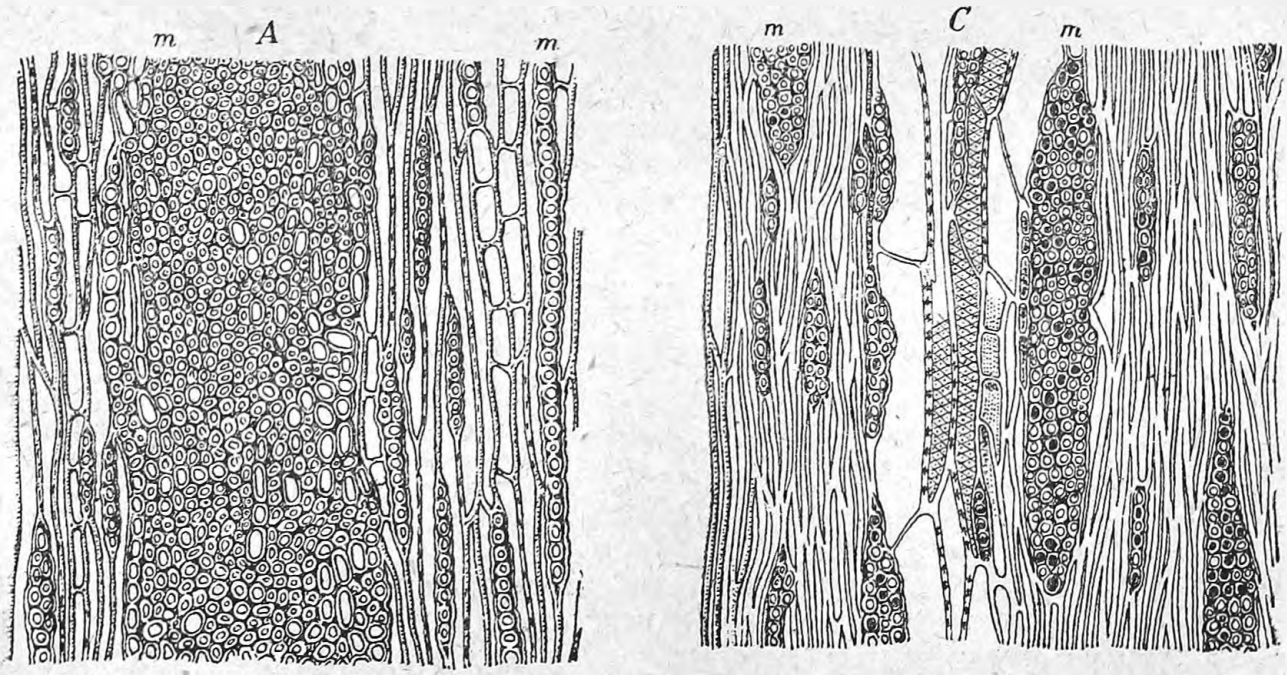



Рис. 163. Тангентальные разрезы древесины: *A* — дуба; *C* — вяза; *m* — сердцевинные лучи. Увелич. 250. (По Вейсу.)

диальный и тангентальный разрезы хорошо отличаются друг от друга по фигуре лучей. На радиальном разрезе (рис. 165) сердцевинный луч образует полоску паренхимных клеток, расположенных в несколько по вертикали радиальных рядов и пересекающих прозенхимные клетки древесины поперек. На танген-

тальном разрезе (рис. 163 и 166) еще лучше видно, что полоска сердцевинного луча имеет незначительную высоту; между волокнами ксилемы кое-где заметны ряды из нескольких паренхимных клеток — это разрезы узких лучей, или более значительные, веретенообразные группы таких же паренхимных клеток *(m)* — разрезы широких лучей. Очевидно, луч представляет лентовидный прожилок, состоящий из паренхимных клеток, который расщепляет массу прозенхимных элементов древесины (и луба). На радиальном разрезе, если он не очень мал, можно заметить несколько сердцевинных лучей, тянущихся в одной вертикальной плоскости один под другим. Если иногда на радиальном разрезе луч внезапно прерывается, то это зависит или от того, что разрез сделан не строго радиально, или от того, что самый луч проходил не совсем по радиусу; так, у деревьев, имеющих в древесине крупные сосуды, сердцевинные лучи, встречая последние на своем пути, отклоняются в сторону и огибают сосуды (рис. 169). Сердцевинные лучи встречаются не у всех двудольных растений; многие травы из весьма различных семейств и даже некоторые древесные растения совершенно лишены их.

Элементы, развившиеся из камбия, тянутся обыкновенно не вполне отвесно, а как в лубе, так и в древесине отклоняются более или менее от вертикали, особенно в тангентальной плоскости; явление это известно под именем к о с о с л о й н о с т и, или с в и л е в а т о с т и и нередко заметно уже снаружи по косому направлению, принимаемому трещинами коры; лишь редко, например у ясеня, вязов, его не наблюдается вовсе. Весьма различна для разных пород степень свилеватости, т. е. угол, образуемый волокнами с вертикалью; у рябины, например, он достигает 40°, тогда как у сосны и березы большею частью не превосходит 4—5°. Направление свилеватости иногда постоянно, иногда нет; например, у сосны и ели после нескольких слоев, волокна которых скошены направо, следует несколько слоев с обратным направлением волокон.[1] В общем причина свилеватости волокон объясняется ростом в длину элементов, развивающихся из камбия, когда уже удлинение органа прекратилось; но в частностях это явление остается непонятным. Возможно, что в механическом отношении скашивание всей массы волокон древесины имеет то же значение, как косвенное направление щелевидных пор на каждом отдельном механическом волокне.

**Годичные слои**. Камбиальный слой стебля деятелен не круглый год; зимою и даже осенью в нашем климате он находится в состоянии покоя. Образование клеток флоэмы и ксилемы из камбия начинается весною, продолжается все лето [2] и кончается к осени. Под микроскопом нетрудно узнать, находится ли камбий в покое или нет. В первом случае на поперечном разрезе переход от древесины к камбию резкий: за вполне одеревеневшею клеткою древесины следует вдруг нежная камбиальная клетка; если же камбиальное кольцо находится в деятельном состоянии, то переход, конечно, совершается постепенно; кроме того, вследствие большей нежности деятельного камбия, кора в это время легче отделяется от древесины. В сторону флоэмы камбий даже зимою не разграничен резко, так как готовые нежные элементы луба на поперечном разрезе почти не отличаются от клеток камбия.

Если бы элементы ксилемы, ежегодно отлагающиеся вновь из камбия, ничем не отличались от элементов, отложенных в предыдущем году, то невозможно было бы узнать, какому году принадлежит та или другая часть древесины, а вся древесина образовала бы совершенно сплошную массу. На деле же на поперечном разрезе многолетней ветви в древесине даже простым глазом (рис. 160) заметны концентрические круги, и нетрудно убедиться в том, что часть древесины, заключенная между двумя непосредственно друг за другом следующими кругами, образовалась в течение одного года, а потому заслуживает названия г о д и ч н о г о с л о я. Понятно, что годичный слой древесины тем старше, чем ближе он лежит к сердцевине, а всего моложе будет самый наружный слой, непосредственно прилегающий к камбию. Число годичных слоев прямо указывает на возраст данной части. Микроскопическое исследование показывает, что годичные слои получаются оттого, что элементы, образующиеся из камбия в различное время года, различны, что видно всего лучше на поперечном разрезе: в каждом годичном слое клетки, образовавшиеся весною и составляющие внутреннюю

[1] B r a u n, 1854, 1869, 1870; R. H a r t i g, 1895.

[2] По некоторым показаниям, деятельность камбия останавливается, сверх того, недели на две в начале июля. См. M i s c h k e, 1890 (для сосны), и C h r i s t i s o n, 1891 (для ста различных деревьев).

часть слоя, отличны от наружных осенних клеток. В древесине хвойных, например, отличающейся особенною простотою и правильностью строения, весною из камбия образуются почти квадратные в поперечном разрезе волокна (трахеиды) со сравнительно тонкими стенками; к осени те же элементы постепенно суживаются по радиальному направлению и стенки их значительно утолщаются; затем в течение зимы камбий остается в покое, а на будущий год вслед за сильно сплюснутыми и толстостенными осенними клетками отлагаются сразу широкие — с более тонкими стенками — весенние трахеиды (рис. 164 и 165). В пределах годичного слоя переход от ранних клеток к поздним постепенный, но переход от осенних клеток одного года к весенним следующего года весьма резок и потому обозначается в виде границы между двумя годичными слоями. Особенно ясные годичные слои представляют хвойные деревья, у которых различие между осенними и весенними клетками в толщине стенок и форме поперечного сечения весьма значительно. Кроме того, древесина хвойных вследствие отсутствия сосудов отличается особенно правильным строением (рис. 164). Поздняя древесина[1] у хвойных гораздо плотнее ранней, так как полости клеток, содержащие воздух, менее развиты сравнительно с массою стенок.[2]

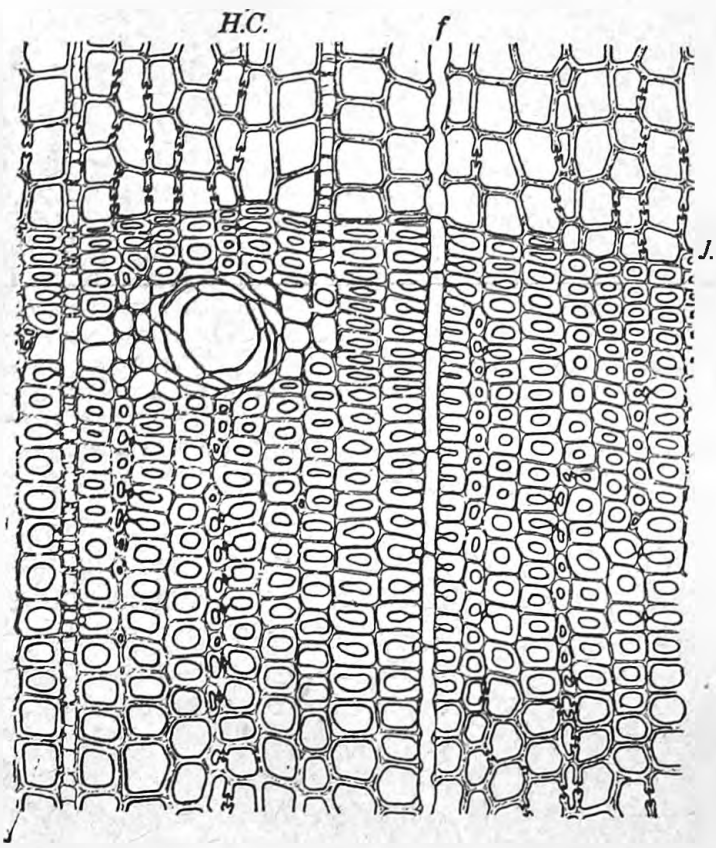



Рис. 164. Поперечный разрез древесины сосны: *J. Gr* — граница двух лет, книзу от нее осенняя древесина одного года, а кверху — весенняя древесина следующего года; *f* — узкий сердцевинный луч; *H.C.* — смоляной ход, окруженный древесною паренхимою. (По Кни.)

У лиственных деревьев годичные слои часто на-глаз менее ясны; у многих границы между годичными слоями обозначаются преимущественно вследствие неравномерного распределения сосудов, которые или исключительно находятся в ранней древесине, или, по крайней мере, там особенно крупны (дуб). Микроскопическое исследование показывает, однако, что у лиственных (двудольных) деревьев вследствие большей сложности их древесины различие между ранней и поздней частями слоя еще глубже, чем у хвойных, так как осенью камбий образует обыкновенно совсем другие элементы, нежели весною, тогда как у хвойных тот же самый элемент (трахеиды) только меняет свой характер.

Механического объяснения слоистости древесины до сих пор найти не удалось несмотря на многократные попытки в этом направлении.[3] Так, Сакс высказал предположение, что причина сплющивания древесинных элементов, образующихся из камбия осенью, кроется в механическом давлении, производимом на нарастающую древесину корою. Что действительно кора должна оказы-

[1] Строго говоря, общеупотребительное название «осенняя древесина» неверно, так как она образуется не осенью, а в конце лета; осенью камбий находится в покое.

[2] Если древесина плавает на воде, то только благодаря содержанию воздуха в клетках ее, ибо вещество стенок (одеревеневшая клетчатка) имеет вес, в полтора раза превосходящий удельный вес воды.

[3] De Vries H., 1875, 1876; Krabbe, 1882, 1884, 1886; Wieler, 1887; Hartig R., 1880; Jost, 1891—1893; Lutz, 1895 *a*; Metzger, 1908.

вать давление на внутренние ткани дерева, стремясь сжать древесину, что кора находится в напряженном состоянии, в этом легко убедиться. Если вырезать на живой ветви кольцеобразную полоску коры, распороть ее и отделить от древесины, то, прикладывая снова к прежнему месту, мы заметим, что несмотря на все усилия края полоски не сойдутся: она, очевидно, съежилась, как только сделалась свободною. Стремление съежиться, конечно, должно было существовать в полоске коры и в то время, когда она находилась в соединении с прочими тканями; другими словами, кора дерева должна находиться в состоянии поперечного напряжения, — разумеется, вследствие утолщения стебля изнутри: нарастающая масса древесины распирает кору. Это напряжение коры, по предположению Сакса, особенно значительно к осени, что и ведет за собою сплющивание образовавшихся в это время из камбия элементов. Опыты де-Фриза, казалось, вполне подтвердили это предположение: если своевременно (с весны) увеличить искусственно давление коры на древесину, туго перевязывая местами ветвь, то в этих местах, по показаниям де-Фриза, с самого же начала образуются сплюснутые осенние клетки; с другой стороны, ослабляя искусственно давление коры надрезыванием последней, можно вызвать, по де-Фризу, местами образование исключительно широких весенних элементов даже осенью. Однако, дальнейшие исследования совершенно опровергли гипотезы Сакса и де-Фриза; непосредственные измерения, произведенные Краббе, не обнаружили сколько-нибудь заметной разницы в давлении коры весною и осенью. Пробовали затем (Руссов) объяснять дело различием в тургоре, допустив, что осенью внутреннее давление сока в нарождающихся элементах древесины значительно меньше, чем весною. Однако, и это не подтвердилось: непосредственные опыты плазмолиза (см. выше, стр. 14) показали (Вилер), что и тургор приблизительно одинаков весною и осенью. Пытались, наконец, свести все к различному питанию камбия, но так и не могли решить, когда он питается лучше — весною (Вилер) или осенью (Р. Гартиг).

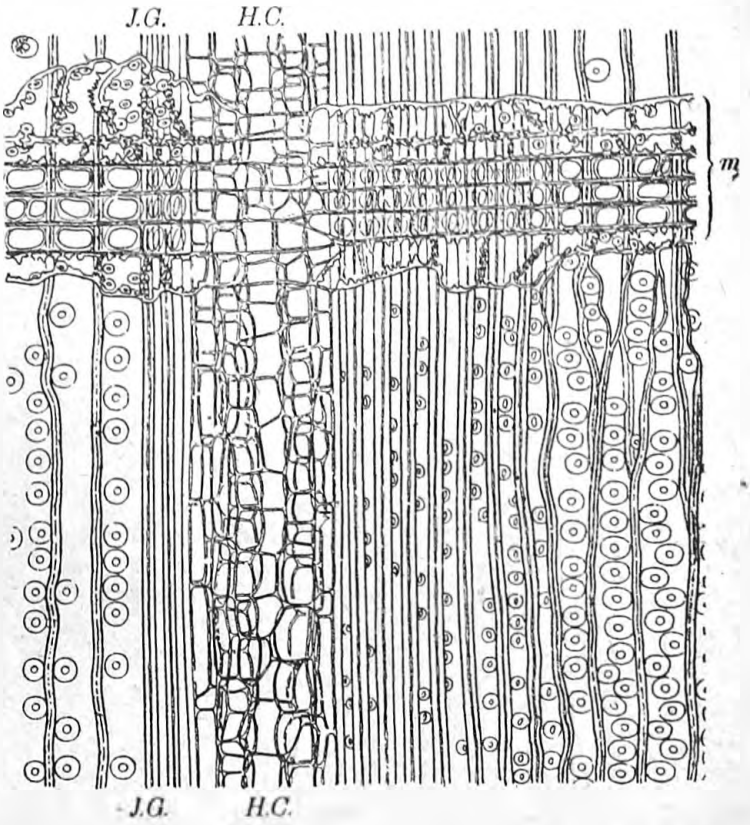



Рис. 165. Радиальный разрез древесины сосны: *J.G.*— граница двух слоев; налево ранняя древесина одного года, направо — поздняя древесина предыдущего года; *H.C.* — смоляной ход, окруженный древесною паренхимою; *m* — сердцевинный луч характерного для сосен строения. (По Кни.)

Но если не удалось найти механического объяснения слоистости древесины, то общий смысл этого явления, его целесообразность нам понятны. Весною, при быстром развитии новой листвы, растение нуждается прежде всего в создании водопроводных путей, ведущих к новым листьям, и развивается богатая сосудами весенняя древесина; впоследствии же, когда эта цель достигнута и листва окончательно развилась, выступает на первый план нужда в прочности и отлагается древесина, богатая механическими элементами. Даже у однолетних трав в древесине, развившейся под осень, почти всегда заметно сплющивание элементов и уменьшение сосудов. Доказательством тесной связи, существующей между развитием листьев и образованием ранней древесины, особенно богатой

сосудами, служит наблюдаемое изредка у деревьев, под влиянием исключительных условий, развитие как бы двух годичных слоев древесины в течение одного лета. Если, например, едва развернувшаяся листва будет истреблена гусеницами и т. п., то камбий начинает отлагать позднюю древесину, а если затем оголенное дерево распустит свои почки и вторично покроется листьями, то и в древесине возобновляется обильное образование сосудов. Некоторые породы, например вишня, особенно склонны к образованию таких д в о й н ы х или л о ж н ы х годичных слоев, но у большинства деревьев преждевременное удаление листьев не вызывает описанного явления. [1] [Поэтому в настоящее время более общепринят термин «кольцо», или «слой прироста», так как он в равной степени применим как для древесин из стран умеренного пояса (где наблюдается зимний период покоя растений) и из областей с климатом пустынного типа (где вегетация имеет два перерыва — зимний и, вследствие недостатка влаги летом, — летний), так и для древесин из стран тропического пояса. В тропических странах] у многих деревьев такие же слои происходят от смены дождливого и сухого времен года. [2] С другой стороны, у кактусов, например, древесина совсем не обнаруживает слоистости; араукарии то снабжены ясными годичными слоями, то не имеют их вовсе.

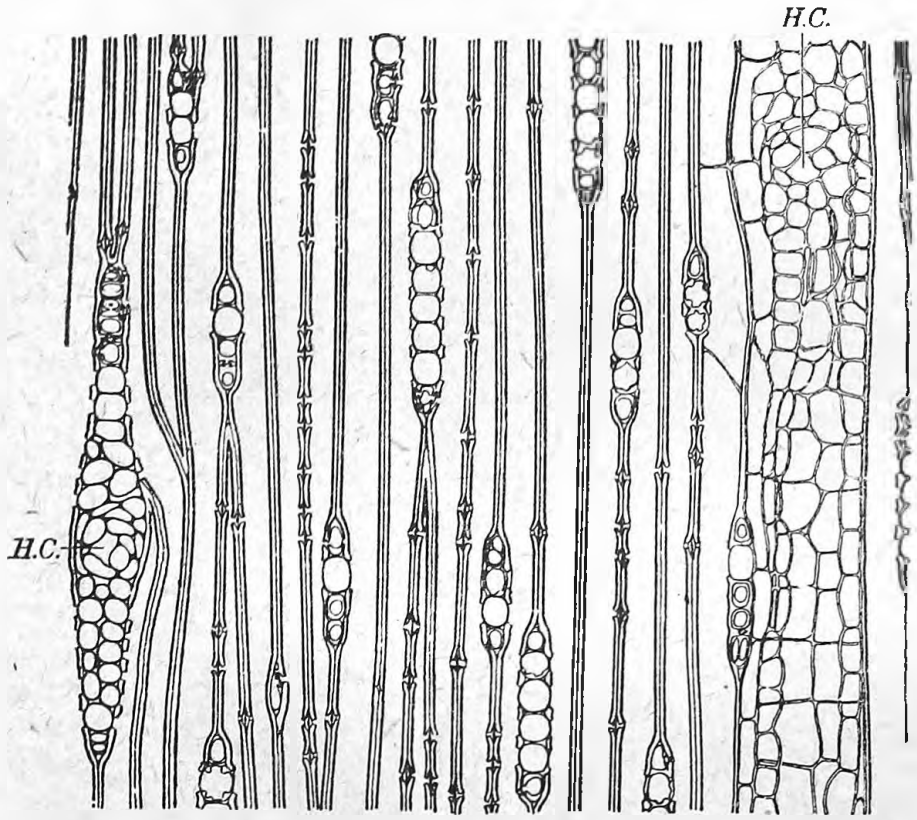



Рис. 166. Тангентальный разрез древесины сосны. *H.C.* — смоляные ходы, справа вертикальный ход (как в рис. 164 и 165), а слева — горизонтальный, тянущийся внутри многогранного луча; все прочие лучи узкие, однорядные. (По К н и.)

Ширина годичных слоев зависит от разных причин. 1) От п р и р о д ы р а с т е н и я. Одни деревья вообще склонны к образованию широких слоев, следовательно быстро растут в толщину (тополи, айлант и др.), тогда как другие при самых даже благоприятных условиях производят узкие слои (тисс, Cornus). 2) От в о з р а с т а дерева. В молодых деревьях ширина слоя, при прочих равных условиях, вначале с каждым годом возрастает, затем держится в течение многих лет на одном максимуме, под старость же обыкновенно снова уменьшается. В ветвях взрослого дерева максимум ширины достигается весьма скоро, иногда с первого же года. 3) От м е с т о п а х о ж д е н и я н а р а с т е н и и. Ствол дерева всегда производит слои более широкие, нежели ветви (и корни) того же дерева. Ширина того же слоя меняется, далее, на разной высоте ствола, притом различно для деревьев, одиноко стоящих и выросших в густом насаждении: у первых ширина слоя к основанию ствола часто (но не всегда) возрастает, а у вторых, наоборот, уменьшается. У самой подошвы ствола, особенно в старых деревьях, над местами прикрепления сильных корней образуются особенно широкие слои и получается значительное утолщение, распространяющееся на некоторую высоту вверх по стволу. В боковых ветвях дерева слой прироста имеет обыкновенно неодинаковую толщину на разных сторонах ветви;

[1] О двойных слоях см. K n y, 1879; W i l h e l m, 1883; J o s t, 1891; S t r a s b u r g e r, 1891; H a r t i g R., 1895; P e t e r s e n, реф. в Just's Jahresber. за 1896 год, S. 478. H o l t e r m a n n (1907) на Цейлоне наблюдал у семилетнего шоколадного дерева (Theobroma Cacao) 22 слоя — дерево трижды в год меняло листву.

[2] См. U r s p r u n g, 1900, — свод литературы и исследование восьми видов Сейшельских островов; о н ж е, 1904, — деревья Явы; M o l l u. J a n s s o n i u s, 1906; H o l t e r m a n n, 1907 — см. выше.

У лиственных деревьев слой обыкновенно шире сверху (эпинастия), а у хвойных, наоборот, снизу (гипонастия), так что у первых сердцевина лежит ближе к нижней стороне ветви, у вторых — ближе к верхней. Причина этого явления, часто связанного с неравномерным развитием листьев (анизофиллия) на верхней и нижней сторонах ветви, остается невыясненною.[1] 4) От внешних условий, как то: климата, почвы, освещения, но влияние их всегда косвенное и весьма сложное. В общем, чем эти условия благоприятнее для роста дерева, тем слои прироста шире. Одна и та же порода в теплом климате будет иметь слои более широкие, нежели в суровом; сосны, ели и пр. крайнего севера отличаются очень узкими слоями, т. е. утолщаются очень медленно. Точно также в холодное, неблагоприятное для растительности лето образуется слой более узкий, нежели в жаркое. Вот почему различные, рядом лежащие слои дерева часто имеют весьма различную толщину, и, присматриваясь к этим слоям, мы по поперечному разрезу ствола в состоянии до некоторой степени воскресить климатические условия минувших лет. Освещение также оказывает большое влияние на ширину годичных слоев: деревья, стоящие одиноко, образуют более широкие слои, чем деревья, растущие в чаще леса. Деревья, находящиеся на опушке, имеют слои неодинаковой ширины в различных местах окружности: на стороне, обращенной к опушке, слои шире, чем на стороне, обращенной к лесу, отчего сердцевина оказывается приближенною к затененной стороне. Ширина слоев прироста зависит также от почв, но одна и та же почва на различные деревья влияет различным образом: влажная почва, например, расширяет слои ели и суживает слои сосны, так как ель любит влажную, а сосна — сухую почву.

При сильной эксцентричности слоя прироста он может даже вовсе отсутствовать на некотором протяжении на подавленной стороне. Точно также в деревьях, подавленных густою чащею леса, при основании ствола слой иногда не образуется. Если зимою произведена была обрезка всех ветвей, то следующим летом может не получиться никакого прироста древесины.

По мнению некоторых исследователей, образование слоя прироста происходит за счет прошлогоднего запаса питательных веществ, а потому действие неблагоприятных условий данного лета отражается на годичном слое не того же, а лишь следующего года. Повидимому, однако, это несправедливо: прошлогодний запас употребляется на развитие листвы весною, а слой древесины строится преимущественно за счет веществ, выработанных этою листвою в том же году. Впрочем, этот вопрос не может еще считаться окончательно выясненным. Возможно и даже вероятно, что ранняя часть слоя образуется с помощью прошлогоднего запаса, так как у некоторых деревьев камбий просыпается к деятельности прежде, чем тронутся почки. Эти два явления вообще не связаны между собою тесно: в одних случаях почки распускаются прежде, чем начнется деятельность камбия в тонких ветвях, в других — одновременно, в третьих — позже. Кроме того, камбиальный слой не просыпается весною одновременно на всем протяжении дерева, а обыкновенно прежде всего в тонких ветках, легче нагревающихся; оттуда пробуждение камбия распространяется постепенно книзу; в основании ствола утолщение иногда начинается целым месяцем позже, чем в ветках. Зато осенью деятельность камбия позже прекращается в стволе.

Так как элементы флоэмы отлагаются из камбия также периодически, то мы вправе ожидать и во флоэме образования годичных слоев, но в действительности их не оказывается, потому что во флоэме нет такого различия между элементами, отлагающимися весною, и элементами осенними. Сверх того, хотя флоэма совнутри постоянно нарастает, но так как в то же время наружные слои ее впоследствии часто сбрасываются, как увидим далее, вследствие образования корки, то в результате кора почти не утолщается, да и вообще образование новых элементов флоэмы из камбия происходит обыкновенно гораздо медленнее, чем образование новой ксилемы. У сосны, например, на сотню нанизанных из камбия в течение одного лета древесных волокон приходится не более десяти лубяных элементов. Впрочем, есть исключения: например, у виноградной лозы ежегодный прирост флоэмы очень велик. Таким образом, по коре нельзя или трудно определить с достоверностью возраст ветви.

Теперь ознакомимся ближе с гистологическими элементами сосудоволокнистых пучков и начнем с элементов ксилемы.

**Элементы ксилемы.** Элементы, входящие в состав древесины, представляют значительное разнообразие. Сanio,[2] основываясь на своих обширных исследованиях, соединил все элементы древесины в три группы, заключающие каждая по два элемента, так что вообще он различает в древесине шесть элементов, не считая клеток сердцевинных лучей, представляющих седьмой элемент. Эти три группы, или системы, суть: 1) паренхимная, 2) лубовидная (или механическая) и 3) сосудистая [(или проводящая)].

---

[1] Kny, 1882; Wilhelm, 1883; Wiesner, 1892, 1892 *b*, 1895; Ursprung, 1901.

[2] Sanio, 1863; Möller, 1876; Strasburger, 1891; Wiesner, 1902; Solereder, 1899, 1908; Janssonius, 1906, 1908.

Классификация Сачио в настоящее время должна считаться наиболее рациональною, так как, будучи построена на анатомических признаках, она прекрасно гармонирует и с физиологическими данными. Действительно, древесина в жизни растения играет троякую роль: она 1) является местом отложения запасных веществ, 2) придает прочность данному органу и 3) служит проводником воды, минеральных, а в известное время года (весною) даже органических веществ к почкам и листьям. Три системы Сачио и удовлетворяют в общем этой троякой функции, хотя нередко один и тот же элемент может играть двоякую роль, а в простейшем случае, как у хвойных, древесина почти совсем не дифференцирована. Упомянутые три системы анатомически хорошо различаются по форме пор: паренхимная характеризуется простыми круглыми, лубовидная — щелевидными, а сосудистая — окаймленными порами или спиральным утолщением.

[Система, известная под названием паренхимной, развивается из тех же веретенообразных клеток камбия, что и сосудистая и лубяная. Однако, функционально ее клетки более схожи с клетками лучевой паренхимы, так как они относятся к живым элементам древесины.]

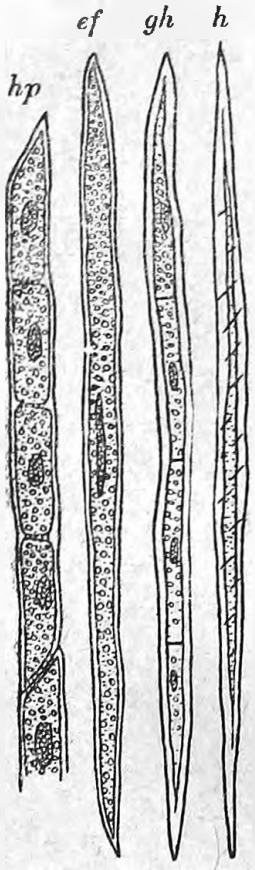



Рис. 167. Изолированные элементы древесины: *hp* — волокно древесной паренхимы (неполное); *ef* — заменяющее волокно; *h* — простой, *gh* — перегородчатый либриформ. (По Страсбургеру.)

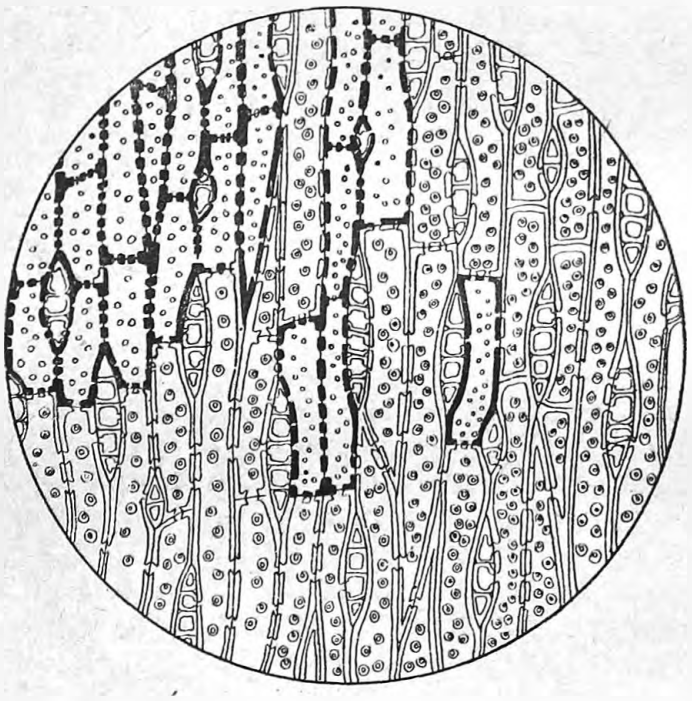


Рис. 168. Поврежденная древесина Tsuga canadensis, показывающая переход от трахеид к паренхиме. В одном вертикальном тяже, происходящем от одной начальной клетки камбия, после повторного деления развиваются паренхимные клетки и трахеиды. (По Джеффри.)

Паренхимная система заключает два элемента: древесную паренхиму и заменяющие волокна. Древесная паренхима на продольных разрезах представляет вертикальные ряды, состоящие из нескольких паренхимных клеток. Конечные клетки ряда имеют заостренную форму, так что весь ряд производит впечатление одной прозенхимной клетки, разделенной поперечными перегородками (рис. 167 *hp*, 170 *p*, 50 *e*). [Что исходной филогенетической формой для вертикального ряда является трахеида, легко видеть из того, что иногда отдельные клетки такого ряда имеют не простые, а окаймленные поры, что можно ясно видеть (рис. 168) на примере так называемых «перегородчатых» трахеид.] Клетки древесной паренхимы не имеют никогда спирального утолщения, а снабжены только простыми, круглыми, закрытыми порами, имеют сравнительно тонкие, хотя и одеревеневшие стенки и зимою

заключают крахмал или жирное масло;[1] очень редко в них встречаются хлорофилл или кристаллы щавелевокислой извести. На поперечном разрезе клетки древесной паренхимы, которые узнают по относительной тонкостенности и содержанию крахмала, оказываются или разбросанными поодиночке между другими элементами (бук, рис. 169), или они окружают сосуды (виноград), или же расположены неправильными тангентальными рядами (липа). Однако,[2] даже там, где древесная паренхима кажется совершенно разбросанною, она в действительности образует связную систему; волокно древесной паренхимы никогда не бывает расположено одиноко, среди других элементов, а всегда прилегает где-нибудь непосредственно либо к другому волокну древесной паренхимы, либо к клеткам сердцевинных лучей, также заключающих в известное время года крахмал или масло. В существовании такой связи можно убедиться особенно на тангентальных разрезах древесины. Эта связная система живых паренхимных клеток, пронизывающая по разным направлениям древесину, служит главным образом для хранения и передачи запасных питательных веществ; сердцевинные лучи проводят последние в горизонтальном, а волокна древесной паренхимы — в вертикальном направлении. Некоторые полагают, кроме того, что эти живые клетки принимают деятельное участие в процессе поднятия воды по древесине. Жизненность клеток древесной паренхимы простирается до способности к дальнейшему разрастанию, например, при образовании выполняющих клеток в сосудах. Расположение клеток древесной паренхимы волокнами объясняется ее происхождением из камбия, прозенхимные клетки которого при этом делятся поперечными перегородками один или несколько раз, так что сохраняется общая форма волокна. Деление это происходит в едва выделившейся из камбия клетке, когда стенки еще очень тонки; затем как поперечные, так и продольные стенки утолщаются в одинаковой степени. Почти всегда волокна древесной паренхимы короче настоящих прозенхимных клеток древесины. Расположение их вертикальными рядами сохраняется обыкновенно до конца жизни растения, но бывают случаи, когда оно рано исчезает, причем клетки сильно разрастаются, а стенки остаются целлюлезными; тогда получается паренхима, сходная с паренхимой основной ткани. Подобное явление замечается, например, в клубнях картофеля, в корнях редьки, свеклы, где древесная паренхима производит впечатление объемистой сердцевины. Древесная паренхима — один из самых распространенных элементов, но только в некоторых экзотических деревьях, отличающихся чрезвычайною легкостью своей древесины, она составляет главную, основную массу, в которую уже вкраплены другие элементы древесины (такие деревья даже называют паренхимными). Очень мало древесной паренхимы у многих хвойных деревьев, особенно у тисса.

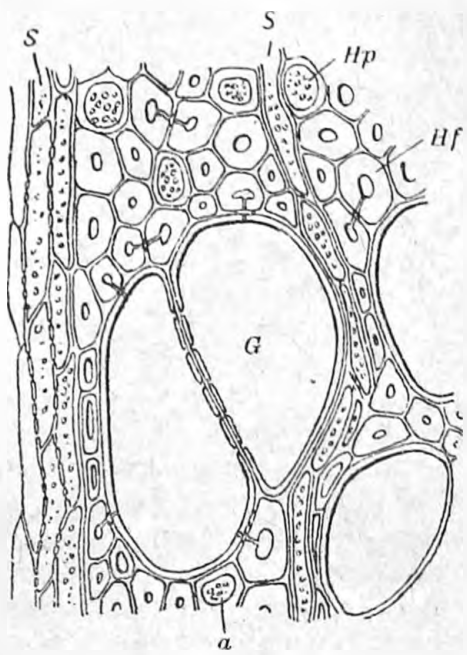



Рис. 169. Часть поперечного разреза древесины бука: *C* — сосуды; *Hf* — трахеиды; *Hp* (и *a*) — древесная паренхима; *S* — сердцевинные лучи: левый широкий, правый узкий и огибает сосуды. Увелич. 330. (По Дипелю.)

Другой элемент паренхимной системы — заменяющие волокна (рис. 167, *ef*) — назван так потому, что иногда заменяет в растениях древесную паренхиму, с которою он имеет много общего, хотя состоит из прозенхимных

[1] Крахмал встречается главным образом у пород с твердою древесиною, а масло — у мягкодревесных (липа, береза, сосна и др.). См. особенно работу Фишера (1891), а также более ранние: Famintzin u. Borodin, 1867 (береза); Russow, 1882; Гребницкий, 1884; Бараницкий, 1883 (липа); Суровж, 1900.

[2] Troschel, 1879; Krah, 1883; Gnentzsch, 1888 — сообщение паренхимы смежных слоев; Jahn, 1894.

клеток, так как камбиальные клетки не испытывают в этом случае поперечных делений, а переходят прямо в постоянные клетки. Остальные же признаки заменяющих волокон совершенно сходны с признаками древесной паренхимы, т. е. клеточные стенки сравнительно тонки и снабжены круглыми, простыми порами, содержимое зимою — крахмал и т. д. Заменяющие волокна — элемент не особенно распространенный, иногда они встречаются вместе с древесной паренхимой (ива, липа, береза и др.), а иногда, как, например, у Caragana (лжеакация или желтая акация), отдельно: в таком случае они вполне заменяют отсутствующую древесную паренхиму.

В состав лубовидной системы входят также два элемента, отношение между которыми такое же, как и между двумя элементами паренхимной системы; но в лубовидной системе наиболее распространенным является элемент прозенхимный, составляющий у лиственных деревьев часто главную массу древесины, в которую остальные элементы как бы вкраплены. Этот прозенхимный элемент лубовидной системы Сапио назвал либриформом. Он состоит из очень длинных клеток, длина которых значительно превосходит длину камбиальных клеток, из которых они произошли; впрочем, в различных деревьях она различна (0,3—1,3 мм). Это один признак, отличающий либриформ от заменяющих волокон, которые короче. Другой отличительный признак — большая толщина стенок; клетки либриформа — самые толстостенные клетки древесины, поэтому либриформ представляет преимущественно механический элемент, придающий дереву крепость. Строение его вообще сходно со строением механических клеток (стереид) однодольных стеблей. Стенки всегда одеревеневшие, но иногда внутренний слой волокна имеет студенистую консистенцию и окрашивается иодом в фиолетовый цвет. Это явление замечено у многих деревьев, но оно весьма непостоянно, так как свойственно не всем волокнам даже одного и того же годичного слоя. Стенки либриформа тоже лишены спирального утолщения, но могут иметь нежную спиральную полосатость. Они покрыты редкими щелевидными порами, расположенными косвенно по спирали (рис. 167, *h*); смотря по семействам [1] поры эти или простые, или окаймленные, но очень мелкие, так что непохожи на окаймленные поры точечных сосудов. [2] Клетки либриформа иногда заключают зимою крахмал (например, у кленов, бузины и др.) и тогда физиологически сходны с заменяющими волокнами, отличаясь длиною, порами и толщиною стенки, но в большинстве случаев содержимое их заменено воздухом. Играет ли этот типический либриформ в жизни дерева исключительно механическую роль, или участвует, наравне с сосудистыми элементами, в передвижении воды, еще не вполне выяснено.

Другой элемент лубовидной системы, соответствующий древесной паренхиме, Сапио назвал перегородчатыми лубовидными волокнами, или перегородчатым либриформом (рис. 167, *gh*). Он характеризуется тем, что после окончательного утолщения стенок появляются одна или несколько тонких поперечных перегородок, разделяющих волокно на несколько клеток. От древесной паренхимы этот элемент отличается тем, что поперечные перегородки появляются поздно, почему они гораздо тоньше продольных стенок. Вследствие этого при мацерировании разрезов древесины кипячением в хромовой кислоте волокна древесной паренхимы распадаются на отдельные клетки, клетки же перегородчатого либриформа остаются соединенными в волокна. Перегородчатый либриформ — наименее распространенный элемент древесины; в большом количестве он находится, например, у виноградной лозы, плюща и др., где зимою содержит крахмал, вследствие чего физиологически должен быть поставлен на одну доску с элементами паренхимной системы, но благодаря толстым стенкам он играет в то же время и механическую роль. Это, следовательно, элемент переходный, соединяющий в себе признаки как паренхимной, так и механической системы.

[1] Gregory, 1887.

[2] Petersen (датская статья, 1901 г.) предложил относить либриформ с окаймленными порами к трахеидам. Это осуществлено в учебнике Страсбургера.

[Как мы увидим дальше, в древесине хвойных, составленной только из трахеид, лучей и паренхимы, лубовидная система заменяется специфицированными трахеидами поздней части колец прироста. Между настоящими трахеидами и настоящим либриформом можно найти все градации переходов. У примитивных типов, таким образом, настоящего либриформа нет, и есть основание считать его специализированным производным из трахеид.]

Третья система — сосудистая. К ней принадлежат настоящие сосуды, или трахеи, и сосудовидные клетки, или трахеиды. [Настоящие сосуды являются наиболее специализированными водопроводящими элементами древесины.[1] Собственно сосудом называется не одна клетка, а совокупность вертикального ряда клеток; каждая же из клеток, в частности, называется члеником сосуда.]

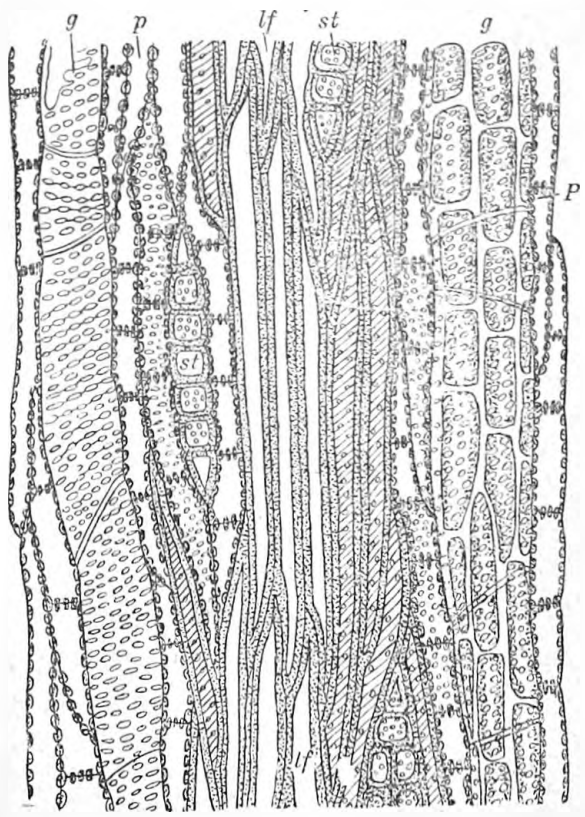



Рис. 170. Тангентальный разрез древесины Ailanthus: *g* — сосуды, *st* — сердцевинный луч; *p* — древесная паренхима; *lf* — либриформ. Правый сосуд просвечивает сквозь прикрывающую его древесную паренхиму. (По де-Бари.)

Мы видели (стр. 122), что сосуды происходят через слияние вертикального ряда камбиальных или прокамбиальных клеток в непрерывную трубку, которая по длине почти может равняться всему растению.[2] Перегородки, отделяющие клетки, сливающиеся в сосуды, не исчезают совершенно, а только пробуравливаются отверстиями различной формы, так что даже на вполне развитых сосудах можно заметить остатки этих перегородок, ясно говорящие о происхождении сосудов из клеток, а при мацерировании сосуд распадается по этим перегородкам на отдельные членики. [Членики сосудов имеют чрезвычайно многообразную форму — от вытянутой веретенообразной до укороченной цилиндрической. В первом случае такие членики очень напоминают внешним видом трахеиду. Отличить такой трахеидообразный членик сосуда от трахеиды можно по наличию в его клеточной стенке одного или нескольких отверстий, через которые осуществляется сообщение одного членика с другим (рис. 171. *A*). Место соприкосно-

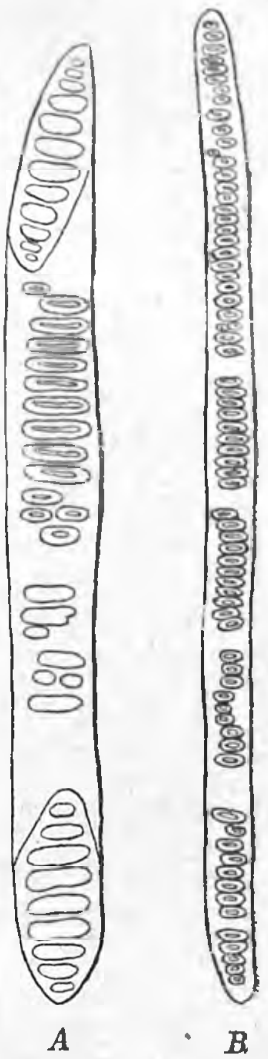



Рис. 171. *A* — типичный членик сосуда с лестничной перфорацией и лестничными порами; *B* — трахеиды с лестничной пористостью Trochodendron aralioides (По Фросту.)

[1] [О строении и специализации сосудов, а также соответствующую литературу см. Frost, 1930, 1931.]

[2] Часто, впрочем, некоторые из перегородок сосуда остаются непродырявленными. О длине сосудов см. у Страсбургера (Strasburger, 1891). В общем она не превосходит 10 см, хотя у дуба нередки сосуды до 2 м длиною. [Длина отдельных члеников сосуда значительно, в общем, короче трахеиды. Обычно максимальная длина членика не превосходит 2, 5 мм (Bailey a. Tupper, 1918.]

вения и сообщения двух члеников одного сосуда называется перфорационной пластинкой. У веретенообразных члеников сосуда такая пластинка располагается на боковой стенке, у цилиндрических — на более или менее горизонтальных нижней и верхней, так называемых конечных стенках (рис. 172). Отверстий на пластинке может быть много или несколько и тогда они обычно имеют эллиптическую форму и располагаются параллельно; такой тип продырявливания называется лестничным, и он более или менее постоянно встречается у растений с косо расположенной перфорационной пластинкой. Перфорационная пластинка, имеющая одно или два крупных округлых отверстия, чаще располагается горизонтально. Филогенетически сосуды, несомненно, связаны с трахеидами и являются крайне специализированной формой последних. Можно найти ряд переходов между лестничными трахеидами и члениками сосудов с лестничным продырявливанием. Точно также от лестничных трахеид, путем появления на лестничных порах перемычек, производится и пористость боковых стенок члеников сосуда. На перфорационных пластинках с лестничным продырявливанием самые мелкие (крайние) отверстия иногда имеют нерастворившуюся межклетную пластинку с первичной стенкой, т. е. являются еще порами.] Лестничные перегородки можно, например, видеть в древесине березы и ольхи, а второй тип — у дуба и др. Стенки сосудов обыкновенно очень рано деревенеют, раньше всех прочих элементов пучка, и не утолщаются значительно. Поэтому сосуды образуют в древесине сравнительно

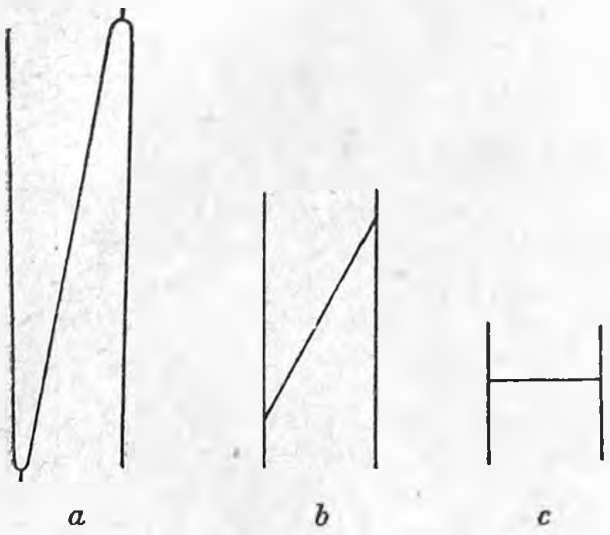



Рис. 172. Схема положения перфорационной пластинки у сосудов: *a* — примитивных; *b* — умеренно специализованных; *c* — сильно специализованных. (По Фросту.)

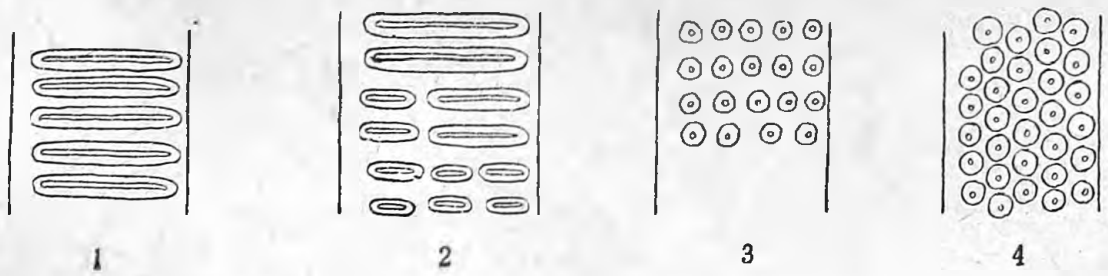



Рис. 173. Схема расположения пор на боковых стенках сосуда: *1* — лестничный тип; *2* — переходный тип; *3* — супротивный тип; *4* — очередной тип. (По Фросту.)

тонкостенные элементы, и чем их больше, тем рыхлее соответствующая часть древесины. Продольные стенки никогда не бывают гладкими, а всегда неравномерно утолщены, и в этом отношении существует такое же разнообразие, как для утолщения клеточной стенки вообще: так, есть сосуды спиральные, кольчатые, сетчатые, точечные, с круглыми простыми или окаймленными порами (рис. 50 *g*, 173), и лестничные, с порами, вытянутыми поперек. Лестничные сосуды не следует смешивать с лестнично-продырявленными: в одном случае речь идет о строении продольной стенки, в другом — о строении перегородок. Впрочем, оба эти признака могут встретиться и одновременно (например, у папоротника Pteris aquilina). Встречаются сосуды, в которых утолщающая масса образует в одном месте спиральную ленту, а в другом — отдельные кольца (рис. 50 *b*). В одном и том же сосуде форма утолщения может быть различною на разных сторонах сосуда (смотря по тому, с какими элемен-

тами граничит сосуд). Ширина сосудов различна — иногда они очень узки, иногда же так широки, что на поперечном разрезе отверстия их видны простым глазом. Спиральные и кольчатые сосуды большею частью сравнительно узки, точечные и лестничные часто весьма широки. Самые широкие (и самые длинные) сосуды встречаются у тропических лиан, где диаметр их может достигать 0,5 мм. В одном и том же растении можно найти различные сосуды, причем спиральные и кольчатые появляются первыми, когда еще часть растения, в которой они находятся, растет в длину; сетчатые же, точечные и лестничные сосуды образуются позже, когда вытягивание междоузлия уже окончилось. Это объясняется тем, что только спиральное или кольчатое утолщение не мешает стенке сосуда расти в длину. Так как дифференцировка древесины в сосудоволокнистых пучках стебля совершается в центробежном направлении, то у травянистого растения мы встретим наиболее узкие (спиральные или кольчатые) сосуды в той части ксилемы, которая прилегает к сердцевине. В древесине лиственных деревьев эти сосуды образуются только в первом году жизни ветви и сосредоточиваются исключительно в так называемой сердцевинной трубке или первичной древесине, составленной вообще из мелких элементов; во всей же вторичной древесине, нарождающейся из камбия, с первого же года встречаются исключительно более широкие сосуды, почти всегда с круглыми окаймленными порами. Сетчатые сосуды, обыкновенные в травянистых растениях, весьма редки в деревьях; лестничные также мало распространены у древесных растений (виноградная лоза). Сосуды первичной и вторичной древесины отличаются и длиною своих члеников: в спиральных и кольчатых сосудах членики обыкновенно длинные, т. е. перегородка от перегородки удалена на большое расстояние, тогда как сетчатые и точечные сосуды составлены большею частью из коротких члеников, и перегородки встречаются в них беспрестанно. Различие это объясняется сказанным выше относительно времени возникновения тех и других сосудов. Понятно также, что в неразвитых междоузлиях стебля и спиральные сосуды будут состоять из коротких члеников. Вообще говоря, сосуды встречаются только у растений, снабженных настоящими сосудоволокнистыми пучками; иногда даже разделяют все растения на клетчатые (грибы, лишаи, водоросли, мхи) и сосудистые (папоротники и другие высшие споровые растения и все семенные). Однако были найдены трахеиды у одного гриба (Merulius); с другой стороны, у папоротников и других высших споровых растений есть резко выраженные сосудоволокнистые пучки, но обыкновенно нет еще настоящих сосудов, а только похожие на них элементы (трахеиды), лишенные, однако, сквозного сообщения друг с другом (впрочем, встречаются исключения: у орляка, например, лестничные перегородки несомненно продырявлены. [1] Также нет сосудов у хвойных и саговых растений. [2] Это обстоятельство чрезвычайно характерно и позволяет в большинстве случаев отличить хвойную древесину от лиственной; первая устроена вследствие этого гораздо проще, и элементы ее остаются сгруппированными в правильные радиальные ряды, тогда как в древесине лиственных пород развитие сосудов, имеющих всегда больший диаметр, нежели прочие элементы, естественно нарушает первоначальную группировку. [3] Вообще сосуды (да еще сердцевинные лучи) доставляют наиболее наглядные признаки для отличия разных деревьев по их древесине. По отсутствию сосудов мы сразу признаем хвойное дерево, у лиственных же деревьев очень разнообразна ширина сосудов и группировка их в каждом из годичных слоев. У некоторых лиственных пород сосуды настолько крупны, что отверстия их заметны на поперечном разрезе

[1] Впрочем, Гвинн-Воган (Gwynne-Vaughan, 1908) утверждает, будто папоротники снабжены настоящими сосудами, а не трахеидами.

[2] [Однако, у Gnetales (Thompson, 1918) встречаются настоящие сосуды с продырявливанием особого, редкого у покрытосеменных типа. Наоборот, у Magnoliales (Gupta, 1934) встречаются древесины, лишенные сосудов, имеющие только трахеиды.]

[3] Подробно разобран этот вопрос в работе Krabbe, 1886. Впрочем, результаты Краббе подвергаются сомнению, как построенные всецело на теории Санио об однослойности камбия и на предположении, что смежные с сосудами элементы древесины неспособны к делению.

древесины простым глазом; у других же они так узки, что разглядеть их можно лишь в лупу. Крупные сосуды или располагаются равномерно по всему слою (грецкий орех, виноградная лоза), или же концентрируются в весенней части годичного слоя, например у дуба, каштана (Castanea), ясеня, вязов, белой акации; в последнем случае обыкновенно существуют, кроме крупных, еще мелкие сосуды (впрочем, те и другие с круглыми окаймленными порами); первые образуются из камбия ежегодно только весною, узкие же — летом и осенью. Возможны и дальнейшие отличия. Так, дубовую древесину легко отличить потому, что крупные сосуды образуют здесь в весеннем слое ежегодно большею частью один тангентальный ряд, тогда как у ясеня или каштана весенние сосуды собраны ежегодно более широким поясом. Равномерным расположением — притом узких — сосудов по всему слою отличаются, например, липа, клен, береза, ольха, ива, тополь и др.; между ними липа легко узнается микроскопически, так как ее сосуды снабжены, сверх окаймленных пор, еще спиральным утолщением, — случай вообще редкий; для березы и ольхи характерны лестничные перегородки в сосудах и т. д. Кроме хвойных [и гомоксилярных покрытосеменных], между семенными растениями полное отсутствие сосудов встречается также у многих водных растений, где оно является следствием недоразвития ксилемы вообще; в ранней молодости здесь встречаются иногда сосуды, вскоре растворяющиеся, или же вместо сосудов находятся только трахеиды.

При развитии сосуда протоплазменное содержимое его члеников исчезает, [1] как только готов узор продольных стенок; тогда же происходит и продырявливание перегородок. Долгое время готовые сосуды считались воздухоносными трубками, теперь же выяснилось, что из всех элементов древесины сосуды наиболее пригодны для передвижения воды, — следовательно, их нужно признать водоносными трубками. Когда они вскрыты разрезом, сосуды кажутся сплошь наполненными воздухом, но там, где удается наблюдать их без перерезки, в них находят обыкновенно водянистую жидкость, местами прерываемую пузырьками газа. Природа этих пузырьков окончательно еще не выяснена; большинство считает их за разреженный воздух, некоторые же утверждают, что это только водяной пар, а воздух в сосуды при нормальных условиях попасть не может. Несомненно одно: если в сосудах и есть воздух, то лишь очень разреженный; доказательством этого служит мгновенное наполнение сосудов на весьма значительную высоту ртутью, если стебель перерезать не в воздухе, а в ртути. Анатомически это объясняется тем, что доступ воздуха в сосуды чрезвычайно затруднен, так как сосуды нигде не сообщаются с межклетными пространствами. [2] По бокам сосуды плотно смыкаются с другими элементами (например, древесною паренхимою); там же, где встречаются свободные окончания сосудов, например в пластинке листа, прилегающие клетки мякоти оказываются также плотно сомкнутыми. В древесных растениях сосуды часто содержат сахаристую жидкость, особенно весною, когда запасенный крахмал превращается в глюкозу, которая по сосудам переносится к распускающимся почкам. [3]

У многих растений, даже из однолетних, сосуды рано или поздно выполняются особыми паренхимными клетками, получившими название т и л л. [4] Явление это наблюдается как следствие перерезки сосудов, например на черешках, но весьма часто происходит и само собою без предварительного повреждения сосуда. Сам сосуд, будучи лишен плазмы, произвести живых клеток не может; впрочем, это и не клетки, а выросты смежных с сосудом живых клеток (древесной паренхимы); выросты эти проникают в полость сосуда через окаймленные

[1] L a n g e 1891; N a t h a n s o n, 1898. По Ланге, у некоторых растений сосуды долго сохраняют живую плазму.

[2] H ö h n e l, 1879.

[3] F i s c h e r A., 188 и 1890.

[4] Тиллы были известны уже первым анатомам, начиная с М а л ь п и г и, но считались возникающими свободно в сосудах; развитие их было выяснено впервые анонимным автором (девицею Р е й х е н б а х, 1845). См. далее: B ö h m, 1867, 1879; R e e s s 1868; M e l l i n k, 1886; M o l i s c h, 1888; W i n k l e r, 1906; A z z i, 1908 (корни Casuarina); A l t e n, 1909 [G e r r y, 1914, K l e i n, 1923].

поры или вообще через тонкие части стенки (рис. 174), обыкновенно даже не отделяются при основании перегородкою, а только пузыревидно разрастаются [1] и, сталкиваясь с другими выростами, иногда закупоривают всю полость прежнего сосуда. У белой акации уже к осени все образовавшиеся в этом году сосуды регулярно оказываются набитыми выполняющими клетками; у большинства деревьев то же происходит позже и не столь правильно. Возникают тиллы неодновременно и в том же сосуде могут находиться на разных степенях развития. Они или остаются тонкостенными, или утолщают свою оболочку с образованием пор. [2] Весьма часто тиллы заключают крахмал. Несмотря на ряд исследований, роль тилл далеко не выяснена. [3]

[Кроме тилл, в смоляных или камеденосных ходах иногда встречаются очень похожие на тиллы образования, происходящие от разрастания окружающих эти ходы эпителиальных клеток. Такие клетки называются т и л л о и д а м и. Как тиллы, так и тиллоиды непроницаемы для воздуха, воды и других веществ, отчего они являются серьезным препятствием при пропитке древесин антисептиками [4].]

Т р а х е и д ы, или с о с у д о в и д н ы е к л е т к и [суть замкнутые более или менее веретенообразные клетки, сообщающиеся с другими подобными им клетками только при помощи окаймленных пор]. Длина их весьма различна; [5] чем они ближе подходят к сосудам, тем они короче и тем тоньше их стенки; напротив, чем они более похожи на либриформ, тем они длиннее и толстостеннее. Отличительный признак трахеид, похожих на либриформ, это окаймленные поры, которые здесь значительно крупнее, чем у либриформа; величина их одинакова с окаймленными порами сосудов. Типом подобных трахеид служат элементы, из которых составлена почти вся древесина у хвойных деревьев (рис. 164—166). Характерна наклонность трахеид к спиральному утолщению, которое иногда замечается даже там, где его нет у сосудов; трахеиды лишь снабжены одновременно окаймленными порами и спиральным утолщением. Эта форма трахеид весьма близка к сосудам, но отличается тем, что клетки ее не сообщаются между собою, ибо не имеют отверстий в смежных перегородках. Вообще трахеиды распространены больше сосудов, так как встречаются у растений, лишенных сосудов (папоротники, хвойные), да и в древесине лиственных пород они количественно часто преобладают над сосудами; часто элемент, производящий впечатление сосуда, оказывается при ближайшем исследовании не имеющим сквозного сообщения, т. е. трахеидою. [6] [Примитивные покрытосемянные типы Drimys, Trochodendron, Tetracentron и Zygogonum совершенно не имеют сосудов в дре-

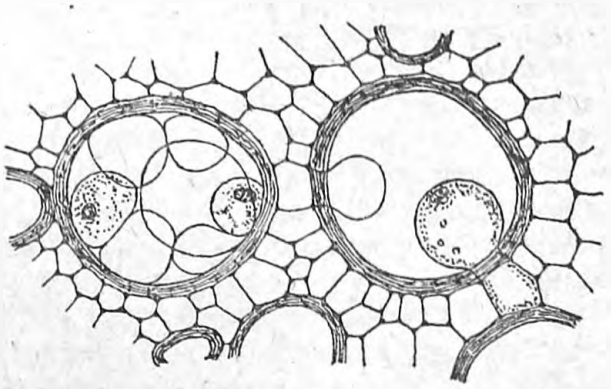


Рис. 174. Выполнение двух сосудов тиллами на поперечном разрезе черешка тыквы. В правом сосуде хорошо заметна связь обеих тилл с нежными живыми клетками, окружающими сосуд. Увелич. 230. (По Р о т е р т у.)

---

[1] Иногда, впрочем, они делятся; В и н к л е р находил до 10 перегородок.

[2] В редких случаях утолщение доходит до того, что тиллы получают вид каменистых клеток (рис. 53), сильно содействуя твердости дерева. См. G o l d e n, 1904, M a r t i n - L a v i g n e, 1908. Оба автора, повидимому, описывают одно и то же растение (вид Brosimum из Artocarpeae), притом уже указанное раньше М о л и ш е м (M o l i s c h, 1888).

[3] Тиллы встречаются и в корнях, у некоторых растений даже предпочтительно там (см. особенно A l t e n, 1908, 1909). Помимо сосудов, такие же образования наблюдались и в трахеидах (хвойных). См. C o n w e n t z, 1889; R a a t z, 1892.

[4] [G e r r y, 1914.

[5] Длина трахеид колеблется очень сильно, в зависимости от возраста древесины, от положения трахеиды в той или другой части ствола и т. д. Трахеиды Pinus silvestris могут достигать 4 мм длины, максимальная длина у сосен встречается у Pinus taeda (7,3 мм), а вообще наибольшая длина отмечена у Cycadaceae (Dioon spinulosum)—9,5 мм, Araucariaceae (Araucaria Cunninghamii)—10,9 мм и Taxodiaceae (Sequoia sempervirens)—9,2 мм. У бессосудистых покрытосемянных длина трахеид меньше; так, у Drimys Winteri она не превышает 5,1 мм (см. B a i l e y a. T u p p e r, 1918).]

[6] C a s p a r y, 1862.

весине (гомоксиллярные покрытосеменные), которая составлена у них целиком из трахеид, паренхимы и лучей.[1] Наиболее древние голосеменные, не имевшие колец прироста, как, например, кордаиты (Dadoxylon), обладали тонкостенными, с большой полостью трахеидами, по всем стенкам густо покрытыми ячеисто расположенными окаймленными порами. С появлением колец прироста окаймленные поры в ранней древесине сохраняются преимущественно на радиальных стенках и только в поздней древесине они, наоборот, приурочены к тангентальным стенкам трахеид. Примером трахеид с густо расположенными ячеисто сидящими окаймленными порами могут служить трахеиды в древесине современных араукарий. Более специализированные формы уже имеют не очередное (ячеистое), а супротивное расположение окаймленных пор, причем последних становится меньше и они располагаются преимущественно у концов трахеиды.[2] У хвойных нет лубяных элементов в древесине, и у них и проводящая и механическая функции связаны с трахеидами. Поэтому в процессе развития кольца прироста, сначала в связи с интенсивным движением соков, откладываются трахеиды с тонкими стенками и большой полостью, имеющие по преимуществу проводящую функцию — стерео-гидроиды, а позже идет утолщение стенок трахеид и уменьшение их полости, приводящее во внешней части кольца прироста к образованию уже по преимуществу скелетных трахеид — гидро-стереид.[3]]

Если главную массу древесины, как обыкновенно у лиственных деревьев, составляют лубовидные клетки, то трахеиды группируются преимущественно во круг сосудов, но у Pomaceae, например, трахеиды преобладают над всеми прочими элементами, а у липы, березы и др. встречаются только в осенней части слоя. В физиологическом отношении трахеиды, подобно сосудам, являются водопроводными органами; но они могут играть в то же время механическую роль, например в древесине хвойных, составленной почти сплошь из этого элемента.

Итак, с физиологической точки зрения мы можем отличать в составе древесины три системы элементов: 1) систему живых клеток, большею частью паренхимных, служащих местом отложения запасных веществ (крахмала, масла), 2) систему механическую и 3) водоносную. Они отличаются довольно резко формою пор, которые в первой системе круглые, во второй — щелевидные, в третьей — окаймленные. В целом эти три физиологические системы, как уже было замечено, почти совершенно совпадают с тремя анатомическими, установленными Санио.

Эти шесть элементов древесины почти никогда не встречаются все вместе в одном и том же дереве; они группируются весьма различно, что обусловливает большое разнообразие в строении древесины.

Обратимся к седьмому элементу древесины — сердцевинным лучам.[4] Они почти всегда состоят из паренхимных клеток, вытянутых в горизонтальном направлении, притом [частично] живых, накопляющих крахмал, вообще сходных с клетками древесной паренхимы. Физиологически они должны быть причислены к системе живых клеток древесины; они передают запасные вещества из коры в древесину и обратно. Усложнение представляют многие хвойные, где в состав луча, кроме живых, входят еще мертвые, водоносные клетки [и скопления секреторных клеток — горизонтальные смоляные ходы.] У одного тропического растения найдены в лучах даже горизонтальные сосуды;[5] у некоторых бегоний луч составлен из прозенхимных клеток, вытянутых по оси и похожих на либриформ, но это уже редкие исключения. Ксилемные лучи (подобно сосудам) часто дают наглядные признаки для отличия деревьев друг

---

[1] [Gupta, 1934; там же литература вопроса.

[2] Gothan, 1907.

[3] Gothan, — 1907. Для лиственницы к этому же выводу пришел Гарпер (Harper. 1913).]

[4] Schulz, 1883; Russow, 1883; Kny, 1884, — объяснительный текст к его известным степным анатомическим таблицам, 1890, 1909; Kleeberg, 1885; Schmidt, 1890; Strasburger, 1891; Herbst, 1894; Tuzson, 1903; Burgerstein, 1907 — Pinus; Tass 1906 — хвойные; Zijlstra, 1908 [Jeffrey, 1917.]

[5] Бобовое растение Herminiera Elaphroxylon (Jänsch, 1884).

от друга по их древесине. Мы видели, что лучи могут быть или узкие, однорядные, или широкие, многорядные. [Встречаются древесины, в которых бывают только однорядные лучи, но в древесинах с многорядными лучами почти всегда встречаются однорядные лучи.] Из лиственных пород немногие отличаются присутствием широких, заметных простым глазом лучей, как, например, дуб, бук, граб; особенно широки они у дуба [и у некоторых тропических лиан]. Еще важнее анатомически лучи у хвойных, где древесина вообще построена весьма просто и однообразно; [так, например, отличить древесины сосен, елей и лиственниц от всех других древесин хвойных можно по наличию у первых в лучах горизонтальных смоляных ходов, которые в нормальной, вторичной древесине всех других хвойных (кроме отдельных видов Abies) отсутствуют. Отличить древесину нашей лесной ели можно или по радиальному, или по тангентальному разрезу древесины.] У сосны, как это видно на радиальном разрезе (рис. 165), каждый луч составлен из двоякого рода клеток, резко друг от друга отличающихся, — мертвых и живых; последние образуют средние (считая в высоту) ряды луча и снабжены очень крупными круглыми порами. Краевые ряды луча (рис. 165) как сверху, так и снизу, составлены из пустых клеток, имеющих на внутренней поверхности характерно зазубренные стенки и мелкие окаймленные поры; их можно назвать трахеидами, и вероятная их роль — передача воды по горизонтальному направлению, тогда как в средних рядах может скопляться крахмал. [1] У ели луч составлен из тех же двояких клеток, но они не столь резко отличаются друг от друга, и на первый взгляд луч кажется однородным. Живые клетки, образующие почти весь луч, вместо крупных пор, свойственных Pinus, снабжены у ели многочисленными мелкими порами, а мертвые клетки лишены зазубрин. [По тангентальному разрезу древесины сосна отличается от ели и лиственницы очень легко; у первой выстилающие клетки смоляных ходов тонкие и плепчатые, а у вторых стенки выстилающих клеток толстые и деревенеющие. Тип и форма пор клеток лучевой паренхимы являются важными систематическими признаками. Наблюдение этих пор показывает, что крупные одиночные поры лесной сосны образовались путем слияния двух или нескольких мелких пор; у древних голосемянных, вроде кордаитов и араукарий, число мелких пор в клетках лучевой паренхимы очень велико, и уменьшение этого числа является результатом специализации.] У наших лиственных деревьев сердцевинные лучи часто слагаются из двоякого рода живых клеток — лежачих и стоячих; первые вытянуты по радиусу, а вторые — по длине органа. [2] Обыкновенно середину луча занимают лежачие, а краевые ряды — стоячие клетки; вначале, т. е. ближе к центру дерева, луч составлен только из стоячих клеток. Смысл этой дифференцировки еще не выяснен. [Лучи, составленные одним каким-либо типом клеток, называются равноклеточными; составленные из обоих типов — разноклеточными. [3] Некоторые очень специализированные типы краевых клеток лучей (как, например, черепичатые клетки) встречаются у представителей только некоторых систематических групп (у некоторых Tiliales и Malvales).]

Между тем как элементы древесины, вытянутые по длине органа, смыкаются плотно, без образования межклетных пространств, в сердцевинных лучах, а именно между рядами лежачих клеток, замечаются узкие воздухоносные меж-

---

[1] Пробовали отличать разные виды Pinus друг от друга по численному отношению краевых и срединных рядов в луче; у одних будто бы живые ряды превосходят численностью мертвые, у других — наоборот; однако этот признак оказался не вполне надежным. [Породы и секции рода Pinus в настоящее время легко различаются по очертаниям стенок краевых трахеид и по числу и форме пор лучевой паренхимы (Gothan, 1905. Shaw, 1914).]

[2] Особенно резко выражено это в древесине ив. Кни называет лежачие клетки меренхимными, а стоячие — палисадными, так как они не всегда разнятся направлением роста: у тополей, например, те и другие лежачие. Более постоянное различие между ними составляют межклетные ходы (см. ниже). Палисадные клетки сами двояки: те из них, которые прилегают к сосудам, обильно снабжены окаймленными порами, придающими им решетчатый вид. Только эти решетчатые клетки луча порождают тиллы. См. Kny, 1909.

[3] [Классификация лучей двудольных древесных растений проведена за последнее время Кribсом (Kribs, 1935), который связывает определенные типы лучей с определенными степенями специализации.]

клетные ходы, которые тянутся вдоль по лучу, следовательно в радиальном направлении, и сообщаются с межклетными пространствами первичной коры. Это единственный анатомически намеченный путь, по которому внешний воздух (через кору) имеет доступ в древесину.

У некоторых растений в древесине рассеяны на поперечном разрезе местные скопления паренхимных клеток, которые простому глазу представляются в виде бурых пятен. Они лежат на пути сердцевинных лучей, образуя как бы местные расширения их. Продольный разрез показывает, что они тянутся на целые футы, то разветвляясь, то оканчиваясь слепо. По сходству толстостенных клеток их с клетками сердцевины, эти образования получили название сердцевинных пятен. Они оказались патологическим продуктом; это ходы, просверливаемые в древесине личинкою насекомого.[1] В других случаях они вызываются местным повреждением камбия от мороза. Особенно часто встречаются сердцевинные пятна в древесине ольхи и рябины.

При сравнительном исследовании гистологического строения древесины мы заметим известные различия в слоях того же дерева. Так, только первый слой заключает спиральные и кольчатые сосуды, потому что в его состав входит первичная древесина. У деревьев, имеющих очень крупные сосуды, величина сосудов постепенно возрастает с годами, и первые слои заключают сравнительно узкие сосуды. Часто известные элементы древесины представляют в позднейших годичных слоях характерное расположение; так, у липы древесная паренхима образует тангентальные ряды, у плюща сосуды расположены концентрическими слоями; обыкновенно в первых годичных слоях еще не замечается такой правильности: она вырабатывается постепенно. Точно так же с возрастом могут постепенно изменяться размеры (как в длину, так и в ширину) одноименных элементов, производимых камбием. Обыкновенно в течение первых лет жизни, следовательно — в самых внутренних слоях древесины, размеры эти ежегодно возрастают, а затем остаются постоянными. Особенно полные измерения произведены были Саниo для трахеид сосны. Окончательная длина трахеид, различная для разных, даже рядом стоящих сосен, меняется, кроме того, в одном и том же стволе на разных высотах: от основания ствола длина волокон кверху постепенно возрастает, затем снова умепьшается; наиболее длинные волокна в древесине сосны оказываются примерно там, где коричневая окраска коры, свойственная нижней части соснового ствола, сменяется светлобурою. У многих лиственных пород замечены подобные же явления, особенно для волокон либриформа. Эти изменения иногда обусловливаются соответствующими изменениями размеров камбиальных клеток, которые у сосны, например, в первые годы становятся все крупнее и крупнее, но в других случаях колебания определяются разрастанием молодых элементов. Насколько это разрастание может быть значительно, видно из того, что нередко готовое волокно либриформа в шесть раз, например, длиннее камбиальной клетки, из которой оно произошло.

Узкие и широкие годичные слои одного и того же дерева также представляют некоторые гистологические различия. Общее правило таково, что когда получается узкий слой, то это зависит от выпадения средней части годового слоя (летней древесины). Это особенно ясно у таких деревьев, где летняя древесина состоит из элементов, отличных от весенних и осенних. У ясеня, например, годовой слой представляет такое строение: весенняя древесина состоит из крупных сосудов и древесной паренхимы, летняя — из либриформа, в котором вкраплены группы узких сосудов, осенняя — из древесной паренхимы, перемешанной с узкими сосудами; поэтому у ясеня летняя древесина резко отличается от весенней и осенней — и отсутствие ее в узком слое тотчас отличает последний от нормального широкого слоя. Узкие и широкие годичные слои имеют неодинаковую плотность; по нельзя сказать вообще, которые из них плотнее, так как у различных деревьев это выражается различным образом. Хвойные, выросшие на крайнем севере и, следовательно, представляющие узкие годичные слои, имеют древесину более плотную, чем хвойные более южных стран; значит, сосна, например, при неблагоприятных климатических условиях образует особенно плотную древесину. Это происходит оттого, что летняя древесина сосны состоит из широких и сравнительно тонкостенных клеток; при отсутствии ее процент толстостенных и узких осенних клеток больше, а вместе с тем и плотность древесины сильно возрастает. Исследования Саниo показали, что у сосны, независимо от общей ширины слоя, относительная ширина осенней полосы в каждом слое неодинакова на разной высоте, а именно — возрастает к основанию ствола, и притом весьма резко; например, в вершине ствола осенняя древесина образует лишь одну десятую, а при основании — треть или даже половину всего слоя. Вот почему древесина нижней части ствола (у хвойных) в техническом отношении наиболее ценится. У лиственных деревьев замечается иногда обратное в сравнении с хвойными явление: чем шире годичные слои, тем они плотнее, — летняя древесина здесь часто отличается от весенней и осенней значительною плотностью, так как заключает преимущественно или даже исключительно толстостенный либриформ; для дубов давно принимали, что чем шире слои древесины, тем лучше последняя обыкновенно в техническом отношении. Однако, подробные исследования Р. Гартига (1895) над дубом показали всю несостоятельность такого обобщения: зависимость здесь очень сложная. Общий вывод тот, что чем сильнее прирост и чем слабее испарение, тем плотнее будет древесина; растение прежде всего удовлетворяет потребности в испарении, развивая соответственно мягкую сосудистую систему, а затем уже избыток питательных веществ идет на построение плотной механической системы.

У некоторых деревьев слой древесины, развившись из камбия, не подвергается в последующие годы существенным изменениям, так что старые и молодые слои не отличаются друг от друга в плотности, цвете и т. п. Но есть много

[1] Kienitz, 1883. Природа самого насекомого выяснилась позже — это муха Agromyza carbonaria Zett. См. Nielsen, 1906.

деревьев, у которых древесный слой в известном возрасте резко изменяется, получая более темный цвет. В таком случае даже простым глазом легко заметить в древесине две части: более светлую периферическую — заболонь и более темную центральную — ядро. Однако, в лесоводстве отличают, кроме заболони и ядра, еще так называемую спелую древесину и, сообразно тому, устанавливают четыре категории деревьев: [1] 1) чисто заболонные, не имеющие и спелой древесины, и ядра (клен, ольха, береза, граб, осина); 2) деревья, имеющие заболонь и спелую древесину, но не содержащие ядра (липа, бук, ель, пихта); 3) ядровые деревья, — с заболонью и ядром (сосна, лиственница, вишня, дуб); наконец, 4) деревья, имеющие древесину всех трех родов (ясень, ильм, крушина). В анатомии, однако, понятие «спелой» древесины не установлено, и если этот термин иногда употребляется, то как синоним ядра. По показаниям лесоводов, спелая древесина одного цвета с заболонью или даже бледнее, но отличается большею сухостью. Цвет ядра у деревьев, содержащих его, весьма различен; например, желтый у барбариса, красноватый у лиственницы, бурый у дуба, темнокоричневый у вишни; особенно резкие цвета встречаются у некоторых экзотических деревьев, например, пурпуровый у Caesalpinia, синий у кампешевого дерева (Haematoxylon), черный у эбенового. Обыкновенно ядро отделяется от светлее окрашенной заболони (или спелой древесины) совершенно резко, но граница может не совпадать с границею двухгодичных слоев. Нередко на одной стороне дерева в ядро превратилось большее число слоев, чем на другой. У ядровых деревьев число слоев, сохраняющих характер заболони, или, другими словами, тот возраст, в котором слой заболони принимает характер ядра, весьма различен для различных деревьев, а иногда изменяется в широких пределах даже у одного и того же вида, в зависимости от внешних и внутренних условий, влияние которых, в частности, еще мало изучено. У сосны, например, число слоев древесины, образующих заболонь, изменяется от двадцати пяти до восьмидесяти; у хвойных оно вообще значительно: у лиственницы и тисса их обыкновенно около двадцати. Напротив, у дуба и ильма заболонь образуется всего восемью, а у белой акации даже четырьмя-пятью слоями. Понятно, что молодые деревья еще вовсе не содержат ядра, а также что в более взрослых оно постепенно исчезает к вершине ствола. Часто встречаются, впрочем, различные неправильности. Процессы, совершающиеся при превращении заболони в ядро, еще недостаточно изучены. Насколько известно, анатомическое строение древесины при этом не меняется существенно; даже толщина оболочек остается прежняя, но оболочки пропитываются разного рода горючими, а также красящими веществами, которые затем высачиваются на внутренних поверхностях клеток и застывают в виде отдельных бородавок или равномерного слоя, выстилающего стенку, иногда же этою массою совершенно закупориваются просветы сосудов и других элементов ядра. В результате обыкновенно, вместе с изменением цвета, является резкое уплотнение и вообще возвышение технических достоинств древесины; у деревьев, образующих ядро, последнее имеет наибольшую ценность в технике. Вещества, пропитывающие ядро, весьма различны: у смолистых хвойных (например, у сосны) ядро особенно богато смолою, в других случаях роль смолы играют камедистые вещества и т. д. Происхождение этой смолы, камеди и пр. не вполне выяснено, но известно, что в ядре исчезает крахмал. Вообще древесина с превращением в ядро может играть в жизни дерева лишь механическую роль, так как теряет способность периодически накоплять запасные вещества (крахмал, масло) и даже вообще способность проводить воду; если в дереве, содержащем ядро, кольцеобразно надрезать заболонь вплоть до ядра, то вся часть, лежащая выше надреза, неминуемо засыхает. Важнейшие минеральные вещества также покидают ядро при его образовании: зола ядра значительно беднее калием и фосфорною кислотою сравнительно с золою заболони; зато у некоторых пород (бук, вяз) во всех элементах ядра отлагается мел. Многие видели в образовании ядра на-

[1] Nördlinger, 1874; Büsgen, 1897.

чало разложения древесины, но это едва ли справедливо, если принять во внимание правильность, с которою совершается рассматриваемый здесь процесс; достигнув известного возраста, слой заболони быстро, почти внезапно, превращается в ядро, а затем, в течение многих десятилетий, не обнаруживает почти никаких дальнейших изменений.

Кроме нормального ядра, отличающегося особенною плотностью, встречается нередко, притом даже у чистозаболонных пород, ядро патологическое: под влиянием повреждений различного рода древесина также окрашивается в более темный цвет, но действительно подвергается постепенному разложению, вследствие чего не выигрывает, а, напротив, проигрывает в техническом отношении. Подобное патологическое ядро часто наблюдается, например, у ив и тополей, где оно в конце концов приводит к дуплистости ствола; настоящего ядра ивы и тополи не дают. Таким образом представление, усматривающее в развитии ядра начинающийся процесс разложения древесины, справедливо лишь по отношению к болезненному ядру.

**Элементы флоэмы.** [1] Флоэма отличается от ксилемы вообще тем, что состоит не из мертвых и одеревеневших элементов, как последняя, а преимущественно из живых и неодеревеневших.

Элементы флоэмы вполне соответствуют элементам ксилемы, так что и здесь принимают три системы. Паренхимная система во флоэме почти всегда является в виде лубяной паренхимы, но встречается и элемент, соответствующий заменяющим волокнам — камбиформ. Лубяная паренхима (рис. 175, *Bp*) весьма сходна с древесной паренхимой: подобно ей, она образуется через деление камбиальной клетки поперечными перегородками, но стенки ее тоньше и обыкновенно не деревенеют. В остальных признаках эти элементы сходны; в клетках лубяной паренхимы зимою также можно находить крахмал, масло или кристаллы. [Интересно, что во вторичной флоэме проростков и молодых побегов древесных двудольных очень много клеток паренхимы, но при дальнейшем развитии количество их сильно падает.] Кристаллоносные волокна лубяной паренхимы встречаются весьма часто. Волокно состоит тогда из коротких члеников, и каждый членик содержит либо отдельный клиноромбический кристалл щавелевокислой извести, либо друзы (рис. 175, *Kp*). У некоторых растений встречаются только отдельные кристаллы, у других — только друзы, у третьих — те и другие вперемежку; наконец, есть и такие, где флоэма вообще лишена кристаллов. У хвойных из сем. кипарисовых (например, у Thuja) щавелевая известь отлагается не в полостях клеток, а в виде очень мелких кристалликов — в самой толще стенок. Дальнейшие различия обусловливаются положением кристаллоносных клеток: они могут лежать исключительно в сердцевинных лучах флоэмы, или, наоборот, только между лучами, или, наконец, и там и здесь. Эти различия оказываются весьма постоянными, а потому кристаллоносные клетки составляют один из характернейших элементов вторичной коры. Всего чаще они сопровождают пучки толстостенного луба, плотно прижимаясь и образуя как бы кристаллические футляры на поверхности пучков. Стенки

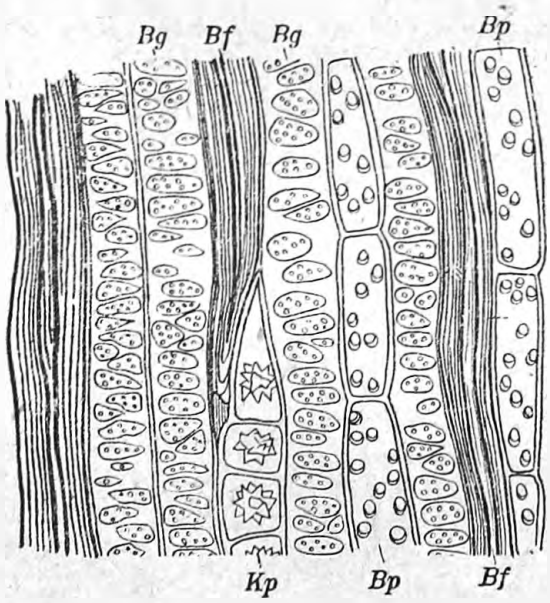



Рис. 175. Продольный разрез через луб саговой Dioon edule: *Bf*—волокна толстостенного луба; *Bg*— ситовидные трубки; *Bp* — лубяная паренхима; *Kp*— кристаллоносная паренхима. (По Диппелю.)

[1] Hanstein, 1853; Vesque, 1876; Möller, 1882, справочная книга; Lecomte, 1889; Solereder, 1899, 1908; Hemenway, 1911, 1913; Daniels, 1918.

кристаллоносных клеток нередко деревенеют. Камбиформ [1] (рис. 179, *c*), подобно заменяющим волокнам, элемент прозенхимный, мало отличный от камбиальных волокон, из которых он образовался, и связанный переходами с лубяною паренхимою. Назначение его неизвестно. [Можно только отметить, что клетки камбиформа более типичны для первичной флоэмы травянистых растений; во вторичной флоэме, а особенно у древесных растений, они обычно не встречаются.]

Система толстостенного луба соответствует либриформу в ксилеме. Либриформ получил свое название именно по сходству с давно известным толстостенным лубом (liber). Последний (рис. 175, 176) представляет очень длинные веретенообразные, иногда ветвистые, прозенхимные клетки, которые достигают у льна, например, до 85 мм в длину [2] и обыкновенно гораздо длиннее волокон либриформа. Клетки эти отличаются весьма толстыми стенками; иногда это утолщение так значительно, что полость волокна представляется на поперечном разрезе лишь в виде точки. Впрочем, встречаются и исключения; например, у крапивы лубяные волокна сравнительно слабо утолщены. Стенки клеток толстостенного луба обыкновенно имеют щелевидные, косвенно расположенные поры [3] и представляют часто весьма ясную слоистость, а иногда и полосатость. Совершенно неодеревеневшие лубяные волокна встречаются довольно редко; обыкновенно деревенеет если не вся оболочка, то хотя наружный слой ее, иногда же, например у большинства наших деревьев, взрослое волокно сплошь одеревеневшее. Содержимое лубяных клеток обыкновенно заменяется воздухом; впрочем, и здесь встречаются исключения: так, в лубяных клетках льна встречается даже хлорофилл. Благодаря тому, что лубяные волокна некоторых травянистых растений, несмотря на толстые стенки, не деревенеют, они употребляются в пряжу. Техническое применение в Европе преимущественно

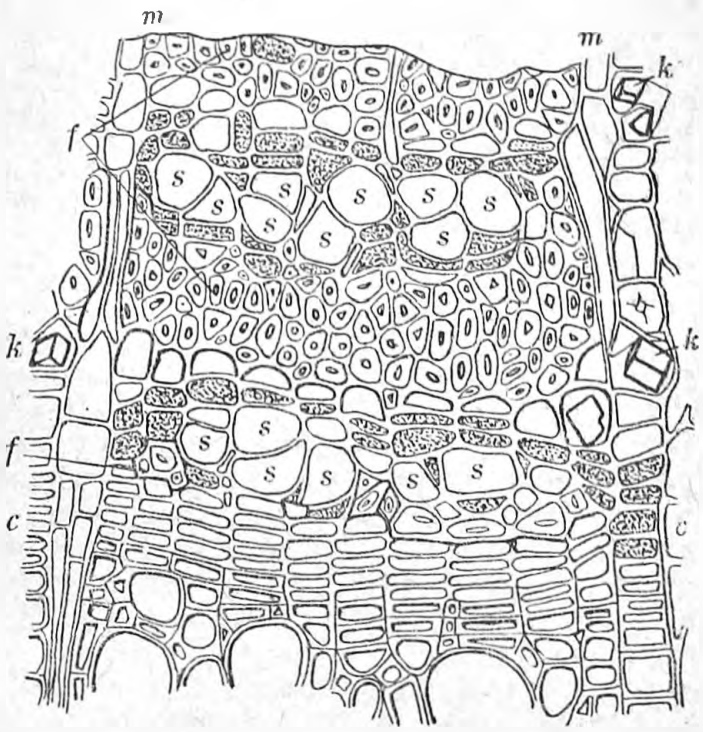



Рис. 176. Поперечный разрез через луб, камбий — *c* и осеннюю древесину (под камбием) липы; *mm* — узкие сердцевинные лучи; *ff* — пучки толстостенного луба; *s* — ситовидные трубки; *k* — кристаллы. Увелич. 220. (По де-Бари.)

[1] [Иногда клетки камбиформа делятся поперечными перегородками и тогда, если эти клетки сохраняются в виде тяжа, они называются перегородчатым камбиформом. Классификация камбиформа легче проводится на первичных тканях; во вторичных тканях отдельные типы сильно замаскированы переходами.]

[2] По измерениям японца Саито (Saito, 1901), у Boehmeria волокна до 245 мм длины. Контраст представляют очень короткие волокна барбариса. У многих Apocynaceae и Asclepiadaceae волокна снабжены местными расширениями (например, у олеандра). Иногда то же наблюдалось и на волокнах льна. Шиллинг (Schilling, 1922) показал, что такие вздутия можно вызывать искусственно механическим путем, подвергая стебель травянистого растения сильному сгибу. Через неделю оказывались слоистые вздутия даже у растений, где их нормально никогда не встречали (конопля и др.). Поводом к таким опытам послужило автору исследование льна, побитого градом. Однако, многие растения (однолетние ветки сирени, например) дали отрицательный результат.

[3] У некоторых Vacciniaceae, Ericaceae и Epacridaceae лубяные волокна снабжены окаймленными порами. Очень оригинальны игольчатые волокна, или рафидины, многих Acanthaceae. Это очень узкие волоконца, собранные в большом числе наподобие рафид в тонкостенной мешковидной клетке, из которой они произошли путем деления.

имеют волокна льна и конопли, отчасти крапивы, но общее число растений, доставляющих материал для изготовления тканей, весьма велико. [1] Из наиболее замечательных экзотических назовем Boehmeria tenacissima, крапивное растение, доставляющее рами, и ост-индские Corchorus (однолетние травы из сем. липовых), дающие джут. Из деревьев особенное значение получает липа, благодаря обилию в ее коре толстостенного луба.

Расположение толстостенного луба во флоэме представляет значительное разнообразие. У сосны, ели и пихты вторичная кора состоит исключительно из тонкостенных элементов; толстостенного луба совсем не образуется. Но в большинстве случаев волокна толстостенного луба плотно прилегают друг к другу, образуя целые пучки (рис. 152, 176), которые на поперечном разрезе коры тотчас бросаются в глаза. Такими пучками, например, расположены лубяные волокна у льна (рис. 152); при мочке стебля изолируются не отдельные волокна, а пучки их, вследствие разрушения нежных тонкостенных элементов. По отношению к образованию толстостенного луба наши деревья представляют большое разнообразие. У одних деревьев пучки его образуются только раз в жизни, именно в первом году, а затем камбий отлагает кнаружи исключительно тонкостенные элементы; в таком случае ряд пучков толстостенного луба занимает наружную часть вторичной коры и лежит, следовательно, тотчас за первичною корою. К числу деревьев, бедных толстостенным лубом, образующих пучки его только раз в жизни, принадлежат береза и бук. [2] У других деревьев после образования на первый год значительных пучков толстостенного луба в следующие годы жизни дерева толстостенный луб продолжает отлагаться, но в весьма малом количестве, в виде отдельных волокон или небольших пучков (ольха, орешник). Наконец, есть деревья, которые уже в первый год образуют много пучков толстостенного луба, расположенных не в один, а в несколько неправильных тангентальных рядов, чередующихся с тонкостенными элементами, и то же самое происходит затем ежегодно. Таковы, например, ива, тополь, липа (рис. 176), дуб. Продольные разрезы показывают, что пучки толстостенного луба не тянутся вертикально, а искривлены в тангентальном направлении, то вправо, то влево, причем прикладываются к другим таким же пучкам, образуя с ними связную сеть, как это видно на тангентальных разрезах коры. В некоторых случаях лубяные волокна располагаются не пучками, а правильными тангентальными рядами. Это замечается, например, у можжевельника и вообще в группе кипарисовых, а также и у виноградной лозы. Рядами располагаются здесь не только толстостенные лубяные волокна, но и тонкостенные элементы флоэмы. У кипарисовых вслед за одним рядом клеток толстостенного луба идут всего три ряда тонкостенных элементов, из которых средний представляет лубяную паренхиму, потом опять ряд толстостенных волокон и т. д.; ежегодно таких рядов образуется несколько. В коре виноградной лозы за несколькими рядами волокон толстостенного луба следует несколько рядов тонкостенных элементов, и такая смена тоже повторяется несколько раз в течение лета.

Подобно перегородчатому либриформу в ксилеме, во флоэме существует перегородчатый толстостенный луб. Он представляет толстостенные прозенхимные волокна с тонкими поперечными перегородками, образовавшимися уже после утолщения продольных стенок. Перегородчатый луб, подобно перегородчатому либриформу, элемент мало распространенный; любопытно, что он встречается в большем количестве у того же растения, которое представляет хороший пример перегородчатого либриформа (виноград). [3]

Волокна толстостенного луба отличаются существенно от либриформа только топографически, т. е. положением своим относительно камбия: толстостенные

---

[1] Wiesner, 1873, 1900, 1902.

[2] Эти первичные волокна в последнее время стали, впрочем, отличать от позднейших, под именем «перицикловых». О перицикле см. ниже, при основной ткани.

[3] Gard, 1900. Габерланд в 1887 году объяснял значение перегородчатого луба важностью деления ядер, но в 1921 году видел в этом лишь старческий процесс, лишенный биологического

прозенхимные клетки, лежащие ковнутри от камбия (в ксилеме), принято называть либриформом, а точно такие же клетки, находящиеся кнаружи от камбия (во флоэме) — толстостенным лубом. С физиологической точки зрения те и другие представляют механические элементы, т. е. стереиды, с которыми мы уже познакомились у однодольных. Едва ли, впрочем, главное назначение толстостенного луба — способствовать крепости всего стебля; эта задача возложена обыкновенно на древесину. Вероятнее, что значение его чисто местное и что пучки толстостенного луба служат защитою для существенно важных, нежных элементов тонкостенного луба, а именно ситовидных трубок. Остается, однако, непонятным, почему некоторые растения обходятся и без этой защиты.

Механическую роль играют во вторичной коре, кроме волокон толстостенного луба, также чрезвычайно распространенные каменистые клетки, или склереиды. Это клетки лубяной паренхимы, получившие впоследствии очень толстую, слоистую, одеревеневшую оболочку, изрезанную поровыми каналами, и утратившие содержимое. На поперечном разрезе их можно принять за толстостенный луб, но каменистые клетки обыкновенно гораздо крупнее (рис. 195); на продольных разрезах смешение невозможно, так как толстостенный луб является в виде волокон, а каменистые клетки сохраняют ту же паренхимную форму, что и на поперечных разрезах. Другое различие состоит в том, что лубяные волокна обыкновенно достигают окончательного развития в том же году, как появляются из камбия, каменистые же клетки образуются гораздо позже, так что в молодых ветвях их обыкновенно еще нет. Это, впрочем, справедливо лишь по отношению к тем каменистым клеткам, которые находятся во вторичной коре и развиваются из лубяной паренхимы. Но точно такие же клетки могут образоваться и в первичной коре или в сердцевинных лучах, и здесь они часто готовы к концу первого же года. Иногда, например, промежутки между первичными лубяными пучками выполняются каменистыми клетками, так что на границе первичной и вторичной коры получается сплошное или почти сплошное, механическое кольцо, составленное из элементов двоякого рода. Каменистые клетки, усложняя картину строения вторичной коры, дают в то же время прекрасные признаки для характеристики деревьев по коре. По отношению к механическим элементам вторичной коры можно вообще различать четыре группы деревьев: 1) лишенные как толстостенного луба, так и каменистых клеток (например, виды сосны); 2) без лубяных волокон, но с каменистыми клетками (ель, пихта, лиственница); 3) наоборот, с волокнами, но без каменистых клеток (кипарисовые, хвойные, липа, вяз) и 4) с теми и другими элементами (дуб, ясень, клен).

Наиболее характерным и постоянным элементом флоэмы следует считать элемент, соответствующий сосудам в древесине, именно ситовидные трубки.[1] Этот элемент более сходен с лубяной паренхимой, чем с толстостенным лубом, так как имеет тонкие стенки; поэтому его часто соединяют с лубяною паренхимой под общим названием тонкостенного луба, в противоположность толстостенному лубу.[2] Ситовидные трубки считаются соответ-

---

значения. В черешках Begonia Rex проводящие пучки сопровождаются отдельными стереидами, в старости делящимися поперек от одного до трех раз. Перегородки их очень тонки и при плазмолизе могут отделяться от тонкой стенки волокна вместе с плазмой. Ядра их очень мелки, различной формы и кажутся отмирающими.

[1] Их открыл Гартиг Т. еще в 1837 году (Hartig Th., 1837; он же, 1853 и 1854), но на них до 1855 года не обращали внимания; Mohl, 1855; Nägeli, 1861; Hanstein, 1864; Briosi, 1873; Wilhelm, 1880; Janczewski, 1881; Russow, 1882; Fischer, 1884; Koch, 1884; Zacharias, 1884; Fischer, 1885, 1886; Lecomte, 1889; Blass, 1890; Strasburger, 1891; Bliesenick, 1891; Baccarini, 1892; Léger, 1897; Perrot, 1899; Chauveaud, 1902, 1904, 1911; Hill, 1903, 1908; [Thoday, 1911; Hume, 1912; Schmidt, 1913; Teodoresko et Popesko, 1915; Schmidt E., 1917.]

[2] Однако, у некоторых растений ситовидные трубки относительно толстостенны; их оболочки обладают особым блеском, отчего сразу выделяются среди других элементов мягкого луба. Руссов (1872 обнаружил такие толстостенные трубки у Marsilia, а Янчевский у других папоротникообразных. Стенки таких клеток часто слоисты; по Руссову, в двойной стенке бывает до девяти слоев (считая и межклетный слой). См. также Schmidt E., 1917, у Alchemilla и Potentilla.

ствующими сосудам древесины на том основании, что они также представляют каждая ряд друг над другом расположенных и сообщающихся между собою клеток (рис. 177). [Однако, сосуды после сформирования совершенно лишены живого содержимого, тогда как ситовидные трубки, как это будет видно из дальнейшего, сохраняют и в развитом состоянии и ядро и протоплазму.] В том месте, где перегородка отделяет две ситовидные клетки одну от другой, трубка часто расширена. Стенки их большею частью нежны и от действия хлорцинкиода окрашиваются в фиолетовый цвет, следовательно — не деревенеют; [1] этим ситовидные трубки резко отличаются от сосудов древесины. Вместе с тем, ситовидные трубки имеют содержимое, состоящее из стенкоположного слоя живой плазмы и клеточного сока, то водянистого, то слизистого, но всегда богатого белковыми веществами; часто встречаются мелкие зерна крахмала. Долгое время думали, что клеточные ядра, первоначально находящиеся по одному в каждом членике, исчезают при развитии ситовидной трубки, но теперь мы знаем, что они сохраняются до конца активной жизни элемента, — факт замечательный, так как это был единственный пример жизнедеятельности элементов, будто бы обходящихся без ядра. [2] Сок ситовидных трубок имеет щелочную реакцию, что весьма характерно, так как в клетках мякоти сок, напротив, кислый.

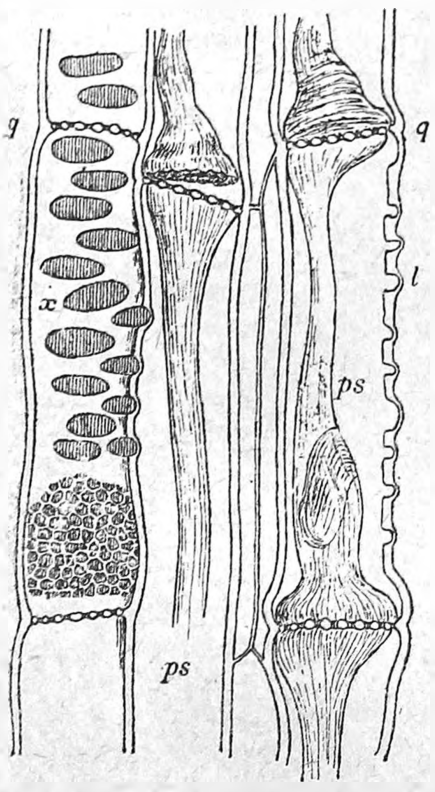


Рис. 177. Ситовидные трубки тыквы в продольном разрезе; *ps*— съеженное содержимое; *x* и *l*— сита боковых стенок; *q*—ситовидные перегородки. (По Саксу.)

Там, где (как, например, у тыквы) ситовидные трубки лишены крахмала, в стенном слое плазмы оказываются лейкопласты, изредка даже зеленеющие. Крахмал они образуют внутри себя главным образом у двудольных и голосеменных, у однодольных он редок, у высших споровых, повидимому, не встречается вовсе. Достаточно ли мелки эти зерна крахмала, чтобы проходить сквозь сита перегородок — вопрос спорный, но кажется решение скорее должно быть отрицательным. В неповрежденной клетке полость занята однородной более или менее водянистой жидкостью, [3] но от реактивов и даже просто от вскрытия разрезом картина резко меняется вследствие свертывания белковых веществ клеточного сока; получается впечатление тяжа, тянущегося по оси клетки и на одном конце (обыкновенно верхнем, редко на обоих концах) переходящего в такую же пробку, расположенную во всю ширь перегородки (рис. 177). Вещество это издавна называли слизью и считали ее характерной для ситовидных трубок. Название это, однако, совершенно неверно — это лишь сгусток свернутого белка,

[1] Случай деревенения ситовидных трубок описал Schumann, 1890, — для Scorzonera и др. Compositae, а Boodle, 1906, — для Helianthus (у четырех видов). Впрочем, еще в 1875 году Руссов указывал на деревенение этих элементов у Plectogyne и Ophyoglossum. Есть также показания о нахождении пектиновых веществ, например у Леже (Léger, 1897); см. у Шмидта (Schmidt E., 1917).

[2] Этим мы обязаны кропотливым исследованиям Шмидта (Эрнста, а не другого Шмидта, Эмиля), который в 1882 году подробно описывал постепенное исчезновение клеточных ядер в крупных ситовидных трубках черешков Victoria regia. Для доказательства наличности ядер даже во взрослых члениках Эрнсту пришлось изготовлять серии микротомных срезов и анализировать их все без пропуска, следя за одной и той же трубкой от одной перегородки до следующей, и т. д. Неизменно находился в каждой клетке, то в нижней, то в верхней трети ее длины один срез, заключавший искомое ядро с крупным ядрышком, почти всегда лежавшее у стенки. Объектами служили Trapa natans, Victoria regia (указанная другим Шмидтом) и классическая Cucurbita; последняя оказалась наименее удобной из-за густого содержимого, и пришлось удовольствоваться доказательством сохранения окрашенного реактивами ядрышка. Плазма иногда не только выстилает оболочку, но и пересекает своими нитями полость клетки.

[3] Заслуживает проверки показание Страсбургера (Strasburger, 1891), будто у Robinia (белой акации) в каждом членике висит на ниточке центральный комок «слизи».

а настоящей слизи в химическом смысле здесь никогда не находили. В растворе оказывается еще целый ряд веществ как азотистых, так и безазотистых. Замечательно, что больше половины азота находится в виде амидов, т. е. продуктов распада или синтеза белков; есть также нитраты и нитриты. Из безазотистых веществ указывается ряд растворимых углеводов — декстрин (вместо крахмала, у тыквы, по Цахариасу), глюкоза, сахароза. Из неорганических веществ особенно поразительно обилие фосфорнокислого калия (и магния); [1] вообще же соотношения минеральных веществ в ситовидных трубках иные, нежели в водопроводящих элементах (трахеях, трахеидах). В ситовидных трубках обнаружен энзим из группы пероксидаз, совсем неудачно названный лептомином (от лептомы — флоэмы). [2]

Всего характернее строение перегородок, разделяющих членики ситовидных трубок; подобно тому, как в сосудах, перегородки эти бывают или горизонтальные, или наклонные. В сосудах горизонтальные перегородки имеют одни круглые, а косвенные — несколько эллиптические отверстия; в перегородках же ситовидных трубок вместо отверстия находится тонкая вначале пластинка, рано получающая множество отверстий наподобие сита или решета. В горизонтальной перегородке находится одна круглая пластинка (рис. 177), в наклонной — несколько эллиптических. Посредством отверстий в перегородках устанавливается сообщение между содержимым двух соседних клеток (рис. 177). Часто ситовидная пластинка остается тонкою и впоследствии, но у некоторых растений (например, у тыквы) она становится гораздо толще продольных стенок; утолщение это получается через постепенное отложение на обе стороны перегородки особой бесцветной массы в виде бугров (рис. 178 и 179). Ни состав, ни происхождение этого вещества, называемого мозольным (или каллезою), до сих пор не выяснены. [3]

[Каллеза является одним из самых загадочных веществ живого организма. По Шмидту, [4] настоящая каллеза ситовидных трубок не тождественна с веществом так же называемым, но найденным в оболочках грибов и водорослей, в цистолитах и в развивающейся пыльце и пыльцевых трубках. Эти вещества

---

[1] С составом содержимого ситовидных элементов нас ознакомили главным образом работы: Цахариаса (Zacharias, 1884 — стебли тыквы), Крауса (Kraus, 1884 — плоды Cucurbita microcarpa); последний нашел 21—48% сахарозы. Бриози (Briosi, 1873) нашел крахмал у 129 из 146 анализированных видов, а Чапек (Czapek, 1897) — из 57 лишь у 18; у 27 есть глюкоза, у 3 — сахароза. Мангхем (Mangham, 1911) нашел мальтозу. Показания Чапека о нахождении жира у Sambucus, Lonicera и Buxus для первого решительно опровергаются Шмидтом (Schmidt E., 1917): капельки масла легко вносятся при разрезе (если нож не очень чистый), а в неповрежденных клетках его нет, хотя смежные с ситовидными трубками элементы им переполнены у бузины. Фишер (Fischer, 1885) исследовал сгустки белковых веществ (фибрин, по Цахариасу) в вареных стеблях тыквы, затем (1886) устанавливает три типа ситовидных трубок: 1) с легко свертывающимся содержимым (Cucurbita); 2) в стенном слое есть массы «слизи», но сок не свертывается (Humulus); 3) с крахмальными зернами. «Слизь», дающая реакции белка, — редко в виде капель, а чаще в виде нитей. По Руссову, «слизистые» тяжи встречаются лишь у двудольных. Шимпер (Schimper, 1890), впервые указавший на неправильность названия «слизь», отмечает любопытный параллелизм в составе содержимого ситовидных трубок и алейроновых зерен; в обоих случаях мы находим скопление веществ, наиболее необходимых для развития меристем.

[2] Raciborski, 1898; Vines, 1901; Tunmann, 1913. Название осуждается большинством, так как вещество с реакциями лептомина встречается нередко и в элементах, чуждых флоэме, в млечном соке, в молоке кокосового ореха, в паренхиме и даже в кожице, па что, впрочем, указывал уже сам Рациборский. Весьма любопытно основное наблюдение, подавшее повод к его исследованию (на Яве). На разрезе стебля сахарного тростника вся мякоть от гуаякола синеет вследствие содержания оксидаз, проводящие же пучки образуют белые пятна на синем фоне. По удалении оксидаз нагреванием до 60° или абсолютным спиртом гуаякол сам по себе синения уже нигде не вызывает, но прибавка перекиси водорода густо красит именно пучки. Другая реакция, открывающая ту же пероксидазу, — фиолетовое окрашивание от α-нафтола с $H_2O_2$. Пользуясь этим, Рациборский мог с легкостью открывать, например, присутствие внутреннего луба на границе сердцевины у многих тропических деревьев. В последние годы интерес к лептомину возрос под влиянием работ Габерланда над гормонами деления.

[3] Callus — мозоль. Этим термином издавна обозначали наплывы или наросты, образующиеся при ранениях — прививке, кольцевании, срубе, но там это, конечно, не вещество, а ткань. О реакциях мозольного вещества (каллезы) см. стр. 67.

[4] [Schmidt E., 1917.]

одинаково окрашиваются в краснобурый цвет от иодистых соединений, в синий — от анилиновой сини, в красный — от кармина; но эти реакции не дают возможности отнести каллезу с уверенностью к какой-либо категории известных нам органических веществ; макрохимический же анализ ее чрезвычайно затруднен.]

Каллеза не только покрывает перегородку ситовидных трубок с обеих сторон, но и выстилает отверстия ее, суживая просвет их или даже закупоривая их наглухо. Обыкновенно между соответственными буграми каллезы обеих сторон пластинки остаются лишь очень тонкие каналы, сообщающие между собою смежные членики. Чтобы убедиться в существовании сквозного сообщения, всего лучше подействовать на продольный разрез крепкой серной кислотой, отчего перегородки и вообще стенки растворяются, содержимое же остается; тогда нередко обнаруживается, что верхнее содержимое сообщается с нижним посредством струек, соответствующих бывшим каналам перегородки. В некоторых случаях замечается периодическое закупоривание сит на зиму мозольным веществом, весною же последнее растворяется, так что снова устанавливается сквозное сообщение вдоль по трубке. Явление это наблюдается лучше всего в корневищах многих однодольных, например тростника (Phragmites); зимою ситечки оказываются наглухо закупоренными каллезою, но быстро раскупориваются, если корневище оставить в теплой комнате. Однако, явление это отнюдь не общее: оно происходит, например, в коре виноградной лозы, тогда как в коре липы или бука ситовидные трубки раскупорены и зимою.

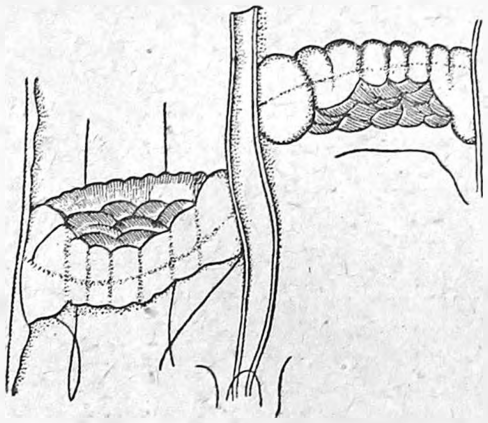


Рис. 178. Мозольное утолщение перегородок в двух ситовидных трубках тыквы на продольном разрезе. (По Ганштейну.)

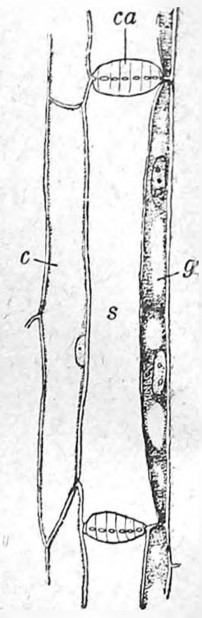



Рис. 179. Часть продольного разреза через луб в стебле Ecballium Elaterium: *c* — клетка камбиформа; *s* — ситовидная трубка; *ca* — мозоль; *g* — спутники. (По Страсбургеру.)

Ситовидные пластинки встречаются не только в перегородках, но иногда и на продольных стенках (рис. 175, 177); присутствие или отсутствие их здесь обусловливается тем, с какими элементами граничит ситовидная трубка; продольные стенки имеют сита только там, где ситовидная трубка прилегает к другой ситовидной трубке; там же, где она граничит с лубяною паренхимою или толстостенным лубом, стенки ее всегда гладкие. В коре хвойных мы находим ситечки только на радиальных продольных стенках ситовидных трубок, тангентальные же (передняя и задняя) гладки; следовательно, расположение сит в коре совершенно такое же, как расположение окаймленных пор в древесине тех же хвойных. Это соответствие зависит от того, что уже в камбие находятся на радиальных стенках, как мы уже видели (стр. 165), первичные поры — утонченные кружки, которые в древесине постепенно превращаются в окаймленные поры, а в коре — в ситовидные пластинки. [1]

[Несмотря на многочисленные исследования, история развития ситовидных перегородок представляет и до сих пор ряд спорных пунктов. Можно считать установленным, что уже в очень молодой перегородке имеются утонченные места, расположенные сеткой и соответствующие будущим порам. Есть основания считать, что эти места не имеют сквозных отверстий, [2] по крайней мере на ранних стадиях развития. Отсюда связки содержимого смежных члеников возникают вторично. Отложения каллезы начинаются на разных стадиях, причем они резко

[1] Некоторые считают сита продольных стенок местными скоплениями плазмодесм, не имеющими сложного строения подобно ситам на поперечных перегородках.

[2] [Russow, 1883; Schmidt E., 1917.]

отграничены от целлюлезы молодой перегородки. Но возникает ли каллеза из химического превращения вещества стенки или из плазмы, это еще не решено. Исследования проходимости перегородок путем центрифугирования привели исследователей [1] к противоречивым выводам. Интересным является исследование над специализацией ситовидных трубок в связи с их филогенией. Древесные двудольные и хвойные имеют ситовидные трубки с длинной вытянуто-скошенной конечной стенкой и сильно развитыми боковыми пластинками, тогда как травянистым специализированным двудольным свойственны ситовидные трубки с почти горизонтальной конечной стенкой и одной ситовидной пластинкой в ней. [2]

Назначение ситовидных трубок далеко не выяснено. Их считают вообще проводящими элементами, [3] в пользу чего, действительно, говорят некоторые физиологические опыты; но проводят ли они исключительно белковые, трудно диосмирующие вещества, как обыкновенно принимается, или передают и безазотистые, судя по содержанию в них нередко крахмала, — неизвестно. В замкнутых пучках, например у однодольных, однажды образовавшаяся ситовидная трубка остается деятельною в течение многих лет, но в коре деревьев эти элементы функционируют обыкновенно не более как два года, а на смену им образуются новые из камбия. В лубе взрослой сосны собраны продукты десяти-пятнадцатилетней деятельности камбия (еще более старые, как увидим далее, входят уже в состав корки и постепенно сбрасываются), но, за исключением двух внутренних, ближайших к камбию слоев, ситовидные трубки оказываются пустыми, а во внешних они даже совершенно сплющены. [4] Отслужившие ситовидные трубки могут, подобно сосудам, закупориваться тиллами — выростами смежных паренхимных клеток (ср. стр. 182).

Элементы, сходные с ситовидными, встречаются даже у некоторых водорослей; у мхов, где имеется первый намек на сосудоволокнистые пучки, их пока не находили, но у высших споровых (папоротники и пр.) ситовидные элементы выражены весьма ясно, хотя, по мнению некоторых, им недостает еще сквозного сообщения; наконец, у семенных растений ситовидные трубки являются наиболее постоянным элементом во флоэме. [5] Всего крупнее они (как и сосуды) у вьющихся и лазящих растений. Тыква особенно часто служила объектом для изучения их.

---

[1] [Andrews, 1905; Schmidt E., 1917.

[2] Hemenway, 1913.]

[3] Оригинальное учение Франка и Бласса (Frank u. Blass, 1891), по которому ситовидные трубки служат будто бы только для хранения белковых веществ, а не для разноса их, сочувствия не встретило; оно хорошо разобрано критически Габерландом (Haberlandt, Physiolog. Anat., 2 Aufl., S. 241). См. также Czapek, 1897 (и в особенности в Ber. Ak. Wien, 108, 1897). Эта работа подверглась критической проверке Делеано (Deleano, 1911). Интересны оригинальные наблюдения Шнейдер-Орелли (Schneider-Orelli, 1909) над результатами кольцеваний жилок, производимых гусеницами мелкой бабочки Lyoneta внутри листьев яблони. В общем, наши представления о проводящей роли ситовидных трубок покоятся и теперь на соображениях и косвенных доказательствах. Классические опыты кольцевания коры, произведенные Ганстином (Hansteen-Cranner, 1860) и с тех пор многократно повторявшиеся на все лады, не оставляют сомнения в том, что проводником пластических веществ служит флоэма, притом тонкостенная, но значение отдельных элементов ее не выяснено и поныне. Одно из косвенных доказательств в пользу ситовидных трубок дает сравнение двух паразитов — Viscum (омела) с зелеными листьями и Cuscuta (повилика), лишенная хлорофилла. Ростки омелы, вонзающиеся в дерево, но извлекающие из него лишь воду и минеральные вещества, лишены ситовидных трубок (Peirce, 1893); то же и у Loranthus (Arens, 1912). Напротив, присоски Cuscuta, черпающие из хозяина и органические вещества, снабжены ситовидными трубками, тесно связанными с таковыми же питающего растения.

[4] Такое сплющивание отслуживших ситовидных трубок (облитерация их, — см. Bliesenick, 1891), распространяющееся и на их спутников (см. далее) и на камбиформ, но не на лубяную паренхиму, приводит к образованию в старых частях коры странных сплошных образований, не сразу понятых и получивших было название рогового луба (Hornbast Виганда).

[5] Случаи отсутствия ситовидных трубок встречаются и среди высших растений, особенно между паразитными и водными растениями с редуцированными проводящими пучками вообще. Но к таким показаниям нужно относиться с осторожностью. Каспари (Caspary, 1859) в список растений без ситовидных трубок включил Victoria regia, впоследствии (Schmidt, 1917) оказавшуюся одним из лучших объектов для их изучения. По Рейсеру (Reiser, 1910 — Epirhizanthus), бесхлорофильный паразит из Polygalaceae имеет луб, состоящий только из камбиформа. Сомнительно сообщение Вебера (Weber F., 1922) об отсутствии флоэмы вообще у Isoetes.

Однако, даже самые крупные ситовидные трубки далеко не достигают диаметра особенно крупных сосудов (ср. рис. 141).

Хотя вообще ситовидные трубки представляют наиболее характерный элемент луба и потому, естественно, входят в состав лубяной части сосудоволокнистых пучков, однако они могут встречаться и вне пучков, следовательно в основной ткани. У тыквы, например, единичные или собранные пучками ситовидные трубки рассеяны по всей первичной коре, достигая даже кожицы, тянутся также по сердцевинным лучам, где образуют связки, соединяющие ситовидные трубки различных пучков между собою; словом, у тыквы получается целая связная сеть ситовидных трубок, напоминающая сеть млечных сосудов (см. ниже). Впрочем, и сосуды древесины изредка встречаются вне проводящих пучков (например, в первичных сердцевинных лучах или в предростках папоротников).

Ситовидные трубки почти всегда сопровождаются особыми, плотно к ним прилегающими, узкими, но вытянутыми в длину, нежными клетками; их называют спутниками (Geleitzellen) [1] (рис. 179). История развития показывает, что спутники в ранней молодости отрезаются от ситовидной трубки продольным делением последней. [2] Деление приводит к образованию двух разнородных клеток: узкая, разделившись поперек, дает ряд спутников, а крупная, отделив иногда еще несколько спутников с других сторон, окончательно превращается в ситовидную трубку. Спутники лишены сит, но связаны с соседней трубкой многочисленными плазмодесмами, ясно сохраняют клеточное ядро, богаты плазмою и не заключают крахмала. Значение их неизвестно. [3] У споровых и голосемянных спутников не найдено. У однодольных тонкостенный луб слагается исключительно из ситовидных трубок и спутников (рис. 139, *v*).

Кроме описанных элементов, в состав вторичной коры обыкновенно входят клетки сердцевинных лучей, представляющих непосредственное продолжение таких же лучей древесины. Часть луча, проходящую по коре, называют лубяным лучом. Клетки лубяных лучей имеют характер тонкостенного луба и походят на лубяную паренхиму, но вытянуты не в вертикальном, а в радиальном направлении. В противоположность древесинным лучам, лубяные лучи обыкновенно остаются мягкими, неодеревеневшими; впрочем, клетки их могут впоследствии подвергнуться склерозу и дать каменистые клетки. Лубяные лучи могут, конечно, тоже быть однорядными или многорядными, сообразно строению древесинных лучей, продолжением которых они являются. Но однорядный луч может, перейдя в кору, сделаться многорядным и постепенно расширяться кнаружи, отчего на поперечном разрезе он получает форму треугольника, обращенного вершиною к камбию, а основанием — к первичной коре. Очень резко выступает это явление в коре липы (рис. 188), где оно заметно даже простым глазом. Расширенные лучи разбивают массу луба на отдельные участки, также почти треугольные, но обращенные к камбию широкими основаниями. Число таких участков, составленных из лубяных элементов, с каждым годом возрастает, так как ежегодно несколько новых, до тех пор однорядных лучей в свою очередь расширяются и раскалывают участки, по которым они тянулись, на несколько новых. Расширение лубяных лучей есть следствие растяжения коры, вызываемого образованием под нею нового слоя древесины; расширяющийся в треугольник луч играет роль вставки, увеличивающей обхват коры. В других случаях в растяжении коры участвуют не одни только сердцевинные лучи, но и лубяная

---

[1] Термин «Geleitzellen», общепринятый у немцев, введен был Вильгельмом в 1880 году, но у однодольных эти элементы различал уже раньше Нэгели под именем «камбиформа». Шово (Chauveaud, 1895) показал, что в корнях злаков и ситовниковых могут встречаться рядом ситовидные трубки со спутниками и без них.

[2] Так у тыквенных; у других растений спутники иногда отделяются там и сям косыми перегородками, и взрослая трубка облеплена разрозненными мелкими клетками своих спутников.

[3] А. Мейер и Габерланд сравнивают их с эпителиальными клетками и приписывают им выделительную функцию. Габерланд произвольно возлагает на них изготовление своих гипотетических гормонов клеточного деления (стр. 193), хотя фактически они содержат лишь тот же лептомин, как и ситовидные трубки.

паренхима, которая постепенно раздвигает ситовидные трубки и пучки толстостенного луба, как это можно видеть, например, в коре ив.

Любопытную дифференцировку в лубяных лучах обнаружил у многих хвойных Страсбургер.[1] Луч слагается здесь из двоякого рода живых клеток, разнящихся как по форме, так, в особенности, по содержимому: одни содержат крахмал, а в других его нет, но зато они богаты белковыми веществами. Крахмалистые клетки вытянуты по радиусу и составляют средние ряды луча, тогда как белковые клетки скорее стоячие и тянутся по обоим краям луча (рис. 180). По мнению Страсбургера, эти белковые клетки лубяных лучей, прилегая к ситовидным трубкам, заменяют им отсутствующих у хвойных спутников. [У некоторых древесных двудольных (например, Nyssa и Cornus) найдены такие же белковые клетки, но функция их не совсем еще выяснена; вряд ли они функционально соответствуют белковым клеткам лубяных лучей.]

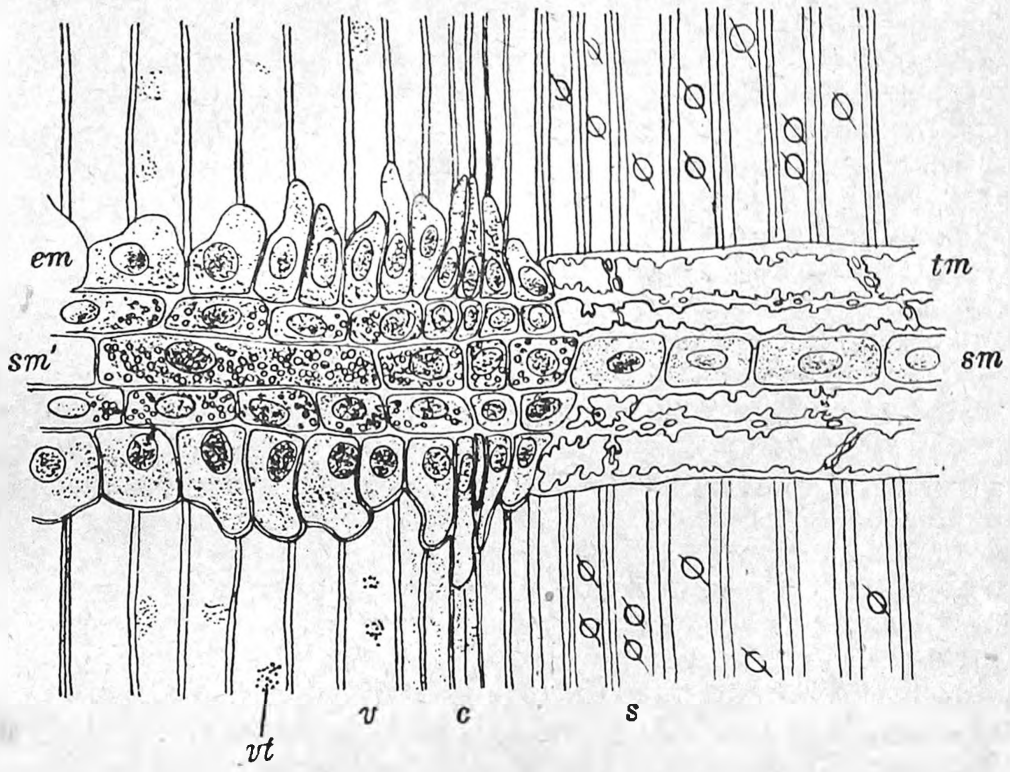



Рис. 180. Сердцевинный луч сосны на радиальном разрезе, прошедшем через луб (слева), камбий — *c* и древесину (справа): *s* — трахеиды осенней древесины; *v* — ситовидные трубки; *vt* — ситечки их на продольных стенках; *sm* — крахмалоносные клетки луча в древесине и *sm'* — в лубе; *tm* — мертвые (трахеидные) клетки ксилемного луча (ср. рис. 165 и текст стр. 184); *em* — белковые клетки флоэмного луча. Увелич. 240. (По Страсбургеру.)

**Млечные сосуды.**[2] Некоторые растения выделяют при поранении характерный сок, обыкновенно белого, как молоко, цвета, отчего он получил название млечного сока. Микроскопическое исследование показывает, что этот сок почти всегда заключен в особых трубках — млечных сосудах. Весьма редко, как, например, у нашей частухи (Alisma plantago), он наполняет просто межклетные пространства; в таком случае получаются уже не млечные сосуды, а млечные ходы. В виде

[1] Strasburger, 1890.

[2] Unger, 1840, 1855; Schultz-Schultzenstein, 1841; Mohl, 1843; Ungenannter, 1846; Schacht, 1852, 1856*a*; Hanstein, 1864; Dippel, 1865; Faivre, 1866, 1869, 1879; Trécul, 1862—1868; David, 1872; Шмальгаузен, 1877; de Bary, 1877; Schullerus, 1882; Schmidt, 1882; Scott, 1882; Haberlandt, 1883; Treub, 1883; Schwendener, 1885; Schimper, 1885*a*; Groom, 1889; Scott, 1889; Dehmel, 1889; Chauveaud, 1891; Weiss, 1892; Kny, 1893*b*; Czapek, 1894; Chimani, 1895; Zander, 1896; Gaucher, 1900, 1902; Molisch, 1901; Guérin, 1905; Mays, 1905; Charlier, 1906; Solereder, 1908; Bruschi, 1909; Wiesner, 1912; Tunmann, 1912; Gerber, 1913; Koketsu, 1913; Tobler, 1914, Sharples, 1918.

исключения млечные сосуды встречаются даже у простейших споровых растений, а именно у некоторых шляпочных грибов (рыжик, груздь), выделяемых на этом основании в особый род — Lactarius. Вообще же они свойственны лишь известным семействам семенных растений, где присутствие их является постоянным анатомическим признаком; таковы, например, маковые, молочайные, язычкоцветные в сем. сложноцветных, колокольчиковые и некоторые другие. Млечные сосуды образуют обыкновенно целую связную систему или сеть (рис. 181) ветвистых и сообщающихся между собою трубок; система эта пронизывает все органы растения, переходя из стебля в корни, листья и пр. Изолировать всю сеть невозможно, но если продольные разрезы вываривать в слабом растворе едкого кали, то удается кисточкою отмыть соседние клетки и получить в отдельности значительные куски этой сети. Млечные сосуды могут проходить как по основной ткани, так и внутри сосудоволокнистых пучков. Они представляют, таким образом, понятие физиологическое, наподобие, например, механических элементов или пробковой ткани, с которою мы познакомимся далее; по отношению к этим элементам строгое разграничение понятий основной ткани и пучков теряет значение. Обыкновенно главные, наиболее широкие стволы млечных сосудов лежат в мякоти, непосредственно прилегая к пучкам, а именно к лубяной их части, следовательно снаружи; от этих стволов отходят ветви, забирающиеся частью в самую флоэму, частью в первичную кору, и доходящие иногда до кожицы. У некоторых молочаев кончики млечных сосудов раздвигают клетки кожицы и упираются в самую кутикулу, а в обвертке некоторых сложноцветных (Lactuca, Sonchus) они даже выставляются над кожицею в виде особых волосков, наполненных млечным соком. Если кроме наружного луба в пучках есть еще и внутренние лубяные участки, то млечные сосуды прилегают к пучку и с внутренней стороны, пуская отсюда ветви и в сердцевину. Только в древесину млечные сосуды почти никогда не проникают. [1] Из стебля они переходят, вместе с пучками, в листья, разветвляются соответственно жилкам и в самых тонких жилках заканчиваются слепыми закругленными концами между клетками мякоти, иногда упираясь непосредственно в кожицу.

Долгое время происхождение млечных сосудов оставалось неизвестным; до шестидесятых годов на этот счет существовали лишь догадки. Теперь мы знаем, что происхождение этих элементов может быть двояким, и потому различаем два типа млечных сосудов: *членистые* и *нечленистые*. Первые получаются, наподобие сосудов древесины, через слияние рядов клеточек, причем разделяющие их перегородки обыкновенно исчезают совершенно, не оставляя таких следов, как в настоящих сосудах; таким образом, в развитом состоянии ничто не намекает на происхождение млечных сосудов из отдельных члеников. Только у чистотела (Chelidonium) перегородки не исчезают, а получают лишь крупные отверстия, так что членистость тотчас бросается в глаза. К членистому типу принадлежат млечные сосуды цикориевых, лобелиевых, колокольчиковых, маковых. Слияние клеток происходит в ранней молодости, когда характер тканей еще не определился. Совершенно иначе развиваются нечленистые млечные сосуды, свойственные семействам Euphorbiaceae, [2] Apocynaceae и Asclepiadaceae. Очень рано, еще задолго до созревания семени, обозначаются здесь внутри, на границе семядолей и корешка, несколько клеток, которые перестают делиться, а только разветвляются, пуская трубчатые отроги как вниз — в корень, так и вверх — в стебель и листья; эти ветви постоянно растут на своих концах вместе с целым растением. Таким образом, вся система млечных сосудов молочайного растения представляет не что иное, как несколько клеток, разросшихся в длину до необычайных размеров, — любопытный пример поистине гигантских клеток, скрытых в ткани высшего растения. В этом случае, следовательно, даже в ранней молодости млечные сосуды лишены всяких перегородок. В готовом состоянии можно отличить, образовались ли млечные сосуды

[1] Исключение составляет, например, Carica Papaya.

[2] Замечательно, что два рода в обширном семействе молочайных (Hevea и Manihot) снабжены, в виде исключения, млечниками членистого типа.

через слияние клеток, или путем непрерывного разрастания (рис. 181 и 182), обратив внимание на поперечные связи или анастомозы, которые встречаются только при членистых сосудах. [1]

Стенки млечных сосудов никогда не деревенеют, сохраняют всегда гибкость, обыкновенно остаются тонкими (рис. 181), реже приобретают значительную толщину, как у молочайных (рис. 182), где млечные сосуды походят на волокна толстостенного луба, представляя часто даже слоистость и полосатость в стенке. На этом основании одно время даже считали млечные сосуды за видоизменение лубяных волокон, тонкостенные же членистые сосуды приравнивали к ситовидным трубкам, утверждая, будто они получаются через слияние члеников ситовидных элементов и могут сохранять сита на продольных своих стенках. Показания эти, однако, не подтвердились. Слияние клеток для образования млечных

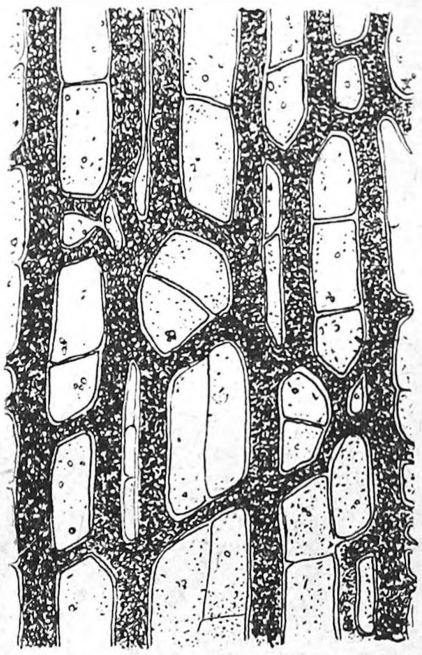


Рис. 181. Млечные сосуды (членистые) в стебле латука на продольном разрезе. (По Кни.)

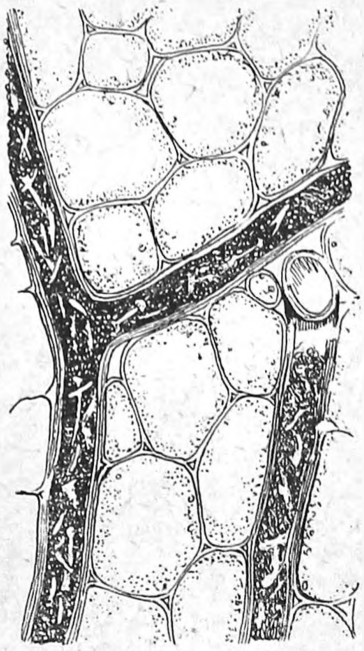


Рис. 182. Млечные сосуды (нечленистые) молочая на продольном разрезе. (По Кни.)

сосудов происходит, как уже сказано, очень рано, когда ситовидные элементы еще не сформированы окончательно, а ситовидных пластинок на стенках млечных сосудов в последнее время никто не замечал. Тем не менее, несомненно, существует некоторое соответствие между млечными сосудами и ситовидными трубками в том смысле, что при изобилии первых в лубе последние отходят на задний план (узки и немногочисленны).

Прежде думали, что млечные сосуды наполнены непосредственно млечным соком. Но в действительности как в членистых, так и в нечленистых млечных сосудах всегда сохраняется стенкоположный слой плазмы, в которой удается открыть и многочисленные клеточные ядра. Таким образом, млечный сок получает анатомически значение клеточного сока. Благодаря присутствию живой плазмы млечные сосуды даже членистого типа могут и во взрослых частях выпускать из себя новые веточки при известных условиях. Млечный сок имеет вообще характер эмульсии и под микроскопом оказывается состоящим из жидкости и плавающих в ней шариков; млечные сосуды молочайных содержат крахмальные зерна характерной палочко- или бабковидной формы (рис. 182). Обыкновенно сок белый, но у многих маковых он окрашен в желтый, оранжевый (у Chelidonium) или красный цвет. Состав и свойства сока у разных растений чрезвычайно различны; у одних он ядовит вследствие содержания известных алкалоидов (например, у мака — опиум), у других вполне безвреден (латук).

[1] Это еще раз подтвердил Кокетсу (1913) исследованиями представителей японской флоры.

а млечный сок тропического коровьего дерева — приятный напиток, по составу сходный с молоком (с него даже отстаиваются сливки). Важное техническое значение получает млечный сок многих, преимущественно тропических растений вследствие содержания в нем каучука (виды Ficus дают собственно каучук, Isonandra gutta и многие другие — гуттаперчу). [Однако, и ряд растений более умеренных широт также являются ценными каучуконосами. Из них отметим три вида из сем. сложноцветных — тау-сагыз, кок-сагыз и крым-сагыз, найденные в пределах СССР и имеющие важное значение для развития нашей советской каучуковой промышленности. Главная масса каучука у этих растений находится в млечниках корней, причем не в виде шариков, как, например, у тропических каучуконосов, а в коагулированном состоянии — в виде более или менее плотных нитей, тянущихся при разломе корней. Содержание каучука в корнях тау-сагыза колеблется между 13—40%; в корнях кок-сагыза оно несколько меньшее (10—27%); у крым-сагыза оно невысокое (6—8%), но качество его превосходит каучук из тау-сагыза и даже каучук лучших импортных сортов. [1] Кроме каучука в состав млечного сока входит и смола.] Млечный сок некоторых растений (например, Carica Papaya) содержит особый фермент, действующий на белковые вещества наподобие пепсина; его даже стали употреблять в медицине вместо пепсина. [2] Сок молочаев богат яблочнокислыми солями калия и кальция, которые прямо выкристаллизовываются из сока при высыхании. Вообще млечный сок заключает частью вещества, представляющие отброс, т. е. не находящие дальнейшего потребления в организме, как каучук, смола, дубильные вещества, а [частью] — несомненно питательные вещества, как крахмал, сахаристые, белковые вещества и пр. Изменения млечного сока, замечаемые при голодании растения (например, если держать последнее в темноте), показывают, что некоторые из составных частей млечного сока могут утилизироваться организмом; при этих условиях сок делается водянистым, бесцветным, а у молочаев исчезают упомянутые выше крахмальные зерна, совершенно так же, как исчезает крахмал и из других тканей по мере истощения растения в темноте. [3]

Неудивительно после этого, что млечным сосудам приписывают в настоящее время сложное физиологическое значение и рассматривают их частью как хранилища выделений, частью как систему, приспособленную для быстрого передвижения готовых питательных веществ. В последнем отношении их считают аналогичными ситовидным трубкам, но благодаря отсутствию перегородок, по млечным сосудам вещества могут передаваться быстрее, нежели по ситовидным элементам. Впрочем, и отбросные составные части млечного сока могут еще принести организму косвенную пользу: млечный сок, вытекающий при поранении растения, на воздухе быстро свертывается, сгустки его закупоривают вскрытые сосуды и дальнейшее истечение прекращается. В этом процессе главнейшую роль играют каучуковые или смолистые шарики сока, которые взаимно склеиваются. В отношении к заживлению ран каучук играет у растений с млечными сосудами такую же роль, как смола или камедь у растений, снабженных смоляными или камедистыми ходами. С другой стороны, млечный сок, нередко заключая вещества ядовитые, служит средством защиты растения от нападений животных. Явление свертывания млечного сока, равно как состав последнего из жидкости и шариков, подали в сороковых годах повод к сравнению млечных сосудов растений с кровеносными сосудами животных. Попытка эта окончилась, однако, полнейшею неудачею. Правда, млечный сок, несомненно, движется в млечных сосудах; в тонких листьях чистотела это движение можно наблюдать непосред-

[1] [Подробные сведения о каучуке и каучуконосах излагаются в книге «Каучук и каучуконосы», 1936 г.]

[2] Найдены и другие энзимы, особенно пероксидазы (К о к е т с у — при отсутствии оксидаз). Обилием энзим объясняется (В е й е р о м) чернение и разрушение шляпки грибов Coprinus. См. также G e r b e r, 1913. Млечный сок имеет большей частью кислую реакцию, а не щелочную, столь характерную для ситовидных трубок.

[3] Однако, Б р у с к и (B r u s c h i D., 1909) утверждает, что у Euphorbia и Ficus при голодании в темноте или без углекислоты крахмал остается нетронутым, подобно каучуку и смолам; потребляются жиры и белковые вещества.

ственно, если лист, не срезая с растения, пригнуть под микроскопом навзничь (флоэма, а следовательно и млечные сосуды жилок в листьях обращены книзу) и смочить для прозрачности маслом. Вообще нельзя отрицать, что при нормальных условиях млечный сок должен находиться в почти беспрерывном движении, но движение это не имеет постоянного направления; оно вызывается различными причинами: колебанием от ветра, изменчивым давлением клеток, прилегающих к млечному сосуду, неравномерным нагреванием и т. д. Достаточно приблизить руку к листу чистотела, лежащему под микроскопом, чтобы вызвать движение млечного сока по направлению к холодным частям. Правильное истолкование физиологического значения млечных сосудов наиболее затрудняется существованием их только у известных семейств, тогда как большинство растений обходится и без их содействия.

**Основная ткань**. До сих пор мы говорили лишь вскользь об основной ткани, или мякоти, которая в стебле двудольных образует сердцевину, первичную кору и первичные сердцевинные лучи. Остановимся теперь на ней несколько подробнее. В большинстве случаев клетки мякоти имеют паренхимную форму, плотно прилегают друг к другу или образуют более рыхлую массу; толщина стенок может быть весьма различна; иногда они одеревеневшие (например, в сердцевине наших деревьев), иногда до конца жизни представляют реакции чистой клетчатки, как в первичной коре. Содержимое чрезвычайно разнообразно: хлорофилл, крахмал, часто кристаллы. Отдельные клетки мякоти могут со временем склерозироваться, превращаясь в такие же каменистые клетки, с какими мы познакомились выше, говоря о строении флоэмы. Склероз может иметь место как в первичной коре, так и в сердцевине.

Разнообразные вместилища выделений, заключающие эфирные масла, смолу, камедь, слизь и т. п., могут в некоторых случаях усложнять строение мякоти. Наконец, среди мякоти могут развиваться, более или менее независимо от сосудоволокнистых пучков, механические элементы, то в виде типичных стереид, то в виде так называемой колленхимы.

Сердцевина [1] состоит из паренхимных клеток, обыкновенно несколько вытянутых по длине стебля и расположенных продольными рядами. К окружности, т. е. к сердцевинной трубке, клетки становятся мельче. Эти периферические клетки сохраняются даже в полых стеблях, рано теряющих сердцевину. Вначале сердцевина состоит вся из живых клеток, обыкновенно хлорофиллоносных, но впоследствии, обыкновенно уже к концу первого года, все или некоторые из ее клеток теряют содержимое, заменяя его воздухом, тогда как другие остаются живыми даже в двадцатилетних ветвях,[2] продолжая ежегодно накоплять крахмал и пр. Сердцевина получается однородная, если все ее клетки отмирают (бузина) или, напротив, все остаются в живых (береза, дуб), и разнородная, когда она составлена из тех и других клеток. В последнем, наиболее распространенном, случае группировка мертвых и живых клеток может быть весьма различна: живые клетки могут, например, лежать по окружности или же образовать продольные ряды, перемешанные с такими же рядами мертвых клеток и пр. Все эти различия оказываются постоянными для данного растения, так что можно различать деревья по их сердцевине.

Первичная кора [3] весьма часто дифференцируется на две части — наружную и внутреннюю, — вследствие того, что наружные слои ее получают своеобразное строение, заключающееся главным образом в неравномерном утолщении клеточных стенок; обыкновенно там, где сталкиваются три или четыре клетки, стенка сильно утолщена, образуя (на поперечном разрезе) сплошной трех- или четырехугольничек, прочие же части стенок, отделяющие друг от друга полости двух только клеток, остаются тонкими (рис. 183). Вследствие этого поло-

[1] Gris, 1870, 1872; Kassner, 1884; Mentovich (венгерская работа 1885, реф. в Just's Jahresber.); Massopüst, 1906; Kobler, 1908; Jaccard, 1910; [Branscheidt, 1911; Voigt, 1917.]

[2] У бука даже до 42 лет (см. Massopüst).

[3] Hanstein, 1853; Vesque, 1876; Tedin, 1889; Solereder, 1899, 1908.

сти могут иметь округленную форму, хотя клетки плотно прилегают друг к другу, не оставляя межклетных пространств. Несмотря на толщину, стенки представляют реакции чистой клетчатки и очень водянисты. Эту ткань называют к о л л е н х и м о ю.[1] На продольных разрезах клетки колленхимы оказываются значительно вытянутыми по длине стебля, иногда почти прозенхимными. Они заключают протоплазменное содержимое и часто хлорофилл. Отличают несколько различных форм колленхимы. Наиболее распространена у г о л к о в а я, в клетках которой утолщены именно уголки (рис. 183), но встречается еще п л а с т и н ч а т а я колленхима (рис. 184, *B*), в которой утолщены тангентальные стенки, образуя как бы параллельные пластинки, связанные между собою тонкими радиальными стенками; р ы х л а я колленхима (рис. 184, *C*) характеризуется тем, что внутри утолщений тянутся ясно выраженные межклетные ходы, которых в типичной колленхиме обыкновенно не бывает; есть и другие формы.

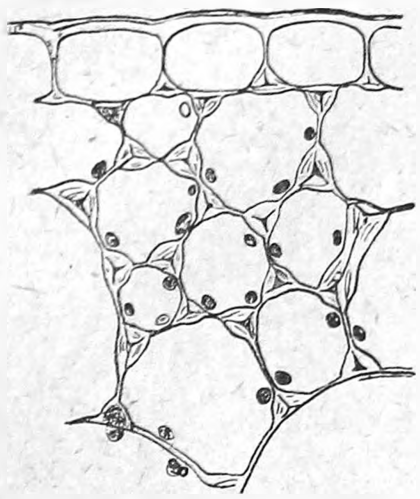


Рис. 183. Эпидермис и колленхима на поперечном разрезе черешка бегонии. (По С а к с у.)

Колленхима распространена в стеблях и листовых черешках двудольных, у однодольных же встречается весьма редко (Tradescantia). Она образует или непрерывный подкожный слой в несколько рядов клеток на всей окружности стебля, или же располагается отдельными пучками, которые в таком случае по числу и положению соответствуют всем сосудоволокнистым пучкам или, по крайней мере, более крупным из них: против каждого сосудоволокнистого пучка лежит под кожицею пучок колленхимы. Если стебель ребристый, то пучки колленхимы обыкновенно занимают ребра его. Это легко наблюдать в стеблях, например зонтичных или губоцветных. У наших деревьев колленхима всего чаще образует подкожный слой, прерванный под устьицами, где подходит к поверхности рыхлая внутренняя ткань первичной коры. По своему значению колленхима может быть причислена к механической системе, наравне с толстостенным лубом, только она в механическом отношении построена гораздо слабее последнего. Зато клетки колленхимы, будучи живыми, играют не одну только механическую роль. Впрочем, между колленхимою и толстостенным лубом существуют переходные формы. У хвойных колленхима заменяется сплошным подкожным слоем или отдельными пучками прозенхимных, сильно утолщенных клеток, совершенно сходных с волок-

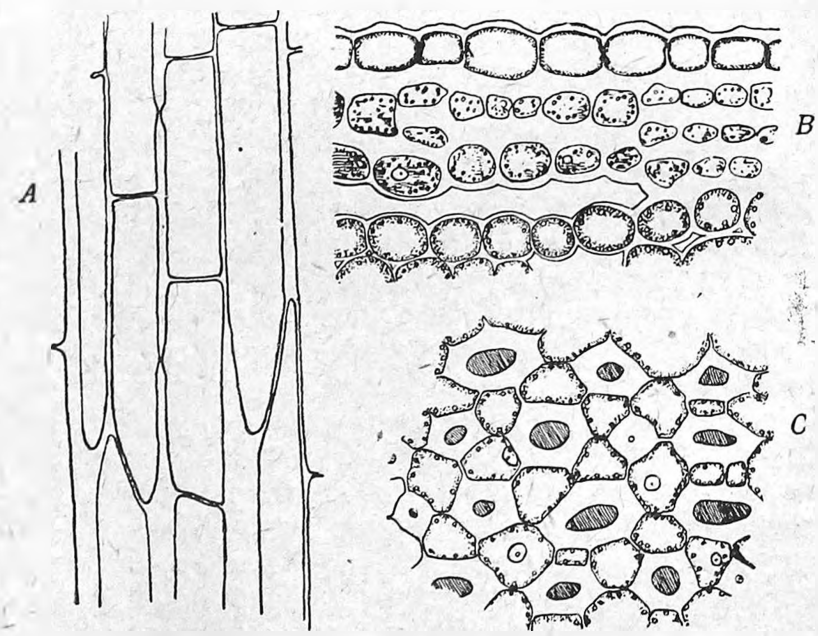



Рис. 184. Формы колленхимы: *A* — продольный разрез уголковой колленхимы в черешке Salvia Sclarea; *B* — поперечный разрез пластинчатой колленхимы в черешке Astrantia major; *C* — поперечный разрез рыхлой колленхимы в черешке Petasites niveus, причем штриховкою обозначены межклетные ходы. (По Г а б е р л а н д у.)

[1] Ambronn, 1881; Giltay, 1883; Wisselingh, 1883; Müller, 1890; Cohn, 1892.

нами толстостенного луба, но, конечно, принадлежащих основной ткани. С другой стороны, есть растения, у которых лубяная часть сосудоволокнистых пучков имеет совершенно колленхимный характер; известны даже случаи превращения колленхимы в толстостенный луб. Поверхностное положение колленхимы также говорит в пользу ее механического значения. По остроумному замечанию Шведенера, колленхима представляет первичный скелет, придающий растению достаточную крепость в то время, когда настоящий скелет (древесина) еще формируется из камбия; таким образом, ее можно сравнить с животным хрящом или с лесами, при помощи которых возводится здание. Особенно характерно то обстоятельство, что колленхима развивается очень рано: она готова, когда будущие окончательные механические элементы еще формируются из прокамбия. Неравномерное утолщение стенок колленхимы выгодно в том отношении, что хотя и ослабляет ее в механическом смысле, но зато не препятствует дальнейшему разрастанию органа; неудивительно также, что в частях, которые должны сохранять подвижность и во взрослом состоянии (например, в сочленениях листочков бобовых или в узлах стебля злаков), механические элементы заменяются колленхимою.

Особенного внимания заслуживает самый внутренний слой первичной коры,[1] часто образующий эндодерму или защитное влагалище.[2] Это как бы внутренняя кожица, ограничивающая первичную кору. С особенною ясностью мы встречаем эндодерму в корнях, где она образует один слой вначале всегда тонкостенных клеток, имеющих своеобразное строение. Продольные разрезы показывают, что клетки эндодермы вытянуты по длине органа, однако паренхимны. На тонких поперечных разрезах каждая из радиальных перегородок, отделяющих клетки этого слоя друг от друга, имеет (рис. 185) посредине как бы черное утолщение (пятно Каспари); в действительности, однако, это не утолщение, а чисто оптическое явление, вызываемое волнистостью этих стенок. Самая же волнистость происходит от различных причин. Иногда это явление посмертное, объясняющееся следующим образом. Радиальные, а также поперечные стенки защитного слоя, как показывают реактивы, сильно кутинизованы[3] — то во

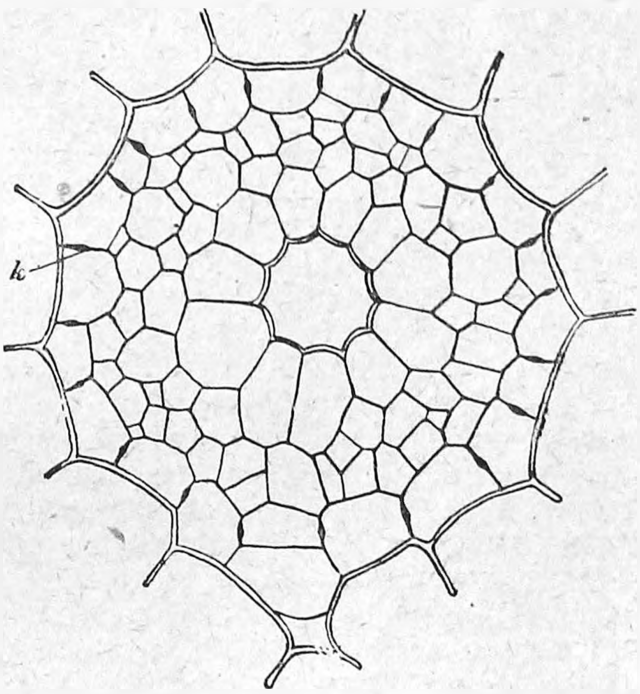



Рис. 185. Поперечный разрез средней части стебля Najas major. Эндодерма, снабженная пятнами Каспари (*k*), окружает зачаточный [проводящий] пучок, лишенный сосудов; в центре — межклетный ход. (По Габерланду.)

[1] Страсбургер называет его вообще флеотермою. Обыкновенно она в воздушных стеблях сухопутных растений ничем особенным не выделяется, но может являться в виде крахмального влагалища, а в корневищах сухопутных и в стеблях водных растений — в виде эндодермы.

[2] Caspary, 1865; Pfitzer, 1867; Russow, 1873, 1878; Schwendener, 1882*a*, 1890; Wisselingh, 1885; de Vries, 1886; Rimbach, 1893; Kraemer, 1903; Schoute, 1903; Müller, 1906; Mager, 1907; Bäsecke, 1908; Solereder, 1908; Plaut, 1910; [Rufz de Lavison, 1910; Barratt, 1916; Ziegenspeck, 1921; Priestley, 1922.]

[3] Однако, школа А. Мейера (в Марбурге) решительно отрицает кутинизацию пятен Каспари, считая их скорее одеревеневшими. (См. особенно работу Крэмера, а также Мюллера, Магера и Плаута.) [По Priestley (1922), в первичной стадии развития эндодермы появляются пятна Каспари, очень устойчивые к кислотам и щелочам, пропускающие воду и соли. Во вторичной стадии суберинные пластинки задерживают тангентальные токи. Эти суберинные пластинки отличаются от пятен Каспари отсутствием феллоновой кислоты и разным отношением к $H_2SO_4$. См. также Mylius, 1913.]

всю ширь, то только в средней части, а кутинизованные оболочки обладают, сравнительно с целлюлезными, меньшею растяжимостью. Пока клетка эндодермы жива, стенка ее, распираемая изнутри содержимым, гладкая; когда же разрез уничтожает напор сока, вскрывая полость клетки, то целлюлезная часть стенки съеживается, а кутинизованная ложится складками. Чаще, однако, волнистость тесно связана с оригинальным свойством взрослых частей корня заметно укорачиваться, втягивая стебель в землю. Обыкновенно, впрочем, кутинизация распространяется и на другие стенки эндодермы, особенно на внутренние, в чем легко убедиться, действуя крепкою серною кислотою, которая оставляет нетронутыми только кутинизованные части оболочек. Вследствие такого строения эндодерма образует как бы изолирующий футляр, отделяющий внешнюю ткань органа от внутренней. Но нередко изоляция неполная, так как в эндодерме встречаются отдельные некутинизованные п р о п у с к н ы е к л е т к и, играющие роль шлюзов. На тангентальном разрезе, где эндодерма представляется в плоскости, пропускные клетки тотчас бросаются в глаза, так как гораздо короче (почти квадратны) непроницаемых; они или рассеяны поодиночке среди последних, наподобие устьиц в кожице, или группируются продольными рядами на манер сердцевинных лучей. Такова эндодерма в корнях, но совершенно в том же виде мы встречаем ее и в некоторых стеблях, в корневищах, в стеблях водных растений (рис. 185), у хвощей и др. Обыкновенно она изолирует всю систему сосудных пучков, окутывая их снаружи одним слоем, но встречаются и частные эндодермы, окружающие каждый пучок в отдельности, например в стеблях некоторых хвощей (рис. 204, *А*) (другие виды имеют общую эндодерму), папоротников (рис. 202), осок и др. Вначале клетки эндодермы, как сказано, всегда тонкостенны; они могут оставаться такими до конца, но могут также подвергаться утолщению, связанному с одеревенением; утолщение это часто происходит неравномерно, причем внешняя стенка остается тонкою, прочие же сильно утолщаются (рис. 202) и получают иногда желтый или бурый цвет. Пропускные клетки эндодермы остаются тонкостенными и тогда выступают особенно резко (рис. 224). Гораздо чаще, впрочем, в воздушных стеблях внутренний слой первичной коры развит в виде так называемого к р а х м а л ь н о г о в л а г а л и щ а, или к р а х м а л ь н о г о с л о я.[1] Он отличается тогда от прочих главным образом обильным содержанием крахмала, что заметно особенно хорошо, когда мякоть почти или вовсе его не заключает (рис. 140). Это обстоятельство вызвало различные объяснения. С а к с считал, что крахмал странствует из одной части растения в другую специально по этому слою и только в случае избытка наводняет мякоть вообще. Ф р а н к[2] придавал этому крахмалу значение местного запаса, служащего материалом для развития толстостенных механических элементов. В последнее время, однако, все более распространяется взгляд Г а б е р л а н д а, согласно которому крахмальный слой в стеблях служит органом восприятия силы тяжести, причем его легкоподвижные крахмальные зерна, всегда садящиеся на физически нижние стенки клеток (рис. 186), играют роль статолитов (см. стр. 96).[3]

Эндодерма (или крахмальное влагалище) разделяет весь стебель на две части: все, что лежит кнаружи от нее, составляет п е р в и ч н у ю к о р у, самым внутренним слоем которой является эндодерма, а вся внутренняя масса, окутанная первичною корою, получает название ц е н т р а л ь н о г о ц и л и н д р а. В состав центрального цилиндра входит, следовательно, вся система сосудисто-волокнистых пучков, равно как значительная часть основной ткани — сердцевина и первичные сердцевинные лучи. Еще яснее деление на кору и центральный

---

[1] [По Г р е г у а р у (Grégoire V., 1910), крахмальный слой — образование функциональное, физиологическое, не какая-либо особо морфологически специфицированная ткань, а только внутренний слой клеток первичной коры. См. также U s l e p p, 1910.]

[2] См. особенно работу его ученика B l a s s, 1891.

[3] [А с л е п п (U s l e p p, 1910) считает, что крахмальный слой важен при поранениях, что противоречит Г а б е р л а н д у. Подтверждение взглядов А с л е п п а см. также P r i e s t l e y a. W o f f e n d e n, 1923.]

цилиндр в корнях, но там, как мы увидим, отношение между ними обратное: в корне тонкий центральный цилиндр окружен массивною первичною корою, тогда как в стебле почти всегда сравнительно тонкий слой первичной коры окутывает массивный центральный цилиндр. В корне элементы луба и древесины не прилегают непосредственно к эндодерме, а отделены от нее по крайней мере одним слоем нежных паренхимных клеток (см. ниже); слой этот получил название перикамбия. Впоследствии французские ботаники (ван-Тигем и его школа), [1] стремясь обобщить строение корня и стебля, указали на то, что и в стеблях важнейшие элементы луба — ситовидные трубки — никогда не прилегают непосредственно к эндодерме, а отделены от нее несколькими клеточными слоями (рис. 187, *pc*). Эти промежуточные слои назвали перициклом, и термин этот перенесли и на прежний перикамбий корней. Итак, под эндодермою лежит сначала перицикл, представляющий внешнюю часть центрального цилиндра, а уже под перициклом находится система сосудоволокнистых пучков. В стеблях перицикл развит гораздо сильнее, чем в корне и нередко обна-

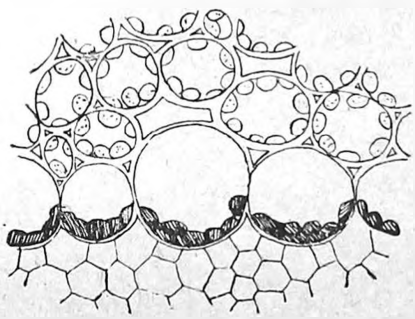


Рис. 186. Часть крахмального влагалища горизонтально положенного стебля Vinca minor. Поперечный разрез. (По Габерланду).

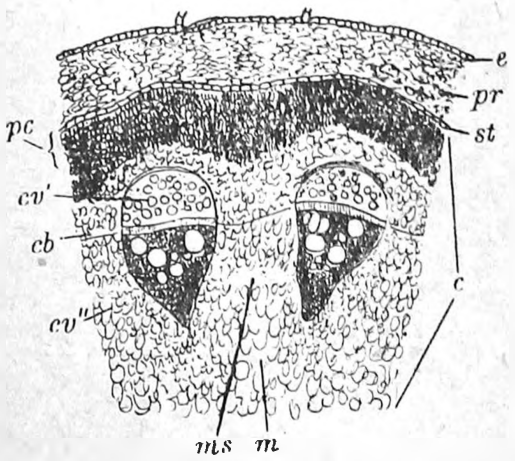



Рис. 187. Часть поперечного разреза молодого стебля Aristolochia Sipho: *e* — кожица; *pr* — первичная кора; *st* — крахмальное влагалище; *c* — центральный цилиндр; *pc* — массивный перицикл, составленный кнаружи из кольца механической ткани, а ковнутри — из мякоти; *cv'* — лубяная, а *cv''* — древесинная часть пучка; *cb* — камбий; *ms* — первичный сердцевинный луч; *m* — сердцевина. Увелич. 48. (По Страсбургеру).

руживает сложную дифференцировку. Так, внешние слои перицикла могут состоять из типичных механических элементов, т. е. стереид, расположенных то сплошным слоем (рис. 187), то отдельными пучками, а внутренние слои перицикла могут быть образованы мякотью. У многих двудольных мы находим в коре на некоторой глубине целое механическое кольцо (барбарис, тыква, кирказон (рис. 187) и др.); оно принадлежит перициклу. Отдельные пучки толстостенных волокон у клещевины (рис. 140, *b*) не относятся к сосудоволокнистому пучку, а лежат в перицикле. Мы видели (стр. 190), что береза производит толстостенный луб только в первом году жизни, но, в сущности, это перицикловые волокна, [2] камбий же у березы порождает исключительно тонкостенный луб. Когда стебель производит придаточные корни или стебли, последние возникают в перицикле [(Wettstein, 1907)].

---

[1] Van Tieghem, 1882; Morot, 1884, 1886; d'Arbaumont, 1886; Pitard, 1900, 1901. Учение о перицикле, созданное французами, привилось и в Германии, проникнув даже в университетский учебник Страсбургера и пр. Тем не менее оно не может считаться прочно установленным. Сплошь и рядом эндодерма в стебле совершенно не обозначена, и граница между корою и центральным цилиндром оказывается фиктивною. Точно также так называемые «перицикловые» волокна не всегда отличимы от типичных лубяных волокон, порождаемых камбием. См. в особенности обстоятельную критику всего учения о перицикле в работе Белли (Belli, 1896), а также Фишера (Fischer H., 1900) и Питара (Pitard, 1901). Лишь у 32% исследованных двудольных Фишер нашел слой, соответствующий эндодерме корня; у однодольных, хвойных и большей части двудольных кора и центральный цилиндр не разграничены ясно.

[2] Золередер (Solereder, 1908) находит, что перицикловые волокна часто явственно отличны по строению от вторичных лубяных волокон; это заметно даже у липы.

Теперь мы можем составить себе совершенно ясное представление о расположении тканей в деревянистом стебле [двудольных растений.] На поперечном разрезе молодой ветви одного из наших деревьев (например, липы, рис. 188) мы увидим следующее. Под кожицею лежит пробковая ткань, о которой речь впереди, затем первичная кора или паренхима коры, представляющая часть основной ткани; она часто состоит из двух частей, так как наружные клетки ее

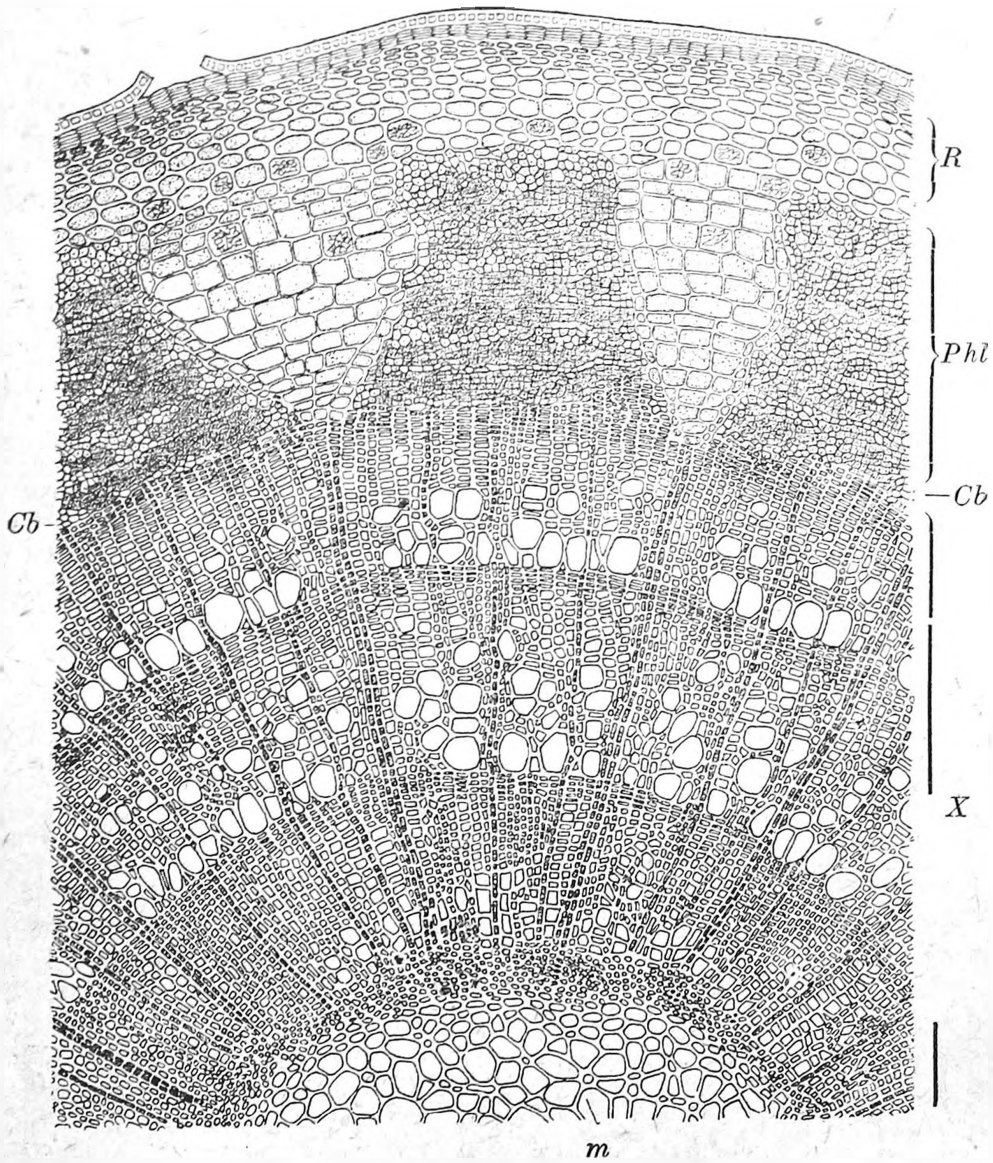



Рис. 188. Часть поперечного разреза трехлетней ветви липы. Внизу (в центре) сердцевина. Она окружена тремя один за другим образовавшимися слоями древесины; в древесине заметны сосуды (крупные отверстия) и сердцевинные лучи (радиальные полоски). *Cb* — камбий; за ним начинается кора; *Phl* — вторичная кора, заключающая группы лубяных элементов; *R* — первичная кора; *X* — годичные кольца древесины; *m* — сердцевина. На поверхности пробковая ткань, покрытая кожицею; кожица в одном месте разорвана. В мякоти коры кое-где клеточки с друзами. (По К н и.)

получают колленхимный характер, тогда как внутренние равномерно утолщены и рыхло связаны. Вслед за первичною корою идет [1] вторичная кора, иначе флоэма, или луб; она представляет слившиеся между собою флоэмные части кружка сосудово-волокнистых пучков, следовательно, образовалась из камбия. Наружную часть ее почти всегда составляют пучки толстостенного луба (у хвойных их нет), примыкающие к первичной коре, а за ними внутрь следует тонкостенный луб, у липы и др. перемешанный с пучками толстостенного луба и представляющий смесь

[1] Собственно говоря, за первичною корою следует сначала перицикл, а потому уже луб, но при неясности эндодермы перицикл плохо различается.

лубяной паренхимы и ситовидных трубок. Вторичная кора расщепляется лучами на отдельные участки. Тонкостенный луб заканчивается камбиальным кольцом, клетки которого отличаются от элементов тонкостенного луба только правильным расположением в ряды. Так как клетки камбия очень нежны, а за ними идут прочные клетки древесины, то в этом месте легко происходит разрыв, и наружные ткани отделяются от внутренних; первичная кора и вторичная, вместе взятые, составляют то, что называется в общежитии корою. Ковнутри от камбиального кольца мы увидим древесину. (На нашем рисунке древесина состоит из трех концентрических слоев, следовательно, ветвь трехлетняя.) Наконец центр стебля занят внутреннею частью основной ткани — сердцевиною.

В стебле однодольных замечается ясно выраженное стремление механических элементов расположиться наивыгоднейшим в механическом отношении образом, т. е. возможно ближе к поверхности.

В стебле двудольных механическую систему образуют толстостенный луб и либриформ. Повидимому, к многолетним стеблям этой группы в большинстве случаев неприменимо высказанное выше замечание. В самом деле, во всех наших деревьях крепость стеблю придают не элементы коры, а элементы древесины, следовательно, механические клетки отлагаются здесь из камбиального кольца ковнутри, т. е. ближе к центру стебля, что, с механической точки зрения, как мы видели, невыгодно, так как требует большей затраты строительного материала. Это кажущееся противоречие можно объяснить так. Во-первых, у многих деревьев вследствие образования корки, как мы увидим далее, наружные слои коры постепенно отмирают и сбрасываются; следовательно, можно себе представить, что механические элементы располагаются растением ковнутри от камбия во избежание потери их при образовании корки. Но, помимо этого частного обстоятельства, есть другое, более общее соображение, которое в такой же мере применимо и к деревьям, не образующим корки. Вследствие постоянного разветвления, ежегодного образования новых побегов, груз, который приходится выдерживать стволу и каждой ветви, постоянно возрастает. В виду этого является необходимость ежегодного отложения новых масс механических элементов, ежегодного утолщения стебля (к однодольным деревьям, например пальмам, это соображение применяется лишь в малой степени, так как они не ветвятся). Расположив механические элементы кнаружи от камбия, растение должно бы было в скором времени отказаться от дальнейшего утолщения стебля, так как одеревеневшая кора представляла бы скоро непреодолимое сопротивление дальнейшему растяжению. Напротив, расположив деревенеющие клетки ковнутри от камбиального кольца, хотя и несколько менее выгодно в механическом отношении, растение получает возможность ежегодно прибавлять к прежним механическим элементам новые снаружи, следовательно, не прибегая к растяжению их. Заметим, что совершенно то же наблюдается и в утолщающихся однодольных стеблях, например драцен; одеревеневшая механическая масса и здесь отлагается из деятельного кольца внутрь (рис. 147); снаружи же находится неодеревеневшая, растяжимая кора.

Чтобы пополнить картину, нам остается только познакомиться со строением и образованием пробковой ткани.

**Пробковая ткань**.[1] Пробка есть ткань, образующаяся позже всех прочих тканей растений и составленная из плотно сомкнутых мертвых паренхимных клеток, имеющих кутинизованные стенки, а потому образующих почти непроницаемый слой. Нормально пробка образуется лишь у многолетних растений, но искусственно появление ее может быть вызвано и у однолетнего растения; стоит только поранить какое-либо место, чтобы под раною вскоре возникла пробка.

---

[1] Mohl, см. его Vermischte Schriften, S. 212; Sanio, 1860; Mercklin, 1865; [Rauwenhoff, 1869]; Höhnel, 1877; de Bary, 1877; Möller, 1882; Douliot, 1889; Ross, 1889, 1890; Flot, 1890; Weiss, 1890*a*; Barber, 1892; Segerstedt, 1896; Kuhla, 1897; Leisering, 1899*a* — Chenopodiaceae; Jönsson, 1903; Solereder, 1899, 1908; [Giovannozzi, 1911; Tunmann, 1911; Mylius, 1913; Zemplen, 1913; Rabitz, 1916; Priestley, 1922; Philipp, 1923].

Дело в том, что пробка предохраняет растение от высыхания; нормально она образуется, когда покрывающая кожицу кутикула уже недостаточно защищает растение от испарения. Примеры многолетних растений, которые бы не имели пробки, редки. Так, омела (Viscum album), многолетнее и деревянистое паразитное растение, пробки не имеет, но зато здесь кожица снабжена необыкновенно толстыми кутикулярными слоями (рис. 189), вполне заменяющими пробку.[1] У наших деревьев пробка появляется в первом же году на побеге, развившемся из почки; по мере ее образования зеленый до тех пор стебель побега приобретает серый или бурый цвет, свойственный древесным веточкам. Образование пробки происходит в разное время: у конского каштана — в начале мая, у липы — в конце июля, у большинства же деревьев она развивается в июне; таким образом, уже в самом начале лета в молодых побегах дерева совершаются изменения, обеспечивающие им сохранение на зиму. Сначала пробка возникает в более старых основных междоузлиях, а потом образование ее постепенно распространяется кверху; в одном и том же междоузлии она не появляется одновременно на всей окружности, а обыкновенно в одной какой-нибудь точке последней и оттуда распространяется в обе стороны, так что на одном поперечном разрезе можно наблюдать различные стадии развития пробки. Место заложения пробки различно. Иногда она появляется в кожице, например у Pomaceae и у всех ив; тогда на наружных пробковых клетках находится прямо кутикула. Гораздо чаще пробка образуется в первичной коре и притом в наружном слое ее, лежащем тотчас под кожицею; это бывает у большинства наших деревьев — например, у дуба, березы, липы (рис. 188) и др. В таком случае на поверхности готовой пробковой ткани можно еще различить отдельный слой (мертвых) клеток кожицы (рис. 188 и 191). Иногда пробка возникает с самого начала в более глубоких слоях первичной коры,[2] причем отмирают все слои последней, лежащие между кожицей и пробкой. У барбариса, например, пробка залагается под механическим кольцом, разделяющим здесь первичную кору на две части, — следовательно, еще довольно далеко от луба. Но, например у смородины (рис. 190), жимолости, можжевельника и др. заложение пробки происходит из самого внутреннего слоя первичной коры, следовательно, на самой границе луба. В граненых стеблях развитие пробки часто приводит к округлению стебля, так как пробковый слой залагается между ребрами поверхностно, а в самых ребрах на значительной глубине. Это наблюдается, например, у многих хвойных (ель, сосна и др.); у лиственницы и можжевельника таким путем на первый же год отрезаются крупные смоляные ходы, которые тянутся в выступах ветки, образованных листовыми подушечками. Место и способ образования пробки постоянны нередко для целого

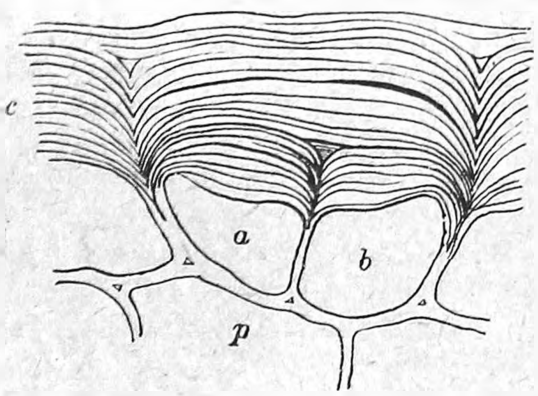



Рис. 189. Viscum album (омела). Поперечный разрез кожицы 9-летней ветви: *a*, *b* — поздно разделившаяся клетка кожицы; *c* — кутикулярные слои; *p* — клетка первичной коры. (По Молю.)

---

[1] То же и у других Viscoideae, а также у некоторых Menispermaceae и Oxylobium (Papilionaceae), где пробка возникает очень поздно. Кутикулярные слои производят не только клетки кожицы, но и подкожные слои первичной коры. Эта оригинальная многослойная кожица носит название кутикулярного эпителия (Damm, 1902). На старых стеблях Viscum album толщина его достигает 0,5 мм. Нечто подобное происходит у Acer pensylvanicum, — сначала внешний, затем боковые и внутренние стенки, а потом и стенки подкожных слоев сильно утолщаются, но вместо кутикулярных слоев они дают воск (Uloth, 1867). Позднее образование пробки наблюдается у многих почти безлистных кустарников, где необходимо сохранить возможно дольше зеленую мякоть ветвей, заменяющую столбчатую мякоть листьев. Изредка пробка образуется без участия особого пробкового камбия. Так, у некоторых Labiatae и у Epacrideae пробковеет постепенно снаружи внутрь луб, а у Asarum — первичная кора.

[2] Вернее в перицикле, прямо под эндодермою или под перицикловыми волокнами (см. Douliot, 1889).

рода или даже семейства.[1] Прежде всего происходит тангентальное деление одного рода клеток. Если пробка образуется, например, из кожицы, то в каждой клетке последней появляется параллельно поверхности стебля перегородка; из двух образовавшихся при этом клеток одна сохраняет способность дальнейшего деления и снова получает тангентальную перегородку и т. д., так что в результате нанизываются радиальные ряды клеток. Это расположение клеток радиальными рядами один из нагляднейших признаков пробковой ткани. В каждом радиальном ряду только одна клетка, обыкновенно самая внутренняя, способна делиться далее; все такие клетки, находящиеся в различных радиальных рядах, образуют вместе один слой, который получает название пробкового камбия (феллоген); главное его отличие от настоящего камбия то, что он состоит из паренхимных клеток. Порядок появления тангентальных перегородок различен у разных растений: у одних он центростремительный, у других — центробежный; в первом случае делится каждый раз только внутренняя из двух образовавшихся клеток, так что клетки откладываются из пробкового камбия исключительно кнаружи;

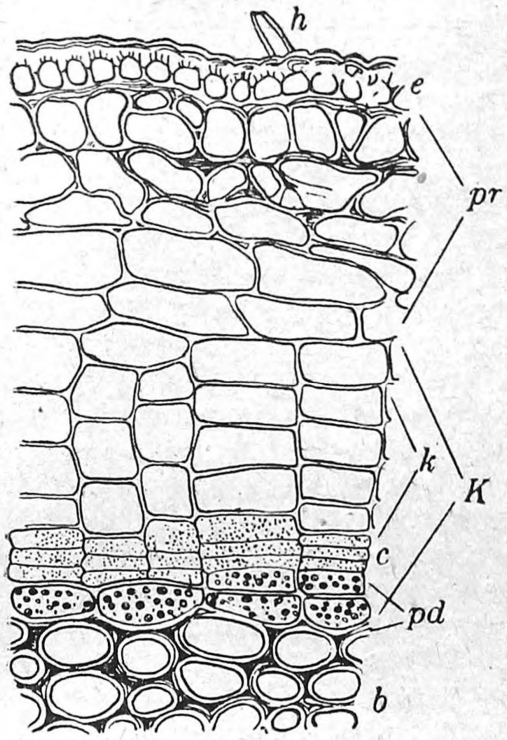



Рис. 190. Развитие пробки на поперечном разрезе ветви смородины: *e* — кожица; *h* — волосок; *pr* — первичная кора; *K* — продукты пробкового камбия *c*; *k* — пробковые клетки; *pd* — феллодерма; *b* — луб. Увелич. 550. (По Саксу.)

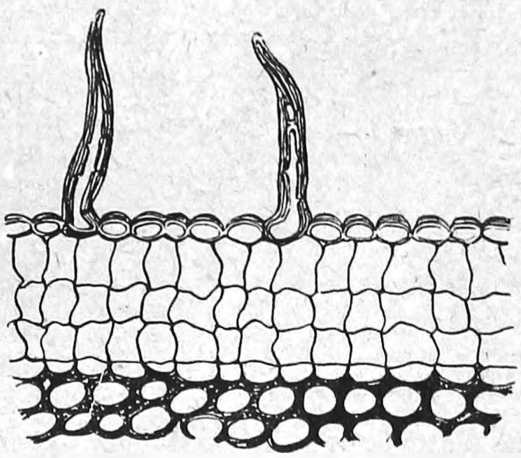


Рис. 191. Поперечный разрез молодого междоузлия пихты. Под кожицею молодая перидерма, а под нею — колленхима. Увелич. 300.

во втором (весьма редком) случае происходит обратное, т. е. пробковый камбий нанизывает клетки исключительно внутрь. Но всего чаще деятельность его проявляется в обоих направлениях, хотя неравномерно: наружу отделяется много, а ковнутри — незначительное число клеток.

Клетки, отделяемые пробковым камбием внутрь, образуют так называемую феллодерму. Эти клетки сохраняют целлюлезные стенки и протоплазменное содержимое, наполнены хлорофиллом и вообще сходны с лежащими под ними паренхимными клетками первичной коры; разница только в происхождении: паренхима образуется из первичной ткани, а феллодерма — из пробкового камбия, вследствие чего клетки ее расположены радиальными рядами (рис. 190, *pd*), служащими непосредственным продолжением рядов пробковых клеток (рис. 190, *k*). Благодаря образованию феллодермы первичная кора несколько утолщается, хотя вообще она есть ткань постоянная. Кнаружи пробковый камбий может отделять клетки двоякого рода: пробковые и пробковидные. Те и другие мертвы и долгое время не различались. Таким образом, пробковый камбий отделяет

[1] У того же растения место заложения пробки может быть различно в надземных и подземных его органах; весьма часто в первых оно поверхностное, а во вторых — глубокое (в перицикле). Совершенно исключительные случаи представляет заложение пробкового кольца в древесине Sedum populifolium и в сердцевине некоторых Campanula.

наружу вообще мертвые элементы, а внутрь — живые, тогда как в настоящем камбие происходит обратное.

Готовая пробковая клетка или лишена содержимого, которое заменяется воздухом, или содержимое ее представляет мертвую красно-бурую массу, обусловливающую собою красноватый цвет ветвей, например липы, клена и др. [1] Оболочка остается обыкновенно тонкою, так как рано кутинизуется; вследствие кутинизации она обладает сильным лучепреломлением, отчего пробковая клетка под микроскопом ограничена резкими контурами. Стенка, разделяющая полости двух смежных пробковых клеток, почти всегда представляется под микроскопом однородною, но при микрохимическом исследовании в большинстве случаев такая стенка оказывается составленною из пяти отдельных слоев: среднего непарного, общего обеим смежным клеткам, и двух парных, расположенных по обе стороны первого; каждая отдельная клетка имеет, следовательно, в оболочке три слоя, соответственно трем слоям древесинных клеток. Из них внутренний (рис. 192 *c*), аналогичный так называемому третичному слою волокон древесины, вовсе не содержит пробкового вещества, а либо составлен из чистой клетчатки, либо оказывается более или менее одеревеневшим. Степень его развития у разных растений весьма различна. Так, у пирамидального тополя он достигает значительной толщины, тогда как у некоторых хвойных (ель, лиственница) его совсем нет, и вместо пяти слоев насчитывается всего три. Следующий за ним средний слой (*s* на рис. 192) всего характернее для пробковой клетки, так как он-то и содержит суберин, делающий оболочку непроницаемою для воды, и не заключает, повидимому, вовсе клетчатки. Наконец, непарный слой, соответствующий первичным оболочкам, обыкновенно оказывается сильно одеревеневшим. Так как суберин пробки очень сходен с кутином кожицы, то неудивительно, что суберинoвый слой часто пропитан воском или кремнеземом. Подобно клеткам кожицы, пробковые клетки сомкнуты совершенно плотно, без образования межклетных пространств, присутствие которых шло бы в разрез с задачами пробковой ткани. [2]

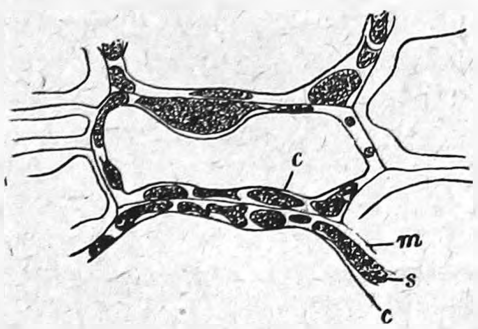



Рис. 192. Пробковые клетки Pelargonium zonale, после нагревания в едком кали: *c* — целлюлезный внутренний слой; *m* — одеревеневший средний слой (разделяющий две смежные пробковые клетки); суберинoвый слой от щелочи образовал между ними желтые комочки *s* (темные массы). Увелич. 300. (По Гёпелю.)

Важнейшее из физических свойств пробковой ткани для растения — очень трудная проницаемость ее для воды и особенно для газов, вследствие чего пробка получает способность предохранять покрываемые ею части от высыхания через испарение; этим же, в связи с ее мягкостью, обусловливается и техническое употребление пробки для закупоривания. В трудной проницаемости пробки убеждают прямые опыты. [3] Если сравнить потерю в весе через постепенное испарение воды, с одной стороны, цельной картофелины, а с другой — картофелины, осторожно лишенной шкурки (составленной из нескольких слоев пробковых клеток), мы заметим громадную разницу. Одетые пробкою древесные веточки обнаруживают чрезвычайно слабое испарение, особенно если предварительно заклеить на них чечевички (см. далее). Возможно, что суберинoвый слой пробковой клетки даже абсолютно непроницаем для воды, а слабое движение последней совершается по непарным одеревеневшим пластинкам, образующим в толще стенок пробко-

[1] Воздухоносны обыкновенно тонкостенные пробковые клетки. Мертвое содержимое толстостенных состоит частью из дубильных веществ и окрашенных продуктов распада их — флобафенов. Очень редки в пробке кристаллы щавелевокальциевой соли. У видов Croton (из молочайных) мелкие кристаллики этой соли инкрустируют внутреннюю тангентальную стенку пробковой клетки.

[2] Поровые каналы в пробке редки; там, где они встречаются, они проходят лишь по внутреннему слою, а суберинoвый всегда сплошной.

[3] Nägeli, 1863; Eder, 1875; Haberlandt, 1875; Wiesner u. Pacher, 1875; Wiesner, 1879; Lietzmann, 1887.

вой ткани связную сеть. Для газов пробка, повидимому, совершенно непроницаема. Если в стеклянной трубке, имеющей вид буквы Т, заклеить одно из боковых отверстий даже очень тоненькою пластинкою пробки, опустить нижнее отверстие в ртуть, а из другого бокового отверстия посредством каучуковой трубки вытянуть воздух, заставить ртуть подняться в вертикальном колене, а затем зажать каучуковую трубку, то столб ртути не падает неделями; очевидно, что через пробковую пластинку различное по обе ее стороны давление воздуха не выравнивается, т. е. пластинка непроницаема для воздуха. Другое свойство пробковой ткани — ее слабая теплопроводность; в виду поверхностного положения пробкового, а также и настоящего камбия (кора имеет вообще незначительную толщину), обстоятельство это не лишено значения, устраняя опасность, возникающую для нежных клеток при быстрых колебаниях температуры.

Прежде принимали за пробку все, что отлагается из пробкового камбия кнаружи, между тем часто эта мнимая пробка слагается из поперечных слоев действительно пробковых клеток и других, не заключающих вовсе суберина, а более или менее одеревеневших. Последние названы п р о б к о в и д н ы м и клетками. Присутствие их обнаруживается всего легче после кипячения разреза в смеси Шульца и обработки хлорцинкиодом; пробковидные клетки окрашиваются тогда в фиолетовый цвет, а пробковые — нет. Численные отношения этих двух родов клеток у разных растений в высшей степени различны; иногда пробковидных клеток нет вовсе (пробковый дуб), иногда же они составляют чуть не $^{9}/_{10}$ всей пробковой ткани. Значение пробковидных клеток может быть двоякое. У некоторых растений (например, у пробкового вяза) они массивным развитием своим заменяют слабо развитую настоящую пробку. [1] В большинстве же случаев они играют механическую роль: благодаря им пробка лупится правильными листочками. Смотря по строению пробки, это происходит двояким образом. Иногда ряды толстостенных пробковидных клеток чередуются с рядами тонкостенных пробковых; понятно, что в этом случае разрыв должен произойти в последних. Это замечается в пробке хвойных. Иногда же, наоборот, пробковые клетки толстостенны, а пробковидные снабжены тонкими стенками и потому разрываются сами.

Совокупность клеток, происшедших из пробкового камбия, образует так называемую п е р и д е р м у, которая есть, следовательно, сложная ткань, составленная частью из живых клеток (феллодерма и пробковый камбий), частью из мертвых (пробковые и пробковидные [2]). Перидермою снабжены все растения, вообще производящие пробку, и появляется она на ветви почти всегда с первого же года. [3] Некоторые деревья всю жизнь довольствуются перидермою, т. е. однажды сформированный пробковый камбий, наподобие настоящего камбия, продолжает свою деятельность из года в год, прерывая ее на зиму; но у большинства он в известном возрасте замирает, и на смену ему возникают все глубже в первичной, а затем и во вторичной коре новые полоски перидермы, отрезая целые участки ткани, обреченные на гибель. В этом случае получается так называемая к о р к а, свойственная, следовательно, не всем деревьям и развивающаяся лишь впоследствии. Пока ветвь покрыта перидермою, она имеет гладкую поверхность; у деревьев, лишенных корки, гладкая поверхность ствола

[1] Г ё н е л ь (H ö h n e l) назвал такую ткань ф е л л о и д о м.

[2] У многих древесных растений пустынь (саксаул, Calligonum и др.) пробковый камбий порождает особые клетки, наполненные слизью, которая служит для накопления и хранения воды. Это с л и з е в а я п р о б к а. (См. J ö n s s o n, 1902.)

[3] Пробковая ткань свойственна не только двудольным и голосемянным, но встречается и в однодольных стеблях, конечно, многолетних. У пальм она получается обыкновенно просто путем опробковения клеток мякоти, но у однодольных с вторичным утолщением стебля, как драцены, алоэ, агавы, юкки и пр. (см. стр. 153), появляется особый пробковый камбий, и из него возникает настоящая перидерма (рис. 147, *k*). См. F a l c i, 1904; L a F l o r e s t a, 1905. Пробковение уже существующих клеток (например, первичной коры) школа А. М е й е р а (см. анатомию корня) называет м е т а к у т и з а ц и е ю. Явление это широко распространено, например, при заживлении ран. Такие клетки остаются живыми и не наполняются воздухом, как настоящие пробковые (M ü l l e r H., 1906).

часто сохраняется до глубокой старости (бук, серая ольха, пихта). Перидерма чаще всего составлена из плиткообразных, сплюснутых по радиусу клеток, как это наблюдается у большинства наших деревьев (рис. 188 и 194). Гораздо реже клетки ее, напротив, вытянуты по радиусу (ясень, олеандр, пихта, рис. 191), причем радиальные стенки часто волнисты; такова обыкновенная бутылочная пробка, доставляемая пробковым дубом (Quercus suber). Последний производит огромные массы чистой пробки, которые в Испании, например, снимаются через каждые восемь лет, после чего наружные слои коры засыхают, но под ними образуется новый пробковый камбий.

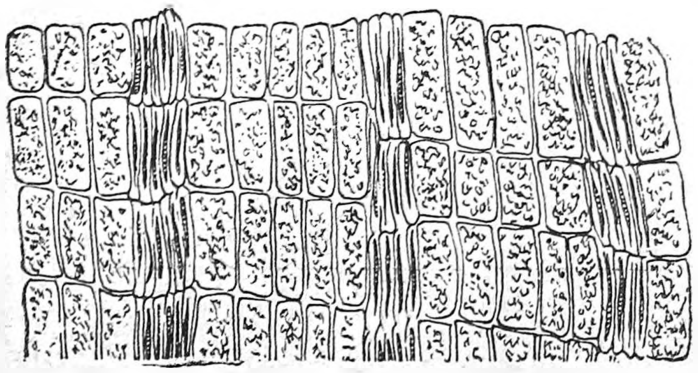


Рис. 193. Перидерма березы на поперечном разрезе. (По Диппелю.)

Своеобразно построена перидерма у берез с белою корою. Вначале она состоит, как обыкновенно, из сплющенных по радиальному направлению клеток, наполненных бурым мертвым содержимым, но с пятого года или позже в стволе и сучьях перидерма начинает слагаться из клеток двоякого рода: одни из них на поперечном разрезе широкие, почти квадратные, с тонкими стенками, другие же, напротив, сплюснуты по радиусу и толстостенны; клетки эти расположены тангентальными рядами, так что за тремя-пятью рядами узких клеток следует несколько рядов широких, потом опять узкие и т. д. (рис. 193). Повидимому, это настоящие годичные слои, причем тонкостенные элементы соответствуют весенней, а лежащие внутрь от них ряды толстостенных — осенней древесине. Широкие весенние клетки набиты мелкозернистым, нерастворимым в воде, но легко растворимым в спирте веществом, известным под именем бетулина. От него-то (а не от воздуха, как думали прежде) зависит белый цвет коры березы, и в жизни дерева он играет важную роль, составляя превосходную защиту от паразитов. Перидерма березы лупится тонкими листочками; разрыв происходит всегда на границе двух годичных слоев, причем бетулин первого ряда тонкостенных клеток покрывает поверхность ствола в виде тонкого, заметного наощупь и трудно смываемого дождем порошкообразного слоя; слой этот беспрерывно

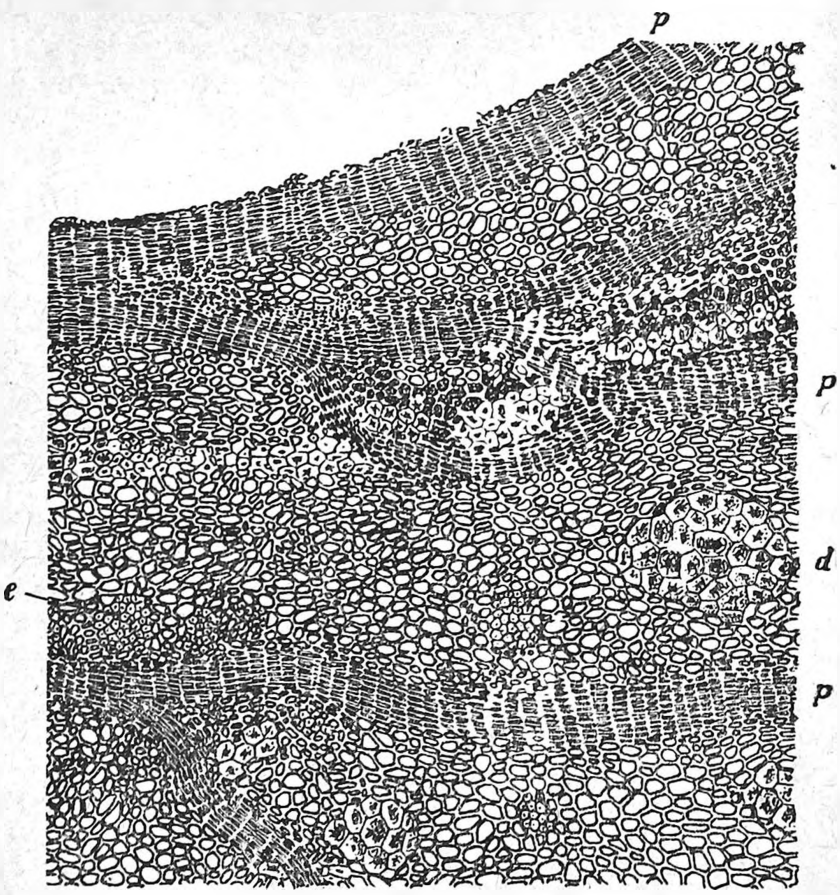



Рис. 194. Корка дуба на поперечном разрезе коры: *p* — полоски перидермы, рассекающие кору; *d* — группы каменистых клеток; *e* — пучки толстостенного луба. (По Кни.)

возобновляется, так как по мере утолщения ствола лопаются один за другим следующие ряды тонкостенных клеток, высыпая содержащийся в них бетулин.

Как уже сказано, немногие деревья (бук, серая ольха) всю жизнь довольствуются перидермою. Почти всегда в известном возрасте ствол приступает к образованию к о р к и. Внешним образом это выражается в том, что до тех пор гладкий ствол бороздится различного рода трещинами или лупится чешуйками (чинар). У сосны и ив корка появляется уже на восьмом — десятом году, у наших дубов — в двадцать пять—тридцать пять, а у пихты и граба — в пятьдесят лет и позже; у березы корка образуется лишь при основании старых стволов. Корка есть результат повторяющегося все на бо́льшей глубине в коре образования перидермы. Прежний пробковый камбий прекращает свою деятельность, но, несколько отступая от него вглубь, возникает новый слой пробкового камбия, весьма недолговечный, быстро нанизывающий ряды пробковых клеток, но вскоре замирающий и заменяющийся новым, еще более глубоким, который вскоре постигает та же участь. В результате кора оказывается исполосованною прослойками перидермы, между которыми ущемлены обреченные на гибель, отрезанные от сообщения с живыми тканями клетки сначала первичной, а затем и вторичной коры. Почти всегда эти полоски перидермы прорезывают кору весьма неправильно, местами примыкая к первичной перидерме или друг к другу (рис. 194 и 195). Такая корка носит название ч е ш у й ч а т о й. Но изредка встречается другой тип — к о л ь ц е о б р а з н а я корка. Она получается, если в коре возникает кольцеобразный, параллельный прежнему слой перидермы, который отрезает также кольцеобразный слой сначала первичной — а потом и вторичной — коры; такую корку имеют, например, можжевельник и другие хвойные из сем. кипарисовых. Особенно же правильно образование такой корки происходит в виноградной лозе, где ежегодно кольцеобразный слой пробки отрезает всю вторичную кору, развившуюся из камбия в прошлом году, так что вторичная кора состоит постоянно только из продуктов одного года. Вообще кольцеобразная корка известна только у растений с очень правильно построенною корою, где элементы луба группируются тангентальными рядами.

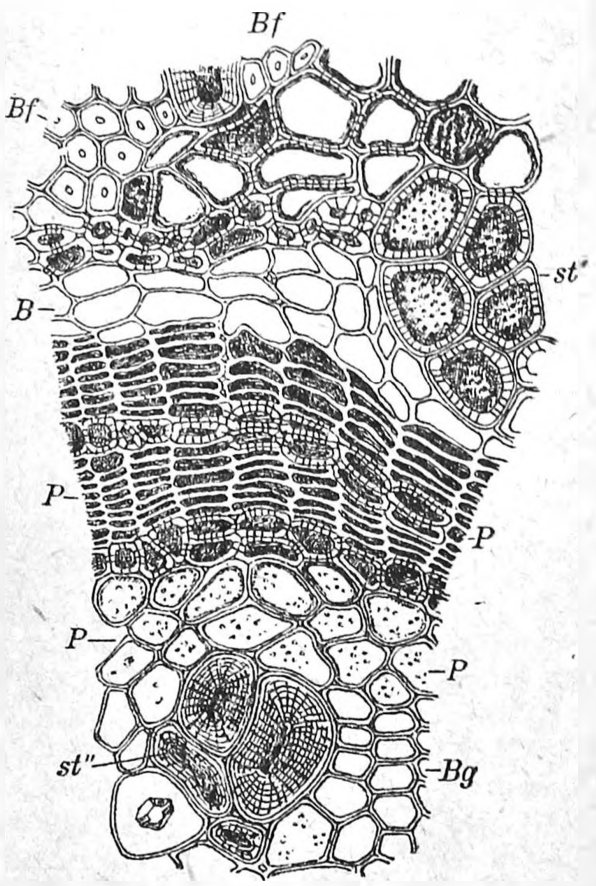



Рис. 195. Часть поперечного разреза корки дуба. *PP* — полоса перидермы, образовавшейся в лубе; *Bf* — толстостенный, *B* и *Bg* — тонкостенный луб; *st'* — слабо и *st''* — сильно утолщенные каменистые клетки. Увелич. 290. (По Д и п п е л ю.)

**Чечевички.**[1] Поверхность растений, образующих пробковую ткань, обыкновенно усеяна более светлыми бородавками, которые на ветвях большинства наших деревьев бросаются в глаза как летом, так и зимою. Эти бородавки называются ч е ч е в и ч к а м и; они имеют всего чаще продолговатую форму и вытянуты по длине стебля. Одно время их считали за корневые почки и утверждали, что придаточные корни на черенках выступают всегда из чечевичек. Теперь мы

[1] M o h l, в его Verm. Schriften, S. 233; [T r é c u l, 1872]; S t a h l, 1873; H a b e r l a n d t, 1875; K l e b a h n, 1883; W e i s s e, 1897; D e v a u x [1898], 1900; G a t i n, 1907; [V o u k, 1912; N e g e r u. K r u p k a, 1920; Ш а т е р н и к о в а, 1929.]

знаем, что чечевички играют в перидерме такую же роль, как устьица в кожице: роль форточек, снабжающих воздухом живую ткань коры.[1] У деревьев, образующих перидерму из кожицы или тотчас под кожицею, чечевички залагаются под устьицами, либо под каждым устьицем, если они рассеяны редко в кожице (бузина, сирень, ясень), либо под целою группою устьиц, если они скучены (некоторые тополи); если кожица богата устьицами, то чечевички появляются лишь под немногими из них (калина). Образование чечевички начинается с того, что хлорофиллоносные клетки первичной коры, лежащие под устьицем, увеличиваются в объеме, делятся (рис. 196) и, теряя хлорофилл, превращаются в бесцветные, округлые, рыхло соединенные, характерные для чечевички выполняющие клетки. Дальнейшее размножение их производится особым дугообразным деятельным слоем (рис. 197, *v*), который ковнутри отлагает в то же время клетки, сходные с клетками феллодермы. Вследствие размножения клеток под устьицем, кожица в этом месте разрывается, и масса рыхлых клеток выступает наружу (рис. 197). Возникают чечевички уже на одолетней ветви, обыкновенно еще прежде образования пробковой ткани на ее поверхности. Чечевичка служит исходною точкою для развития пробки, т. е. соседние с чечевичкою клетки кожицы или подкожного слоя раньше других получают тангентальные перегородки (рис. 197, *k* — пробка). У деревьев и кустарников, образующих перидерму глубоко, в перицикле (жимолость, смородина, барбарис, виды Spiraea), кожица и наружные слои первичной коры, отрезанные пробковым слоем, рано или поздно сбрасываются, причем под устьицами не замечается описанных выше изменений. Тем не менее, и эти растения оказываются впоследствии обыкновенно снабженными чечевичками, имеющими совершенно то же строение. Здесь чечевички развиваются из пробкового камбия, клетки которого местами делятся особенно оживленно, отлагая кнаружи вместо обыкновенных пробковых — рыхлые клетки, а ковнутри — значительную массу феллодермы. Подобно тому как в перидерме пробковый камбий может отлагать кнаружи исключительно пробковые или же попеременно пробковые и пробковидные клетки, мы находим и в чечевичке то один, то два рода клеток. Они соответствуют пробковым и пробковидным, но отличаются в известном отношении. Пробковые клетки чечевички сомкнуты

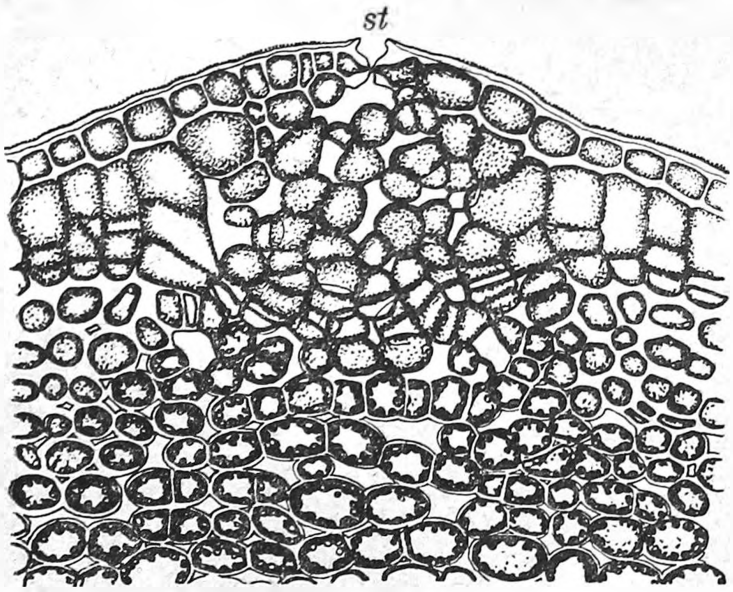



Рис. 196. Заложение чечевички под устьицем *st* в молодой ветви сирени на поперечном разрезе. Видна лишь первичная кора. Под кожицею по обе стороны молодой чечевички залагается пробка. (По Кни.)

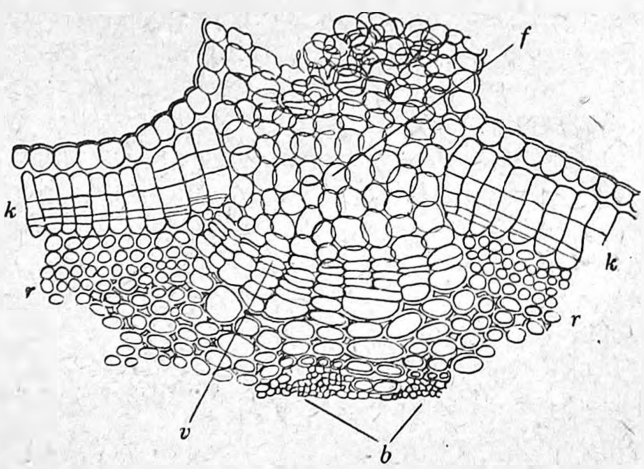



Рис. 197. Готовая чечевичка на поперечном разрезе стебля бузины: *k* — пробка; *r* — первичная кора; *b* — луб; *f* — выполняющие клетки чечевички; *v* — деятельный слой ее. (По Сталю.)

[1] В последнее время стали соединять устьица, чечевички и все вообще выводящие отверстия системы межклетников под общим названием пневматоды. Термин этот предложил Jost (1887).

не вполне плотно, оставляя узкие межклетные ходы; это, так сказать, особенная скважистая пробка. Пробковидные клетки соединены еще рыхлее, часто округлые, иногда даже неодеревеневшие, с живым содержимым. В редких только случаях чечевичка слагается вся из одинаковых клеток (скважистой пробки); обыкновенно же в ней замечается слоистое строение вследствие периодической смены сравнительно плотно сомкнутых пробковых и рыхлых пробковидных клеток. Такая смена совершается ежегодно или однажды (ива), или многократно (большинство деревьев), причем под осень всегда образуется пробковый слой, почти, но не вполне закупоривающий чечевичку на зиму. У деревьев, довольствующихся перидермою, чечевички сохраняются до конца жизни и каждую весну вступают в новую деятельность; у деревьев же, образующих корку, взамен прежних чечевичек, сброшенных вместе с перидермою, появляются новые, вторичные.

Немногие древесные растения лишены чечевичек; [это обычно растения вьющиеся и ежегодно сбрасывающие наружные слои коры.] В таком случае обыкновенно есть другие приспособления для проветривания коры. У винограда, например, можно проследить воздушные ходы лучей через всю пересекающую лучи перидерму вплоть до поверхности стебля, т. е. в этих местах перидерма составлена из скважистой пробки. В перидерме тисса тоже встречаются островки скважистой пробки, но без особого отношения к сердцевинным лучам.

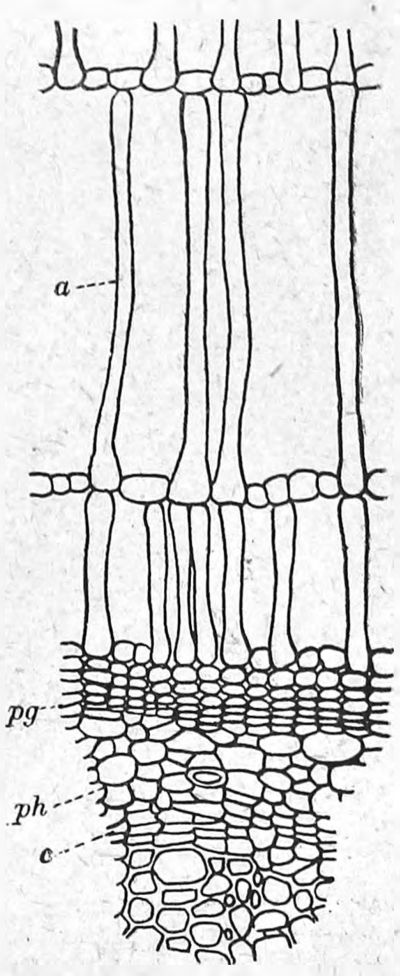



Рис. 198. Аэренхима (*a*) на поперечном разрезе подводной части стебля Jussiaea peruviana: *c* — камбий; *ph*—флоэма; *pg*—пробковый камбий, возникший в перицикле. Увелич. 150.

**Аэренхима**.[1] Уже чечевички показывают нам, что пробковый камбий может, если это для растения выгодно, порождать и рыхло связанные друг с другом клетки. В несравненно большей степени это обнаруживается в стеблях (и корнях) некоторых болотных или водных растений, где погруженные в воду части, вместо пробки, производят особую, чрезвычайно рыхлую и совершенно не опробковевшую ткань, называемую аэренхимою. При этом большинство клеток, отложенных пробковым камбием и располагающихся концентрическими слоями, вытягивается радиально в очень длинные, друг к другу не прилегающие выросты (рис. 198, *a*), между которыми помещается масса воздуха, отчего слой аэренхимы получает снежно-белый цвет; самые же клетки ее воздуха не заключают. Особенно сильно развита эта ткань у экзотических Jussiaea из онагриковых, но встречается и у наших туземных растений (например многих Epilobium, Lythrum salicaria, Lycopus и др.), особенно в нижней части стебля, погруженной в воду. Близкое родство аэренхимы с чечевичками видно из того, что на ветвях тополя, поставленных в воду, чечевички могут порождать толстые белые выросты аэренхимы.

**Уклоняющиеся от нормы стебли двудольных**. [В предыдущем изложении мы показали, что общая схема строения стебля двудольных зависит от того или иного типа развития прокамбия. Напомним, что, согласно исследованиям Санио и Костычева, может закладываться сплошное прокамбиальное кольцо нарастания — и тогда образуется сплошной цилиндр древесины, камбия и флоэмы; или прокамбий закладывается в виде отдельных пучков — и тогда развитие вторичных тканей идет по линии развития отдельных пучков. Типичное строение по типу развития отдельных пучков мы находим, в подавляющем большинстве случаев, у однодольных. Однако, и у двудольных некоторые группы,

[1] Розанов, 1871; Левакowский, 1873; Goebel, 1886, 1891; Jost, 1887; Schenck, 1889; Karsten, 1891; Wieler, 1898; Witte, 1906 — у Lysimachia vulgaris.

например Ranales, имеют отдельных представителей типа, как бы переходного к однодольным.[1] Это обстоятельство вполне согласуется с современными воззрениями на филогенетическую природу однодольных, как на произошедших от предков типа Ranales. В старых работах, наоборот, каждое отступление от пучкового типа принималось как уклонение от нормы.[2]

Многие отклонения вызываются особыми условиями роста и существования, как, например, у лиан и других вьющихся растений, у паразитирующих и у водных растений. Такие уклонения частично идут по пути усложнения, с заложением новых участков образовательной ткани, не связанных с нормально развивающимся общим цилиндром или отдельными пучками, или, наоборот, по пути сильного упрощения, как это видно на примере водных растений.]

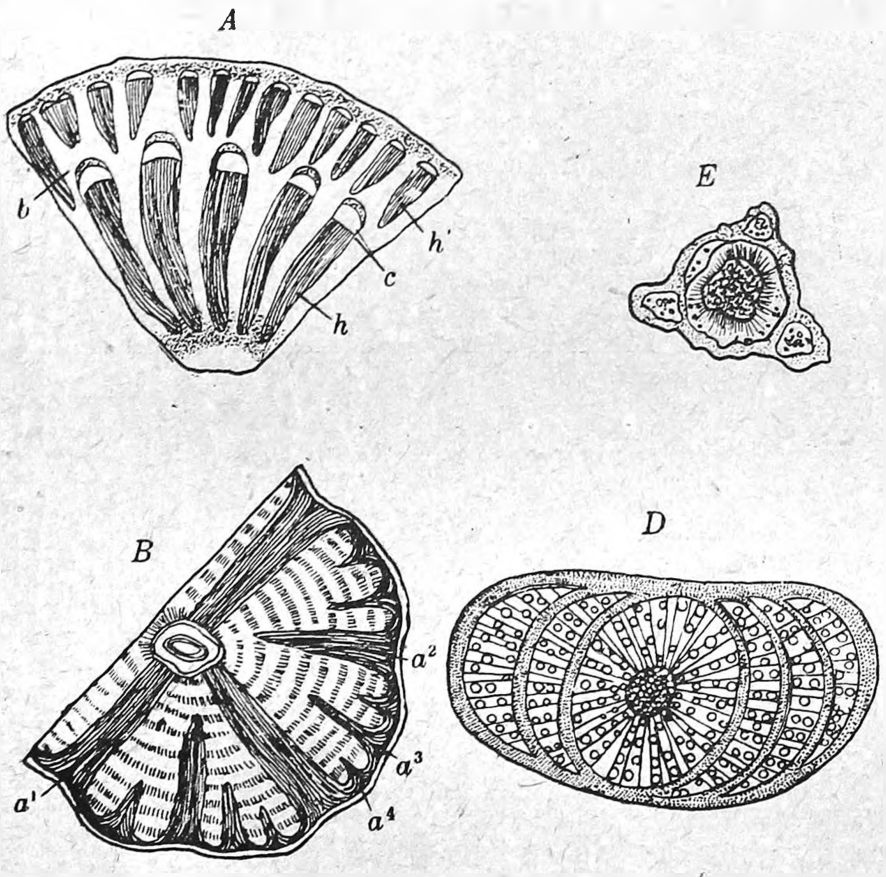



Рис. 199. Поперечные разрезы ненормальных двудольных стеблей: *A* — Cocculus laurifolius: *h* — древесина, *c* — камбий и *b* — луб первого кружка сосудистых пучков; $h^1$ — второй кружок пучков, возникший позже; *B* — Bignonia sp., древесина рассекается прожилками луба $a^1$, $a^2$...; *D* — Securidaca volubilis; *E* — Serjania (По Вейсу.)

Замечательное усложнение получается иногда благодаря тому, что число пучков в стебле постепенно возрастает в роде того, как это между однодольными наблюдается, например, у драцен. Так, в семействах Chenopodiaceae, Amarantaceae, Nyctaginaceae[3] молодой стебель построен вполне нормально, но вскоре кнаружи от прежних пучков формируется деятельное кольцо, производящее новый кружок замкнутых пучков и на этом прекращающее свою деятельность; на смену же ему возникает кнаружи от прежнего новое кольцо, и т. д. (рис. 199, *A*). Местом заложения последовательных колец служит обыкновенно перицикл. [Своеобразную картину анормального развития и строения ствола рисует Арцыховский (1928) для «дерева пустыни» саксаула (Arthrophytum). Первичные пучки здесь быстро прекращают свой рост и дают картину закрытых пучков; по окончании роста в них не остается прослоек камбиальных клеток. Утолщение же стебля является результатом накопления толстостенных клеток и новых, вторичных пучков. Процесс сводится к выделению из перицикла (из его внутреннего «камбиеродного» слоя клеток) небольших, но многочисленных участков камбия, откладывающих сначала ковнутри толстостенные клетки, которыми прикрываются снаружи первичные пучки; затем следуют местные отложения пучков (ксилемы — вовнутрь и флоэмы — наружу), после чего деятельность камбия

[1] [Литературу вопроса см. Arber, 1925.]

[2] Подробности и литературу см. в Анатомии де-Бари, затем Höhnel, 1882 — Caulotretus; Weiss, 1883; Warburg, 1883 — Caulotretus; Morot, 1884; Hérail, 1885; Gheorghieff, 1887; Robinson, 1889; Wakker, 1889; Scott u. Brebner, 1889; Lamounette, 1890; van Tieghem, 1891; Chodat, 1892; Schenck, 1893, 1895; Gilg, 1893,— Acanthaceae; Warburg, 1893; Leisering, 1899 *b*; Fron, 1899; Col, 1902, 1904; Gravis, 1907 — Amarantaceae; Solereder, 1908.

[3] Gidon, 1900.

совершенно замирает, а на смену из перицикла выделяются новые участки камбия, и процесс повторяется, и т. д. Все новые пучки в результате представляются окруженными футлярами толстостенных клеток. Картина усложняется часто одновременной работой нескольких (до четырех-пяти) прослоек камбиальных участков, образующих пучки, причем, хотя деятельность каждого участка ограничена одним пучком, она может продолжаться более одного вегетационного периода. Особый интерес представляет поведение перицикла, который в стволе саксаула является аналогичным камбиальному кольцу обычных древесных двудольных. К периферии перицикл здесь откладывает феллоген или пробковый камбий, а ковнутри — особый камбиеродный слой. Сам же прослой перицикла сложен паренхимной тканью с многочисленными хлорофилловыми зернами. Следовательно, отличие перицикла саксаула от камбия заключается главным образом в паренхиматозном характере его клеток, а также в том, что элементы вторичных тканей воспроизводятся не непосредственно, а через промежуточное образование камбиеродного слоя, а затем и камбия.]

Наиболее значительные и весьма разнообразные уклонения наблюдаются в стеблях тропических лиан (древесных вьющихся растений), на поперечном разрезе которых замечается, например, местное внедрение луба в древесину, так что последняя расколота на несколько участков, связанных в центре (рис. 199, *B*); или же находится несколько изолированных масс древесины, как будто бы стебель образован из нескольких стеблей, слившихся по длине (рис. 199, *D* и *E*). Иногда при нормальном, на первый взгляд, строении в древесине оказываются разбросанными мелкие группы ситовидных элементов. Такие группы могут возникать двояко: иногда они были произведены камбием нормально кнаружи, но потом включены в древесину, как бы обросшую их, иногда же камбий действительно отлагает местами лубяные элементы вовнутрь.

Весьма любопытное уклонение от нормального строения стебля наблюдается у водных растений.[1] Здесь поражает массивное развитие первичной коры, обыкновенно очень рыхлой, пронизанной широкими воздушными ходами, расположенными с большою правильностью (рис. 94) в один или несколько кружков. Система сосудоволокнистых пучков, напротив, стянута так, что занимает сравнительно незначительную центральную часть стебля. В этом отношении водные стебли напоминают корни. Стягивание пучков в центре может быть столь значительным, что вся система производит впечатление одного центрального пучка, построенного по концентрическому типу, причем флоэма окружает ксилему (рис. 185). Другая важная особенность состоит в необыкновенно слабом развитии ксилемы у водных растений: сосуды хотя и показываются при развитии пучка, но обыкновенно скоро всасываются, заменяясь воздушными ходами, и сохраняются разве только в стеблях, а у Ceratophyllum сосуды не показываются даже в молодости; флоэмная часть пучка остается нетронутою, но состоит исключительно из тонкостенного луба, а толстостенных и одеревеневших элементов не образуется вовсе. Если вспомнить, что ксилемная часть пучка служит для передачи воды, которою водные растения всегда обеспечены, то нельзя не видеть здесь влияния среды на анатомическое строение органа. Влияние это до того сильно, что оно совершенно затмевает влияние систематического родства: двудольные, однодольные и даже споровые растения обнаруживают, если живут в воде, одинаковый «водный тип» строения своих стеблей.

Такое же, хотя далеко не столь резкое влияние среды замечается в подземных стеблях (корневищах).[2] Они занимают как бы средину между воздушными и водными стеблями. Пучки в корневищах отброшены внутрь, хотя и не стянуты к самому центру; механические элементы развиты слабее, нежели в воздушном стебле, однако, не отсутствуют совершенно, как в водных стеблях; они располагаются дальше от поверхности, так что в механическом отношении корневище

[1] Chatin, 1859; Schenck, 1886; Costantin, 1884; Chrysler, 1907 — Potamogetonaceae.

[2] Costantin, 1883; Rothert, 1885; Dauphiné, 1906, 1907; Hollstein, 1907; Arber, A., 1920.]

подобно корню, рассчитано на сопротивление скорее тяге, чем изгибу. Непосредственные опыты показали, что, изменяя искусственно среду, в которой живет стебель (например, заставляя воздушный стебель расти подземно или подводно, и наоборот), можно во многих случаях вызвать заметные уклонения в строении стебля, соответственно необычной для него среде. Это ясно доказывает, что анатомические особенности водных или подземных стеблей составляют приспособления к тем или другим внешним условиям.

## Строение стебля споровых растений [1]

Стебель (и листья) встречаются впервые в группе мхов; простейшие из так называемых печеночных мхов еще лишены стеблей и принадлежат к слоевцовым растениям. Стебель мхов [2] имеет сравнительно очень простое строение; есть даже мхи, лишенные почти всякой дифференцировки тканей в стебле, но это

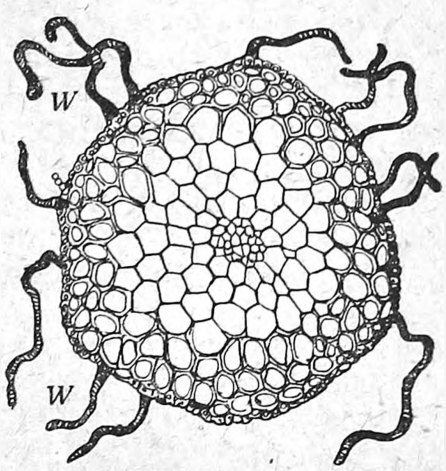



Рис. 200. Поперечный разрез стебля мха Bryum roseum: *W* — корневые волоски. Увелич. 90. (По Саксу.)

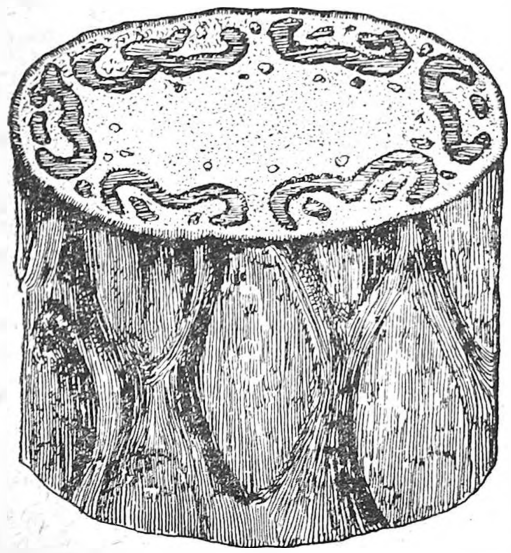


Рис. 201. Ствол древовидного папоротника в поперечном разрезе и с поверхности.

редкий случай. Чаще в центре стебля появляется группа более мелких, нежных и вытянутых по длине органа клеток, производящая впечатление прокамбия (рис. 200); это как бы первый намек на центральный цилиндр и на будущие сосудоволокнистые пучки, которых у мхов еще нет. [3] Остальная ткань или однородна, или же дифференцируется далее на мякоть и механическую ткань; последняя состоит из более мелких, чем в мякоти, клеток с сильно утолщенными и окрашенными в бурый или красный цвет оболочками. [4] Эта механическая ткань располагается кольцом на поверхности стебля или несколько отступя от нее, и либо резко отделяется от мякоти, либо переходит в нее постепенно. Замечательно полное отсутствие межклетных пространств в стебле мхов — все клетки

---

[1] Литературу см.: de Bary, 1877, а затем особенно Russow, 1872. [Poirault, 1893; Brebuer, 1902; Boode, 1909; Compton, 1911; Zawidzki, 1912; Scott, 1912; Jossa, 1914; Baucroft, 1914; Ogura, 1921; Thompson Mc Lean J., 1921.]

[2] Schimper, 1848; Lorentz, 1867; Hy, 1880; Haberlandt, 1886 *b*; Bastit, 1891.

[3] Наибольшей сложности центральный пучок достигает в стебле Polytrichaceae, где его элементы весьма разнородны.

[4] Школа Артура Мейера (см. анатомию корня) называет явление позднейшего пропитывания оболочек бурыми веществами — метадермизациею (Bäsecke, 1908). Оболочки могут при этом оставаться целлюлезными, но получают большую прочность. Состав красящих веществ неизвестен; повидимому, они сродны с флобафенами (стр. 210; см. Walter, 1890). Бурое вещество папоротников Мейер называет вагином. Вагин быстро извлекается жавелевою водою, но не изменяется в едком кали, даже при нагревании. Вагин столь же характерен для папоротников, как установленный Чапеком (1899) сфагнол для мхов.

сомкнуты совершенно плотно; в связи с этим находится полное отсутствие устьиц и вообще ясно обозначенной кожицы. Торфяные мхи имеют на поверхности стебля кору, составленную из нескольких слоев дырявых клеток.

Стебель папоротников и многих плауновых[1] построен по особому типу — он многостолбный (полистелический). Столбом (stèle) ван-Тигем называет группу сосудоволокнистых пучков, облеченную перициклом и эндодермою.[2] У громадного большинства растений все пучки стебля входят в состав одного и того же столба, представляющего то, что называют иначе центральным цилиндром (ср. стр. 204); это обыкновенный одностолбный (моностелический) стебель. Но у папоротников, а также у многих плауновых, стебель заключает несколько чаще всего лентовидно сплюснутых столбов.

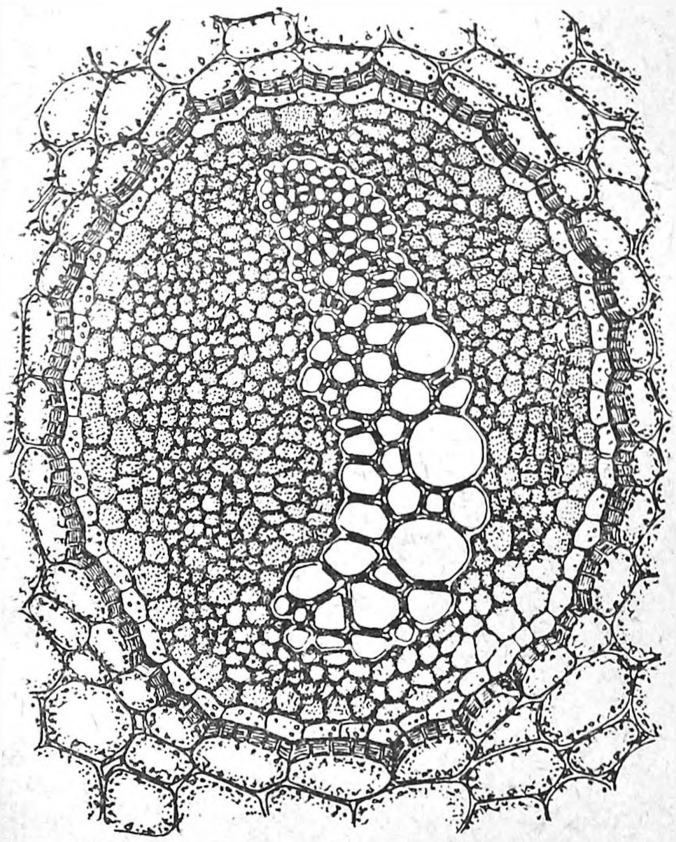


Рис. 202. Поперечный разрез одного столба (сложного пучка) в стебле папоротника Polypodium. Он окутан слоем (мнимой) эндодермы, клетки которой сильно утолщены на стенках, обращенных к пучку. Ксилема занимает середину пучка и со всех сторон охвачена флоэмой. (По Кни.)

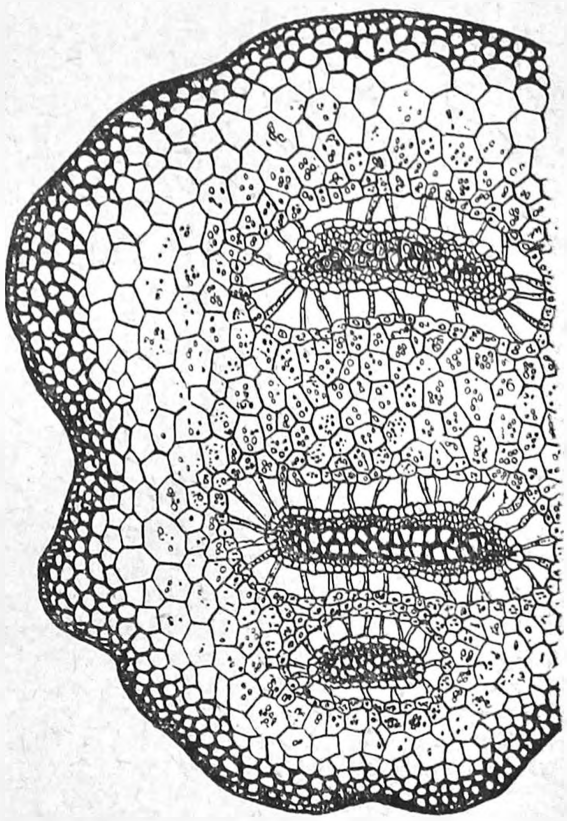


Рис. 203. Поперечный разрез стебля Selaginella inaequalifolia. Каждый из трех столбов окружен воздушною полостью, пересекаемою клетчатыми нитями, которые связывают столб с мякотью. (По Саксу.)

У плауновых их два-три (рис. 203), у папоротниковых больше (рис. 201), и здесь они обыкновенно располагаются в один кружок, напоминая этим на первый взгляд стебель двудольных, но столбы эти не тянутся отвесно, а образуют связную сеть, петли которой соответствуют местам прикрепления листа. Каждый столб производит на первый взгляд впечатление концентрического сосудоволокнистого пучка, в котором древесина окружена лубом (рис. 202), и долгое время именно так и рассматривался. Но в действительности в состав столба входит несколько слитых друг с другом пучков, всего чаще два. Ксилема вообще состоит из крупных, лестнично утолщенных элементов, но это не сосуды, а тра-

---

[1] Литературу см. у Sadebeck, в его обработке Pteridophyta в Engler's «Die nat. Pfl.-familien», I, 4, p. 39.

[2] [Учение о стебле развито за последние годы школой Джеффри (Jeffrey, 1917), который пришел к выводу, что имеется только два типа центрального столба — сифоностель и протостель, причем другие типы стеблей образуются путем разрыва основного столба при ветвлении или при выходе листовых следов.]

хеиды, так как сквозное сообщение в перегородках встречается лишь у весьма немногих папоротников.[1] Ксилема окружена ситовидными трубками, однослойным перициклом и, наконец, эндодермою; смежный с эндодермою слой мякоти часто очень сильно утолщает свои обращенные к столбу стенки (рис. 202). Хотя при расположении столбов в кружок (рис. 201) мякоть, как и в одностолбном стебле, разделяется на внешнюю и внутреннюю, но в действительности вся мякоть соответствует первичной коре, так как настоящая сердцевина может находиться лишь внутри столбов. При основании в стебле папоротника замечается всего один тонкий столб, лишенный сердцевины и занимающий центр стебля; столб этот вскоре сплющивается и распадается на два, испытывающих ту же участь, пока не установится нормальное для данного вида число столбов.

У высших растений явление полистелии,[2] т. е. многостолбности органа, встречается очень редко; оно свойственно, например, всем видам рода Primula, из отдела Auricula, тогда как у прочих видов того же рода Primula стебель обычного типа — одностолбный.

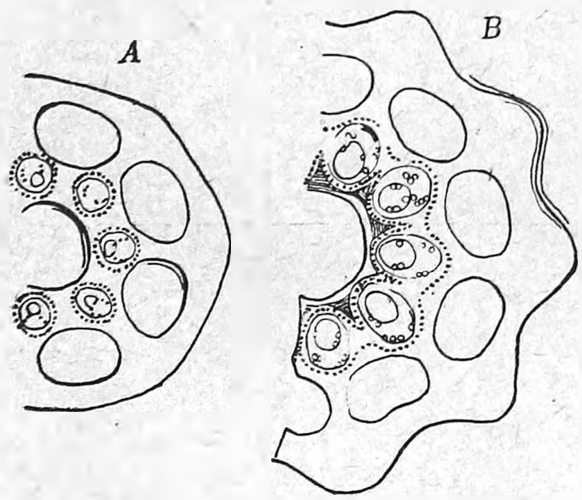



Рис. 204. Поперечные разрезы корневищ хвощей: *A* — Equisetum limosum: каждый пучок одет особым перициклом и особою эндодермою; *B* — Equisetum hiemale: пучки сближены, и их эндодермы слились в два кольца — внешнее и внутреннее. Эндодермы обозначены пунктиром. (По Пфицеру.)

Стебли некоторых хвощей[3] представляют другого рода отклонение от нормы; они — бесстолбные (астелические). Среди мякоти, как и в многостолбном стебле, соответствующей сплошь первичной коре, расположены в кружок (рис. 204, *A*) коллатеральные пучки, но каждый из них окружен своим собственным перициклом и своею собственною эндодермою. Пучки эти могут сталкиваться между собою по бокам, и тогда получается цилиндр, одетый как снаружи, так и совнутри перициклом и эндодермою; оба перицикла между пучками непосредственно соприкасаются. Впрочем, у многих хвощей стебель одностолбный, так как все расположенные в кружок пучки окутаны только снаружи общим перициклом и общею эндодермою, составляя, следовательно, обычный столб. Эндодерма у хвощей вполне типичная, снабженная, как в корнях, пятнами Каспари (ср. стр .203). Из других особенностей хвощей можно отметить сильное развитие межклетных ходов, напоминающее водный тип стеблей. Кроме обширной центральной полости, в стебле хвощей находится еще целое кольцо крупных воздушных каналов в первичной коре (рис. 204); кроме того, и в каждом из пучков получается через разрушение паренхимы более узкий канал. Кожица у хвощей обыкновенно сильно пропитана кремнеземом.

Явление астелии, т. е. бесстолбности органа, встречается изредка и в стеблях семенных растений как двудольных, так и однодольных, причем отдельные пучки, облеченные каждый особым перициклом и особою эндодермою, могут располагаться в кружок, как у хвощей (например, у многих лютиков), но могут и оказаться разбросанными среди основной ткани (корневище Nymphaeaceae). В листьях астелия, как увидим, является общим правилом.

## Строение точки роста стебля[4]

До сих пор мы предполагали, что молодая верхушка стебля состоит из совершенно однородной ткани, которую мы назвали первичною образовательною

[1] Ср., однако, показания Гвинн-Воган (Cwynne-Vaughan, 1908).

[2] Van Tieghem, 1886; Schoute, 1903. Учение о полистелии (и астелии) тесно связано с установлением понятия о перицикле. См. поэтому сноску первую на стр. 205.

[3] Pfitzer, 1867.

[4] [Литературу см. Schüepp, 1926.]

тканью. [Последнее время термин «образовательная ткань» часто заменяется термином «меристема»]. Однако, ближайшее исследование открывает известную правильность в группировке клеток, составляющих точку роста. Рассмотрим сначала строение точки роста стебля у споровых растений.

Еще в сороковых годах прошлого столетия Нэгели[1] указал на то, что у целого ряда водорослей ветви их слоевища возрастают в длину через правильное деление одной клетки, занимающей свободный кончик ветви. Эту клетку Нэгели назвал верхушечною клеткою. У водорослей она делится исключительно поперечными перегородками (рис. 205), причем каждый раз распадается на новую верхушечную клетку, сохраняющую форму прежней, и на цилиндрической формы сегментную клетку, или просто сегмент. Новая верхушечная клетка, выросши в длину, снова делится поперек, отрезая от себя вторую сегментную клетку и т. д. Таким образом, верхушечная клетка как бы нанизывает один за другим сегменты, расположенные в один ряд. Сегмент может или оставаться без дальнейшего деления, или же, чаще, он делится поперечными и продольными перегородками, превращаясь в группу правильно расположенных клеток (рис. 205).

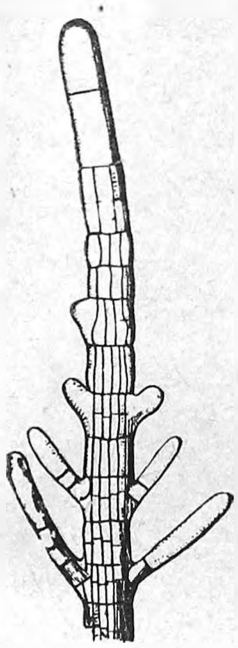


Рис. 205. Водоросль Chaetopteris plumosa, растущая при помощи верхушечной клетки.

У более высоко организованных споровых, начиная со мхов, стебель тоже снабжен одною верхушечною клеткою, но деление ее сложнее, и она нанизывает сегменты не в один, а в два или, еще чаще, в три ряда.

На самом конце стебля листового мха можно заметить одну клетку своеобразной формы, которая делится определенным образом и производит все клетки стебля и листьев; это верхушечная клетка.[2] У некоторых мхов она имеет двугранную форму, т. е. сбоку (рис. 206) представляется в виде треугольника, выпуклое основание которого образует поверхность точки роста, между тем как две боковые грани сходятся под острым углом, обращенным внутрь; при рассматривании сверху эта клетка ограничена двумя дугообразными линиями. Каждый раз, как в ней появляется перегородка, она распадается на две клетки, из которых одна представляет новую верхушечную клетку, другая же — так называемую сегментную клетку. Вслед за появлением перегородки верхушечная клетка сначала растет некоторое время и затем уже получает новую перегородку, так что, несмотря на постоянное деление, она сохраняет прежнюю величину. Перегородки образуются в верхушечной клетке всегда параллельно одной из боковых граней, то той, то другой попеременно. Понятно, что при таком делении верхушечная клетка никогда не утрачивает своей двугранной формы и что сегментные клетки располагаются в два ряда, из которых один заключает четные, а другой — нечетные клетки. Сегментные клетки делятся, в свою очередь, с известною правильностью, например получают продольную перегородку, так что каждая из

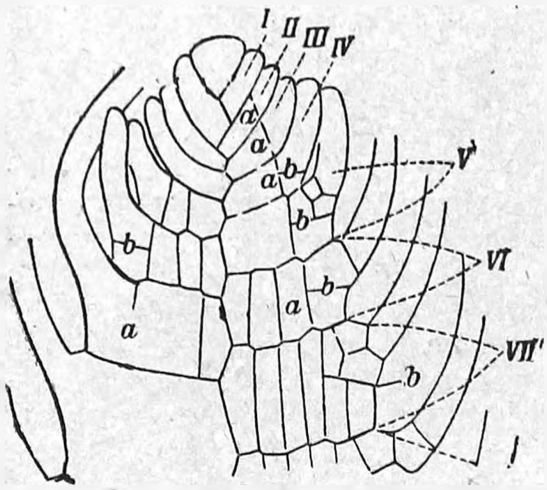



Рис. 206. Продольный разрез через кончик стебля мха Fontinalis. На вершине—двугранная верхушечная клетка; *I, II, III*... — последовательные сегменты одной стороны стебля, чередующиеся с сегментами другой стороны; *a* — первая, *b* — вторая перегородки в сегменте. Каждый сегмент дает по листу. (По Лейтгебу.)

[1] Nägeli, 1844—1847 *b*, 1847 *a*; Geyler, 1865; Pringsheim, 1863 — хары.
[2] Leitgeb, 1868, 1869, 1874—1881.

них распадается на наружную и внутреннюю клетки и т. д. Каждая сегментная клетка дает у мхов начало одному листу. Из этого мы можем заключить, что листья должны здесь располагаться поочередно на две стороны, т. е. по формуле $^1/_2$, и что, следовательно, существует теснaя зависимость между листорасположением и способом деления верхушечной клетки. Междоузлия дифференцируются здесь уже при дальнейшем развитии стебля из продуктов деления тех же сегментных клеток. Но такое двустороннее деление верхушечной клетки встречается лишь у немногих листовых мхов; у большинства их верхушечная клетка имеет трехгранную форму, т. е. вид тетраэдра с выпуклым и свободным основанием, тремя выпуклыми гранями и вершиною, которая направлена внутрь; при рассматривании сверху эта клетка представляется в виде треугольника (рис. 207), сбоку же отличить трехгранную верхушечную клетку от двугранной можно, только вращая точку роста: трехгранная при всяком боковом положении обнаружит две грани, сходящиеся под углом, а двугранная при повороте на 90° представится ограниченною при основании простою дугообразною линией. Перегородки в трехгранной верхушечной клетке появляются параллельно каждой из граней поочередно, по спиральному направлению, так что отделяются три ряда сегментов, причем каждый сегмент у мхов также дает начало одному листу; поэтому листья здесь расположены по формуле $^1/_3$. Однако, у мхов встречается еще чаще более сложное листорасположение — например, по формуле $^2/_5$, а между тем верхушечная клетка стебля и в этом случае имеет тетраэдрическую форму, и из каждой сегментной клетки также получается по одному листу. Причина усложнения листорасположения заключается в особенном характерном делении верхушечной клетки: перегородка появляется тогда каждый раз не параллельно одной из граней верхушечной клетки, а несколько наклонно и постоянно в одну и ту же сторону, вследствие чего третий лист уже не приходится над нулевым.

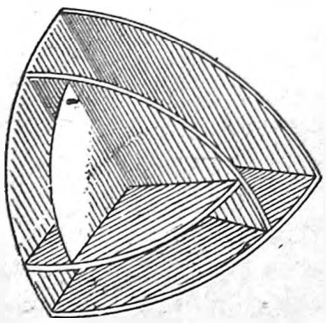


Рис. 207. Схема деления трехгранной верхушечной клетки параллельно граням. (По Саксу.)

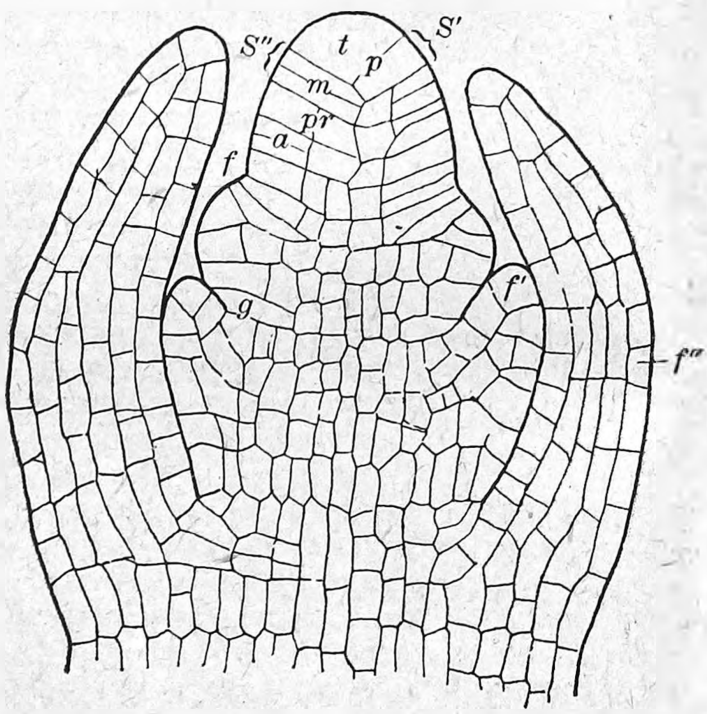



Рис. 208. Продольный разрез точки роста Equisetum arvense: $t$ — верхушечная клетка; $p$ — последняя перегородка, отрезавшая сегмент $S'$; $S''$ — следующий сегмент, разбившийся перегородкою $m$ на две клетки; $f$, $f'$, $f''$ — зачатки листьев. (По Страсбургеру.)

У высших споровых растений, у хвощей (рис. 208 и 209) и папоротников верхушечная клетка имеет также большею частью трехгранную форму, но здесь не каждая сегментная клетка дает начало листу, так что междоузлия в этом случае залагаются уже с самого начала. [1]

Лишь в исключительно редких случаях (например, у некоторых видов Selaginella) встречается повидимому четырехгранная верхушечная клетка, отделяющая четыре ряда сегментов, или же наблюдается одновременное присутствие в точке роста двух или даже большего числа равноправных верхушечных кле-

[1] Для хвощей см. Cramer, 1855. и Reess, 1867. Для папоротников см. Hofmeister, 1857, и Klein, 1884. Для высших споровых см. Pringsheim (сальвиния), 1863; Hanstein (марсилия) 1865; Pfeffer (селагинеллы), 1871; Treub, 1877; Strasburger, 1873.

ток.[1] [Так, например, среди папоротников, у Hymenophyllaceae, Polypodiaceae, Schizaeaceae и частью Osmundaceae имеется одна верхушечная клетка стебля, тогда как у некоторых Osmundaceae (Todea) и Marattiaceae их четыре и даже больше.]

Когда открыли у споровых растений верхушечную клетку, многие исследователи стали искать ее и у высших растений; в нескольких случаях, действительно, удалось подметить нечто вроде верхушечной клетки. Но в шестидесятых годах Ганштейн[2] дал новую схему строения точки роста у высших растений, которая быстро укоренилась в науке.



Рис. 209. Трехгранная верхушечная клетка в точке роста хвоща. Вид сверху. (По Страсбургеру.)

По этой схеме точка роста семенных растений (рис. 210) лишена верхушечной клетки, а состоит из нескольких слоев клеток, принимающих совершенно определенное участие в образовании тканей. Снаружи точка роста покрыта одним слоем паренхимных клеток, обладающих способностью делиться исключительно перегородками, перпендикулярными к поверхности; из этого наружного слоя клеток образуется впоследствии кожица стебля; этот слой Ганштейн назвал дерматогеном.[3] Иногда между клетками дерматогена замечается на самой вершине точки роста одна клетка особой, например треугольной формы, но она не может считаться верхушечною клеткою всего стебля, потому что, делясь, производит только новые клетки дерматогена. Под слоем дерматогена находится еще один или несколько слоев клеток, покрывающих друг друга наподобие колпачков; все эти слои вместе Ганштейн назвал периблемой; клетки их делятся перегородками, перпендикулярными к поверхности, иначе не сохранялось бы расположение слоями; впрочем, на некоторой глубине деление совершается нередко и тангентальными перегородками, так что число слоев увеличивается, а еще далее расположение клеток слоями может утрачиваться. Слои периблемы служат для образования наружной части мякоти, т. е. первичной коры. Вся остальная осевая масса клеток точки роста получает название плеромы; из нее образуется главная часть стебля, т. е. центральный цилиндр (ср. стр. 204). Плерома на вершине под периблемой иногда заканчивается клеткою, которая по отношению к плероме, но не ко всему стеблю, играет роль верхушечной клетки. На некоторой глубине плерома дифференцируется на перицикл, сосудоволокнистые пучки и на сердцевину (у двудольных). Итак, две части основной ткани, замечаемые у двудольных растений, — сердцевина и первичная кора — имеют различное происхождение. При заложении нового листа или ветки клетки периблемы начинают оживленно делиться, вследствие чего образуется бугор, который заставляет вытягиваться и слой дерматогена; последний в этом случае играет пассивную роль, только прикрывает новую точку роста, от времени до времени делясь перегородками, перпендикулярными к поверхности бугра, и превращаясь в дерматоген будущего органа. Клетки, лежащие под ним, скоро дифференцируются на периблему и плерому.

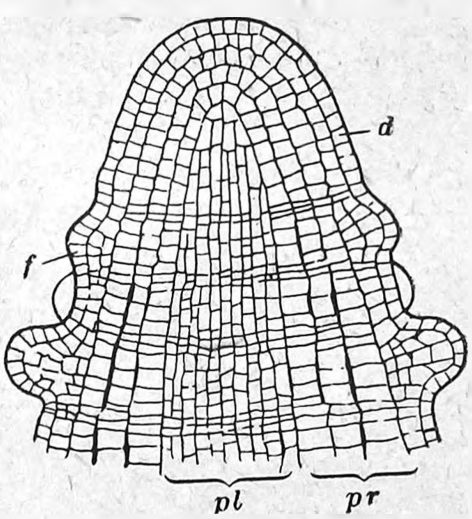



Рис. 210. Продольный разрез точки роста Hippuris vulgaris: *d* — дерматоген; *pr* — периблема; *pl* — плерома; *f* — зачатки листьев (и стеблей). Увелич. 240. (По Страсбургеру.)

Дальнейшие исследования, однако, сильно поколебали веру в общность изложенной схемы Ганштейна. У хвойных, например, в точке роста дерматогена отличить нельзя — он обозначается лишь далее в виде особого слоя. Еще чаще

[1] См. особенно Schwendener, 1879 и 1885; Koch, 1895. Такие клетки называют инициалами [или начальными клетками, подобно начальным клеткам камбия.]

[2] Hanstein, 1868, 1870; Schoute. 1903, Kniep (Hippuris), 1904, Flot. 1906, 1907.

[3] Габерланд предпочитает название протодерма.

строгое разграничение периблемы и плеромы оказывается совершенно невозможным. С другой стороны, Н э г е л и до конца жизни настаивал на существовании верхушечной клетки даже у высших растений. И вопрос этот не может считаться окончательно решенным и в настоящее время, особенно для хвойных. [1]

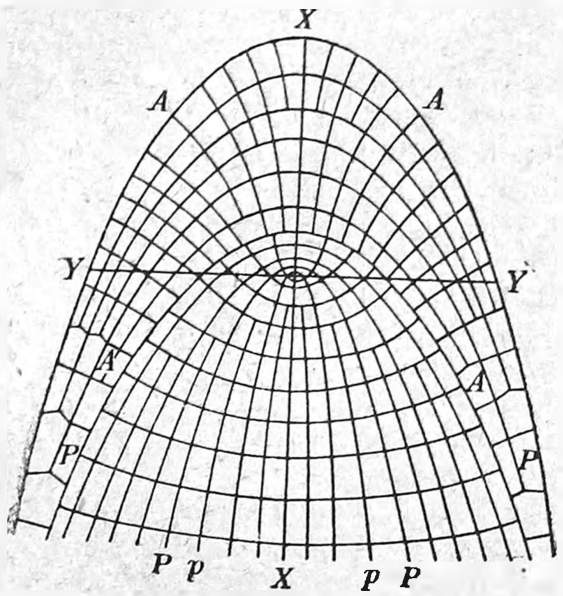



Рис. 211. Схема периклин $P$, $p$ и антиклин $A$ в точке роста корня семенных растений (без верхушечной клетки). (По С а к с у.)

Особое положение занял в обсуждаемом вопросе С а к с, [2] старавшийся найти общий принцип, который одинаково осуществляется как в точке роста, снабженной верхушечною клеткою, так и в точке роста, построенной по схеме Г а н ш т е й н а. По мнению С а к с а, этот основной принцип заключается во взаимной перпендикулярности клеточных стенок: все перегородки встречаются между собою и с поверхностью всего органа под прямыми углами, а последовательность, в которой совершается образование перегородок, является уже вопросом второстепенным. С а к с различает вообще в точке роста две главные системы перегородок: п е р и к л и н н ы е и а н т и к л и н н ы е. Первые, хотя и не параллельны поверхности органа, но искривлены в одинаковом с нею смысле (рис. 211, $P$, $p$), постепенно превращаясь в продольные тангентальные перегородки. Обыкновенно система периклин резко выступает в точке роста высших растений и обусловливает слоистое ее строение. Но кроме того существует еще система антиклинных линий (рис. 211, $A$), которые, постепенно выпрямляя сильную кривизну, представляемую ими при вершине точки роста, становятся горизонтальными, превращаясь в поперечные перегородки. Периклины и антиклины, как показал С а к с, пересекаются между собою под прямыми углами. Обе системы пересекаются точно также радиальными перегородками, которых на рис. 211 незаметно, так как они лежат в плоскости бумаги. Представим себе теперь, что система периклин при самой вершине недостроена, тогда как антиклины все налицо (рис. 212), и мы получим на конце стебля верхушечную клетку, такую, как, например, у многих водорослей, где отделяется один ряд сегментов. Таким образом, по С а к с у, верхушечная клетка есть как бы недостроенное место или пробел в системе взаимноперпендикулярных перегородок. Остроумная аргументация С а к с а создает важный общий принцип, [3] но не решает вопроса о связи точек роста споровых и семенных растений. [4]

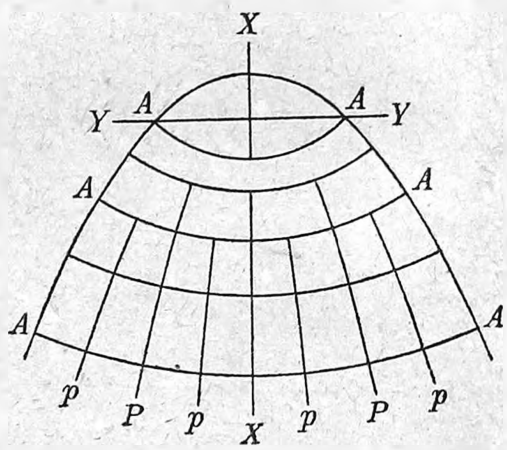



Рис. 212. Схема периклин и антиклин с образованием верхушечной клетки. (По С а к с у.)

[1] D i n g l e r, 1882; K o r s c h e l t, 1883; G r o o m, 1885; K o c h, 1891. В первых двух работах утверждается, в прочих — отрицается существование верхушечной клетки в стебле голосемянных. См. также S c h w e n d e n e r, 1882 *c*; D o u l i o t, 1890 и 1891.

[2] S a c h s, 1878 и 1879, а также в его «Vorles. üb. Pfl.-physiologie» (S. 523—557). Более обстоятельное изложение взгляда С а к с а см. Б о р о д и н, 1880. Ср. также критические замечания Г а б е р л а н д а в его «Анатомии», стр. 88 (2-е изд.).

[3] Одновременно и независимо друг от друга Б е р т о л ь д (B e r t h o l d, 1886) и Э р р е р а (E r r e r a, 1886 *a*, 1886 *c*, 1888) указали на то, что пересечение перегородок под прямыми углами, отмеченное С а к с о м, составляет только частный случай еще более общего принципа наименьших поверхностей. Согласно этому принципу располагаются, например, перегородки в мыльной пене, и тому же закону наименьших поверхностей подчинена и клетчатая ткань растения. Э р р е р а считал даже возникающую перегородку жидкою или полужидкою, способною к смещению. Ср. K ü s t e r, 1908.

[4] Г а б е р л а н д (H a b e r l a n d t, 1891) представляет себе этот переход таким образом, что вер-

# Анатомия корня

**Точка роста.**[1] Посмотрим прежде всего, чем отличается точка роста корня от точки роста стебля, а именно — как образуется чехлик, прикрывающий точку роста корня.

У споровых растений[2] оказывается на конце корня под чехликом одна верхушечная клетка (рис. 213), играющая при росте корня ту же роль, как и верхушечная клетка стебля при росте последнего. У большинства споровых растений эта верхушечная клетка оказывается трехгранною; значит, деление ее совершается посредством перегородок, наклоненных попеременно на три стороны. Но от верхушечной клетки отрезается от времени до времени перегородкой, параллельной свободной поверхности, особая клетка в виде шапочки, которая прикрывает собой новую верхушечную клетку; через дальнейшее деление шапочка превращается в слой клеток чехлика, прикрывающий не только верхушечную клетку, но и смежные с ней сегментные клетки. Образование перегородки для отделения шапочки от верхушечной клетки повторяется обыкновенно каждый раз после появления трех перегородок, пареллельных трем граням верхушечной клетки. Итак, отличие верхушечной корневой клетки низших растений от такой же стеблевой состоит в том, что от первой от времени до времени отрезается клетка для чехлика; образование сегментов в обоих случаях происходит одинаково. [Однако, не для всех споровых постоянно типична одна верхушечная клетка корня. Так, по Кроллю,[3] среди папоротникообразных такая одиночная клетка постоянна у Polypodiaceae, Marsiliaceae, Equisetaceae и частично у Ophioglossaceae и Selaginellaceae, а у Marattiaceae, Lycopodiaceae, Jsoetaceae, частично у Ophioglossaceae и Selaginellaceae имеются или группы, или целые слои начальных клеток. Для голосемянных более или менее постоянны две верхушечные клетки корня.]

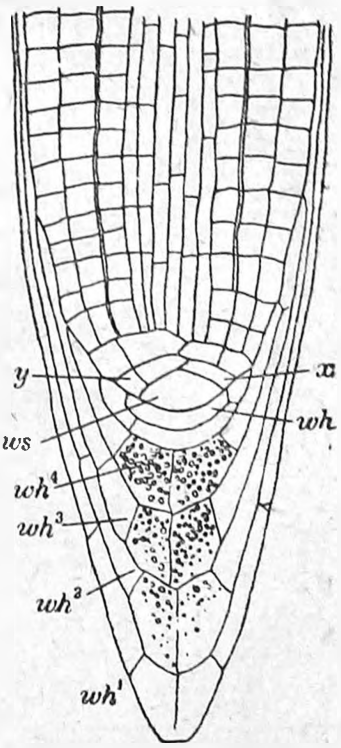



Рис. 213. Продольный разрез кончика корня Marsilia: *ws* — верхушечная клетка; *x*, *y* — последние два отрезанные от нее сегмента; *wh* — колпачки корневого чехлика. (По Саксу.)

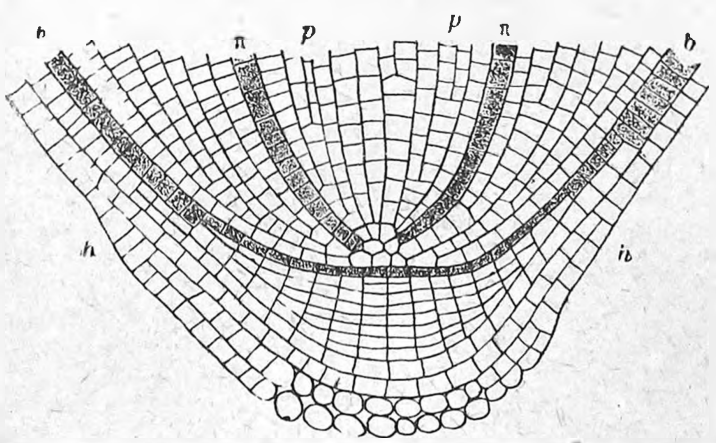



Рис. 214. Кончик корня подсолнечника в продольном разрезе: *hh* — чехлик, *bb* — дерматоген, *ππ* — перицикл, *pp* — плерома. (По Рейнке).

У высших растений в точке роста корня так же, как и в точке роста стебля, обыкновенно не замечается верхушечной клетки [или можно заметить группу начальных клеток, располагающихся иногда так, что можно среди них различить несколько клеток, аналогичных верхушечной.] Иногда и здесь можно отличить дерматоген, периблему и плерому; в таком случае образование чехлика обусловливается у двудольных чаще всего тем (рис. 214), что клетки дерматогена от времени до времени получают

---

кушечная клетка разбилась поперечными перегородками на две или три друг над другом лежащие верхушечные клетки, из которых верхняя производит дерматоген, а прочие — периблему и плерому. (См. также его «Physiolog. Pfl.-anatomie», 3-е изд., 1904, стр. 90.)

[1] [Литературу см. Schüepp, 1926.]

[2] Важнейшая работа: Nägeli и Leitgeb, 1867. См. также van Tieghem, 1888.

[3] [Kroll, 1912.]

перегородки, параллельные поверхности, так что распадаются на два слоя: наружный представляет слой корневого чехлика, внутренний же сохраняет свойства дерматогена и впоследствии отделяет новый слой клеток для чехлика (Reinke, 1871). Но далеко не у всех высших растений точка роста корня устроена таким образом: в этом отношении замечается значительное разнообразие. У однодольных, например, чехлик генетически не связан ни с дерматогеном, ни вообще с массою корня, а нарождается как бы сам из себя, из особых клеток. На рис. 215 мы видим резкую непрерывную линию, отделяющую чехлик от прочей массы корня; клетки, лежащие ниже этой линии, размножаясь, производят исключительно новые клетки корневого чехлика, тогда как клетки, лежащие выше указанной линии, дают тело корня. У мотыльковых (рис. 216) мы находим отклонение в том смысле, что в точке роста имеется как бы слитая группа клеток, производящая как чехлик, так и дерматоген, периблему и плерому корня. У голосеменных в точке роста корня резко обозначена плерома, но периблема, дерматоген и чехлик образуют при вершине одну общую, хотя ясно слоистую массу. Таким образом, единства в строении точки роста и в происхождении чехлика отнюдь не замечается. [1]

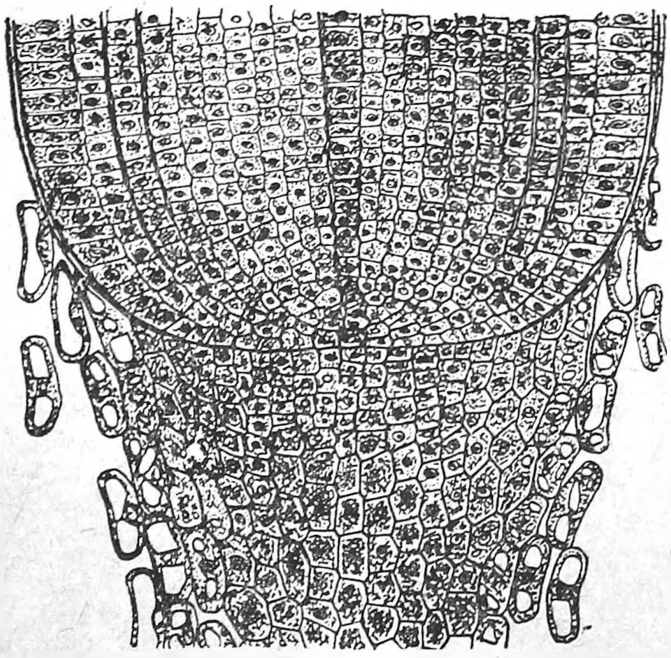


Рис. 215. Продольный разрез кончика корня ржи. Нижняя часть — корневой чехлик. (По Кни.)

Помимо защиты для нежной точки роста, корневой чехлик играет еще другую важную роль, так как заключает орган, воспринимающий действие силы тяжести: Дарвин первый показал (1880), что хотя так называемые геотропические изгибы корня совершаются на некотором расстоянии от его кончика, но чувствителен к силе тяжести только самый кончик. [2] Позднейшие исследования Немеца и Габерланда (1900) привели к мысли, что чувствительность, вероятно, сосредоточена в особых клетках — статоцистах с их статолитами (ср. стр. 96 и 204). Почти всегда эти клетки, снабженные легкоподвижными крахмальными зернами, лежат

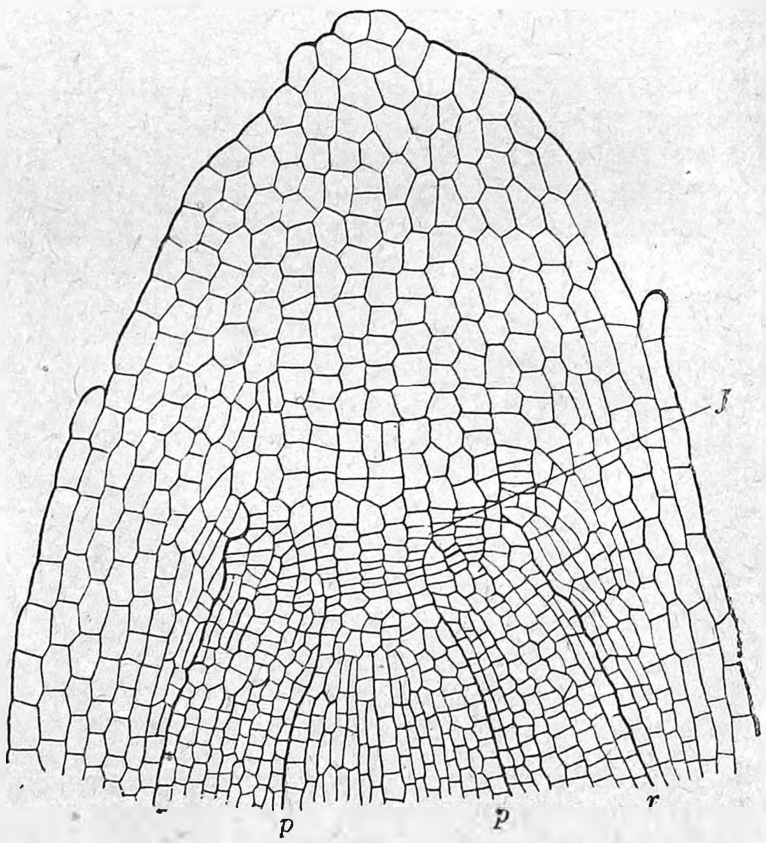



Рис. 216. Кончик корня гороха в продольном разрезе: *J* — общая меристема, производящая клетки как чехлика, так и самого корня; *rr* — кора; *pp* — центральный цилиндр корня. (По де-Бари.)

[1] Janczewski, 1874; Holle, 1876; Treub, 1876; Eriksson, 1878; Flahault, 1878; Schwendener, 1882 *c*; van Tieghem et Douliot, 1888; Tiegs, 1913—бобовые; Rasch, 1915.

[2] Так называемая «мозговая функция» корня.

в осевой части чехлика, образуя несколько вертикальных рядов. Иногда (хвойные, крестоцветные) эти осевые ряды резко отграничены от прочих и составляют так называемый столбочек чехлика (columella). Очень редко[1] подвижной крахмал (статолиты) заключен не в чехлике, а глубже, в периблеме корня. В боковых корешках, почти или вовсе лишенных геотропической чувствительности, статолитов мало или их вовсе нет.

**Первичное строение**. Анатомическое строение корня вначале поразительно сходно как у высших споровых, так и у семенных растений (ср. рис. 225), но у споровых и однодольных корень сохраняет свое первоначальное строение в течение всей жизни, тогда как у двудольных обыкновенно наступают вторичные процессы, резко изменяющие первоначальное характерное строение корня и придающие ему большое анатомическое сходство со стеблем.

На поперечном разрезе молодого корня легко заметить две части: периферическую кору, составленную из паренхимных клеток мякоти, и центральный цилиндр, имеющий наиболее сложное строение (рис. 217 и 218, *D*). Первая образовалась из периблемы, второй — из плеромы точки роста. Кора соответствует первичной коре стебля, а центральная часть — сосудоволокнистым пучкам и сердцевине, вместе взятым. Таким образом корень, подобно большинству стеблей, есть орган одностолбный (ср. стр. 219). При сравнении корня со стеблем бросается в глаза относительно сильное развитие коры в корнях, вследствие которого сосудистые элементы оказываются отброшенными к центру и сближенными между собою на счет сердцевины. Диаметр центральной части составляет не более как от одной четверти до одной седьмой диаметра всего корня, тогда как в стеблях, благодаря массивному развитию сердцевины, сосудистые элементы приближены к периферии, оставляя сравнительно тонкую кору. Обстоятельство это не лишено серьезного значения. Корню, скрытому в земле, приходится в механическом отношении сопротивляться не столько сгибу, сколько растяжению: гнуться в сторону корень не может по самому положению своему в земле; но ветер, сгибающий воздушный стебель, старается как бы вытянуть корень из земли, разорвать его. Если для сопротивления сгибу выгоднее сосредоточить прочный материал ближе к поверхности, то для сопротивления долевой тяге лучше стянуть его к центру. Этому-то принципу и удовлетворяет строение корня. Справедливость такого толкования подтверждается сравнением подземных или водных стеблей с воздушными (см. выше, стр. 217).

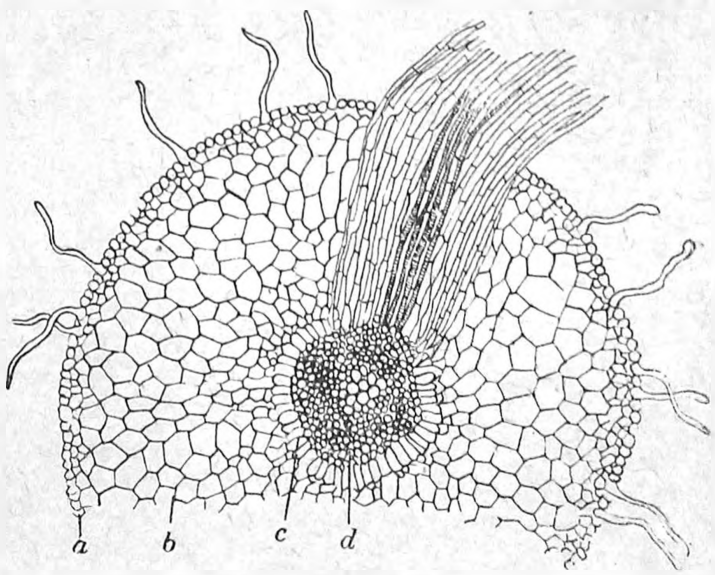



Рис. 217. Поперечный разрез корня Nigella damascaena: *a* — кожица с корневыми волосками; *b* — кора; *c* — эндодерма; от центральной части корня *d* отходит боковой корень. (По Н о б б е.)

**Корневые волоски**. Внешний слой коры на корнях дифференцирован в виде особой, большею частью недолговечной кожицы, но она не похожа на кожицу стеблей и листьев, лишена кутикулы и никогда не производит устьиц, встречающихся даже на подземных стеблях.[2] Обыкновенно почти каждая клетка

[1] Например, у Selaginella Mertensii и Trianea bogotensis.

[2] Поэтому многие называют этот слой не кожицею, а эпиблемою или поглощающим слоем (Габерланд), а французские авторы, следуя ван-Тигему, — волосконосным слоем. Школа Артура Мейера (см. ниже) применяет странный термин — наклетки (Aufzellen) для обозначения клеток эпиблемы корней. По строению стенок этих клеток Крёмер (Kroemer, 1903) отличает двенадцать разных типов.

ее на известном расстоянии от точки роста дает длинный корневой волосок,[1] не только остающийся одноклетным[2], но даже не отделяющийся перегородкою от произведшей его клетки кожицы (рис. 217 и 218, *D*) и потому погибающий вместе с нею. Клетки кожицы вытянуты по длине корня, и волосок образуется на конце клетки, обращенном к точке роста корня. Но иногда в кожице имеются особые клетки, специально предназначенные для производства волосков[3]. Есть растения, совершенно лишенные корневых волосков, каковы многие водные или болотные растения (ряска, кувшинка и др.), всегда обеспеченные водою, а также многие хвойные (пихты, сосны и пр.), отличающиеся вообще слабым испарением. В таких случаях поглощение воды и питательных веществ совершается прямо поверхностью кожицы. Некоторые водные растения не дают волосков, пока корни находятся в воде, но производят их, когда корни попадают в землю. Влажность почвы вообще играет здесь большую роль; в сухой почве, где растению труднее добыть воду, корни покрываются обыкновенно более обильными волосками, чем в почве влажной, а в воде они могут и совсем исчезать. Корневые волоски, направленные перпендикулярно к поверхности производящего их органа, достигают иногда 8 мм в длину, очень редко разветвляясь, имеют цилиндрическую форму и округленные концы. Подобно кожице корня, они всегда лишены кутикулы[4] и этим резко отличаются от всех прочих волосков растения; встречая твердые частички почвы, они плотно облепляют их, образуя лопастинчатые выросты, и накрепко срастаются (рис. 218, *D*). Это обстоятельство имеет важное значение, так как дает растению возможность пользоваться не только растворенными в почвенной воде веществами, но и питаться прямо из твердых частичек почвы. Волоски возникают на некотором расстоянии от точки роста; поэтому на вынутом из земли растении молодые кончики корней оказываются обнаженными (рис. 218, *B*), земля на них не держится, тогда как вышележащие части покрыты чехлом земли, кото-

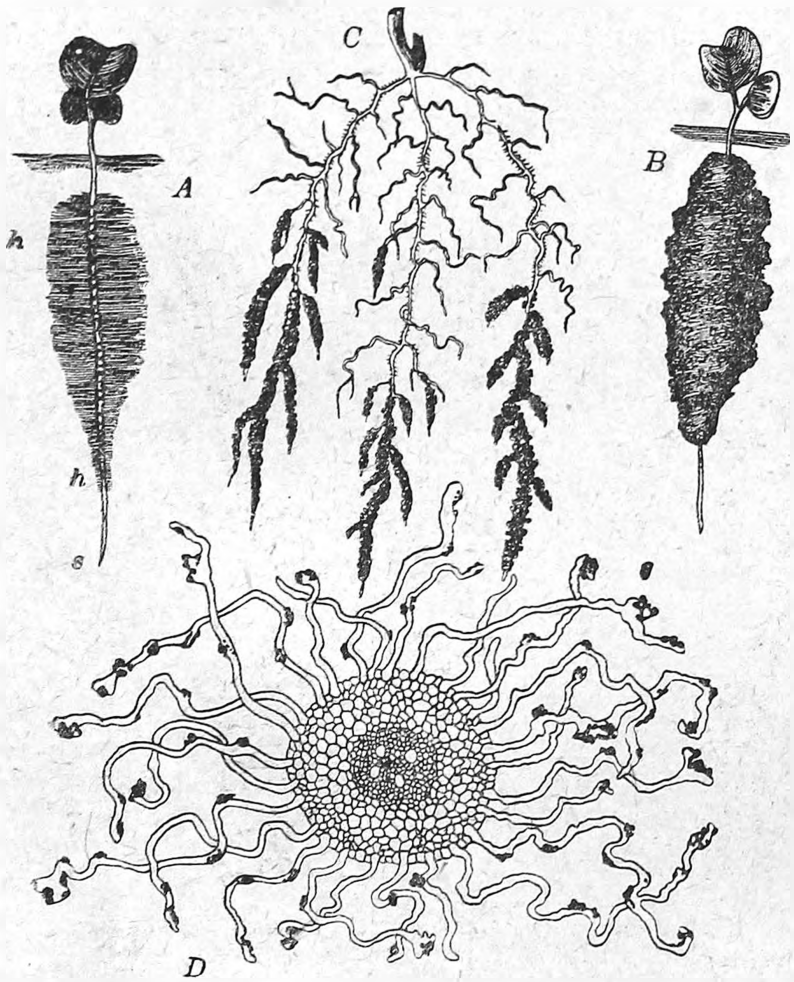



Рис. 218. Корневые волоски: *A* — корень прорастающего рапса с волосками *h* и голым кончиком *s*; *B* — тот же корень с земляным чехлом на волосках; *C* — корень злака; *D* — поперечный разрез корня (видно срастание с частичками почвы.) (По Франку.)

[1] Важнейшие работы по корневым волоскам: Frank-Schwarz, 1883; Olivier, 1881; Kroemer, 1903; Leavitt, 1904 *b*; Freidenfelt, 1904.

[2] Многоклетные, притом железистые волоски весьма различной формы найдены лишь у Bryophyllum (Haberlandt, 1915) на корнях придаточных листовых почек в сухом комнатном воздухе. [Иногда (Karsten) наблюдается опробковение оболочек корневых волосков, например у Polypodium imbricatum, а частично волоски очень толстостенны (Mc Dougall, 1921).]

[3] По Ливитту (Leavitt, 1904 *a*), этот второй тип преобладает у высших споровых и у однодольных, а из двудольных замечен лишь у Nymphaeaceae.

[4] У злаков и Cyperaceae поверхность их, как и кожица этих растений, покрыта особым слизевым слоем (Клинге).

рую нельзя даже вполне стряхнуть, вследствие упомянутого срастания волосков с частичками почвы. Особенно сильно развиты такие чехлы у растений пустынь; здесь корневые волоски сохраняются на большом протяжении и на всей поверхности покрыты слизью, скрепляющею песчинки почвы.[1] Вообще же существование корневых волосков непродолжительно, и на более взрослых частях корня мы их также не находим (рис. 218, *C*); по мере гибели прежних вырастают на смену им новые ближе к точке роста, так что развитие корневых волосков происходит вообще в акропетальном порядке. Постоянная смена волосков дает возможность корню вступать в соприкосновение все с новыми частицами почвы. [Длительность существования корневых волосков может быть довольно значительна, до трех лет, но только у корней, лишенных вторичного утолщения. У таких растений волоски расположены у основания корня, тогда как у растений с явным вторичным утолщением корня, а равно и у тех, у которых волоски расположены на конце его, последние недолговечны.[2]]

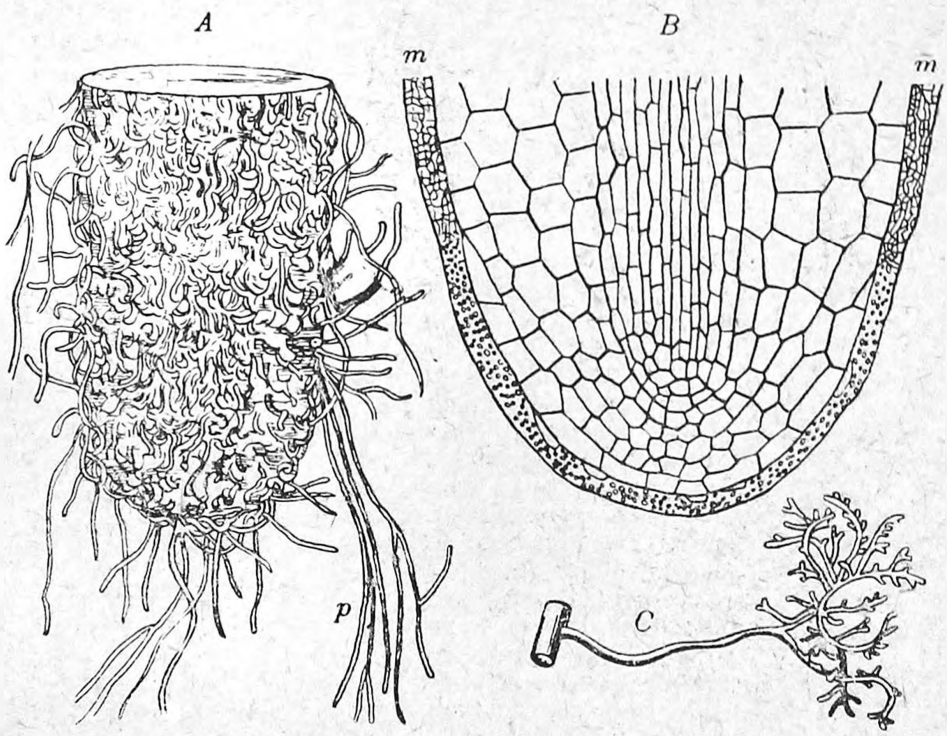



Рис. 219. Микоризы (внешние): *A* — кончик корня бука, облеченный грибным футляром: *p* — свободные нити гриба; *B* — кончик корня граба в продольном разрезе; *m* — грибной чехол; *C* — пучок микориз на корешке граба. (По Франку.)

**Микоризы**.[3] Чрезвычайно оригинальное явление замечено на корнях целого ряда как травянистых растений, так и большинства наших деревьев, особенно когда они растут в перегнойной почве: кончики корней их одеты на некотором протяжении плотным чехлом, составленным из нитей какого-то гриба (рис. 219), природа которого в большинстве случаев неизвестна, так как он встречается лишь в бесплодном состоянии; этот чехол может пускать в почву отдельные ниточки, заменяющие растению большею частью отсутствующие тогда корневые

[1] Price, 1911 злак Aristida pungens. [См. также Watermann, 1919.

[2] Whitaker, 1923.]

[3] Kamienski, 1881; Woronin, 1885; Frank. 1885, 1887, 1888, 1892; Johow, 1885; Müller, 1886; Wahrlich, 1886; Каменский, 1886; Schlicht, 1889; Janse, 1896; Sarauw (важная датская работа, 1896); Nobbe u. Hiltner, 1899; Magnus W., 1900, Stahl, 1900; Bernard, Noël, 1899, 1900, 1902, 1903, 1904, 1905, 1906, 1908, 1909; Peklo, 1903, 1908, 1909; Burgeff, 1909; Бенике, 1909; Schibata, 1902; Marcuse, 1902; Möller, 1903 — сосна; Tubeuf, 1903; Petri, 1903; Gallaud, 1904, 1905; Надсон, 1908; [Wolpert, 1909; Meyer, 1910; Bernard, 1911; Fuchs, 1911; Garjeanne, 1911; Kusano, 1911; Weyland, 1912; Zellner, 1912; Ceillier, 1912; Cartesi, 1912; Schwartz, 1912; Peklo, 1913; Busich, 1913; McDougall, 1914; Сухов, 1914; Petri, 1915; Rayner, 1915; Иванов, Л. 1916; West, 1917; Rexhausen, 1920; Melin, 1922; Barsali, 1922; Peyronel, 1923; Liese, 1924; Ганешин, 1923; Jahn, 1934.]

волоски. Вообще питание корня совершается в таком случае, повидимому, не иначе, как через посредство этого грибного чехла. У одних деревьев (например, у дуба, бука) эти образования встречаются постоянно и на всех корнях, у других иногда, но везде они принадлежат постороннему организму, хотя и кажутся составною частью самого растения. При развитии из семени молодые корешки лишены таких чехлов и заражаются грибом из земли, а если воспитывать растение в водном растворе питательных веществ или в прокаленной почве, то грибных чехлов не получается. Корни, снабженные грибными чехлами, называются м и к о р и з а м и (грибокорни), причем отличают два вида их: в н е ш н и е (эктотрофные) микоризы и в н у т р е н н и е (эндотрофные); в первых гриб только окутывает конец корня (рис. 219, *B*), во вторых гифы гриба гнездятся в самой кожице (рис. 220) или даже глубже, в коре корня, образуя в клетках оригинальные клубочки из грибных нитей. Значение микориз окончательно еще не установлено. Одни видят в них результат симбиоза корней с грибом, причем последний дает возможность растению питаться органическими веществами перегнойной почвы, но другие склонны рассматривать микоризы как случаи грибного паразитизма. [1]

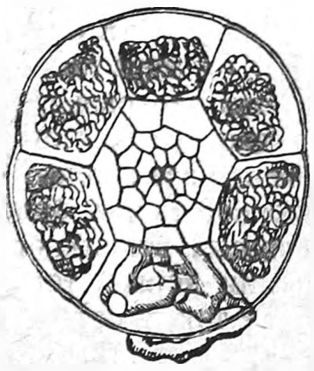


Рис. 220. Микоризы (внутренние) Andromeda polifolia. Грибные нити образуют клубочки внутри клеток кожицы корня. (По Ф р а н к у.)

В настоящее время наилучше изучены эндотрофные микоризы орхидных благодаря в особенности работам Б е р н а р а, а также Б у р г е ф а. Давно было известно, что семена орхидных прорастают с величайшим трудом. Б е р н а р показал, что для этого требуется содействие гриба, всегда гнездящегося в корнях данной орхидеи. Без заражения этим грибом семена или не прорастают вовсе, или останавливаются на ранней стадии развития. Грибы разных орхидных не вполне тождественны, но принадлежат, повидимому, к одному роду Rhizoctonia. [2] Заражение происходит через особые клетки, хемотропически притягивающие нити гриба. Внутри растения гриб занимает лишь определенные клетки, обыкновенно в виде нескольких подкожных слоев, сама же кожица не содержит гриба. При этом получаются двоякие клетки — г н е з д я щ и е и п е р е в а р и в а ю щ и е; в первых гриб развивается роскошно на счет содержимого клеток, а во вторых он, наоборот, поедается клетками хозяина при участии ненормально разрастающихся и размножающихся дроблением клеточных ядер. Гнездящие и переваривающие клетки то образуют особые слои, то перемешены без порядка.

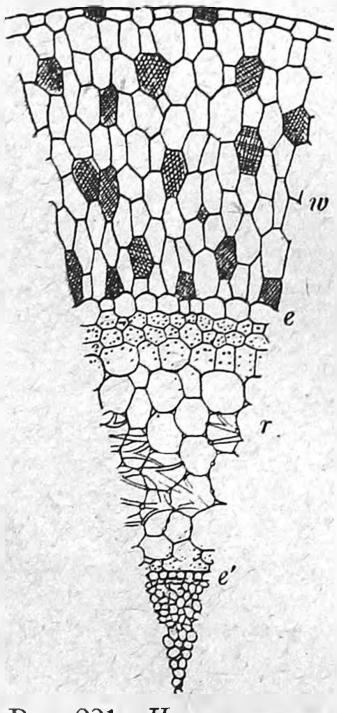



Рис. 221. Часть поперечного разреза через воздушный корень Stanhopea oculata: *w*—покров корня; *e* — экзодерма; *r* — кора; *e'* — эндодерма. Увел. 105. (По Г а б е р л а н д у.)

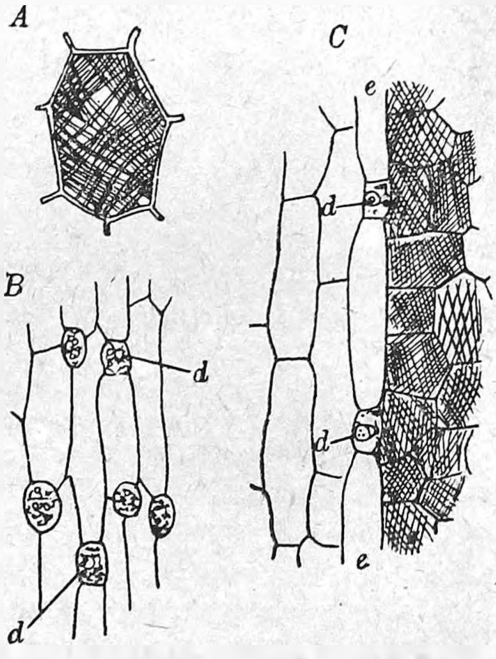



Рис. 222. *A*—отдельная волокнисто-утолщенная клетка из покрова на воздушном корне Stanhopea oculata; *B* — часть экзодермы с пропускными клетками *dd* на тангентальном разрезе; *C* — часть радиального продольного разреза: *ee*—экзодерма; *dd*—пропускные клетки. (По Г а б е р л а н д у.)

[1] Положительным опытам Ф р а н к а над буком и сосною, в которых экземпляры, искусственно выращенные без микориз, постепенно отмирали, можно противопоставить отрицательные опыты С а р а у.

[2] Б е р н а р различает всего три вида (но с многими формами), из которых особенно распространен один — Rh. repens. Б у р г е ф, назвавший было грибы орхидей Orcheomyces, присоединяет еще два типа. При высевании семян с неподходящим грибом наблюдаются различные случаи: заражения не происходит вовсе, или оно слишком слабо, и проникший гриб поедается весь хозяином, или заражение, наоборот, слишком сильно, и гриб губит молодой росток. Общий смысл всего явления — необходимость гриба для развития орхидного растения — остается темным.

Воздушные корни орхидных и ароидных снабжены на поверхности своеобразным покровом (velamen) [1] серебристо-белого цвета, составленным большею частью из нескольких слоев пустых одеревеневших клеток, часто спирально утолщенных (рис. 221 и 222); долгое время эти клетки считались снабженными сквозными отверстиями, вследствие чего, будто бы, весь этот губчатый покров, напоминающий покров дырявых клеток на стеблях торфяных мхов (стр. 219), быстро впитывает воду. Его считали специальным приспособлением к эпифитному (надземному) образу жизни, хотя неоднократно приписывавшаяся ему способность сгущать пары воды опытами не подтвердилась. [2] Впоследствии, однако, выяснилось, что такой же покров встречается и на обыкновенных подземных корнях некоторых лилейных и амариллисовых. [3] Клетки покрова лишены отверстий, но оболочки их легко проницаемы для воды и газов [4]. Упомянутый покров развивается из дерматогена тангентальным делением его клеток.

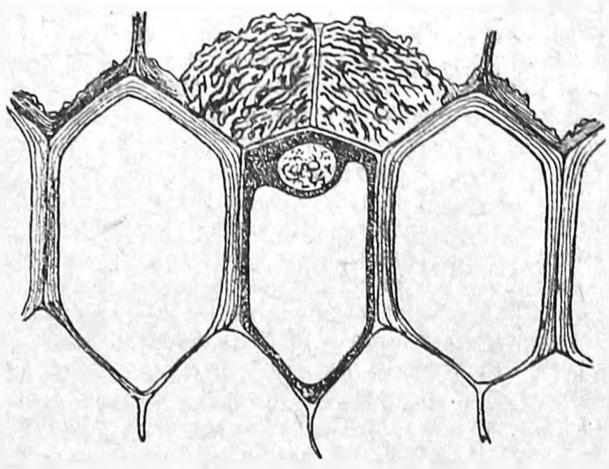


Рис. 223. Волокнистое тело над пропускною клеткою в экзодерме воздушного корня Sobralia macrantha. (По Габерланду.)

**Кора корня** [5] часто дифференцируется на внешнюю и внутреннюю. Первая — плотная, развивается центробежно, и клетки ее мельчают по направлению от центра к окружности. Внутренняя кора, напротив, рыхлая, развивается центростремительно и часто построена очень правильно: клетки ее расположены радиальными рядами и в то же время концентрическими кольцами вследствие постепенного мельчания клеток по направлению к центру. Внутренняя кора обыкновенно массивнее внешней, так что наиболее крупные клетки лежат в коре большею частью ближе к поверхности, чем в центральной части корня.

Всего интереснее в коре самый внешний, т. е. подкожный слой, и самый внутренний, одевающий центральную часть корня. Оба эти слоя имеют наклонность пробковеть: внешний называют [6] экзодермою, а внутренний — эндодермою. Экзодерма [7] заменяет кожицу на тех частях коры, которые утратили настоящую кожицу вместе с погибшими корневыми волосками. Пробковея, клетки ее остаются, однако, живыми, как в эндодерме, [8] а впоследствии у однодольных часто сильно утолщаются. В корнях орхидных, ароидных и пр. (см. выше), снабженных покровом, в экзодерме рассеяны более мелкие, живые, почти квадратные, не утолщенные и не пробковеющие пропускные клетки, играющие роль шлюзов: через них скопившаяся в покрове вода может проникать внутрь корня. [9] На тангентальном разрезе пропускные клетки рассеяны наподобие устьиц в кожице

[1] Открыл этот покров у орхидных Линк, автор прекрасного для своего времени анатомического атласа (Link, 1837—1842). См. также Oudemans, 1861; Leitgeb, 1865; Meinecke, 1894.

[2] См. Набоких, 1899, и Lieske, 1915.

[3] Особенно у южноафриканских (Clivia, Crinum и др.). У Crinum aquaticum покров сведен до одного слоя пустых, лишенных утолщения клеток. (Kroemer, 1903; Goebel, 1922.)

[4] Возможно, что они пропитаны тем же неизвестным веществом, которое находится в гидролитах (см. выше), хотя там мы имели дело с живыми клетками.

[5] Ср., кроме уже упомянутой работы Оливье (Olivier, 1881), капитальной для анатомии корня вообще работы ван-Тигема (van Tieghem, 1871), еще Клинге, Крёмера и Румпфа (Klinge, 1879 *a*; Kroemer, 1903; Rumpf, 1904 — папоротники).

[6] Иногда, впрочем, называют оба слоя эндодермою, отличая внешнюю и внутреннюю эндодерму корня, а французы называют экзодерму пробковым слоем; последний термин неудобен, подавая повод к смешению с пробковою тканью (перидермою) корня, а выражение «внешняя эндодерма» — логический абсурд. Терминология вообще здесь очень запутанная (см. ниже).

[7] Höhnel, 1877.

[8] По ван-Тигему, экзодерма иногда обнаруживает такие же пятна Каспари на радиальных стенках, как и типичная эндодерма, но Крёмер решительно отрицает их существование.

[9] Через них же проникают в корень и грибные паразиты.

(рис. 222, *B*). У некоторых орхидей каждая пропускная клетка прикрыта особым сложно устроенным волокнистым телом (рис. 223) или группою палочек (Stabkörper).

Эндодерма в корнях выражена гораздо резче, чем в стеблях. Нигде так хорошо не видны и пятна Каспари (рис. 225, 226, 228), и позднейшее утолщение с образованием пропускных клеток (рис. 224), как в эндодерме корней.

Кожица и защитные слои корня (а также стебля и листьев) особенно деятельно изучались школою Артура Мейера (в Марбурге), установившею ряд новых терминов, не всегда, впрочем, удачных и необходимых.[1] Она различает кожу корня (ризодерму), гиподерму и эндодерму. Кожа корня слагается обыкновенно из волосконосной эпиблемы, реже из покрова (velamen). Гиподерма (подкожа)[2] чаще всего составлена из клеток, сходных с клетками эндодермы (стр. 203), могущих пробковеть, оставаясь живыми, но без характерных для эндодермы пятен Каспари. Такой гиподерме дается название межкожи (intercutis). Она представляет несколько типов. 1) Однослойная, однородная — дифференцируется очень рано, но суберинoвый слой в ее клетках отлагается иногда поздно; у кукурузы, например, лишь на расстоянии 15 см от кончика корня. 2) Многослойная однородная межкожа (Canna, Phoenix) слагается из 2—20 слоев, очень рано возникающих и производящих впечатление пробковой ткани, за каковую иногда и принималась (Олив ье), но на радиальном разрезе клетки ее чередуются, не образуя правильных рядов, как на поперечном. 3) Разнородная межкожа однослойна, но составлена из двоякого рода клеток — длинных и коротких (пропускных, см. выше), то поровну (орхидные), то с преобладанием длинных. 4) Смешанная межкожа многослойна, и только внешний слой снабжен короткими клетками (Iris, Asparagus). 5) Усиленная межкожа — под однослойною типичною межкожею лежит несколько слоев плотно сомкнутых, но не пробковеющих клеток, или многослойная колленхима, или, чаще всего, склеренхима (злаки, Cyperaceae, пальмы). В редких случаях гиподерма корня вообще состоит из колленхимы, столь распространенной в стеблях двудольных (стр. 202). Наконец встречается оригинальная гиподерма, составленная из $\phi$-клеток, радиальные стенки которых на поперечном разрезе имеют вид буквы $\phi$, вследствие сильного утолщения средней части;[3] это утолщение представляет ободок, опоясывающий клетку вдоль радиальных и поперечных ее стенок; ободки, вместе взятые, образуют сеть. Особенно разнообразно строение гиподермы у однодольных. У многих двудольных, рано сбрасывающих кору (горох, бобы, клевер, репа, конопля, гречиха и др.), гиподермы не получается вовсе; между однодольными это наблюдается лишь у водных (Hydrocharis, например), корни папоротников также лишены гиподермы.

Эндодерма в корнях может проходить чрез все стадии, ей свойственные (стр. 203). У более древних групп, как хвощи и более древние папоротники (Ophioglossaceae, Marattiaceae и пр.), она остапавливается на первичной стадии, развивая пятна Каспари, но не образуя суберинового слоя; у двудольных она обыкновенно ограничивается вторичною стадией, у однодольных же большею частью быстро переходит в третичную с сильным одно- или всесторонним утолщением (рис. 224). У многих папоротников нежный чехол эндодермы окружается другим, механическим, чехлом,[4] одно- или многослойным, из толстостенных клеток, часто не одеревеневших, но пропитанных тем бурым веществом (вагином), которое так распространено у папоротников (стр. 218) и придает большую прочность даже целлюлезным оболочкам.[5]

**Центральная часть корня**[6] начинается обыкновенно с одного (реже нескольких) слоя нежных клеток (*p* в рис. 224 и *m* в рис. 225), прилегающих к клеткам защитного слоя и чередующихся с ними. Это знакомый уже нам (ср. стр. 205) перицикл или, как его называли раньше, перикамбий. К нему в нескольких точках окружности (рис. 224 и 226) весьма часто всегда в двух (как на рис. 225), прилегают радиальные ряды сосудов, которые могут сталкиваться в центре (рис. 224—226), но могут и не доходить до центра (рис. 227). Сосуды образуются (или по крайней мере, деревенеют) в центростремительном порядке, т. е. сначала более узкие, периферические, а позже всего самые широкие, центральные сосуды

---

[1] Основная работа Крёмера (см. выше) посвящена корням одно- и двудольных; Румпф (Rumpf, 1904) исследовал корни папоротников, Мюллер (Müller, 1906) — стебли однодольных, Магер (Mager, 1907 *a*) и Безеке (Bäsecke, 1908)—стебли и листья папоротников; Плаут (Plaut, 1910) — хвощи.

[2] Термин гиподерма весьма употребителен (хотя и не отличается большою определенностью) для обозначения подкожных слоев вообще, если они чем-либо отличаются от глубже лежащей мякоти.

[3] Их заметил впервые Николаи (Nikolai, 1865) в коре хвойных; Руссов (1873) описал $\phi$-чехлы у Hedysarum и Mahonia, а Бергендаль (Bergendal, 1883) — у многих гераниевых, где их вторично описали ван-Тигем и Мональ (van Tieghem и Monal, 1888) под именем подкожной сети (réseau sousépidermique). Крёмер находит их и у Sapindaceae. Утолщенные ободки сети возникают рано и скоро деревенеют.

[4] Швенденер называет его внешним чехлом (Aussenscheide), Руссов и др. — Stützscheide.

[5] Однослойный механический футляр (рис. 202) нередко ошибочно принимали за эндодерму в третичной стадии.

[6] См. особенно работу ван-Тигема. Впрочем, характерные особенности центральной части корня были верно указаны уже раньше Нэгели (1858).

каждого ряда (рис. 227). [1] Этот обратный порядок расположения сосудов служит одним из характерных признаков корня, так как в стебле сосуды и вообще элементы ксилемы развиваются, напротив, центробежно и наиболее узкие (первичные) сосуды обращены внутрь. Замечательно почти полное отсутствие в корнях спиральных и кольчатых сосудов; это связано со способом роста корня в длину исключительно кончиком — почти нет пояса вытягивания, столь сильно развитого в стеблях. [2] В промежутках между радиальными рядами сосудов, также прилегая к перициклу, но не простираясь так далеко внутрь, располагаются группы клеток (*l* в рис. 225), которые оказываются ситовидными трубками, [3] следовательно, элементами луба. Итак, лубяные пучки, которые в стебле всегда соединены с ксилемными пучками в так называемые сосудоволокнистые пучки, располагаясь обыкновенно перед ксилемными элементами, здесь являются совершенно независимыми от сосудов. Таким образом, в корне (по крайней мере в молодости) нет настоящих сосудоволокнистых пучков в обыкновенном смысле слова, а есть отдельные, чередующиеся друг с другом лубяные пучки и радиальные полоски сосудов. Де-Бари считал всю центральную часть корня за один сосудоволокнистый пучок особого типа, который он назвал лучистым; очевидно, однако, что окутанный эндодермою центральный цилиндр корня есть целый столб и соответствует не одному пучку, а всему центральному цилиндру стебля, т. е. всей совокупности сосудоволокнистых пучков его, которые здесь сильно сближены и притом распороты по длине на древесину и луб, размещающиеся отдельно. [4] Как бы то ни было, чередование лубяных групп с сосудистыми есть важнейший анатомический отличительный признак корня. Все промежутки между лубяными пучками и сосудами заняты нежными паренхимными клетками основной ткани. Там, где сосудистые группы не доходят до центра, эти клетки образуют сердцевину (рис. 227). Нередко у одного и того же растения имеются двоякие корни — одни служат для питания, другие для укрепления в почве. Они хорошо различимы и анатомически. Питающие корни лишены механических элементов и имеют ясную сердцевину, а укрепляющие, сообразно назначению своему, богаты механическими элементами и стягивают их к центру: вместо сердцевины находится пучок сосудов или пучок стереид. [5] Число радиальных рядов сосудов (а следовательно, и лубяных пучков) может изменяться у одного и того же растения, смотря по толщине

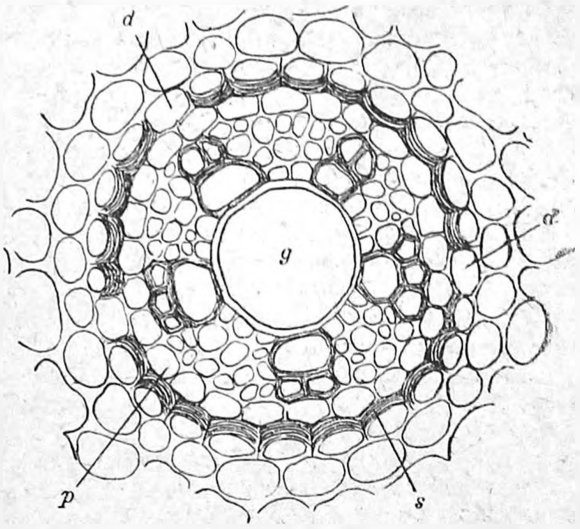



Рис. 224. Центральная часть корня Allium ascalonicum. В утолщенной эндодерме *s* видны пропускные клетки *dd*, расположенные против сосудных групп, которых здесь пять; *g* — крупный центральный сосуд; *p* — перицикл. (По Габерланду.)

[1] По исследованиям Пиротты (Pirotta, 1903—1904), в корнях однодольных нужно строго различать два рода сосудов — радиальные и центральные. Последние возникают раньше радиальных, но деревенеют позже их. Иногда центральных сосудов всего один, иногда несколько, расположенных в кружок вокруг одного, занимающего самый центр; иногда их много и они рассеяны неправильно. Относительно радиальных сосудов Пиротта, вопреки ходячему мнению и согласно с прежними показаниями Бускалиони, утверждает, что они только деревенеют в центростремительном порядке, возникают же центробежно. То же находит для пальм и Дрэбль (Drabble, 1904).

[2] Scherer, 1904.

[3] Шово нашел во флоэме корней хвойных особые «éléments précurseurs», предшествующие настоящим ситовидным трубкам; они широки, нежны, но лишены сит. Ковнутри от них развиваются подобные же элементы, но с редкими ситами, а затем уже настоящие ситовидные трубки, после чего «предшественники» совершенно сплющиваются. Эти ранние элементы встречаются лишь в молодых корнях, семядолях и подсемядольном колене стебля, далее же в стебле они переходят в настоящие ситовидные трубки, уменьшаясь в диаметре. (Chauveaud, 1902 и 1904.)

[4] Ср. Kallein, 1897.

[5] Neuber, 1904; Tschirch, 1905; Wildt, 1906; Alten, 1909.

корня, причем в более тонких оно меньше; никогда, однако, не бывает менее двух противоположных и часто сталкивающихся в центре (рис. 225) рядов, так что корень всегда имеет симметрическое строение. В толстых корнях пальм число сосудистых и лубяных групп может быть выше ста.

Сосуды и лубяные элементы корня находятся в органической связи с соответствующими элементами стебля. Следовательно, лучисто построенный центральный цилиндр корня должен, переходя в стебель, превратиться в целую систему обыкновенных пучков. Эта перегруппировка [1] совершается в подсемядольном колене стебля, которое получает оттого особое строение, меняющееся на разных высотах. Сосудистые группы корня, умножив предварительно число своих элементов, раскалываются каждая радиально надвое, и обе половинки начинают поворачиваться (конечно, не в буквальном смысле слова) на 180°,[2] так что молодые сосуды, обращенные до того внутрь, теперь приходятся снаружи; вслед затем эти ксилемные пучки прикладываются к тоже расколовшимся, но не извращенным лубяным пучкам и дают с ними обычные бокобочные пучки в двойном числе сравнительно с числом сосудистых групп корня. Рядом с этим происходят и другие изменения: кожица перестает производить корневые волоски и покрывается кутикулою, кора утончается, а в центре появляется или разрастается сердцевина и т. д.

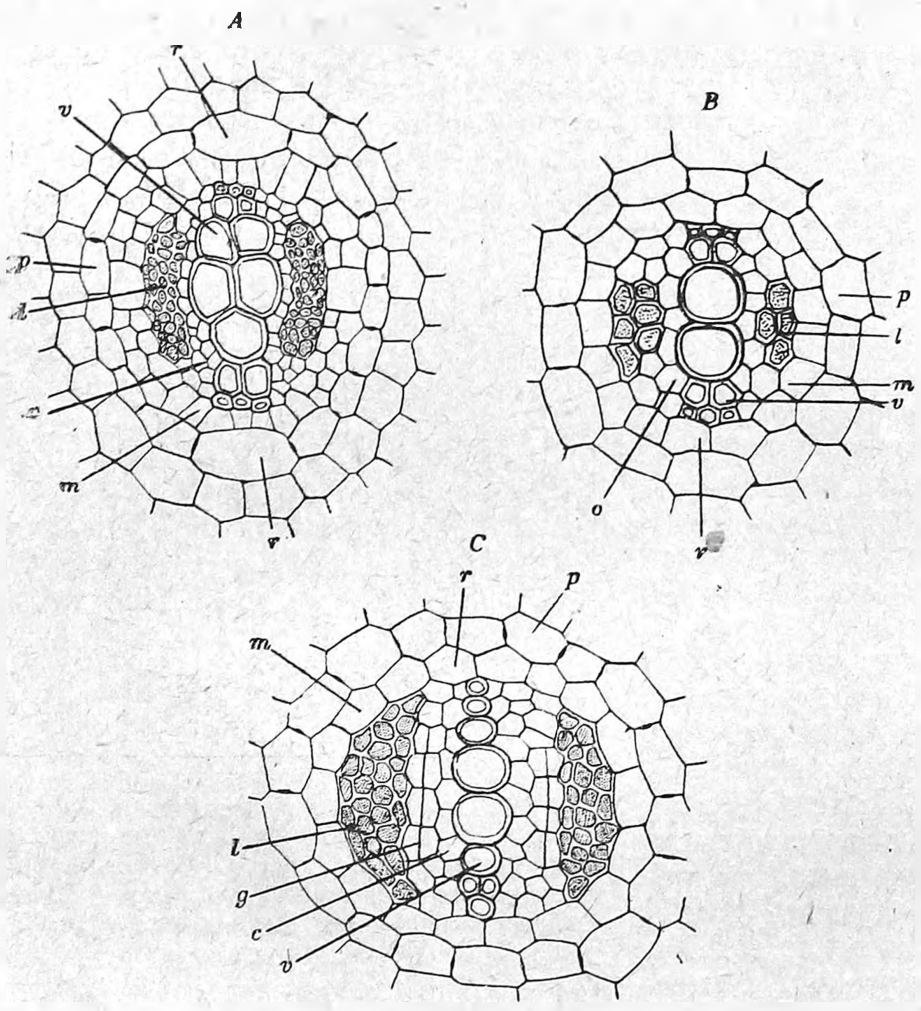



Рис. 225. Поперечный разрез средней части корня: *A* — папоротника Cyathea medullaris; *B* — однодольного (лука); *C* — двудольного (свеклы). Везде две столкнувшиеся в центре сосудистые группы *v* и две лубяные *l*; *p* — эндодерма; *m* — перицикл; *c* — основная ткань. В *C* под лубяными пучками возникает камбий *g*. (По ван-Тигему.)

**Заложение боковых корней.** Как известно, корни всегда залагаются в глубине органа и прорывают наружную ткань; теперь мы можем определить и самое место их возникновения. У папоротников боковые корни образуются из особых, более крупных клеток эндодермы, которые всегда лежат против сосудистых рядов (рис. 225, *A*, *r*), причем весь корешок возникает из одной клетки эндодермы; очевидно, что боковые корни должны располагаться вертикальными рядами, число и положение которых будет определяться числом и положением рядов сосудов. Итак, у папоротников эндодерма есть вместе с тем и слой корнеродный. Другие группы

[1] Dodel, 1872, но особенно Gérard, 1881. Dangeard, 1889; Drabble, 1906 — пальмы; [Fraine, 1910; Hilea. Fraine, 1910, 1912; Compton, 1912; Lee, 1912; Davey, 1916; Chauveaud, 1920, 1921; Gravis, 1922; Bugnon, 1922.]

[2] Однако, Штеркс (Sterckx, 1900) отрицает (для лютиковых) этот поворот и утверждает, что ткани корня и стебля не переходят друг к другу, а лишь соприкасаются.

споровых растений уклоняются в этом отношении от папоротников. Так, у плауновых вовсе не образуется боковых корней, зато корни их обладают способностью ветвиться дихотомически, причем верхушечная клетка корня получает продольную перегородку и распадается на две, рядом лежащие, верхушечные клетки, которые дают начало двум корням, расходящимся под углом. Корни хвощей представляют ту особенность, что у них роль эндодермы играют клетки не последнего, а предпоследнего слоя периферической части корня, самый же внутренний слой коры служит для образования новых корней, также возникающих напротив сосудистых рядов. Таким образом, у споровых растений корнеродным слоем (если только он существует) всегда оказывается самый внутренний слой коры корня, который у папоротников является в то же время и защитным слоем; центральный цилиндр в образовании боковых корней прямого участия не принимает.

Не то мы видим в корнях семенных растений. Самый внутренний слой периферической части корня всегда образует здесь защитное влагалище, клетки которого неспособны к дальнейшему делению и у однодольных очень часто сильно

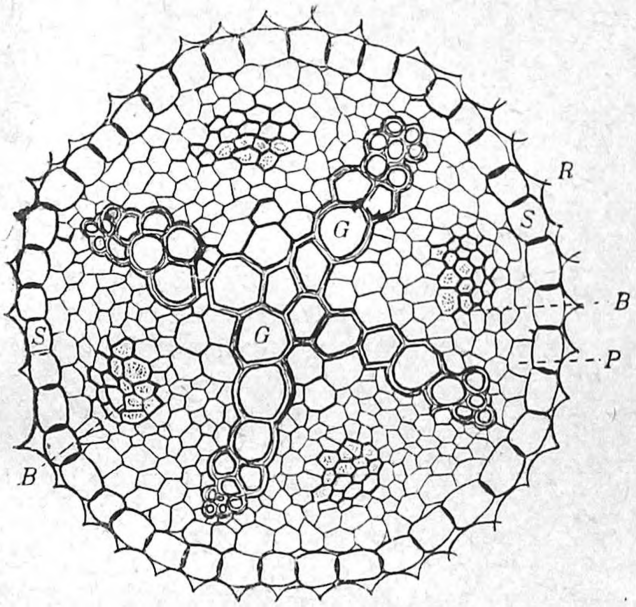



Рис. 226. Поперечный разрез через центральную часть корня лютика: $R$ — ткань коры; $S$ — эндодерма; $P$ — перицикл; $G$ — сосудистые группы; $B$ — лубяные группы. (По Дипнелю.)

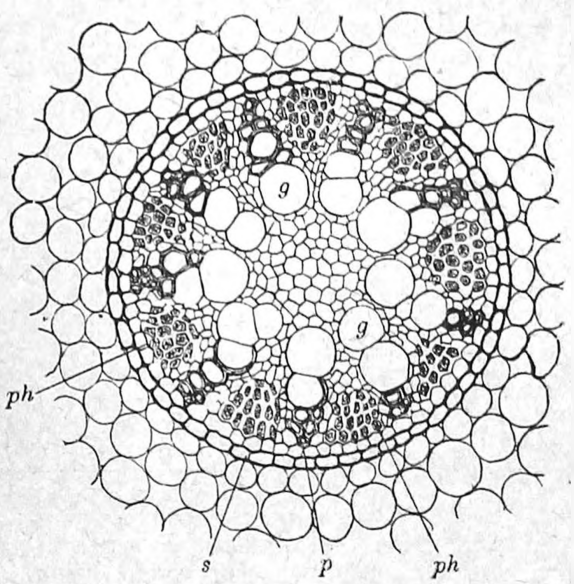



Рис. 227. Поперечный разрез средней части корня Acorus Calamus: $s$ — эндодерма; $p$ — более старые узкие сосуды; $g$ — молодые, широкие сосуды; $ph$ — лубяные группы. (По Саксу.)

утолщают свои внутренние и боковые стенки, между тем как наружные остаются тонкими (рис. 224). Роль корнеродного слоя играет у всех семенных наружный слой клеток центральной части корня, т. е. перицикл. При этом корешок развивается не из одной, как у споровых, а из нескольких рядом лежащих клеток перицикла, из целой корнеродной дуги. Любопытно двойственное происхождение корневого чехлика: внешняя его часть — кармашек[1] возникает из эндодермы или даже из нескольких внутренних слоев коры, окружающих зачаточный корешок, внутренняя же часть — собственно чехлик (calyptra) отделяется самым корешком. Кармашек впоследствии обыкновенно сбрасывается, а у крестоцветных, папоротников и др. его нет даже вначале; зато у некоторых водных растений, например у ряски (Lemna), имеется исключительно кармашек, а чехлика собственно не образуется вовсе.

Если корень имеет более двух сосудистых групп (рис. 226 и 227), то боковые корни залагаются прямо напротив них, следовательно, располагаются продольными рядами, по числу и положению строго соответствующими сосудистым по-

[1] По мнению ван-Тигема, кармашек выделяет особый фермент, растворяющий соседнюю ткань коры и облегчающий этим выход глубоко возникшего корешка наружу. Однако, Лахман (Lachmann, 1906) и Понд (Pond, 1908) решительно отрицают всякое химическое действие; первый — для корней папоротника Ceratopteris, второй — для Vicia faba и Lupinus.

лоскам производящего корня. Только у злаков и ситовниковых сосудистые ряды часто упираются прямо в защитный слой, т. е. перицикл в этих местах прерван, а потому корни залагаются против лубяных пучков, между сосудистыми рядами; следовательно, у злаков продольные ряды боковых корней соответствуют сосудистым рядам только по числу, а не по положению. Но если сосудистых групп в корне всего две (рис. 225), то боковые корешки залагаются в перицикле не против сосудистых групп, а по обе стороны их, в промежутках сосудов и лубяных групп, так что вместо двух корешки образуют четыре ряда.[1] Иногда эти ряды попарно сближены так, что кажутся двумя, чем объясняются прежние ошибочные показания о двурядности корешков, например у крестоцветных.[2]

У многих двудольных корень нормально производит листовые почки;[3] они возникают тогда внутреродно на тех же местах, как и боковые корешки, как бы заменяя их, и в расположении своем подчиняются тем же законам.

**Вторичные изменения.** Между тем как у споровых и однодольных описанное выше строение корня сохраняется до конца жизни, в корнях двудольных и голосемянных следует различать два периода. В первом периоде строение корня (рис. 225, *C*) ничем не отличается от корня однодольного: та же эндодерма, принадлежащая коре, тот же перикамбий, принадлежащий центральной части и производящий боковые корни, те же радиальные ряды сосудов и чередующиеся с ними лубяные пучки. Но такое строение корни двудольных имеют только вначале; раньше или позже[4] наступает второй период жизни корня, в котором строение его приближается к строению стебля. Это происходит следующим образом. Клетки мякоти, прилегающие совнутри к лубяным пучкам, приходят в деятельное состояние и начинают делиться тангентальными перегородками (рис. 228 и 229), отчего под каждым из лубяных пучков получается камбиальная полоска; последняя дает начало настоящему бокобочному сосудоволокнистому пучку, так как ковнутри отделяет древесинные элементы, а кнаружи — лубяные, располагающиеся под первичными лубяными пучками, отодвигая их все далее кнаружи (рис. 230). Отдельные камбиальные полоски скоро смыкаются в сплошное камбиальное кольцо через посредство клеток перицикла, расположенных между лубяными пучками и также начинающих делиться тангентальными перегородками (рис. 228). Этот межпучковый камбий в некоторых случаях производит исключительно паренхимные клетки и дает начало широким сердцевинным лучам, которые до конца жизни отделяют друг от друга сосудоволокнистые пучки, возникшие под первичными лубяными пучками (рис. 231 и 232). В других же случаях камбиальное кольцо повсеместно отлагает ковнутри древесинные, а кнаружи — лубяные элементы, так что возникшие было отдельные сосудоволокнистые пучки скоро сливаются в сплошные массы ксилемы и флоэмы. Ясно, что на этой стадии развития корень будет представлять большое сходство с двудольным стеблем по своему анатомическому строению; но, внимательно присмотревшись к центральной части поперечного разреза такого корня, мы всегда заметим остатки первичных

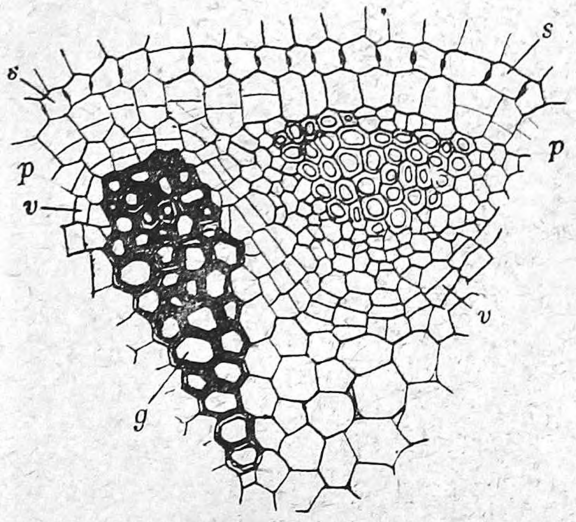



Рис. 228. Часть поперечного разреза центрального цилиндра в главном корне Vicia Faba при начале вторичного утолщения: *s* — эндодерма; *p* — перицикл; *g* — одна из четырех (ср. рис. 229) сосудистых групп; *v* — камбий, возникший под лубяною группою и проникающий в перикамбий, огибая сосудистые группы. (По Габерланду.)

[1] Van Tieghem, 1887.
[2] Clos, 1852.
[3] Wittrock, 1884; van Tieghem et Douliot, 1888.
[4] Касательно времени наступления второго периода и судеб коры в корнях см. особенно Olivier, 1881.

сосудистых рядов, которые, в случае существования широких сердцевинных лучей, лежат во внутренней части самых этих лучей, чередуясь, следовательно, с сосудоволокнистыми пучками (рис. 231 и 232). Это ненормальное положение первичной древесины тотчас обличает корневую природу органа.

В то же время как образуется камбиальное кольцо, клетки перицикла, размножаясь, дают начало новому периферическому деятельному слою — пробковому камбию; последний отделяет кнаружи пробковые клетки, отрезающие, следовательно, всю паренхимную часть корня, которая часто вскоре совершенно

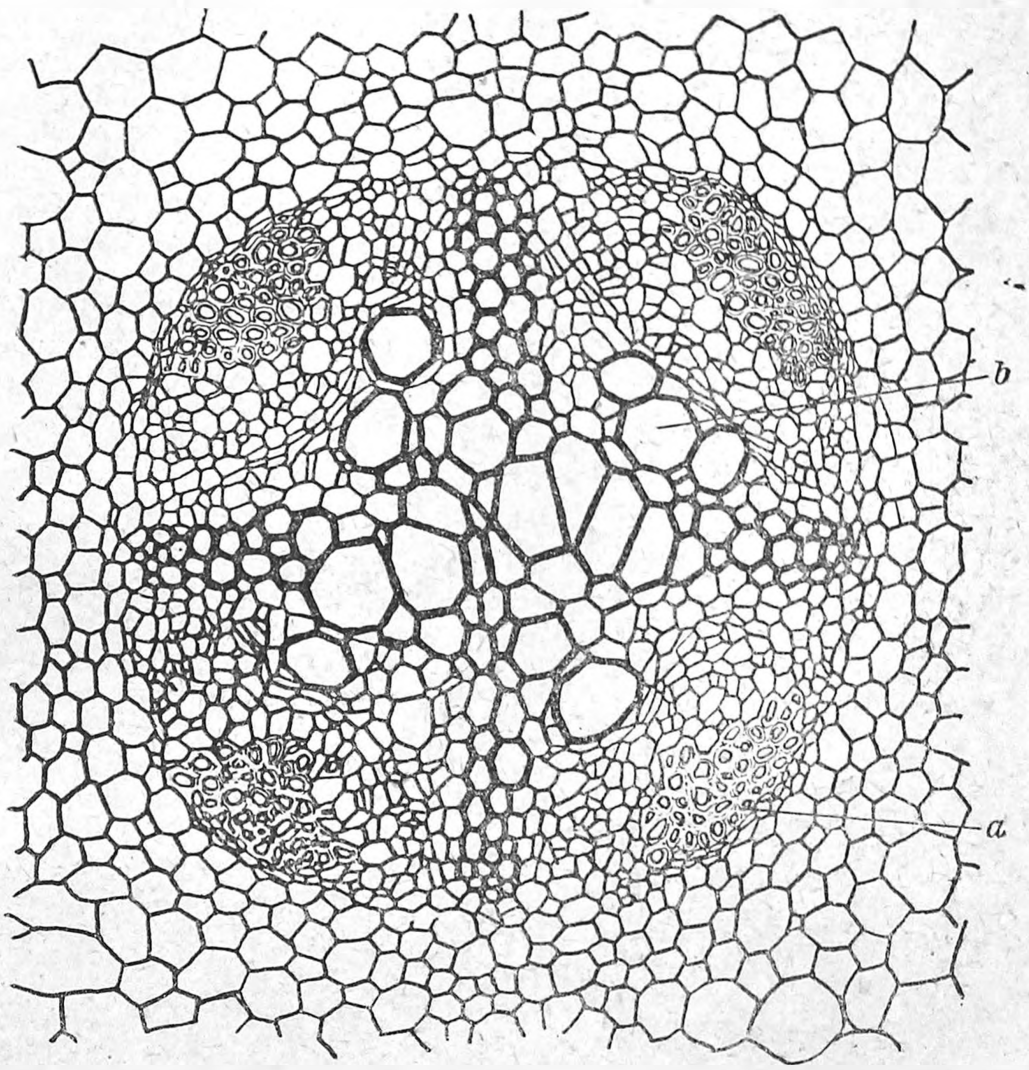



Рис. 229. Поперечный разрез средней части корня Vicia Faba, вступающего во второй период жизни. Кругом мякоть коры. Сосуды (стенки их зачернены) расположены крестом; это — четыре радиальные полоски, столкнувшиеся в центре. В промежутках — четыре лубяные группы — *a*. Под лубяными группами показались полоски камбия, отложившие несколько сосудов *b*. (По К н и.)

сбрасывается (рис. 233). Но зато из того же деятельного кольца отлагаются кнутри паренхимные клетки феллодермы, образующие новую кору. Таким образом, впоследствии корень составлен исключительно из продуктов деятельности центральной части корня; тем не менее, расположение тканей совершенно сходно с расположением их в ветвях наших деревьев: снаружи перидерма, под нею паренхимная кора (обе образовались из перицикла), далее флоэма, камбиальное кольцо, ксилема и, наконец, сердцевина с остатками первичных сосудистых полосок.

У многолетних двудольных камбиальное кольцо, как и в стебле, откладывает ежегодно новый слой древесины и луба, так что получаются в древесине годичные слои, по которым, впрочем, обыкновенно довольно трудно определить возраст корня, так как слои здесь очень узки, и границы между ними обозначены далеко

не так явственно, как в стволе. Узкость годичного слоя может доходить до того, что всю ширину его местами занимает один сосуд, да и тот еще вклинивается в следующий слой. По гистологическому сложению древесина в корнях у древесных растений в общем весьма сходна с древесиною ствола и ветвей, но отличается гораздо большею мягкостью.[1] Последняя зависит от слабого развития осенней части слоя в корнях хвойных и летней — в корнях лиственных, а кроме того, вообще элементы значительно шире в корнях и в то же время имеют более тонкие стенки. Так, например, на трахеидах стебля у хвойных окаймленные поры размещаются на радиальных стенках большею частью в один только ряд, тогда как в корнях они, сохраняя ту же величину, располагаются, вследствие большей

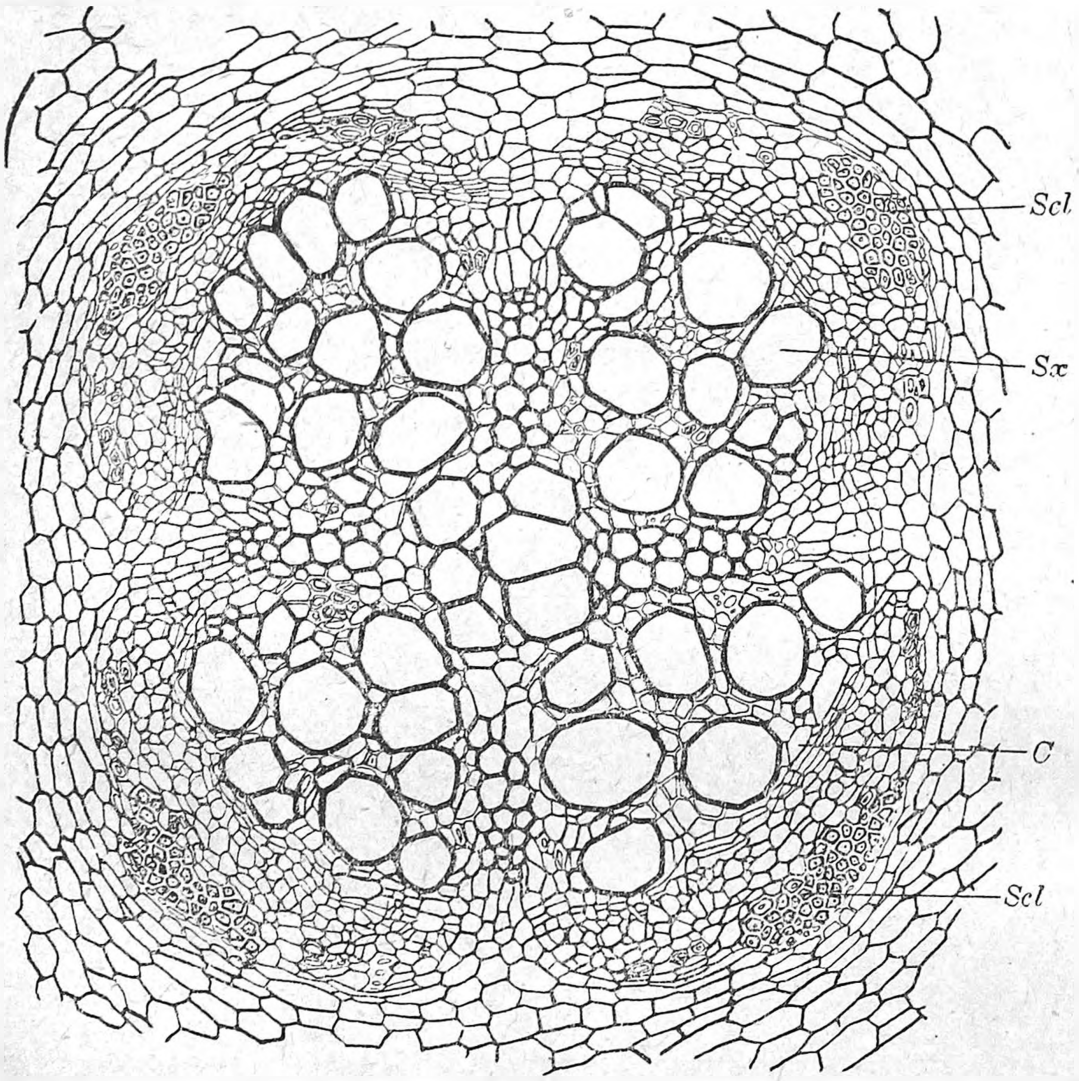



Рис. 230. Поперечный разрез средней части корня Vicia Faba во втором периоде. Первичная древесина образует центральный крест (ср. рис. 229), а в углах этого креста образовались четыре группы вторичной древесины (*Sx*) под лубяными пучками *Scl* из камбиальных полосок *C*. (По К н и.)

ширины самого волокна, в два ряда, осенняя же часть слоя слагается всего из одного — трех рядов клеток. Понятно, что в техническом отношении корневая древесина всегда ниже стволовой.

Период деятельности камбия в корнях не совпадает с периодом деятельности в стеблях (воздушных), но показания разных исследователей касательно корней далеко не согласны между собою. По наблюдениям М о л я,[2] в корнях лиственных деревьев деятельность камбия продолжается гораздо дольше, чем в стеблях: когда осенью камбий в стебле уже находится в покое, в корне он еще производит клетки древесины, и эта деятельность продолжается в течение всей зимы, прекра-

[1] M o h l, 1862; S c h a c h t, 1862.
[2] M o h l, 1862.

щаясь иногда только в то время, когда в стебле начинается уже образование следующего годичного слоя. Для различных деревьев продолжительность покоя камбия в корнях различна, но она всегда меньше, чем в стеблях; у дуба, например, камбий корня оканчивает свою деятельность в июне; но у некоторых других деревьев период покоя продолжается не более недели. Напротив, по Гартигу,[1] камбий пробуждается к деятельности в главном корне лишь в июне или июле, а в тонких корневых мочках даже в августе, но уже в октябре деятельность его везде закончена. Только при некоторых ненормальных условиях камбий в корнях продолжает свою деятельность даже зимою.[2]

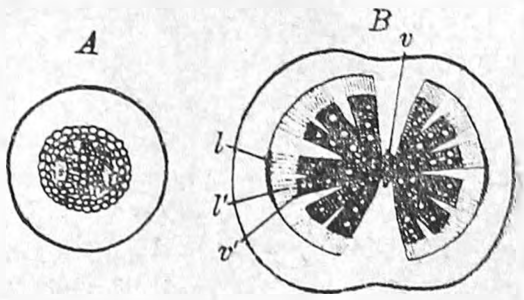



Рис. 231. Поперечные разрезы бокового корня капуцина (Tropaeolum majus): *A* — в первом, *B* — во втором периоде жизни; *v* — первичная полоска сосудов; оба сосудоволокнистых пучка *l' v'*, развившихся под первичными лубяными пучками *l*, раскололись вторичными сердцевинными лучами.

Замечательные изменения претерпевает строение корня у тех двух- или многолетних трав, которые пользуются корнем для хранения запасных веществ в течение зимы.[3] Тогда в корне образуется массивная паренхима в качестве с к о п л я ю щ е й т к а н и, в которой и откладываются крахмал, инулин, сахар и т. п. вещества, смотря по растению. Происхождение этой паренхимы оказывается самым различным. Одни растения пользуются для этого первичною корою, другие (например, одуванчик, сельдерей, петрушка, морковь) — вторичною корою, развивая массивную лубяную паренхиму, третьи — древесиною, притом либо древесными сердцевинными лучами, либо пучковою, т. е. древесною паренхимою; у репы, редьки, хрена, геор-

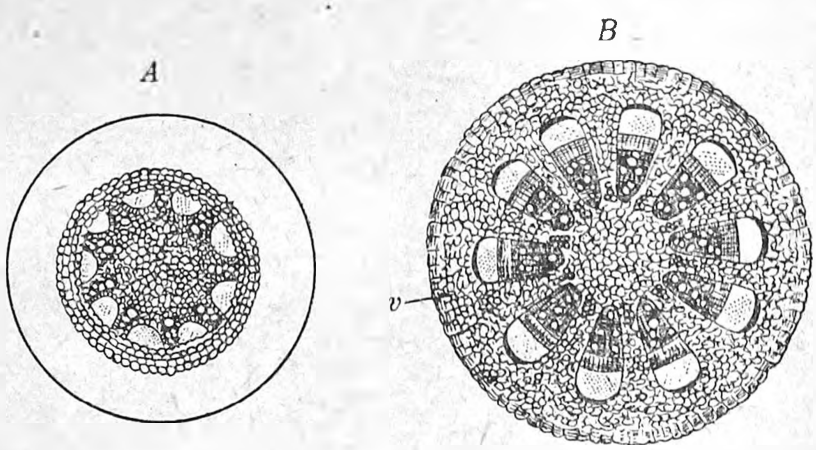



Рис. 232. Поперечные разрезы бокового корня тыквы: *A*—в первом, *B* — во втором периоде жизни; в *B* — кружок сосудоволокнистых пучков совершенно воспроизводит строение двудольного стебля, и только первичные сосудистые группы *v*, лежащие между пучками, обличают корень.

гины, например, главная масса корня образована крупноклетною, неодеревеневшею древесною паренхимою, производящею впечатление просто мякоти, и в нее там и сям вкраплены сосуды, сопровождаемые волокнами либриформа. В этой мнимой мякоти могут возникать (третичные по своему происхождению) нежные пучки ситовидных трубок или даже целые сосудоволокнистые пучки (например, у хрена, репы, редьки). Еще сложнее строение мяси-

---

[1] Th. Hartig, 1857, 1858.

[2] Th. Hartig, 1863, p. 288. Ср. и работу Г у л ь б е (1888), произведенную в Лесном институте, также не подтверждающую результатов М о л я.

[3] Weiss, 1880; Seignette, 1889; Flinck, 1891.

стого корня у свеклы: здесь камбиальное кольцо рано замирает, и на смену ему в паренхиме коры возникает новое, столь же недолговечное, и т. д., так что корень слагается из концентрических кругов поочередно луба и древесины.

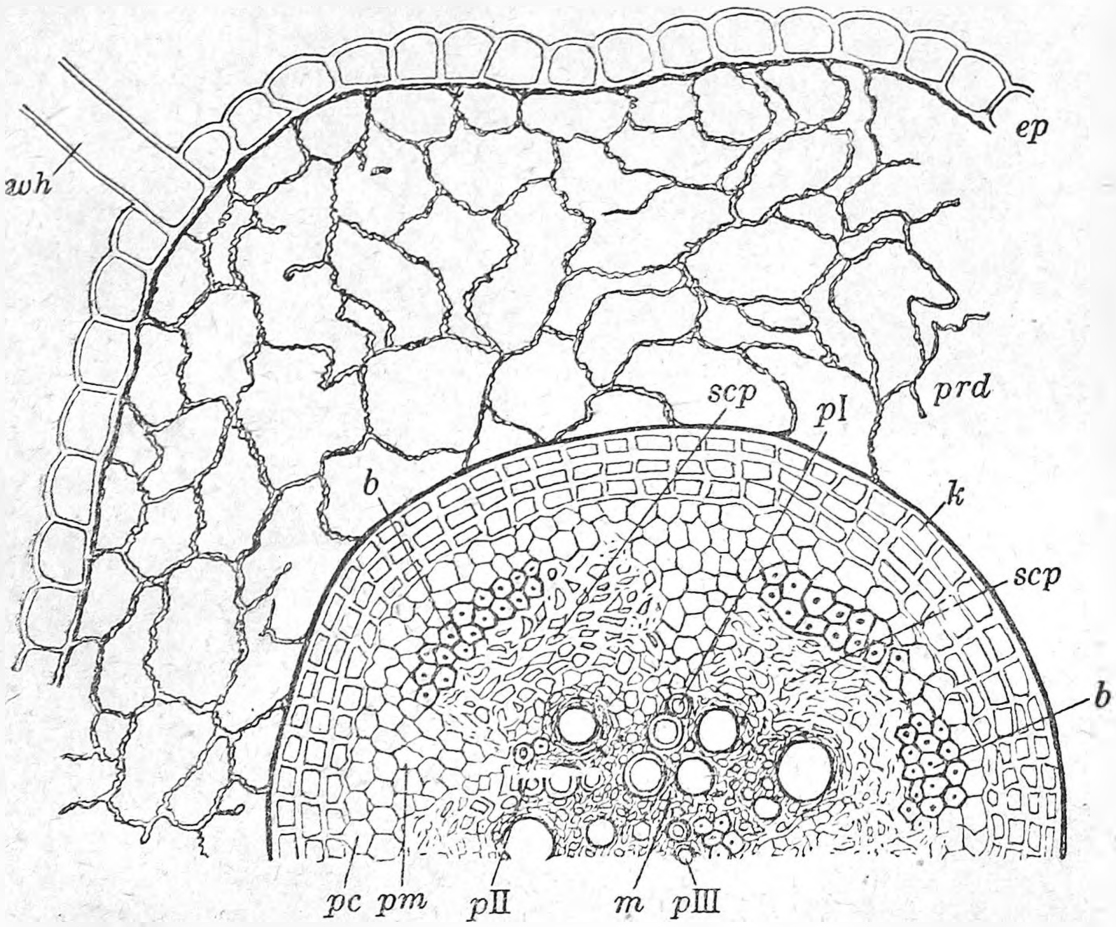



Рис. 233. Поперечный разрез молодого корня Glycyrrhiza glabra, сбрасывающего с себя первичную кору *prd*; *ep* — кожица, *wh* — корневой волосок; *k* — пробка, возникшая в перицикле *pc*; *b* — группа лубяных волокон; *scp* — ситовидные трубки; *p I*, *p II*, *p III* — первичные ряды сосудов; *m* — сердцевина; *pm* — первичные сердцевинные лучи.

# Анатомия листа

В листе, как и в стебле, можно различить кожицу, мякоть и систему сосудо-волокнистых пучков, образующую жилки.

**Кожица** нам уже известна (см. выше, стр. 125), так как обыкновенным объектом для изучения этой ткани служат именно листья. Кожица верхней и нижней сторон листа нередко разнится по форме клеток, устьицам и опушению; сверху, например, клетки могут быть многогранными, снизу — извилистыми. Над жилками кожица имеет часто особенное строение: клетки ее вытянуты по длине жилки, устьиц нет, кутикула тоньше и не пропитана воском, так что легче смачивается водою. Полное отсутствие устьиц на верхней стороне замечается почти исключительно у растений с плотными кожистыми или же, напротив, с очень топкими, нежными листьями; обыкновенно же у сухопутных растений снизу только больше устьиц, нежели сверху. Волоски часто покрывают преимущественно или даже исключительно нижнюю сторону листа. Таким образом, уже в кожице сказывается обыкновенно двустороннее строение листа.

**Сосудоволокнистые пучки** листа являются, как мы знаем, продолжением пучков стебля. Черешок и толстые жилки (рис. 237) заключают обыкновенно по нескольку пучков внутри, тонкие жилки составлены каждая из одного пучка; таким образом выражения «жилка» и «сосудистый пучок» не совсем синонимы. В черешке и средней жилке листа пучки группируются по двум типам. В одном

случае они собраны, как в двудольном стебле, в кружок, разделяющий мякоть на кору и сердцевину, в другом — пучки образуют лишь дугу, раскрытую с верхней стороны листа, причем пучки либо остаются разрозненными среди мякоти, либо сближаются до взаимного слияния. Эти признаки оказываются иногда постоянными для целых родов, даже семейств. [1] Часто строение усложняется еще присутствием особых пучков в коре или в сердцевине. Впрочем, строение черешка может изменяться на протяжении его длины.

В пластинке листа сосудоволокнистые пучки располагаются большею частью в одной плоскости, причем обращаются ксилемною стороною кверху, флоэмною книзу. Такая ориентировка понятна, если вспомнить, что в лист загибаются пучки из лежащего ниже листа междоузлия стебля; очевидно, что внутренняя древесинная часть пучка должна очутиться в листе сверху. Это расположение пучков придает листу особый анатомический характер, делает его органом двусторонним, независимо от всякой дифференцировки мякоти и кожицы, часто еще более усиливающей эту двусторонность. Корень и стебель, в противоположность листу, имеют почти всегда лучистую симметрию, т. е. не имеют передней и задней, правой и левой сторон, а ткани их расположены симметрично во все стороны по отношению к центральной оси органа, тогда как лист построен симметрично лишь по отношению к плоскости, рассекающей [вдоль] пополам пластинку, черешок и стебель, к которому лист прикреплен. Особенно ясно обнаруживается это различие при сравнении листовидных стеблей (кладод) с настоящими листьями. Несмотря на плоскую форму, кладоды имеют пучки, ориентированные как в стеблях; это тот же кружок, но сплюснутый, так что пучки повернуты на обеих сторонах флоэмными частями к поверхности, ксилемными — вовнутрь. [2] Впрочем, как и многие другие, признак этот не абсолютно резок.

Распределение пучков в пластинке представляет чрезвычайное разнообразие. [3] В листьях, слабо развитых или испаряющих очень мало воды, находится лишь небольшое число расходящихся и не сообщающихся между собою пучков, иногда даже всего один (например, в хвоях). [4] Напротив, в типических листьях развивается сложная система жилок, образующих друг с другом анастомозы (связки). У однодольных сильные пучки тянутся параллельно или дугообразно вдоль листа, а в поперечном направлении они связываются тонкими, заметными лишь под микроскопом пучками. У двудольных от главной жилки отходят под углом вторичные, в свою очередь ветвящиеся и т. д., так что получается сложная сеть, петли которой вообще тем мельче, чем сильнее испарение. [5] Иногда в этой сети нигде не заметно свободных окончаний пучков, т. е. вся система связная, или же свободные концы находятся исключительно на краях листа, например — в зубчиках, где лежат водные устьица. У других растений, напротив, всюду рассеяны окончания жилок, свободно теряющиеся среди клеток мякоти (рис. 234). Вообще пучки в листьях, даже у двудольных, замкнуты, что и понятно, так как листья обыкновенно быстро достигают окончательного развития и притом недолговечны; только в многолетней хвое некоторых хвойных замечено было слабое утолщение пучка. [6] По мере того как пучки становятся тоньше при дальнейшем разветвлении, строение их постепенно упрощается; флоэма исчезает раньше ксилемы, и наиболее упорно сохраняются сосудистые элементы, притом не сосуды, а трахеиды; самые тонкие пучки и окончания их, где таковые имеются, составлены большею частью из одних коротких трахеид. [7] Впрочем, эти элементы не прямо прилегают к мякоти,

---

[1] De-Candolle C., 1879; Plitt, 1886; Petit, 1889; Bouygues, 1902, 1902*a*.

[2] Eichler, 1881. См. также Askenasy, 1872 и Dingler, 1885.

[3] Оно изучалось в особенности с палеонтологическими целями. См. Buch, 1852; Ettingshausen, 1861 и ряд статей его в изданиях Венской академии; также Frank, 1864.

[4] Thomas, 1866; Geyler, 1867.

[5] Заленский, 1902; Schuster, 1908. Общая длина сети на единицу поверхности листа при одинаковых условиях приблизительно постоянна. Она тем больше, чем суше местообитание вида.

[6] Пергола (Pergola, 1907) у Araucaria и др. наблюдал ежегодно увеличение числа элементов, особенно флоэмы, до пятнадцатилетнего возраста листьев. Ср. также Strasburger, 1891 и Meissner, 1894.

[7] Hanstein, 1864; Koch, 1884; A. Fischer, 1885*a*; Крутицкий, 1890.

а заключены в футляр из нежных, плотно сомкнутых паренхимных клеток, большею частью отличных от мякоти уже тем, что они не содержат вовсе или почти лишены хлорофилла и вытянуты по длине жилки (рис. 235). Опыты показали, что по этому футляру уносятся из листа выработанные его мякотью продукты: трахеиды доставляют необходимую для мякоти воду, а паренхимное влагалище отводит образовавшееся (в зеленом листе) безазотистое органическое вещество в виде глюкозы. [1] У многих растений в окончаниях жилок к трахеидам примыкают пузыревидно вздутые крупные, лишенные содержимого клетки (рис. 234), играющие роль скопляющих воду резервуаров. [2] Трахеиды даже в окончаниях жилок плотно соединены с клетками паренхимного футляра; последний отделяет их от межклетных пространств рыхлой мякоти, с которыми полости сосудистых элементов не имеют сообщения. [3] Очень редко встречаются концы трахеид, свободно вдающиеся в межклетное пространство мякоти.

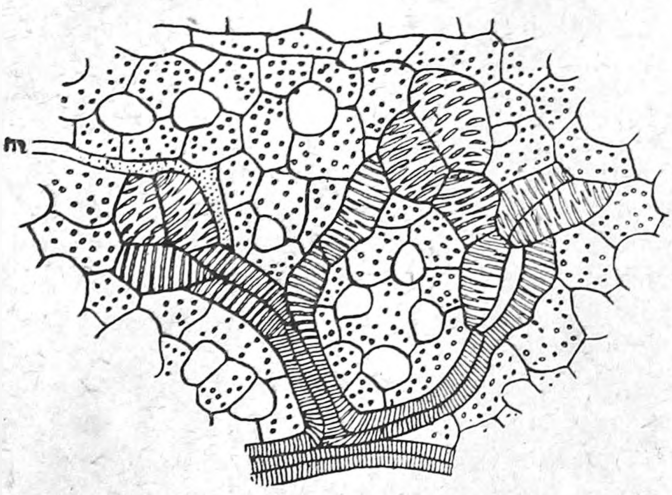



Рис. 234. Окончание жилок в листе Euphorbia splendens. Видны скопляющие трахеиды; *m* — окончание млечного сосуда.

Переходя из стебля в лист, сосудоволокнистый пучок увлекает за собою соответственную часть перицикла и эндодермы, которые обыкновенно смыкаются вокруг каждого отдельного пучка, окутывая его двойным влагалищем. Особенно хорошо видно это в листьях хвойных (рис. 236), где единственная, но раздвоенная по длине жилка окутана сначала многослойным перициклом, составленным из оригинальных трахеидообразных клеток с окаймленными порами, [4] а затем однослойною эндодермою. В других случаях, впрочем, например на более тонких жилках, заметно лишь одно общее паренхимное влагалище (рис. 235).

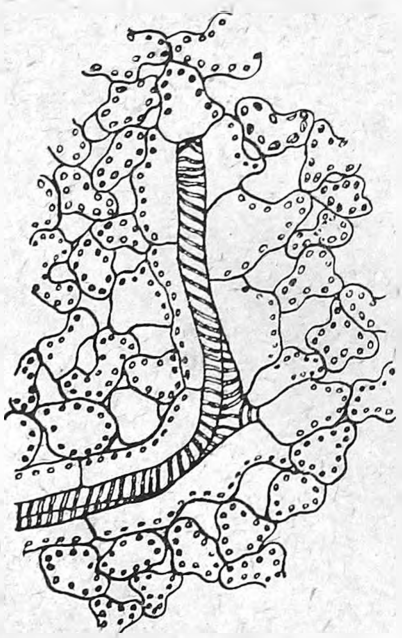


Рис. 235. Окончание жилки в листе Impatiens parviflora. Видно паренхимное влагалище. Увелич. 240. (По Габерланду.)

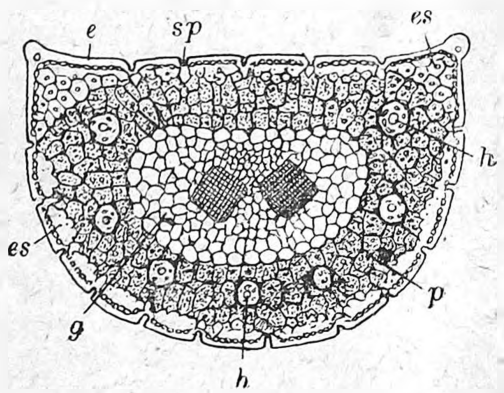



Рис. 236. Поперечный разрез хвои Pinus Pinaster: *e*—кожица; *es*—подкожные механические пучки; *sp*—устьица; *h*—смоляные ходы; *p*—зеленая, *g* — бесцветная мякоть перицикла, одевающая раздвоенный сосудистый пучок. Увелич. 30. (По Саксу.)

Вследствие такого строения лист оказывается органом бесстолбным (астелическим) и вся мякоть его соответствует первичной коре (ср. стр. 220); только черешок бывает изредка одностолбным или многостолбным.

[1] Schimper, 1885*a*; Schwendener, 1890.

[2] Vesque, 1882; Heinricher, 1885*a*. Опыты Грамзе (Gramse, 1907) над листьями Capparis показали, что при влажной почве эти скопляющие трахеиды в листьях наполнены водою, а при сухости — разреженным воздухом. Такое же значение водохранилищ имеют, повидимому, вообще спирально и кольчато утолщенные клетки, встречающиеся в мякоти стеблей и листьев некоторых растений, например у Nepenthes. См. Kny u. Zimmermann, 1885; Krüger, 1883.

[3] Höhnel, 1879.

[4] Mohl, 1871; Thomas, 1865; de Bary, 1877; Zimmermann, 1880; Scheit, 1883; Strasburger, 1891.

**Мякоть**. Большое разнообразие придает анатомии листа строение мякоти, которое всего интереснее в наиболее развитых листьях срединной формации. Обыкновенно мякоть верхней стороны листа построена отлично от мякоти нижней, так что и в этом отношении обнаруживается двусторонняя симметрия листа. У большинства двудольных верхняя мякоть состоит из паренхимных клеток, вытянутых перпендикулярно к поверхности и расположенных наподобие столбиков (рис. 237 и 238), отчего ее называют столбчатой, или палисадной паренхимой; клетки ее располагаются в один или чаще в несколько слоев, причем так плотно прилегают друг к другу, что межклетные ходы здесь слабо развиты. Напротив, мякоть нижней стороны листа состоит из клеток, имеющих округлую или неправильную, ветвистую, часто более или менее звездчатую форму. Эти клетки неплотно прилегают друг к другу, нередко свя-

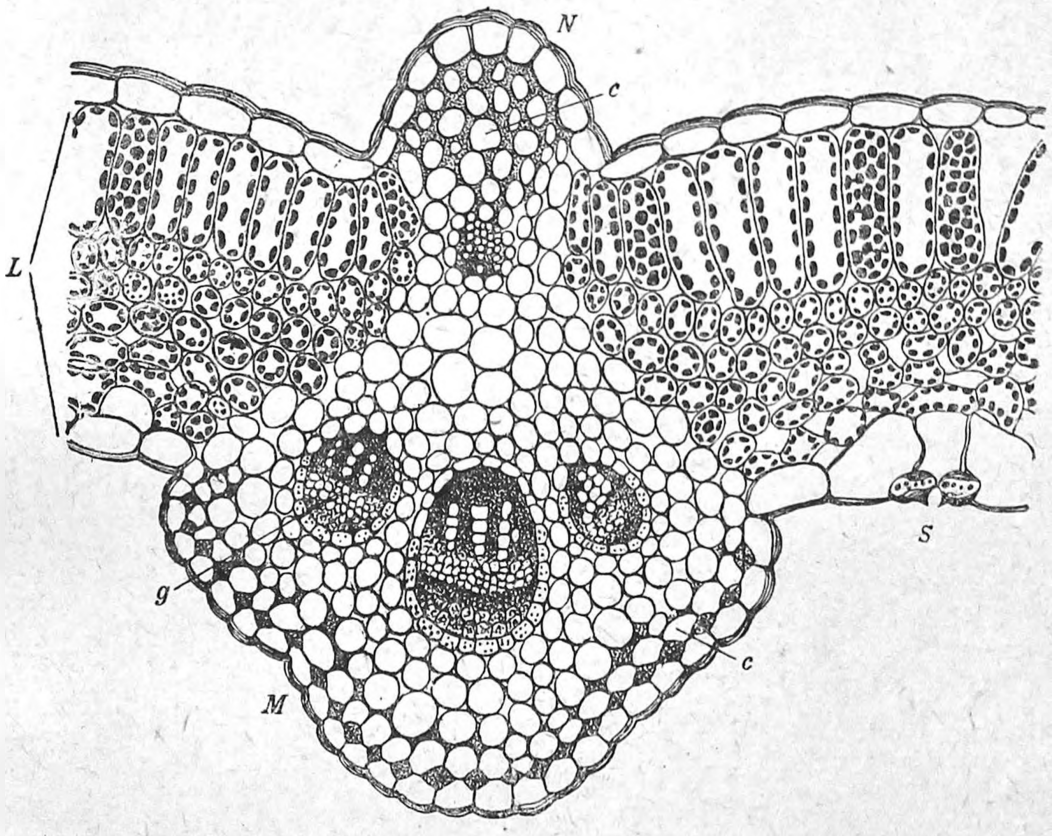



Рис. 237. Разрез листа георгины: *MN* — средняя жилка с четырьмя сосудными пучками *g*; *L* — пластинка листа; *c* — колленхима; *S* — устьице. Сверху под кожицею один слой столбчатой паренхимы. (По Сакс у.)

заны лишь отрогами своими и оставляют много межклетных пространств, вследствие чего под нижней кожицей листа образуется целая система воздушных полостей, сообщающихся посредством устьиц с атмосферою. Этим обильным содержанием воздуха объясняется то обстоятельство, что нижняя сторона листа имеет обыкновенно более светлозеленый цвет.[1] Дифференцировка мякоти на столбчатую и губчатую свойственна в особенности двудольным, тогда как у однодольных в этом отношении замечается гораздо более разнообразия; так, у многих из них мякоть составлена из клеток, вытянутых наподобие столбчатой, но расположенных не перпендикулярно, а параллельно поверхности листа, либо вдоль, либо поперек.[2] В группе однодольных природа словно делает разнообразные попытки, стремясь выработать наиболее совершенный тип, каковым оказалась дифференцировка на столбчатую и губчатую мякоть; у двудольных она сделалась нормою. Впрочем, выгода такого строения еще не вполне выяснена. Нужно заметить, что описанная дифференцировка мякоти не

[1] Brongniart, 1830. Термин «палисадная ткань» введен в науку Шахтом.
[2] Haberlandt, 1881, 1886*a*.

имеет прямой связи с распределением устьиц, хотя с первого взгляда эта связь кажется весьма естественною, потому что под каждым устьицем находится воздушная полость и, следовательно, под нижней кожицей, которая у сухопутных растений особенно богата устьицами, должна получиться особенно рыхлая ткань. Однако, нередко нижняя поверхность листа имеет меньше устьиц, чем верхняя, а мякоть построена точно так же, и столбчатая паренхима попрежнему лежит под кожицей верхней стороны листа; далее, есть подводные растения, листья которых совершенно не имеют устьиц, а дифференцировка мякоти происходит в том же смысле (Callitriche).

Чрезвычайно интересные наблюдения сделаны были Штальем,[1] обратившим внимание на то, что у растений, живущих в тени, часто замечается решительное преобладание губчатой мякоти над столбчатою, иногда даже вовсе исчезающею; напротив, у многих растений, постоянно развивающихся на открытых местах, листовая мякоть составлена почти исключительно из столбчатых клеток. Но всего интереснее то, что листья одного и того же растения могут изменять свое строение в указанном смысле (рис. 238), смотря по условиям освещения; в листе бука, например, развившемся на солнце, почти вся мякоть столбчатая; в листьях же, взятых из лесной чащи, она почти вся губчатая.[2] Вследствие этого Шталь видит в столбчатой паренхиме приспособление к яркому, а в губчатой — к слабому освещению. В связи с этим оказывается различие в положении хлорофильных зерен; в клетках столбчатой ткани хлоропласты обыкновенно занимают боковые стенки, независимо от условий освещения, следовательно не обнаруживают знакомых уже нам периодических перемещений, а занимают неизменно положение, соответствующее яркому свету. Напротив, в губчатой ткани расположение хлоропластов меняется: на ярком свете они занимают боковые (перпендикулярные к поверхности листа) стенки, а при умеренном освещении располагаются к свету плашмя.

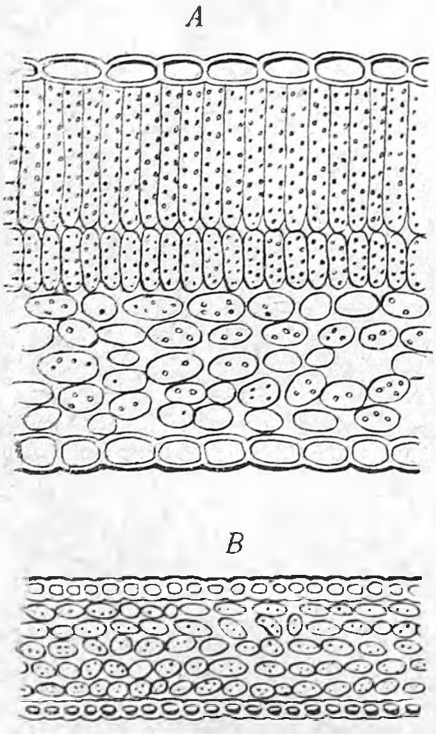



Рис. 238. Схематический поперечный разрез листа бузины, развившегося на ярком свете (*A*) и в тени (*B*). (По Суражу.)

Иначе объясняет себе особенности столбчатой ткани Габерланд, который старался установить в растении особую усвояющую ткань, подобно тому как Швенденер установил механическую. Физиология доказывает, что присутствие хлорофилла сообщает клетке способность приготовлять безазотистое органическое вещество (углеводы) из углекислоты и воды в присутствии света. В этом заключается главнейшее назначение зеленых листьев. Не подлежит сомнению, что наиболее приспособлена к такой функции столбчатая ткань; это видно уже из положения последней на верхней стороне листа, непосредственно воспринимающей лучи света, а также из физиологических опытов, доказывающих, что лист, освещаемый только снизу, разлагает обыкновенно гораздо меньше углекислоты, нежели тот же лист, освещаемый исключительно сверху. Почему же столбчатая паренхима лучше всякой другой приспособлена к названному процессу? Особенности ее заключаются в вытянутой форме ее клеток и в расположе-

[1] Stahl, 1883, См. также Pick, 1882; Grosglik, 1884; Dufour, 1887; Суражж, 1892; Nordhausen, 1903; Hesselman, 1904; Areschoug, 1906: Raunkiär, 1906; Rywosch, 1907, 1908.

[2] Лист, образовавшийся в тени, производит в своей мякоти впечатление недоразвитого, остановившегося на ранней стадии. Любопытные опыты Нордгаузена показали, что ветви бука, находившиеся раньше в тени, будучи срезаны и поставлены в воду, дают листья теневого типа даже при ярком освещении; точно так же ярко освещавшиеся ветки развивают листья солнечного типа независимо от условий освещения новых листьев. По Раункьеру, у некоторых луковичных растений столбчатая ткань получается и без света. Здесь действует наследственность. Арескуг утверждает, что свет действует вообще лишь косвенно, через изменения испарения, которое и является главным фактором, определяющим развитие столбчатой ткани. Последняя, по его мнению, играет роль зеленой ширмы, которая ослабляет свет, падающий на губчатую ткань. Этому толкованию однако решительно противоречат наблюдения Раункьера над стеблями камыша (Scirpus lacustris). Подводная часть их, для которой не может быть речи об испарении, до глубины 50 см снабжена столбчатою тканью, причем длина столбиков с глубиною постепенно уменьшается; с другой стороны, при сильном затенении даже в надводной части стебля столбчатой ткани не образуется вовсе.

нии их перпендикулярно поверхности листа. Первое обстоятельство Габерланд объясняет стремлением увеличить поверхность клетки, чтобы в ней поместилось больше хлоропластов, которые всегда ютятся по стенке, располагаясь лишь в один слой. В подкрепление такого объяснения Габерланд указывает на нередкие случаи складчатых клеток хлорофиллоносной мякоти. Давно известно это явление в хвоях многих хвойных (рис. 97), где складки или выросты оболочки внедряются в полость клетки на известную глубину ее с разных сторон. Но у многих растений (например, у бамбука,[1] бузины и пр.), мы находим подобные же складки в мякоти верхней стороны листа, но расположенные строго перпендикулярно к поверхности листа и направленные в одних случаях сверху вниз, в других — снизу вверх, так, что широкая клетка подразделяется ими на несколько сообщающихся между собою отделений; если бы эти складки несколько продолжить, то получилась бы типичная столбчатая ткань. Так как поверхность складок, подобно другим частям стенки, оказывается покрытою хлоропластами, то Габерланд видит их назначение в увеличении поверхности, представляемой стенкою, что, очевидно, еще лучше достигается превращением неполных перегородок в полные, т. е. образованием вытянутых в длину клеток. Этому принципу увеличения поверхности, конечно, удовлетворяют не только настоящая столбчатая ткань, но и вытянутые по длине или ширине листа клетки мякоти многих однодольных. В чем же состоит преимущество типичной столбчатой ткани? Почему выгоднее поместить вытянутые клетки перпендикулярно поверхности листа? Габерланд видит в этом выражение другого принципа — стремления удалять кратчайшим путем продукты усвоения. Накопление углеводов, образующихся на свете в зеленых клетках, мешает, как известно из физиологии, дальнейшему ходу реакции, а потому возможно быстрое удаление выработанного вещества должно благоприятствовать функции листа. Кратчайший для этого путь — перпендикулярный к поверхности листа: вещество странствует вдоль по клетке в клетку следующего, глубже лежащего слоя, направляясь к описанным выше паренхимным футлярам, одевающим жилки; эти футляры играют роль специальной отводящей ткани. У некоторых однодольных на разрезах листа каждая из параллельных его жилок окружена лучисто-собранными клетками зеленой столбчатой мякоти, так что вся мякоть ориентирует свои клетки перпендикулярно не поверхности листа, а отводящим жилкам; это расположение наиболее выгодно для быстрого удаления выработанного вещества, но оно несовершенно с точки зрения использования света. У двудольных, где жилки образуют целую сеть, оказывается возможным совместить то и другое: столбчатые клетки располагаются перпендикулярно как к поверхности, так и к жилкам. Легкое склонение к последним встречается, впрочем, и здесь. Нередко, например, на разрезе листа несколько столбчатых клеток упираются внутренними концами сообща в одну клетку следующего слоя,[2] которая является по отношению к ним собирательною клеткою (рис. 239). Если теория Габерланда до некоторой степени выясняет нам особенности столбчатой ткани, то нельзя сказать того же о губчатой мякоти нижней стороны листа. Габерланд видит в ней передаточную ткань, воспринимающую продукты усвоения из специальной усвояющей (столбчатой) ткани и передающую их отводящей ткани (футлярам жилок), но это толкование произвольно и непонятно. Всего проще смотреть на разделение зеленой мякоти на столбчатую и губчатую как на результат приспособления ее к двум различным функциям — усвоения и испарения. Опыты показывают, что если верхняя сторона листа разлагает углекислоту гораздо сильнее нижней, то нижняя зато испаряет гораздо более воды, нежели верхняя; это объясняется рыхлостью губчатой ткани и обилием снизу устьиц.

У некоторых двудольных растений лист получает особое строение вследствие развития столбчатой мякоти на обеих сторонах, которые перестают отличаться друг от друга цветом и опушением: лист из двухстороннего делается равносторонним (изолатеральным). Подобные листья и располагаются иначе по отношению к лучам падающего света: вместо того, чтобы поворачивать свою пластинку перпендикулярно к последним, плашмя, они располагают ее ребром, так что обе стороны освещены одинаково. Особенно резко выражено это у многих австралийских древесных растений (филлодии акаций, многие миртовые), получающих оттого совершенно особый вид и дающих очень мало тени; впрочем, и в европейской флоре немало травянистых растений того же типа, например большая часть видов Centaurea, гвоздика, куколь и мн. др.[3] Всего полнее выражена равносторонность листа у названных австралийских растений, где даже в жилках нет разницы между двумя сторонами, так как флоэма есть по обеим.

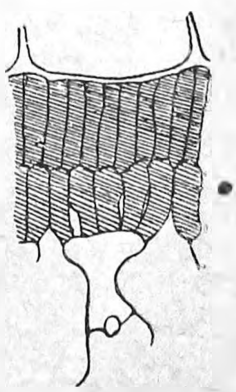


Рис. 239. Столбчатая ткань на разрезе листа Ficus elastica. (По Габерланду.)

Мякоть листа может представлять дифференцировку иного характера, слагаясь из клеток двоякого рода, отличающихся друг от друга как формою, так и содер-

[1] Здесь их заметил Карельщиков (1868); у Pinus же они были известны еще Мейену (Meyen, 1837). О листьях бамбука см. Brandis, 1907, а о складках у Pinus — Reinhardt, 1905.

[2] Весьма оригинально строение столбчатой ткани у рода Meliosma (Dihm, 1907). У всех (43) исследованных видов столбики, по нескольку вместе, суть лишь ветви коралловидно разветвленных клеток мякоти, а не самостоятельные клетки.

[3] Heinricher, 1884; Celakovsky, 1903.

жимым: одни из них заключают хлорофилл, а другие — нет. У алоэ, например, на поперечном разрезе листа зеленая часть его образует узенькую полоску, лежащую под кожицей; главная же масса листа составлена из очень крупных паренхимных клеток, не содержащих хлорофилла. С другой стороны, есть растения, в листьях которых хлорофиллоносные клетки отодвинуты внутрь и отделены от кожицы одним или несколькими слоями бесцветных паренхимных клеток, которые могут иметь различное происхождение: [1] в одних листьях (бегонии, рис. 111) эти клетки развиваются вместе с кожицею из дерматогена через тангентальное деление клеток последнего, в других (традесканция, рис. 240), они образуются из периблемы. Значение бесцветной мякоти в сочных растениях понятно. Она играет роль водного резервуара. [2] Мясистые сочные листья встречаются у растений, живущих на открытых, сухих местах. В кратковременный период изобилия влаги в почве они наполняются водою, скопляют ее в мякоти и медленно расходуют в сухое время года, имея толстую кутикулу и другие приспособления, ослабляющие испарение. То же можно сказать и о подкожной бесцветной ткани бегоний и т. п. В отрезанном листе, оставленном лежать без воды, этот слой постепенно ссыхается и утончается, причем тонкие боковые стенки ложатся в складки (как в гармонике), тогда как зеленая мякоть остается свежею, сохраняя прежний диаметр. Именно это наблюдение и подало повод к гипотезе, по которой кожица вообще играет роль мокрой и прозрачной пелены, распростертой над усвояющею мякотью (ср. выше, стр. 130).

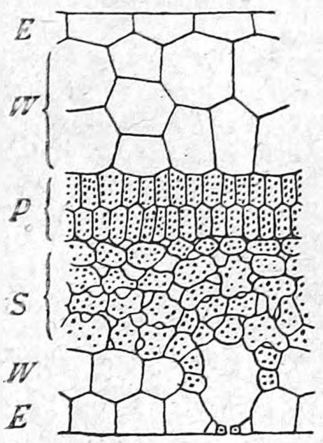


Рис. 240. Поперечный разрез листа Tradescantia discolor: *E* — кожица; *W* — водоносная ткань; *P* — столбчатая, *S* — губчатая мякоть. Увелич. 150. (По Пфицеру.)

**Механические элементы**. Значительное разнообразие вносится в картину анатомического строения листа развитием и расположением механических элементов, особенно у однодольных, [3] так как у двудольных густо разветвленная сеть жилок часто образует, в связи с тургором мякоти, достаточно прочную опору против тяги и сгиба. Обыкновенно там, где встречаются особые механические элементы, [4] они располагаются под кожицею и притом по жилкам, то равномерно с обеих сторон листа, то преимущественно или даже исключительно с одной. У двудольных мы находим здесь часто колленхиму, у однодольных — почти всегда типичные склеренхимные волокна. У многих однодольных механическая ткань образует в листе систему параллельных балок типа I; поперечные части балки состоят из прочных стереид и упираются в соответствующую кожицу, а срединная связка занята проводящими элементами сосудного пучка, иногда с примесью мякоти; вообще же зеленая мякоть располагается между балками, разбиваясь ими на отдельные продольные полоски. Наконец, в листе могут встречаться механические элементы, совершенно не связанные с жилками. Так, у многих однодольных есть подкожные механические пучки, не связанные с жилками, а в листьях многих хвойных замечается целый подкожный слой (гиподерма) из типичных механических элементов (рис. 97). В листьях тропических растений нередко встречается целая связная сеть из извилистых механических волокон,

---

[1] Pfitzer, 1872.

[2] Голтерман (Holtermann, 1907) приписывает водоносной ткани способность накоплять воду независимо от корней (из росы, например).

[3] Schwendener, 1874; Briosi (итальянская работа), 1882; Карельщиков, 1868*a* — анатомия листьев злаков; Duval-Jouve, 1875 — то же; Lohauss, 1905; Zemann, 1906, 1907 — Aira; Raunkiär, 1903 — Potamogeton; Tominski, 1905; Koop, 1907 — пальмы; Areschoug (шведская работа), 1878 и (другая) 1905 (сравнение тропических листьев с арктическими и северными); Jönsson, 1896. Масса данных о строении листьев в различных семействах двудольных собрана в справочной книге Solereder, 1899, 1908.

[4] Механические элементы развиваются главным образом в листьях растений ксерофитных (сухолюбов). Так, у ксерофитных пальм, переживающих сухой период, листья снабжены подкожным скелетом, а у гигрофитных пальм его нет. (См. Koop, 1907.)

наподобие плотной паутины, расположенная под кожицею или пронизывающая всю толщину листа. В других случаях среди мякоти расположены перпендикулярно к кожице отдельные склереиды в виде сильно утолщенных одеревеневших клеток (рис. 241), упирающихся расширенным концом в верхнюю, — а иногда также и в нижнюю — кожицу и играющих роль подпорок; нередко они ветвятся.

В листьях низовой и верхушечной формаций строение, разумеется, сильно упрощается,[1] но оно не возбуждает большого интереса. В почечных чешуях нередко под кожицею развивается более или менее толстый слой пробки для защиты молодых листочков, скрытых внутри почки. В зеленых листьях пробка встречается лишь в черешках, да и то редко. С другой стороны, мякоть почечных чешуй может играть роль хранилища запасных веществ, т. е. скопляющей ткани; так, у ясеня толстые стенки клеток этой ткани составлены из запасной клетчатки (ср. стр. 68), которая растворяется с распусканием почки.

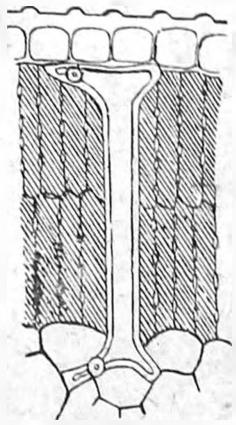


Рис. 241. Отдельная столбчатая склереида среди палисадной мякоти на разрезе листа Hakea suaveolens. Двойные кружки у концов склереиды — разрезы ее ветвей. (По Габерланду.)

Сбрасывание листьев осенью вызывается[2] образованием при основании листа особого слоя разъединения, который возникает обыкновенно лишь незадолго до отпадения листа. При этом поперечный слой клеток в кожице, мякоти, лубяной и древесной паренхиме, набившись плазмою и крахмальными зернами, приходит в деятельное состояние и нарождает поперечным делением несколько слоев нежных паренхимных клеток. Посредине этого слоя клетки закругляются[3] и разъединяются, сосуды и волокна под тяжестью пластинки обрываются и лист отпадает. Рана вскоре затягивается пробковым слоем, но в других случаях такой слой образуется уже заблаговременно, еще до отпадения листа. Иногда сбрасывание листьев или листочков в сложном листе можно вызвать искусственно затемнением ветви.

[При помощи образования разъединяющего слоя происходит опадение не только листьев, но в некоторых случаях и целых веточек (например, плодущих веточек у каркаса — Celtis caucasica). У некоторых хвойных (Sequoia sempervirens, Taxodium distichum, Juniperus semiglobosa и др.) наблюдается опадание олиственных годовалых побегов. Для большинства случаев, однако, причины и механизм опадания веточек и побегов еще не выяснены.[4]

То же самое явление с образованием сочленений наблюдается и в цветоножках, где иногда также образуется разделяющий слой.[5] В пестичных цветах, если не произойдет отделения цветка, этот слой служит как бы барьером, мешающим питательным веществам уходить из развивающегося плода. По некоторым данным, светильный газ, а отчасти и табачный дым, стимулируют опадание цветов. У отдельных растений повреждение рыльца или тяжка цветка оказывают такое же действие. Слой разъединения закладывается очень рано (у мотыльковых, маковых и др.) или сравнительно поздно (например, у мальвовых).]

# Анатомия цветка

**Строение цветочных покровов**[6] в общем сходно со строением вегетативных листьев, но проще и не представляет большого интереса. Упрощение касается жилок и мякоти. [Частелистики, например, обнаруживают упрощения в эпидермисе; у них меньше устьиц, чем в листьях, мезофилл состоит из рыхло соединенных клеток и не дифференцируется на палисадную и губчатую паренхиму; сосудо-

[1] Mikosch, 1876; Adlerz, 1881; Schumann, 1889; Schaar, 1890; Grüss, 1892; Thomas, 1900 — подземные листья.

[2] Mohl, 1860; Mer, 1876; Bretfeld, 1880; van Tieghem et Guignard, 1882; Molisch, 1886; Staby, 1886; Tison, 1899, 1900; Fouilloy, 1899 — однодольные; Floresta, 1904 — пальмы; Bäsecke, 1908 — папоротники; Schmidt, 1909; [Lee 1911; Combes, 1911; Lakon, 1917; Durand, 1919.]

[3] Реже (Laurus, Cinnamomum) вместо закругления клеток происходит вытягивание их в трубки. См. Löwi, 1906, 1907.

[4] [Küster, 1925; Büsgen-Münch, 1927; Джапаридзе и Анели, 1933.

[5] Lecomte, 1910; Fitting, 1911; Haars, 1911; Hannig, 1913.]

[6] Кожевников, 1881; Müller (Louise) 1893; подробный реферат последней работы в Bot. Cbl. 58; Любименко, 1900 — кристаллические отложения; Herzog, 1902; [Goebel, 1933; Netolitzky F., 1926.]

волокнистая система большей частью без вторичных элементов; лубяные волокна, а также механическая система слабо выражены.] Сосудоволокнистые пучки в лепестках сравнительно слабо развиты, иногда даже состоят исключительно из спиральных сосудов, но обыкновенно можно отличить и нежные флоэмные элементы. Мякоть в лепестках не дифференцируется на столбчатую и губчатую, имеет вообще рыхлое строение, а в особенно нежных лепестках между верхнею и нижнею кожицею, кроме слабых жилок, лежат лишь совершенно разрозненные рогатые клетки мякоти; кое-где обе кожицы непосредственно соприкасаются друг с другом. Встречается даже еще большее упрощение — местами лепесток может состоять всего из одного слоя клеток. Относительно наиболее развита кожица, обнаруживая некоторые особенности. Она нередко заключает настоящие устьица, но кроме того встречаются образования, которые были неправильно сочтены вначале за отверстия: местами клетки кожицы расступаются, оставляя межклетное пространство, но это мнимое отверстие снаружи затянуто кутикулою. У двудольных очень распространены в кожице лепестков внутренние складки или выросты оболочки вроде тех, что мы видели в мякоти хвой (рис. 97). Настоящие волоски редки, но весьма обыкновенны сосочки, придающие многим лепесткам бархатистый отблеск (рис. 129). Наконец, содержимое кожицы, а часто и мякоти, замечательно в лепестках своими хромопластами или окрашенным соком.

**Нектарии**.[1] У большинства растений, в которых перенесение пыльцы на рыльце совершается при посредстве насекомых, в цветке встречаются так называемые нектарии, или медники, выделяющие сладкий сок, который, согласно господствующему воззрению, служит приманкою для насекомых. Морфология знакомит нас с разнообразием нектариев по отношению к их происхождению и форме. Они представляют то особые органы в клетке, являясь видоизмененными лепестками или тычинками, то лишь более или менее обособленные части других органов (чашелистиков, тычинок, пестика, цветоложа), иногда обозначенные снаружи только выделением нектара. Ткань нектария всегда состоит из мелких паренхимных клеток с нежными целлюлезными стенками и своеобразным содержимым; [плазма в этих клетках красится сильнее, а ядра нередко увеличиваются в объеме, принимая при этом амебовидную форму и образуя на своей поверхности ряд выступов и углублений; в таких ядрах одновременно возрастает и количество хроматина, при этом в одних случаях ядрышки увеличиваются, а в других уменьшаются как в числе, так и в объеме.] Сосудоволокнистые пучки в ткани нектариев встречаются лишь в редких случаях. Главное анатомическое разнообразие нектариев зависит от разнообразия способов выделения наружу сладкого сока. Иногда (Ranunculus, Alchemilla) нектар может легко высачиваться сквозь внешние стенки кожицы вследствие отсутствия здесь кутикулы. В других случаях выделение совершается благодаря ослизнению слоя стенки, лежащего под кутикулою, причем разбухающий слой сначала вздувает, а потом и прорывает кутикулу, как в железистых волосках (рис. 134). Ослизнение происходит равномерно на всей гладкой поверхности нектария (Nigella), или же ограничивается вершинами одноклетных (Tropaeolum) или многоклетных (Malva) сосочков. Наконец, третий, очень распространенный способ выделения состоит в том, что выводящими отверстиями для сладкого сока служат нормально построенные устьица в кожице нектария (сложноцветные, зонтичные, клен).

**Строение и развитие тычинки и пыльцы**.[2] Тычинка, как известно, состоит из двух частей: нити и пыльника; в пыльнике образуется плодотворная пыль —

[1] Caspary, 1848; Behrens, 1879; Bonnier, 1879; Imperatori, 1906 см. Bot. Clb. 107, p. 292.

[2] Mirbel, 1835 (первые наблюдения над четвертованием производящих пыльцу клеток); Nägeli, 1842; Schacht, 1852 и 1856; Pringsheim, 1854; Hofmeister, 1848, и во многих других работах; Sachs в его Lehrbuch; Chatin, 1871; Руссов, 1872 и 1875; Чистяков, 1875, 1875*a*; Elfving, 1879; Guignard (орхидные), 1882. Более полный очерк прежней литературы в книге Strasburger, Zellbildung u. Zelltheilung, 3. Aufl. Jena, 1880, и Zellhäute, 1882, 1889). Большинство названных ученых одновременно с развитием пыльцы наблюдало и весьма сходное с ним развитие спор у мхов и высших споровых. См. далее: Farmer, 1895; Mott-

пыльца, или цветень. В сущности, это микроспоры высших растений, а содержащий их пыльцевой мешок есть микроспорангий. Тычиночная нить состоит из однообразных паренхимных клеток, которые облечены снаружи нежною кожицею и окружают слабо развитый сосудный пучок. Для того, чтобы ознакомиться со строением пыльника, мы проследим развитие тычинки. Тычинка появляется в виде бугорка, который вскоре получает общее очертание пыльника; на нем обозначается продольный жолоб, разделяющий бугорок на две части и дающий начало двум пыльцевым мешкам; впоследствии основание бугорка сильно вытягивается, образуя тычиночную нить. Вначале бугорок состоит весь из мелких, однородных клеток, но вскоре начинается характерная дифференцировка. В центре молодого пыльника обозначается на поперечном разрезе прокамбиальный пучок, превращающийся в сосудоволокнистый пучок спайки (рис. 242, *f*). Кроме того, в четырех местах (предполагая нормальный, так называемый двухгнездный пыльник) недалеко от поверхности появляются группы более крупных клеток, представляющих будущую пыльцу. У мальвовых, где пыльники в зрелом виде не двухгнездные, как у большинства растений, а одногнездные, как бы половинчатые, таких групп будет, конечно, всего две. Ближайшее исследование показывает, что эти крупные клетки, наполненные густою протоплазмою, образуются из наружного слоя периблемы, лежащего тотчас под дерматогеном; клетки этого слоя в четырех местах (по углам пыльника) делятся тангентальными перегородками, следовательно распадаются на два слоя, из которых внутренний предназначен для образования пыльцы (рис. 243, *a*) и получает название археспория,[1] а наружный дальнейшим делением превращается в стенку пыльника.[2] Каждая из групп крупных клеток имеет иногда значительное протяжение и образует на поперечном разрезе дугообразную полоску, параллельную поверхности, что отражается и на форме гнезда готового пыльника, например у губоцветных (рис. 243, *F* и 245). В других случаях, напротив, археспорий состоит из немногих рядов клеточек, иногда даже всего из одного ряда (рис. 243, *C* и *D*), причем, следовательно, на поперечном разрезе молодого пыльника замечаются среди мелких клеток четыре одинокие крупные клетки. Как бы то ни было, эти крупные клетки увеличиваются в числе делением, оставаясь, однако, крупнее прочих, и дают производящие клетки пыльцы, которые у однодольных растений скоро разъединяются; вследствие разрастания окружающей ткани образуются настоящие гнезда, выполненные жидкостью, в которой свободно плавают крупные производящие клетки. У двудольных же растений производящие клетки большею частью плотно прилегают друг к другу, так что совершенно выполняют гнездо (рис. 244). Оставим пока эти крупные клетки и обратимся к изменениям, которые претерпевают мелкие клетки пыльника.

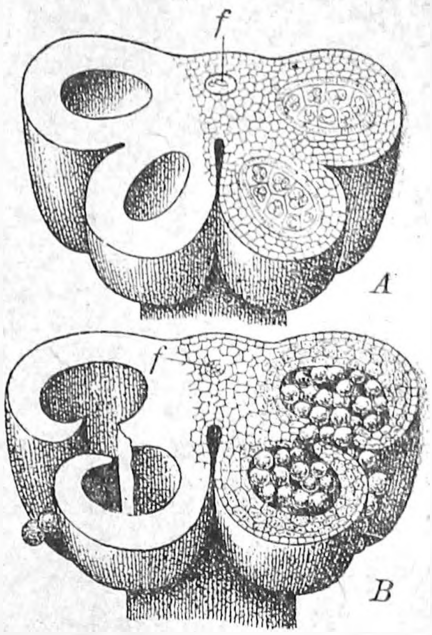



Рис. 242. Схематический поперечный разрез пыльника: *A* — до, *B* — после раскрывания. В *A* пыльца еще развивается (четверками); *f* — сосудный пучок спайки. (По Люрсену.)

---

tier, 1897; Grégoire, 1899, и вообще работы по редукционным делениям клеточного ядра; одна из последних (Lubimenko et Maige, 1907) касается развития пыльцы Nymphaeaceae; [Schürhoff, 1926; Tischler, 1934; Küster E., 1935; Darlington, 1936.]

[1] Название это объясняется поразительным сходством развития пыльцы у семенных и спор у высших споровых растений. Морфология сравнивает каждое гнездо пыльника с микроспорангием, а самые пыльники — с микроспорами тех высших споровых растений, которые имеют два сорта спор — микро- и макроспоры. Гомология эта установлена была еще в 1851 году Гофмейстером в его бессмертном труде Vergleich. Unters. der Keimung, Entfaltung u. Fruchtbildung höherer Kryptogamen u. der Samenbildung der Koniferen.

[2] Warming, 1873.

Самый наружный слой их (дерматоген) превращается в кожицу пыльникового мешка; клетки следующего (иногда двух следующих) обыкновенно получают на боковых и внутренних своих стенках характерные утолщения (рис. 246), содействующие впоследствии механически растрескиванию пыльниковых гнезд; [1] по

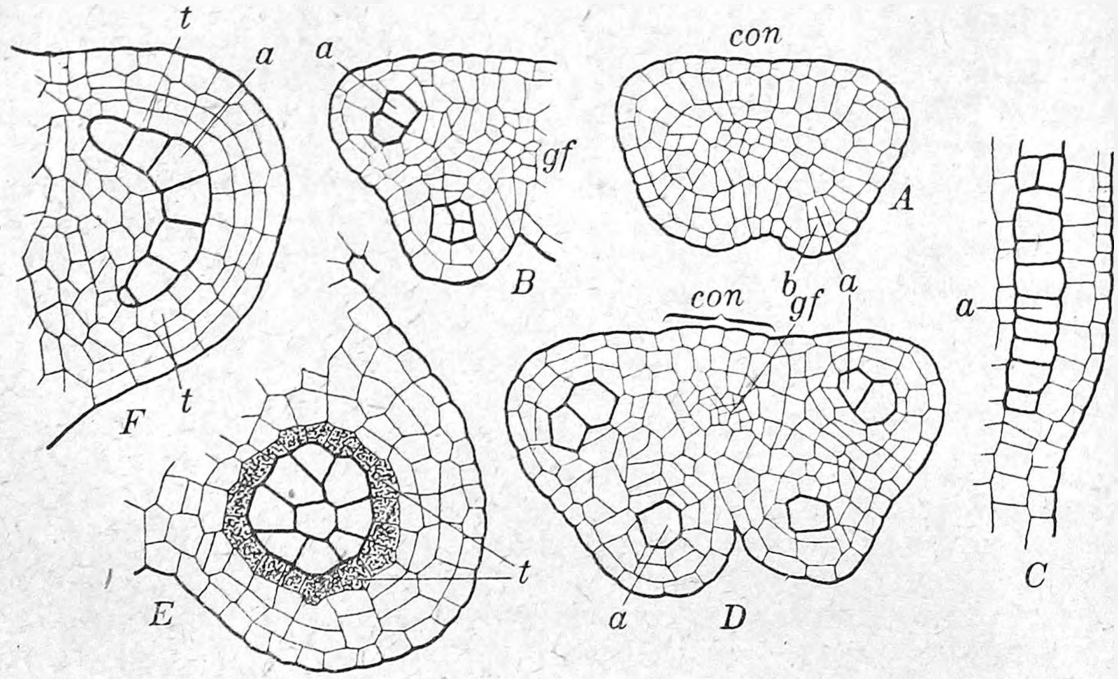



Рис. 243. Заложение пыльцы в молодом пыльнике: *A* — *D* — Doronicum macrophyllum; *E* — Menyanthes trifoliata; *F* — Mentha aquatica: *C* — продольный разрез, прочие поперечные. Везде *a* означает клетки, порождающие впоследствии пыльцу (археспорий); *con* — спайка; *gf* — сосудный пучок; *t* — выстилающий слой. (По Вармингу.)

расположению этих клеток можно предсказать, где произойдет трещина. Этот волокнистый слой пыльника отличается большим разнообразием строения у разных растений. Слой клеток, непосредственно окружающий гнездо, замечателен тем, что клетки его часто вытянуты по радиальному направлению и наполнены густою желтоватою протоплазмою: это — выстилающий слой

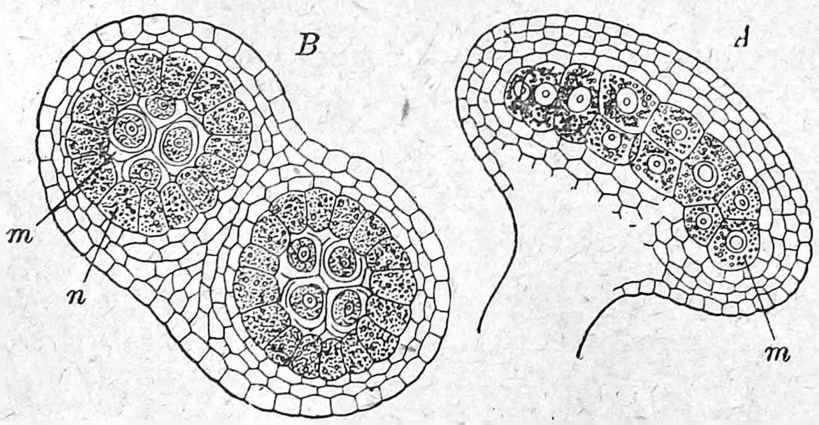



Рис. 244. Пыльник Althaea rosea в продольном (*A*) и поперечном (*B*) разрезе: *m* — производящие клетки пыльцы; *n* — выстилающий слой. (По Саксу.)



Рис. 245. Схематический поперечный разрез молодого пыльника губоцветного. (По Вармингу.)

(рис. 244, *n*). [Этот слой возникает иногда, как, например, у ряда представителей порядков Polycarpicae и Helobiae, не из постенных слоев, как у большинства растений, а из спорогенного. Клетки выстилающего слоя содержат более густую плазму, нередко с ясно обозначенными вакуолями, что придает этим клеткам некоторое сходство с железистыми. Обычно в клетках выстилающего слоя нахо-

[1] Mohl в его Verm. Schr., p. 64; Leclerc du Sablon, 1885; Schwendener, 1899.

дятся два и более ядер.] Во время формирования пыльцы выстилающий слой исчезает, отчего гнезда пыльника увеличиваются Протоплазма разрушенных выстилающих клеток доставляет, повидимому, материал для питания молодых пылинок и наружного утолщения их оболочек. Некоторое время остаются еще заметными и ядра бывших клеток. [У ряда растений стенки клеток выстилающего слоя растворяются, а протопласты их врастают внутрь пыльцевых мешков между пылинками, сливаясь в один общий плазмодий; ядра последнего принимают иногда амебовидную форму. Такой видоизмененный выстилающий слой называется периплазмодием.] Таким образом, в стенке вполне развитого пыльника мы находим только нежную кожицу и подкожный слой клеток, снабженных сетчатым или спиральным утолщением (рис. 246). В то время, как происходит дифференцировка стенок пыльника, из крупных клеток археспория получается пыльца, причем каждая производящая клетка образует через деление четыре пылинки. При этом происходит редукционное деление клеточного ядра (стр. 41), так что ядро пылинки (микроспоры) содержит лишь половинное число хромозом. У однодольных производящая клетка большею частью делится сначала на две клетки (рис. 28 и 247), из которых каждая получает перегородку, перпендикулярную к прежней. Перегородка здесь появляется сразу на всем своем протяжении. У большей части двудольных растений производящая клетка делится прямо на четыре клетки. Она имеет часто неправильную, например тетраэдрическую форму, но округленную полость, вследствие неравномерного утолщения стенок. Сначала в ней замечается одно ядро; затем появляются через повторное деление четыре ядра, которые располагаются или три в одной плоскости, а четвертое в другой (как углы тетраэдра), или все четыре в одной плоскости (рис. 248). Потом содержимое начинает перетягиваться от периферии к центру, стремясь образовать вокруг каждого ядра особый шаровидный комок протоплазмы; в местах перетягивания тотчас же происходит отложение целлюлезы на поверхности плазмы, так что весь процесс производит такое впечатление, будто от стенок производящей клетки начинают расти снаружи внутрь перегородки, сильно утолщенные при основании. Это происходит, впрочем, лишь до известной глубины, а затем внутренние части перегородок формируются сразу. Получаются четыре камеры, каждая с содержимым и ядром (рис. 248). Содержимое в камерах слегка съеживается и облекается новою целлюлезною оболочкою: таким образом, в каждой камере, которую иногда называют специальною производящей клеткой, получается через обновление одна клетка, которая и есть пылинка. Дальнейшее изменение заключается в том, что растворяются оболочки как специальных,

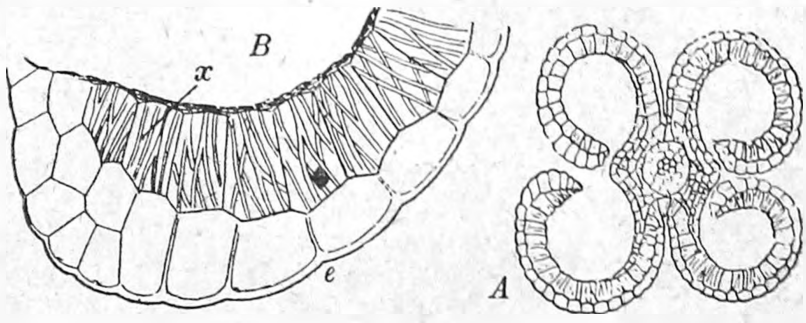



Рис. 246. *A* — поперечный разрез пыльника (лопнувшего и без пыли) Butomus; *B* — часть стенки пыльника: *e* — кожица, *x* — волокнистый слой. (По Саксу.)

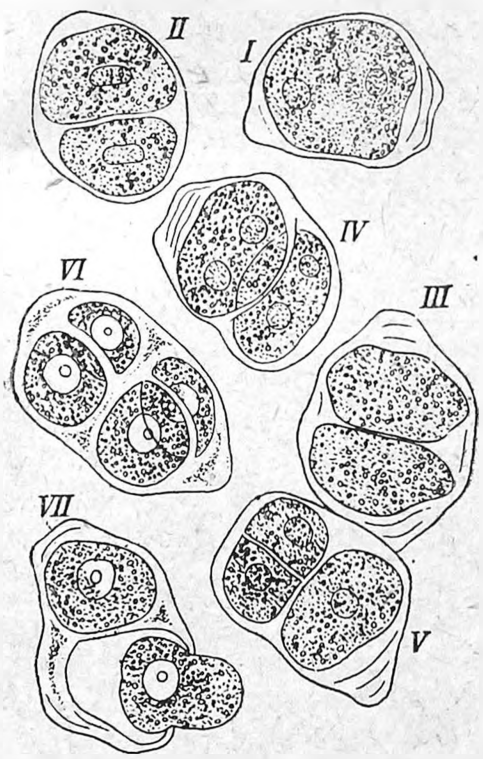



Рис. 247. Развитие пыльцы Funkia ovata. Увелич. 550. (По Саксу.)

так и общих производящих клеток, вследствие чего пылинки, соединенные прежде по четыре, разъединяются, после чего еще значительно растут. [Фарр (Farr C. H., 1916) более точно изучил процесс заложения перегородок при образовании тетрад пыльцы. По его наблюдениям, у материнской клетки пыльцы табака стенка сперва не толще, чем у вегетативных клеток, но когда в ядре этой клетки наступают профазы гетеротипического деления, стенка ее заметно утолщается. После гомеотипического деления все четыре ядра протопласта располагаются по углам клетки, напоминающей тетраэдр с закругленными углами и ребрами. В середине каждой из четырех плоскостей тетраэдрической клетки в ее кожистом слое возникает углубление, связанное бороздой с такими же углублениями соседних плоскостей; стенка клетки вовлекается в этот процесс пассивно. Возникшие четыре углубления на поверхностях тетраэдра продвигаются к центру клетки, где и встречаются. В этот момент, таким образом, протопласт состоит из четырех масс протоплазмы, каждая со своим ядром. Возникшие четыре клетки сперва имеют эллиптическую форму, которая постепенно переходит в округлую. В это же время стенка материнской клетки утончается и совершенно растворяется. Таким образом, в заложении оболочек пылинок веретено гетеротипического и гомеотипического деления не участвует. Такой тип одновременного образования четырех пылинок называется еще симультанным в отличие от последовательного или сукцедаппого, при котором как после гетеротипического, так и после гомеотипического деления закладывается клеточная пластинка.]

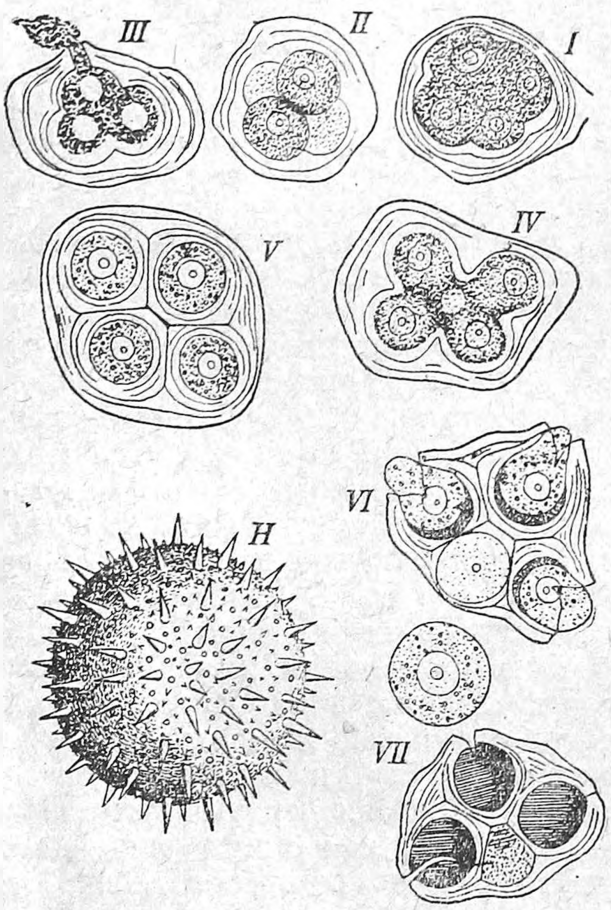



Рис. 248. Развитие пыльцы Althaea rosea через четвертование производящей клетки. *H* — готовая пылинка. (По Саксу.)

Обратимся теперь к рассмотрению готовых крупинок плодотворной пыли.[1]

Величина пылинок весьма различна и колеблется между широкими пределами, хотя для каждого растения она весьма постоянна. Только у помесей пыльца очень неровная, так как встречается много пылинок, не достигших полного развития;[2] этим даже пользуются, чтобы в сомнительных случаях узнавать помесь. Примером очень мелкой пыльцы может служить незабудка, а очень крупной — тыква. Вообще у тыквенных, а также и у мальвовых, пыльца настолько крупная, что отдельная пылинка ясно различима простым глазом. Форма пылинок также весьма разнообразна (рис. 249): шаровидная (всего чаще), эллиптическая, тетраэдрическая и т. д. У некоторых водных растений пыльца состоит из длинных нитевидных клеток (такова, например, пыльца Zostera[3]).

Особенно разнообразно и часто характерно строение оболочки пылинок, так что иногда по пылинке можно узнать, какому растению она принадлежит. Почти

---

[1] Mohl, 1834, Fritzsche, 1837; Schacht, 1860 — важнейшая работа; Luerssen, 1869; Edgeworth (miss), 1877 (плохая работа); H. Fischer, 1890; Biourge, 1892; Parmentier, 1901.

[2] См. например, Шмальгаузен, 1881; Фокке (Focke, 1881), где собрана литература; Енчич (Jenčič, 1900); Яичевский (Janczewski, 1908), — Ribes. Явление недоразвития пыльцы у помесей было известно еще Кёльрейтеру (1761).

[3] О развитии ее см. Rosenberg, 1901.

всегда оболочка в каждой пылинке двойная; внутренняя — и н т и н а — почти однородна, наружная же — э к з и н а — устроена весьма разнообразно у различных растений. Только у некоторых водных растений нет вовсе экзины. Эти две оболочки имеют совершенно различный химический состав. Долгое время считали интину чисто целлюлезною оболочкою, а экзину — кутинизованною; однако, то и другое несправедливо; интина обыкновенно не синеет от хлорцинкиода и состоит, повидимому, главным образом из пектиновых веществ (ср. стр. 66), а экзина хотя во многих отношениях и напоминает кутикулу, но отли-

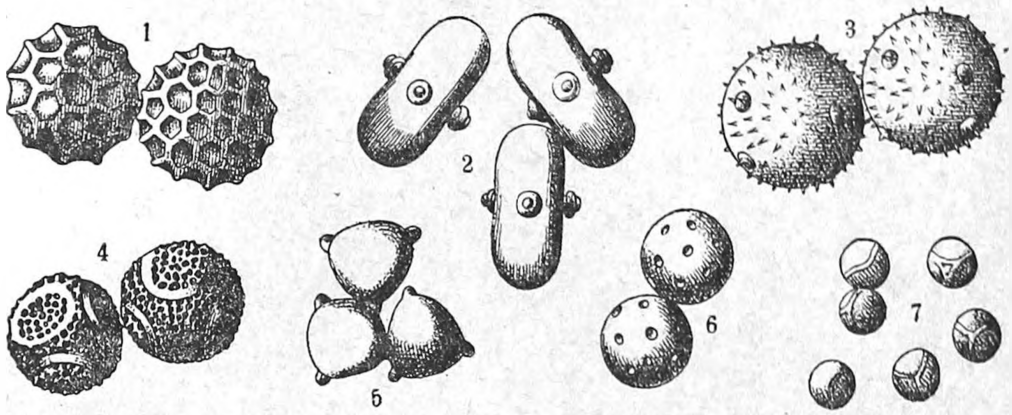



Рис. 249. Пыльца: *1*) Cobaea scandens. *2*) Morina persica. *3*) Cucurbita Pepo. *4*) Passiflora kermesina. *5*) Circaea alpina. *6*) Convolvulus sepium. *7*) Cannabis sativa. Увелич.: 1—3 (80); 4, 5, 7 (130); 6 (227). (По К е о н е р у.)

чается от кутинизованных и суберинових оболочек легкою проницаемостью для воды. Интина играет более важную роль, чем экзина, потому что при опылении, когда пыльца падает на рыльце, интина вырастает в так называемую п ы л ь ц е в у ю т р у б к у,[1] которая спускается по столбику в завязь, внедряется в семяпочку и производит оплодотворение; экзина же в этом процессе участия не принимает. Интина образует сплотную оболочку без всяких отверстий, тогда как в экзине имеются особые места, предназначенные для выхода пыльцевой трубки; обыкновенно это лишь утонченные места — поры, но иногда даже настоящие отверстия в экзине. Интина под отверстиями или порами экзины представляется, напротив, утолщенною. Число, расположение и строение мест, предназначенных для выхода пыльцевой трубки, различно для разных растений: их бывает или одно, или, чаще, несколько — от двух до шести и более; из каждого может выступить пыльцевая трубка, хотя каждая пылинка выпускает почти всегда одну только трубку. У многих однодольных в пылинке находится только одно место, откуда выходит пыльцевая трубка. В сухой пылинке это место имеет вид складки или желобка на поверхности, который исчезает при смачивании. У двудольных пылинка имеет обыкновенно несколько мест для выхода трубки, иногда много (рис. 251), но в особенности распространена пыльца с тремя порами (рис. 249, *5*, и рис. 250). В местах, назначенных для выхода пыльцевой трубки, экзина или очень тонка, или ее нет там вовсе; когда пылинка лежит в воде, интина выпячивается сквозь эти отверстия в виде сосочков (рис. 250). Иногда такие отверстия бывают закрыты крышечками из кутинизованного вещества, так что из экзины как бы вырезан в этом месте кружочек, представляющий крышечку; интина, вырастая в пыльцевую трубку, в таком случае только приподнимает

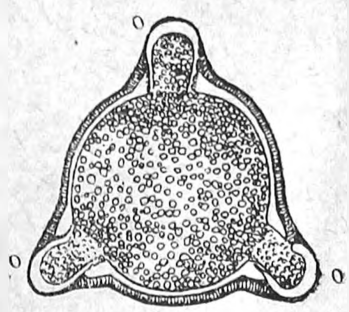



Рис. 250. Пылинка Epilobium в оптическом разрезе: *o* — бородавки интины. Увелич. 550. (По С а к с у.)

[1] Присутствие пыльцевой трубки так характерно для семенных растений, что подало повод к названию их с и ф о н о г а м н ы м и в отличие от споровых, микроспоры которых лопаются и выбрасывают заключенные в них оплодотворяющие элементы (живчики). [T r a n k o w s k y, 1930.]

эту крышку; так, например, у тыквы мы видим несколько отверстий, закрытых крышечками, на которых находятся шипы (рис. 249, *3*, и рис. 252). Помимо образования мест, предназначенных для выхода пыльцевой трубки, экзина представляет весьма сложное строение: редко наружная поверхность ее бывает гладкой; чаще она покрыта шипами, бугорками, перекладинами и т. п., которые образуются вследствие местного наружного утолщения. Получающиеся при этом узоры отличаются нередко большою правильностью (рис. 248, *H* и 249, *1* и *4*), иногда позволяющею определить растение, из которого пыльца взята. На разрезах строение экзины некоторых растений оказывается очень сложным. На рис. 251 изображена часть разреза экзины мальвового растения. Места, предназначенные для выхода пыльцевой трубки, которых здесь очень много, представляют несквозные отверстия, а только сильно утонченные части экзины; в наружном слое экзины наблюдаются особые полости, содержащие масло и открывающиеся наружу несколькими тонкими канальцами; кроме того, вся поверхность экзины усеяна бугорками. Иногда на поверхности пылинки, вместо бугорков, находится сетка, составленная из перекрещивающихся между собой перекладин (рис. 249, *1*); петли этой сетки производят часто впечатление очень мелких клеток — ошибка, в которую некогда впал даже такой исследователь, как М о л ь.

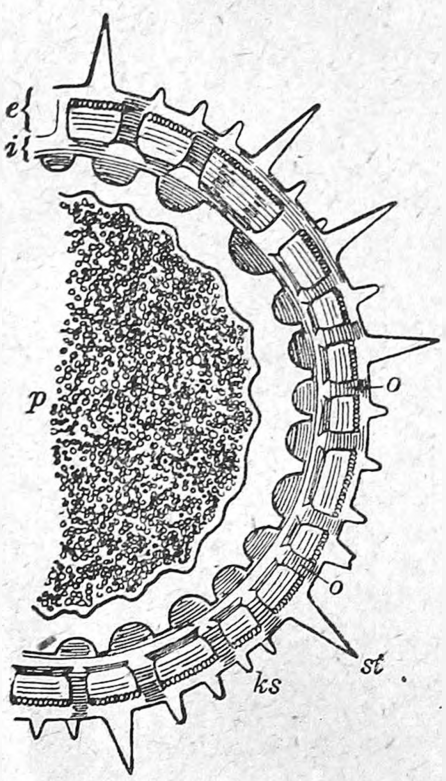



Рис. 251. Часть пылинки Althaea rosea в разрезе: *st*—крупные, *ks*—мелкие иглы экзины; *o* — отверстия; *e* — экзина; *i* — интина; *p* — съеженное содержимое. Увелич. 800. (По С а к с у.)

Гораздо важнее оболочки содержимое пылинки, так как в процессе оплодотворения оно играет первенствующую роль. В молодой пылинке заключено одно клеточное ядро, но перед окончательным созреванием пыльцы ядро это распадается делением на два, и одно из них входит в состав небольшой клетки, так как она не отделяется целлюлезною перегородкою от прочего содержимого пылинки. Эту маленькую клетку, в виду дальнейшего ее значения, называют г е н е р а т и в н о ю к л е т к о ю, а большую, развивающую впоследствии пыльцевую трубку, — в е г е т а т и в н о ю к л е т к о ю.[1] Генеративная клетка вначале чечевицеобразно прилегает к оболочке, но потом отделяется от нее и лежит свободно внутри зрелой пылинки, вместе с ядром вегетативной клетки (рис. 253, 254 и 263), принимая иногда серповидную форму (рис. 253). В протоплазме, наполняющей пылинку, часто находится масса раздробленного крахмала, скрывающего описанные ядра и делающего пылинку в воде непрозрачною; просветляется она от эфирного, например, лимонного или гвоздичного масла. В воде пылинка разбухает и, наконец, лопается, выпуская в виде червеобразной массы содержимое, мелкие зерна которого дрожат в воде, обнаруживая так называемое молекулярное, или броуновское движение. Напротив, в растворе сахара пылинки развивают нормальные пыльцевые трубочки, подобно тому как это происходит на рыльце.

Не всегда пыльцевая крупинка представляет одну клетку; иногда каждая пылинка состоит из 4, 8, 16, 32 и более клеток, и в таком случае пыльца получает вообще название с л о ж н о й. Объяснить себе, почему число клеток всегда кратно четырем, — нетрудно, вспомнив, что пыльца образуется через деление производящих клеток на 4; если не происходит растворения оболочек общих и специальных клеток, то получаются сложные пылинки, состоящие из четырех клеток; если, сверх того, остаются соединенными несколько производящих клеток, то

[1] S t r a s b u r g e r, 1874; E l f v i n g, 1879.

число клеток в сложной пылинке будет кратное 4; соединение иногда простирается до того, что вся пыльца пыльникового гнезда образует как бы одну крупную многоклетную пылинку. Особенно поучительно в этом отношении семейство орхидных, где строение пыльцы у разных родов весьма различно; у одних она состоит из множества свободных одноклетных пылинок; у других в гнезде находится большое число пылинок, составленных каждая из четырех клеточек; у третьих замечается ограниченное число пылинок, но каждая представляет довольно крупную массу, в которой несколько производящих клеток остаются соединенными вместе; наконец, у четвертых вся плодотворная пыль гнезда соединилась в одну общую массу, получающую название п о л л и н а р и я, так что весь

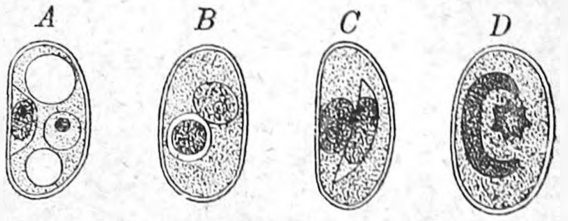



Рис. 253. Пылинка Tradescantia: *A*—*D* — последовательные изменения содержимого при созревании. Генеративная клетка, отделившаяся в *A*, дает серповидное тело в зрелой пылинке D. (По С т р а с б у р г е р у).

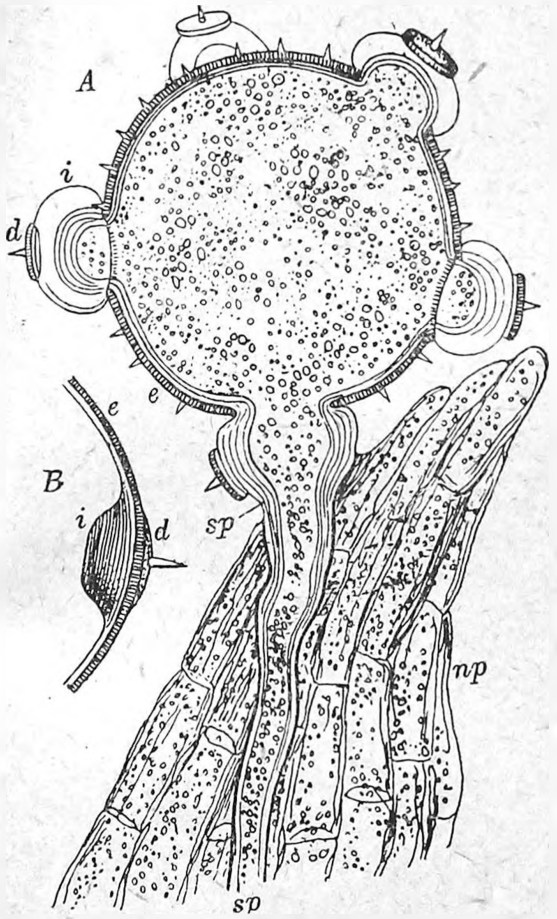



Рис. 252. *A* — пылинка тыквы, выпускающая пыльцевую трубку *sp* на ткани рыльца *np*; *i* — бородавки интины; *d* — крышки экзины *e*; *B* — часть разреза оболочки. (По С а к с у.)

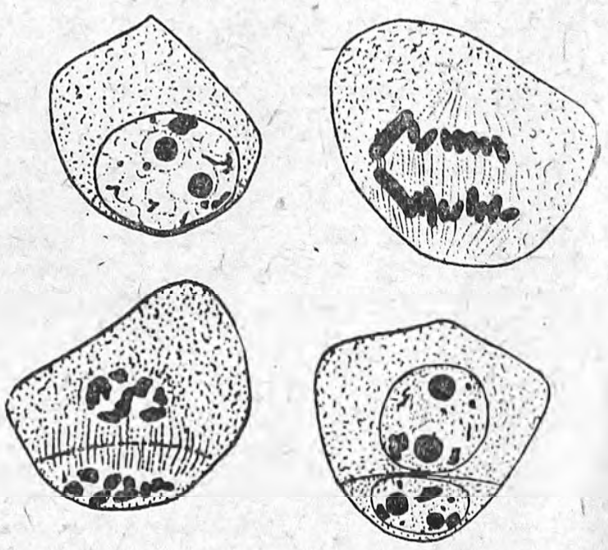


Рис. 254. Пылинки гнездовки (Neottia Nidus avis) в четырех стадиях развития: до, во время и после деления ее ядра. В зрелой пылинке (справа внизу) видны вегетативное ядро и генеративная клетка, чечевицеобразно прилегающая к оболочке. (По М о д и л е в с к о м у.)

пыльник содержит два поллинария. Кроме орхидных, поллинарии встречаются в сем. Asclepiadaceae. Семейству вересковых свойственна большею частью четырехклетная пыльца. Хороший пример сложной пыльцы, притом различной степени сложности, дает семейство мимозовых. [1]

П ы л ь ц а  х в о й н ы х  и  с а г о в ы х (голосемянных) построена несколько иначе, чем пыльца одно- и двудольных.

[Зрелая пылинка у саговых состоит из единственной клетки заростка, антеридиальной клетки и вегетативной клетки. При прорастании пыльцевой трубки вегетативная клетка удлиняется, а антеридиальная клетка делится на клетку-ножку и телесную клетку; из последней образуется два сперматозоида, снабженные ресничными аппаратами, которые возникают из блефаропластов.

[1] R o s a n o f f, 1866; G u i g n a r d, 1882.

Любопытную особенность обнаружили у Microcycas calocoma (из саговых). У этого растения образуется в пыльцевой трубке 8—10 телесных клеток, дающих начало 16—20 сперматозоидам (рис. 257).

У многих хвойных (ель, пихта, золотая лиственница и др.) строение пылинки несколько отлично.

Так, у Pseudolarix Kaempferi в одноядерной пылинке возникают путем трех последовательных делений ядра две клетки заростка, которые обычно начинают разрушаться еще в пылинке, одна антеридиальная клетка и вегетативная клетка. Позже антеридиальная клетка делится в свою очередь на клетку-ножку и телесную клетку; последняя же дает начало обоим спермиям, остающимся в плазме клетки (рис. 256).]

У сосны, ели и пихты пылинки снабжены по бокам двумя придатками, представляющими воздухоносные пузыри, способствующие разнесению пыли ветром (рис. 255, *B*); это не клетки, а только полости между интиною и экзиною; последняя, разрастаясь в этих местах, отстает от интины. Оболочка пузырей покрыта сетчатым рельефом, самая же пылинка имеет гладкую стенку.

**Строение пестика**. Стенка завязи имеет, в общем, строение листа: между внешнею и внутреннею кожицами лежит мякоть с сосудоволокнистыми пучками. Не только внешняя, но даже внутренняя кожица, выстилающая полость завязи, иногда снабжена устьицами и может производить во-

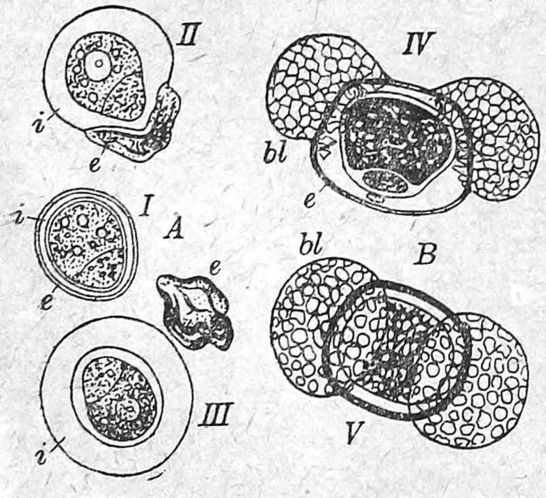



Рис. 255. *A* — пыльца Thuja orientalis; *B* — пыльца Pinus Pinaster: *e* — экзина; *i* — интина; *bl* — пузеревидные придатки экзины. (По Саксу.)

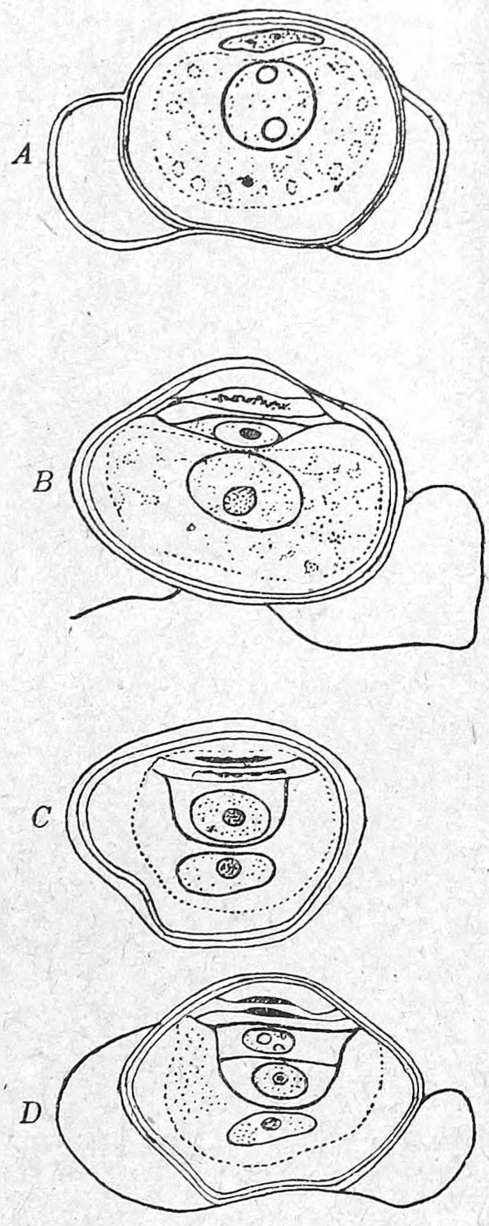



Рис. 256. Пылинка Pseudolarix Kaempferi: *A* — с одной клеткой заростка; *B* — с двумя клетками заростка; *C* — после третьего деления над антеридиальной клеткой лежат остатки обеих клеток заростка; *D* — антеридиальная клетка поделилась на клетку-ножку и телесную клетку. (По Мияке и Ясуни из Шпарфа.)

лоски. Слоев мякоти может быть один (Plantago), два (Chenopodium) или много. Мякоть эта то однородна, то обнаруживает некоторую дифференцировку по отношению к форме клеток и их содержимому. Сосудоволокнистые пучки располагаются в весьма различном числе, переходя из завязи в столбик и даже в рыльце. Изучение следования пучков в пестике и, в особенности, связи их с прочими пучками представляет известный морфологический инте-

рес,[1] так как дает некоторый материал для соображений касательно морфологической природы пестика. Анатомически же в пестике всего любопытнее ткань рыльца и проводящая ткань столбика и завязи.

Ткань рыльца[2] слагается из тонкостенных паренхимных клеток, почти всегда рыхло связанных друг с другом продольными рядами, нередко легко разъединяющимися в виде нитей. Поверхностные клетки обыкновенно образуют более или менее развитые сосочки, выделяющие бесцветную или желтоватую слизь.

Проводящая ткань[3] существует почти всегда, по крайней мере в столбике. По происхождению своему она весьма различна. У некоторых растений это просто кожица (внутренней стороны плодолистика), которая, изменив содержимое и стенки своих клеток, приспособилась к новому назначению (фиалка). В других случаях такое же изменение претерпевают, кроме кожицы, и один или несколько подкожных слоев. Но чаще проводящая ткань представляется новообразованием, которое получается весьма поздно или из кожицы (губоцветные, сложноцветные), или из подкожных слоев (орхидные, гвоздичные) через тангентальное деление их клеток. Нормально каждый плодолистик на каждом из краев своих образует участок такой ткани; поверхность ее может быть гладкая или покрыта сосочками или длинными волосками; стенки обыкновенно толстые, разбухшие, часто похожие на стенки колленхимы; срединные пластинки их нередко ослизняются, отчего происходит разъединение клеток, которые оказываются погруженными в основную студенистую массу или соединенными в весьма рыхлую ткань; клетки наполнены густым содержимым, нередко заключающим масло, крахмал, даже хлорофилл. Внутри завязи расположение и протяжение проводящей ткани различно, смотря по положению яичек; там, где, например, со дна возвышается одинокая семяпочка, микропиле которой приходится как раз под столбиком, завязь совершенно лишена проводящей ткани; в других случаях зато она может являться даже в виде самостоятельной части внутри завязи, так как отделяется от стенки и образует свободный шнурочек (сложноцветные). В столбике проводящая ткань или выстилает канал, сообщающий полость завязи с окружающею средою, или же занимает ось столбика в виде сплошной массы. История развития показывает, однако, что последняя получается лишь через позднейшее слияние; вначале канал всегда существует; на стенках его происходит сравнительно поздно формирование проводящей ткани из нескольких отдельных центров (смотря по числу плодолистиков), а потом эти участки сталкиваются и слипаются или даже совершенно сливаются, не оставляя и следов своего происхождения. Там, где существует канал, он при основании столбика нередко ветвится, открываясь в каждое из гнезд завязи отдельным устьем.

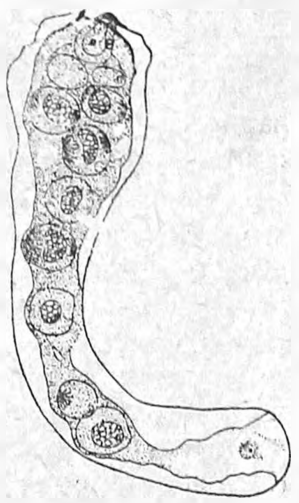


Рис. 257. Microcycas calocoma. Пыльцевая трубка, содержащая десять телесных клеток, из которых путем деления получаются двадцать сперматозоидов. В верхней части пыльцевой трубки находится маленькое вегетативное ядро, у основания — клетка-ножка и вдающаяся в нее клетка заростка. (По Кальдвелю.)

**Развитие семяпочки и оплодотворение**. Семяпочка возникает на семяносце в виде бугорка, состоящего из мелких паренхимных клеток; этот бугорок есть будущий нуцеллюс семяпочки, который обрастает затем одним или двумя покровами [(интегументами)], появляющимися при основании нуцеллюса в виде кольцеобразных валиков.[4]

---

[1] Van Tieghem, 1876.

[2] Behrens, 1875; Guéguen, 1900.

[3] Capus, 1879; Guéguen, 1900*a* u. 1901; Busse (орхидные), 1900.

[4] Warming, 1878; Vesque, 1878, 1879; Strasburger, 1874, 1879*a*; Fischer, 1880; Marshall-Ward, 1880; Treub et Mellink, 1880; Guignard, 1882, 1891; Went, 1887; Hegelmaier, 1889, 1891; Chauveaud, 1892; Mottier, 1895; Schwere, 1896; Osterwalder, 1898; Juel, 1900; Merrell (Silphium), 1900; Coultera. Chamberlain, 1901, 1903*b*; Mottier, 1904.

[Интегументы иногда срастаются над верхушкой нуцеллюса, но обычно они не смыкаются, образуя канал, через который пыльцевая трубка проникает в нуцеллюс; канал носит название микропиле (семявход).

Семяпочки по своей форме делятся на прямые (атропные), обратные (анатропные), согнутые (кампилотропные) и полусогнутые (гемитропные). Этим подразделением не исчерпывается все многообразие форм семяпочек, которое определяется характером изгиба семяпочки и ориентировкой микропиле по отношению к месту прикрепления семяпочки.

Таким образом, основными элементами семяпочки являются нуцеллюс, один или два интегумента и семяножка (фуникулус).

Число семяпочек в завязи у различных растений колеблется от одной (как, например, у гречихи, крапивы) до многих сотен (как у табака, орхидей).

Семяпочки делятся на крассинуцеллярные и на тенуинуцеллярные. У первых нуцеллюс представляет собой образование из многих рядов клеток, обычно еще долго сохраняющихся после образования зрелого зародышевого мешка и даже зародыша. У вторых, напротив, нуцеллюс состоит из незначительного числа клеток и большей частью вследствие разрушения (резорбции) его ткани исчезает (резорбируется) почти без остатка к моменту развития зародышевого мешка. В частности, верхушка нуцеллюса в одних случаях также резорбируется зародышевым мешком, в других же случаях, напротив, она сохраняется долгое время, образуя благодаря периклинальному делению клеток эпидермиса особый колпачок.

Место в семяпочке, где нуцеллюс и интегументы переходят в семяножку, называется халазой. Между халазой и нижним концом зародышевого мешка клетки в семяпочке могут деревенеть, как, например, у многих крапивоцветных (это образование названо ван-Тигемом гипостазой), либо эти клетки пробковеют.]

Вскоре по образовании нуцеллюса внутри его обозначается зародышевый мешок, представляющий в сущности макроспору. Долгое время происхождение его представляли себе очень просто; думали, что одна из внутренних клеток ядра непосредственно разрастается в зародышевый мешок. Однако, на деле этот процесс гораздо сложнее. Заложение зародышевого мешка совершается, как и заложение пыльцы тычинок, в подкожном слое; разница лишь та, что в пыльнике на этот процесс употребляется несколько клеток подкожного слоя, а в [семяпочке для каждого зародышевого мешка лишь] одна.

[Клетки, закладывающиеся в количестве одной или нескольких под кожицей нуцеллюса, носят название первичных археспорных клеток. Последние в дальнейшем развиваются двумя путями. Первичная археспорная клетка в одних случаях делится путем образования периклинальной перегородки на обращенную к кожице выстилающую или кроющую клетку и на лежащую под ней материнскую клетку зародышевого мешка; очень часто, однако, первичная археспорная клетка, не отделяя выстилающей, сама превращается в материнскую клетку зародышевого мешка. В зависимости от способа заложения материнской клетки зародышевого мешка у одних растений (почти всех спайнолепестных) мы и в развитой семяпочке находим зародышевый мешок прямо под кожицей нуцеллюса; но нередко он оказывается на известной стадии развития отделенным от микропиле не одним, а несколькими слоями клеток.

Материнская клетка зародышевого мешка отличается от всех прочих клеток нуцеллюса семяпочки тем, что в ней — при нормальных условиях — ядро подвергается не соматическому, а гетеротипному делению.

Образование зародышевого мешка из этой клетки может протекать следующими путями: в обычном, наиболее распространенном случае двукратное деление ядра материнской клетки зародышевого мешка, т. е. гетеротипическое и гомеотипическое, сопровождается образованием между новыми ядрами перегородок. Таким образом, в итоге получаются четыре макроспоры, из которых обычно нижняя, — т. е. наиболее удаленная от микропиле, и значительно реже верхняя или промежуточная — дает начало зародышевому мешку. Последний, разрастаясь, вы-

тесняет верхние сестрины макроспоры, которые постепенно разрушаются (рис. 259).

Однако, этот основной тип образования зародышевого мешка может видоизменяться. Зародышевый мешок возникает иногда из двух макроспор. Такой тип развития имеет место тогда, когда в первых двух клетках, возникших после гетеротипического деления, следующее за ним гомеотипическое деление ядер не сопровождается образованием клеточных перегородок. Тогда обычно нижняя двухъядерная клетка становится зародышевым мешком.

Наконец, у отдельных растений и первое гетеротипическое деление ядра материнской клетки зародышевого мешка не сопровождается клеточным делением. В таком случае материнская клетка дает непосредственно начало зародышевому мешку, включающему в себе все четыре ядра макроспор.

Независимо от способа образования зародышевого мешка его дальнейшее формирование у большинства растений происходит следующим путем.] Первичное ядро зародышевого мешка распадается делением на два (рис. 260, *B*, *C*), которые направляются к двум полюсам мешка. Скоро каждое из новых ядер претерпевает

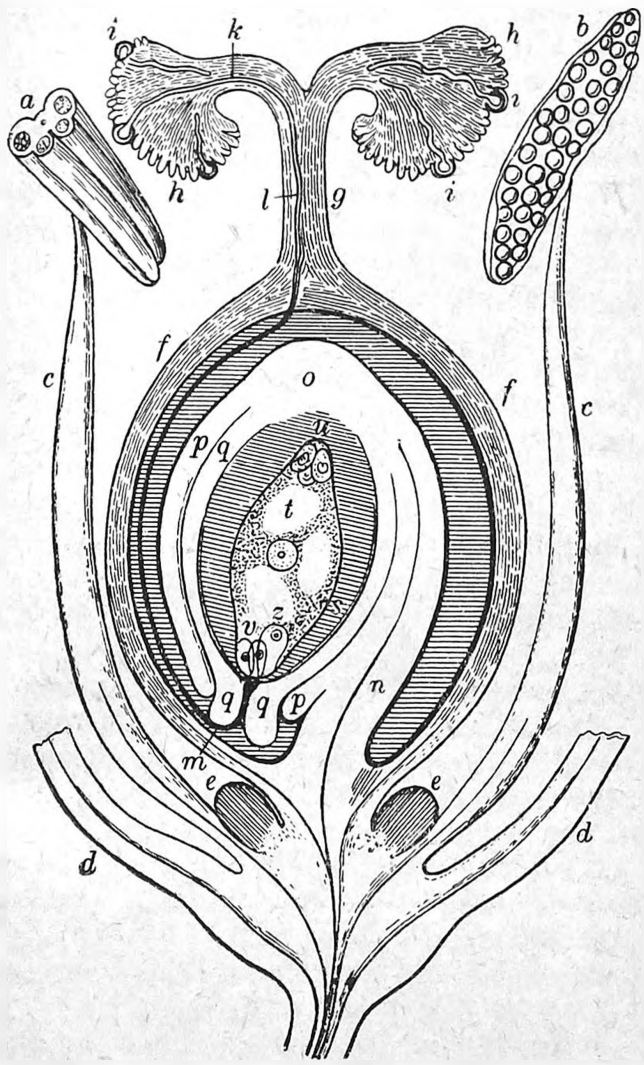



Рис. 258. Схематическое изображение цветка в продольном разрезе: *a* — поперечный разрез пыльника до его раскрывания; *b* — треснувший вдоль пыльник; *c* — тычиночная нить; *d* — покров цветка; *e* — нектарии; *f* — стенка завязи; *g* — столбик; *h* — рыльце; *i* — прорастающие пылинки; *klm* — пыльцевая трубка, проникшая в семявход (микропиле); *n* — семяножка согнутой семяпочки; *o* — основание семяпочки (халаза); *p* — внешний, *q* — внутренний покровы семяпочки; *s* — нуцеллюс ее; *t* — полость зародышевого мешка; *u* — основание последнего с антиподами; *v* — синергиды; *z* — яйцо. (По Саксу.)

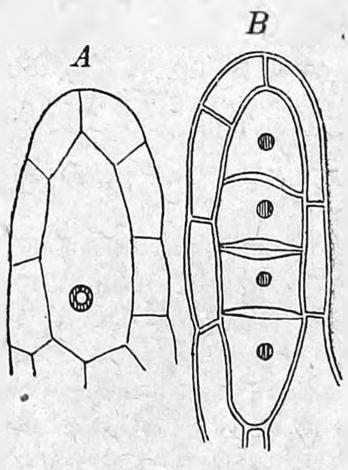



Рис. 259. Нуцеллюс семяпочки Senecio на двух ранних стадиях развития. В *B* первоначальная крупная клетка распалась на четыре; нижняя из них, вытесняя прочие, даст зародышевый мешок (макроспору). (По Вармингу.)

в свою очередь деление (рис. 260, *D*—*F*); наконец, тот же процесс повторяется еще раз, обыкновенно в плоскостях взаимноперпендикулярных (рис. 260, *G*). Таким образом, внутри зародышевого мешка получается теперь всего восемь ядер — по четыре в каждом из полюсов. Скоро три из четырех ядер каждого полюса облекаются протоплазмою, превращаясь в плотно друг к другу прилегающие клетки, а два, оставшиеся свободными и называемые полярными ядрами, сближаются друг с другом и, рано или поздно, сливаются в одно, так называемое вторичное ядро. Три клетки, образовавшиеся в конце,

более удаленном от семявхода, не принимают участия в процессе оплодотворения и называются антиподами;[1] из трех же клеток, занимающих противоположный конец зародышевого мешка, одна только (рис. 261) представляет действительное, способное к оплодотворению яйцо, а прочие две Страсбургер назвал вспомогательными клетками или синергидами. Синергиды (рис. 261, *b*) занимают самую верхушку мешка, яйцо же помещается несколько ниже. Есть между ними и другие различия: яйцо и каждая из синергид снабжены клеточным ядром и большою вакуолью, но в яйце ядро помещается позади вакуоли (ближе к свободному концу клетки), а в синергидах — наоборот. При известном положении семяпочки (рис. 261, *B*) синергиды взаимно друг друга прикрывают, и тогда кажется, будто вершина зародышевого мешка занята всего двумя клетками. Во время опи-

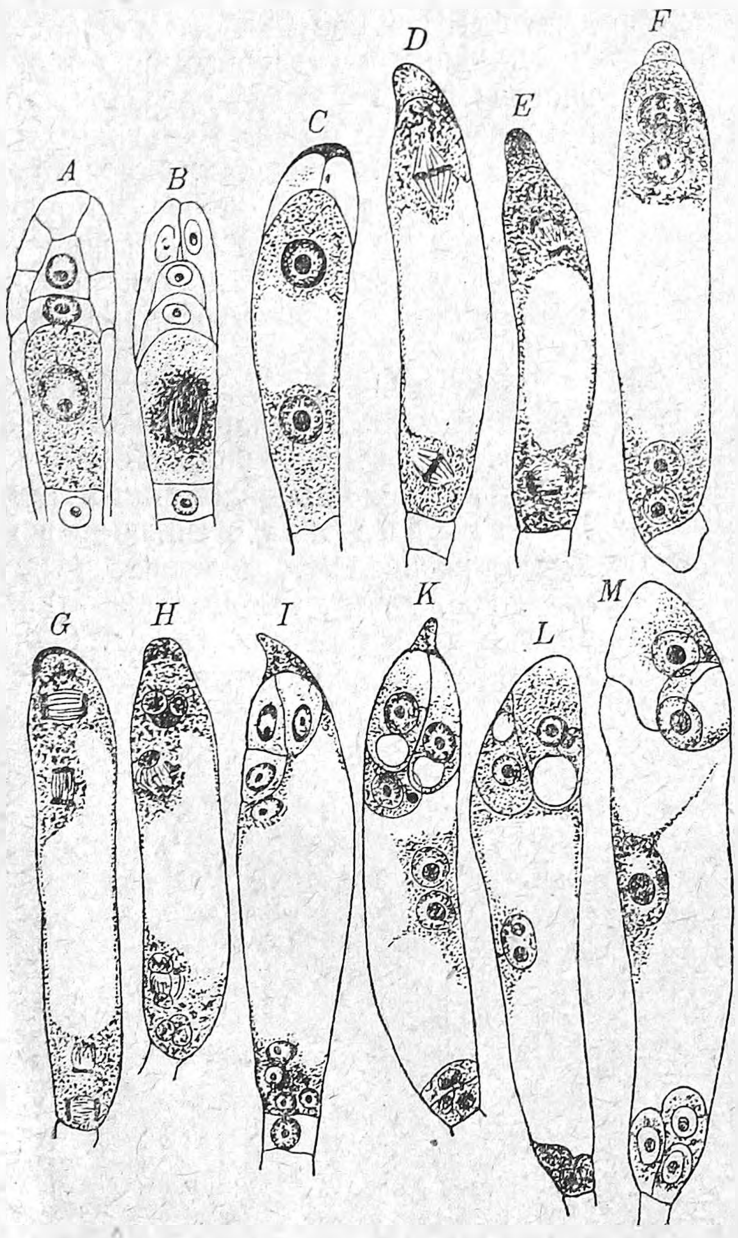



Рис. 260. Развитие зародышевого мешка в семяпочке Monotropa Hypopitys. (По Страсбургеру).

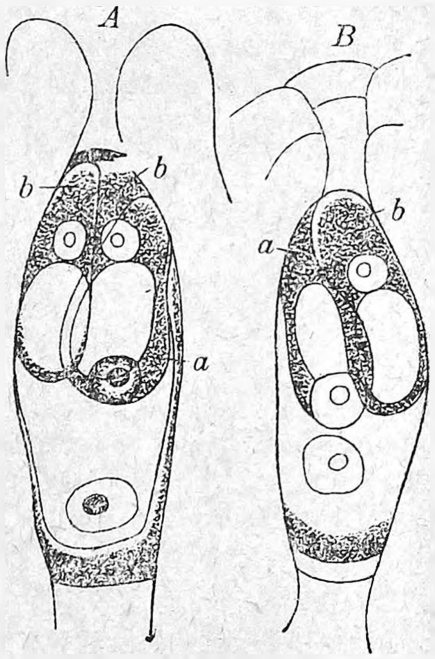



Рис. 261. Готовый половой снаряд в семяпочке Orchis pallens перед оплодотворением: *A* и *B* — два разных положения; в *A* видно яйцо *a* и обе синергиды *b*, а в *B* — яйцо и только одна синергида. Зародышевый мешок совершенно вытеснил здесь ткань нуцеллюса. (По Страсбургеру).

санных изменений зародышевый мешок продолжает разрастаться, причем иногда вытесняет уже до оплодотворения большую часть или даже все клетки ядра, так что прилегает прямо к интегументу семяпочки. Там, где ткань ядра семяпочки сохраняется, зародышевый мешок часто окружен особым слоем клеток, вполне соответствующим выстилающему слою пыльникового гнезда.

[1] Значение антипод неизвестно. Некоторые авторы приписывают им особую роль проводников питательных веществ к развивающемуся зародышевому мешку. См. Westermaier, 1890, 1896; Goldflus, 1898, 1899; Balicka-Iwanowska, 1899; Loetscher, 1905. Впрочем, антиподы не всегда оправдывают свое название, так как могут оказаться сдвинутыми набок или даже придвинутыми к половому снаряду. Нередко антиподы рано исчезают, но иногда они после оплодотворения усиленно размножаются, например у Sparganium, где из них получается до 150 клеток (Campbell, 1899*b*). Большим числом антипод отличаются Araceae (Campbell, 1900).

Наравне с антиподами этот слой считают проводником питательных веществ к зародышевому мешку.[1] Есть даже растения, у которых верхушка зародышевого мешка, заключающая половой снаряд, свободно выставляется из микропиле в полость завязи.[2] У некоторых растений — например у всех розоцветных, многих лютиковых — в семяпочке залагается несколько зародышевых мешков рядом, но вскоре один берет перевес над всеми прочими, так что готовая семяпочка имеет обычное строение. Итак, перед оплодотворением зародышевый мешок содержит в конце, обращенном к семявходу, половой снаряд из трех клеток (две синергиды и яйцо), на противоположном конце — три также антиподные клетки, а в центре мешка или ближе к одному из концов помещается клеточное ядро, как будто не принимавшее участия в формировании названных клеток (ср. схематический рис. 258). Синергиды обнаруживают иногда при вершине особую полосатость, причина которой еще окончательно не выяснена. Шахт,[3] впервые заметивший ее, видел в ней выражение волокнистого строения самой плазмы и назвал нитчатым аппаратом. По мнению Страсбургера, эта часть синергиды состоит из целлюлезы, полосатость же зависит от тонких канальцев, пронизывающих целлюлезную массу и содержащих зернистую плазму. Над этими целлюлезными колпачками синергид оболочка зародышевого мешка растворяется, так что они служат как бы пробками, плотно затыкающими названное отверстие.

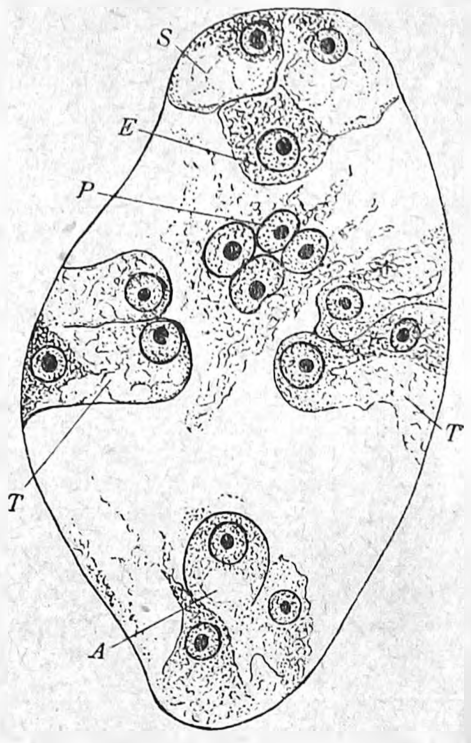



Рис. 262. Зародышевый мешок Euphorbia procera: *S* — синергиды; *E* — яйцеклетка; *P* — четыре полярных ядра; *A* — три антиподы; *T* — две боковые триады клеток. (По Модилевскому.)

Таково строение семяпочки у одно- и двудольных растений до оплодотворения. Дальнейшее развитие происходит в громадном большинстве случаев (ср. ниже партеногенез) только в случае оплодотворения, для чего пыльца должна попасть на рыльце. Процесс перенесения пыльцы на рыльце и вызываемые им изменения в цветке составляют опыление; оплодотворением называется совокупность изменений, вызываемых прикосновением пыльцевой трубки к зародышевому мешку.

У некоторых растений из весьма различных групп дело не останавливается на образовании восьми ядер, а происходит еще одно деление, и в зародышевом мешке получается не восемь, а шестнадцать ядер, дальнейшая судьба которых различна иногда даже у разных видов того же рода. Так, у Peperomia pellucida (Campbell, 1899*a*) два ядра дают группу из двух клеток (яйцо и синергида), шесть — изолированные клетки, а восемь ядер сливаются, образуя вторичное ядро, тогда как у Peperomia hispidula последнее получается слиянием четырнадцати ядер (Johnson, 1907; см. реф. в Bot. Cbl., 107, p. 296). У Gunnera macrofilla (Ernst, 1908) из шестнадцати ядер четыре находятся у семявхода, а двенадцать — на противоположном конце мешка; шесть из них входят в состав антипод, а другие шесть сливаются между собою и с верхним полярным ядром. Особенно интересный случай описал Модилевский (1909) для Euphorbia procera. Первые четыре ядра располагаются здесь в зародышевом мешке крестообразно и делятся еще двукратно. В результате получается: яйцо [и две синергиды], три антиподы, две боковые группы из трех клеток каждая и четыре сливающихся полярных ядра [(рис. 262)]. Pandanus (Campbell, 1908) напоминает Peperomia: у семявходного конца всего два ядра, а на противоположном — до двенадцати. С другой стороны, встречается изредка уменьшенное против нормального число ядер. Так, у Oenothera Lamarckiana их всего четыре вместо восьми (Geerts, 1908, 1909), не получается вовсе антипод и нижнего полярного ядра; тем не менее происходит нормальное двойное оплодотворение (см. ниже). Сходные явления наблюдаются и у Cypripedium (Pace, 1907). [У Plumbagella micrantha и у ряда других Plumbaginaceae материнская клетка зародышевого мешка превращается непосредственно в зародышевый мешок. Первые два деления ее ядра, являющиеся гетеротипическим и гомеотипическим,

[1] См. особенно работы Гольдфлюса (Goldflus, 1898—1899), Балицкой-Ивановской (Balicka-Iwanowska, 1899) и Биллингса (Billings, 1901).

[2] Например, у Torenia asiatica из сем. Scrophulariaceae.

[3] Schacht, 1858; Скробишевский, 1884; Habermann, 1906.

приводят к образованию четырех ядер макроспор, которые одновременно и составляют четыре ядра молодого зародышевого мешка. Ядра эти не претерпевают дальнейших делений и дают начало одной яйцеклетке, одной антиподе и двум полярным ядрам (D a h l g r e n O., 1916).

Все наблюденные разнообразные случаи образования зародышевых мешков укладываются в схему, предложенную еще в 1920 году М о д и л е в с к и м. Эта схема предусматривала возможность образования ядра зародышевых мешков, отличающихся от типичного восьмиядерного. Некоторые из этих типов зародышевого мешка были впоследствии действительно обнаружены рядом исследователей. В приводимой таблице представлены возможные основные двенадцать типов зародышевых мешков.

**Классификация зародышевых мешков по способу их возникновения и примеры для каждого типа зародышевых мешков**

| Число ядер, образующихся в каждой макроспоре | Число макроспор, участвующих в образовании зародышевого мешка | | |
|---|---|---|---|
| | четыре | две | одна |
| Восемь | Тридцатидвухъядерный<br>Четырехспоровый<br>Гипотетический тип<br>Наблюденные у Valerianaceae зародышевые мешки с 32 ядрами не содержат яйцеклетки и иных клеток, являясь стерильными | Шестнадцатиядерный<br>Двуспоровый<br>Гипотетический тип<br>Наблюден в отдельных случаях у Reseda alba | Восьмиядерный<br>Односпоровый<br>Тип так называемого нормального зародышевого мешка; наиболее распространен и наблюден более чем у 1000 видов |
| Четыре | Шестнадцатиядерный<br>Четырехспоровый<br>Наблюден примерно у 40 видов<br>Euphorbia procera (четырехполюсный)<br>Gunnera macrophylla (двуполюсный)<br>Peperomia hispidula (однополюсный) | Восьмиядерный<br>Двуспоровый<br>Наблюден примерно у 80 видов<br>Scilla sibirica<br>Trillium grandiflorum | Четырехъядерный<br>Односпоровый<br>Наблюден примерно у 10 видов<br>Oenothera Lamarckiana<br>Epilobium angustifolium<br>Circaea lutetiana<br>Gastrodia alata |
| Два | Восьмиядерный<br>Четырехспоровый<br>Наблюден примерно у 70 видов<br>Armeria alpina<br>Statice sinuata<br>Adoxa Moschatellina | Четырехъядерный<br>Двуспоровый<br>Наблюден примерно у 7 видов<br>Cypripedium spectabile<br>Podostemon subulatus | Двухъядерный<br>Односпоровый<br>Наблюден у 1 вида<br>Dicraea elongata |
| Одно | Четырехъядерный<br>Четырехспоровый<br>Наблюден примерно у 5 видов<br>Plumbago pulchella<br>Plumbagella micrantha | Двухъядерный<br>Двуспоровый<br>Гипотетический тип, не наблюденный | Одноядерный<br>Односпоровый<br>Гипотетический тип, не наблюденный |

Из таблицы видно, что образование зрелого зародышевого мешка определяется с одной стороны числом макроспор, входящих в его состав, а с другой — числом ядерных делений в каждой макроспоре. В связи с этим обстоятельством восьмиядерные и четырехъядерные зародышевые мешки могут возникать тремя, шестнадцатиядерные — двумя путями. Все такие способы возникновения зародышевого мешка и наблюдены. Из двух возможных случаев образования двухъядерных зародышевых мешков один случай наблюден у Dicraea. Тридцатидвухъядерные зародышевые мешки наблюдены были у Valerianaceae без дифференцировки, однако, на яйцеклетку и прочие типичные клетки для зародышевых мешков и оказавшиеся стерильными.

Все указанные типы зародышевых мешков надо признать нормальными и возникающими разными путями, но встречающимися с различной частотой. При этом, если данный вид растения обладает определенным типом орбазования зародышевого мешка, то этот тип будет обязателен для всех особей. Однако, благодаря высокой пластичности зародышевых мешков нередко наблюдаются различные отклонения от упомянутых основных типов. Эти отклонения могут возникать у любого из приведенных в таблице типов. Для примера можно привести орхидею Neottia Nidus avis. У этого растения в зрелом зародышевом

мешке, возникающем из двух макроспор по типу Scilla, вместо восьми ядер образуется только шесть в виду того, что нижние два ядра в зародышевом мешке не подвергаются последнему делению. Число подобных и иных аномалий весьма значительно; иногда они составляют для данного вида растения постоянное явление, в других случаях возникают изредка и случайно. Все зародышевые мешки с такими отклонениями и, особенно, упрощениями надо рассматривать как производные от основных типов.[1]]

Пылинка, попав на рыльце, выпускает пыльцевую трубку, которая благодаря липкому соку рыльца разрастается дальше и спускается по каналу столбика (если он есть) в полость завязи; если столбик не имеет канала, то ось его состоит из рыхлых клеток проводящей ткани, которые пыльцевая трубка раздвигает. Очевидно, что чем длиннее столбик, тем большей длины достигает пыльцевая трубка. У некоторых растений пыльцевая трубка с самого же начала внедряется между клетками рыльца, у других же она забирается даже в самые сосочки рыльца; растет некоторое время внутри клеток и уже при выходе из них следует далее по межклетным ходам. [2] Врастание пыльцевых трубок вовнутрь столбика еще не служит провозвестником предстоящего оплодотворения, так как может иногда совершаться даже на рыльце совершенно чуждого растения. [3] Рыльце и проводящая ткань оказывают на пыльцевые трубки так называемое хемотропическое действие, [4] т. е. притягивают их к себе благодаря содержанию известных веществ; иногда это углеводы, иногда белковые вещества. По мере разрастания трубки оставшаяся на рыльце пылинка, а затем и основная часть трубки, постепенно опорожниваются от содержимого, которое перемещается к возрастающему молодому концу пыльцевой трубки. Опорожненная часть может отгородиться от живой, сочной части целлюлезной пробочкой, но вообще деления в пыльцевой трубке не происходит; как бы она ни была длинна, вся трубка есть простой вырост пылинки. Во время роста в ней наблюдается оживленное движение плазмы. Крахмал, наполнявший крупинку, постепенно исчезает, клеточное же ядро и генеративная клетка сохраняются и поступают в пыльцевую трубку. Мало того, генеративная клетка то раньше, то позже производит делением своего ядра две клетки или два ядра, играющие при оплодотворении роль живчиков.

[В настоящее время у высших растений известны случаи образования оплодотворяющих элементов как в виде мужских половых клеток, так и в виде мужских половых ядер. Однако, гибридизационные работы позволяют говорить в пользу исключительного значения ядра. Согласно наблюдениям Навашина над Lilium Martagon, протоплазма генеративной клетки, после образования в ней двух ядер, разрушается еще в пыльцевой трубке и оплодотворяющими элементами являются только ядра. Дальнейшие исследования Навашина установили любопытные подробности образования половых ядер в пыльцевой трубке лилии. Генеративная клетка, вступая в узкую пыльцевую трубку, сильно вытягивается, и хромозомы получают вид длинных нитей с очень ясным на всех стадиях четковидным или зернистым строением; ядерная пластинка сильно скошена, и почти или совершенно незаметно нитей веретена.

Наравне с новыми работами, совпадающими по своим результатам с наблюдениями Навашина, имеется ряд исследований, неоспоримо устанавливающих образование из генеративной клетки двух мужских половых клеток, что видно из следующего описания.

У многих растений пылинка остается двуклетной и, следовательно, двухъядерной, т. е. состоящей из вегетативной и генеративной клеток с их ядрами; последняя приступает к делению на два мужских половых ядра уже в момент прорастания пылинки в пыльцевую трубку. Однако, имеется ряд семейств, у которых деление ядра генеративной клетки происходит в самой пылинке. Таким путем

---

[1] [Жадовский А., 1925; Magnus W., 1903; Модилевский Я. С., 1918; Оксіюк П., 1927, 1929; Modilewski, 1929; Scharf, K., 1913.]

[2] Strasburger, 1884*b*. Ср., однако, C. Müller (1894), по которому пыльцевые трубки у гвоздичных растут в самой толще стенки сосочка, в ослизненном среднем слое ее, никогда не проникая в полость клетки.

[3] Strasburger, 1886.

[4] Molisch, 1889, 1893; Miyoshi, 1894; Lidforss, 1899. Ср. однако, замечания Навашина, 1898; Longo, 1903*b*; Kirkwood, 1906; Mathewson, 1906.

возникают трехъядерные пылинки, известные для представителей ряда семейств, например Gramineae, Caryophyllaceae.

В пылинках генеративное ядро всегда лежит в обособленной генеративной клетке, что подтверждают работы лаборатории Финна. Утверждение, что у ряда растений генеративное ядро лежит непосредственно в плазме пылинки, повидимому ошибочно и вызвано трудностями исследования и разграничения плазмы генеративной клетки от плазмы вегетативной клетки в пылинке (рис. 263).

Мужские половые элементы, независимо от того, образуются ли они от деления генеративной клетки в пылинке или в пыльцевой трубке, в одних случаях представляют собою, как указано выше, бесплазменные ядра, в других — половые клетки. Число наблюдений последнего порядка заметно возросло за последнее время. Клетки эти имеют своеобразную форму с сильно вытянутым одним приостренным концом, причем плазма этих мужских половых клеток ясно отличается от плазмы пыльцы или пыльцевой трубки. Такого типа клетки установлены Финном и другими исследователями у ряда семейств, как, например, Asclepiadaceae, Cuscutaceae, Campanulaceae, Linaceae (по неопубликованным данным), Violaceae, Butomaceae и у ряда других (рис. 263).

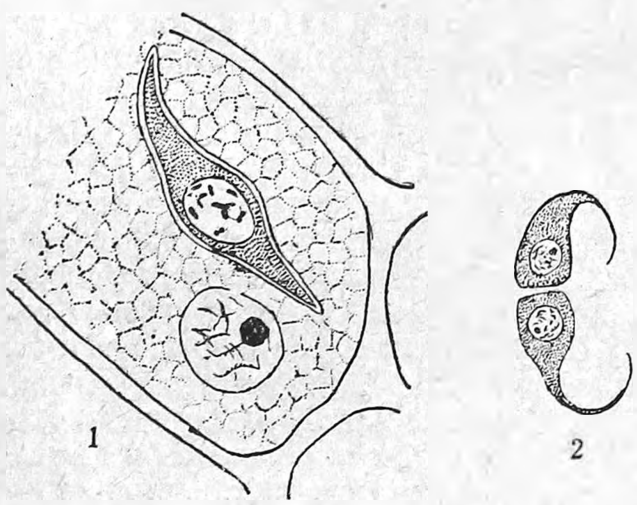



Рис. 263. Asclepias Cornuti: *1* — часть одной из клеток поллиния (пыльцевого зерна) с генеративной клеткой и вегетативным ядром; генеративное ядро в поздней профазе деления; *2* — мужские клетки тотчас после их образования в пыльцевом зерне, снабженные длинными хвостообразными придатками. Увел. 650. (По Финну.)

В зародышевом мешке ядра мужских половых клеток обычно теряют одевающую их протоплазму, но иногда можно наблюдать ее сохраняющейся вокруг ядер и в зародышевом мешке.

Из опубликованной работы над мужскими половыми элементами у Lilium regale видно, что и у этого растения благодаря специальной технике удалось выявить присутствие двух мужских половых клеток. Таким образом, работа С. Навашина над Lilium Martagon в этой части, равно как наблюдения над другими растениями, где ныне принимается образование мужских половых элементов в виде ядер, а не клеток, требуют нового переисследования. [1]]

Достигнув полости завязи, пыльцевая трубка попадает иногда прямо в семявход семяпочки, но это только когда семяпочка одна и притом прямая и стоячая; иначе пыльцевым трубкам (так как на рыльце падает обыкновенно много пылинок и каждая выпускает трубку) приходится пройти значительное расстояние по внутренней стенке завязи, следуя полоскам проводящей ткани (стр. 257), которые приводят пыльцевые трубки к семяпочкам. В громадном большинстве случаев пыльцевая трубка проникает в семяпочку через микропиле последней (рис. 258), чтобы направиться далее к вершине зародышевого мешка, где лежит подлежащая оплодотворению яйцеклетка. У некоторых растений, однако, для достижения той же цели пыльцевая трубка, пренебрегая семявходом, избирает другой путь и проникает в нуцеллюс семяпочки снизу, через так называемую халазу (место, где нуцеллюс и покровы переходят в семяножку), пробираясь отсюда к вершине зародышевого мешка. Это явление, получившее название халазогамии, [2] было

[1] [См. Finn W., 1925, 1926; Финн В., 1935; Dahlgren O., 1927; Wulff H. D., 1933; Holmgren, 1919.]

[2] Treub, 1891; Навашин, 1893—1895 и 1893*a* — береза; также 1895*b*, 1897 — Juglans; 1895*a*, 1898 — Ulmus; 1899 — Corylus; Benson, 1894 — сережчатые; Zinger, 1898 — Cannabineae; Karsten, 1902 — Juglandaceae; Billings, 1903 — Carya; Frye, 1903 — Casuarina; Juel, 1903 — Casuarina; Longo, 1903*a*, *c*; Lloyd, 1904 — Cucurbitaceae и Rubiaceae; Schattuck, 1905 — Ulmus americana.

В виду того, что у голосемянных (см. ниже) пыльцевая трубка разрастается по ткани, Навашин

открыто Трейбом у тропических растений — казуарин, но замечательные исследования Навашина показали, что оно свойственно многим из наших однопокровных — березе (рис. 264), ольхе, лещине, грабу, грецкому орешнику, а у вязов пыльцевая трубка, также минуя семявход, пробирается к вершине зародышевого мешка кратчайшим путем сбоку, пересекая интегументы семяпочки (рис. 265).

При обыкновенной порогамии пыльцевая трубка, пройдя микропиле, или тотчас встречает обнаженную вершину зародышевого мешка, заключающую синергиды и яйцо, или сначала разрыхляет паренхимные клетки нуцеллюса, прикрывающие вершину зародышевого мешка, а затем уже достигает последнего. Оболочка зародышевого мешка, как мы видели, в месте прикрепления синергид

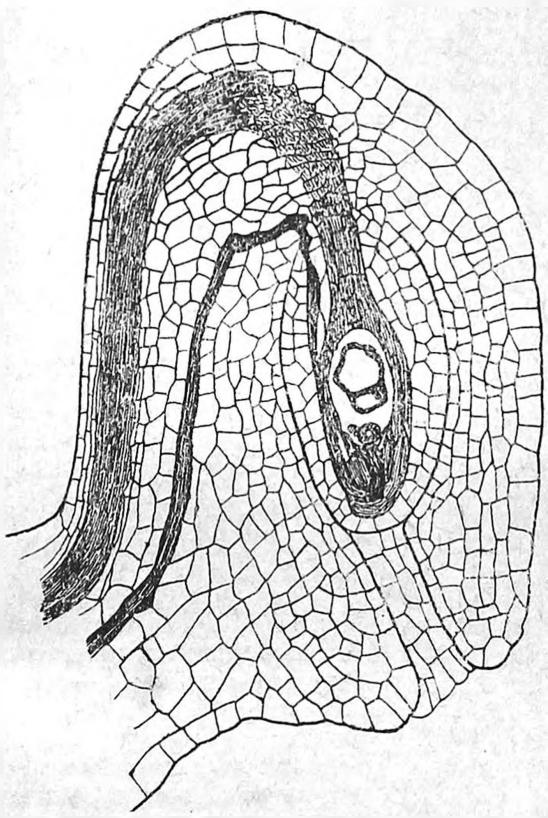


Рис. 264. Семяпочка березы во время оплодотворения. Пыльцевая трубка проникает снизу, через халазу, а не через семявход (халазогамия). (По Навашину.)

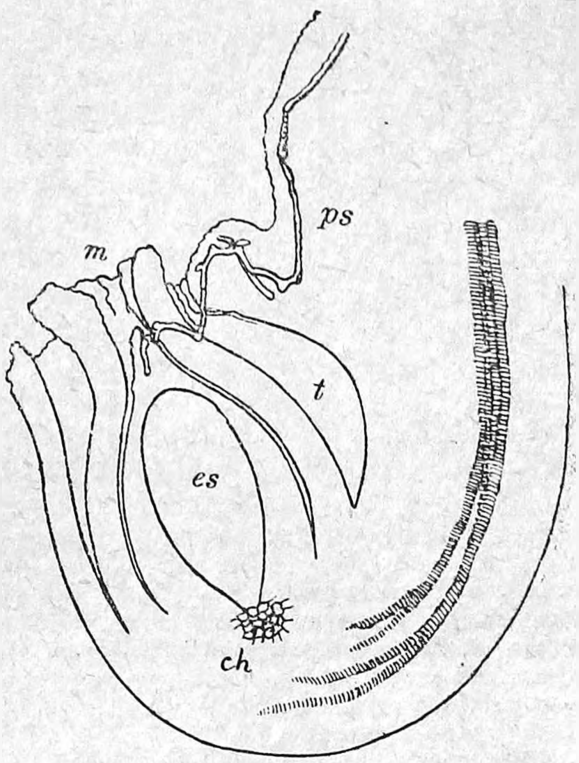



Рис. 265. Семяпочка Ulmus effusa: пыльцевая трубка *ps* проникает не через семявход *m*, а сквозь покровы; *es* — зародышевый мешок: *ch* — халаза; *t* — полость между двумя покровами семяпочки. (По Навашину.)

сильно разрыхлена или даже вовсе растворена. Пыльцевая трубка концом своим плотно прикладывается здесь к синергидам, а иногда даже пускает отросток к самому яйцу, пробирающийся между двух синергид. Последние [(часто одна из них)] теряют прежние определенные контуры и превращаются в бесформенную, сильно преломляющую свет массу, как бы оплывающую яйцо. Из разбухшего конца пыльцевой трубки выскользают затем оба мужских половых ядра.[1] Одно из них сливается с ядром яйцеклетки (рис. 266). В этом слиянии двух половых ядер мы и усматриваем самую суть оплодотворения. Оплодотворенная яйцеклетка облекается целлюлезной оболочкой и начинает разрастаться для образования зародыша — важнейшей части того семени, которое получается из оплодотворенной семяпочки.

---

считал халазогамию первичною формою, свойственною древнейшим двудольным, стоящим ближе всего к голосемянным; из халазогамии, по его мнению, постепенно выработалась порогамия, причем вязы занимают как бы середину между халазогамными и порогамными растениями. Однако, дальнейшие наблюдения показали, что халазогамия встречается у растений из весьма разнородных групп; она свойственна, например, многим видам Alchemilla, тыкве и др.

[1] Выскользание клеточного ядра из пыльцевой трубки в зародышевый мешок заметил впервые Горожанкин у хвойных, а затем уже это важное наблюдение подтвердил и для покрытосеменных Страсбургер.

Блестящие исследования Навашина, тотчас же подтвержденные Гиньяром, а затем и другими, [1] показали, что второе мужское половое ядро сливается (рис. 266) с ядром зародышевого мешка.[2] Таким образом, у высших растений наблюдается двойное оплодотворение, причем результатом одного является развитие зародыша, а результатом другого — развитие в зародышевом мешке клеток так называемого эндосперма; ядра, производящие оплодотворение, часто принимают вид [внешне напоминающий слегка] живчиков.

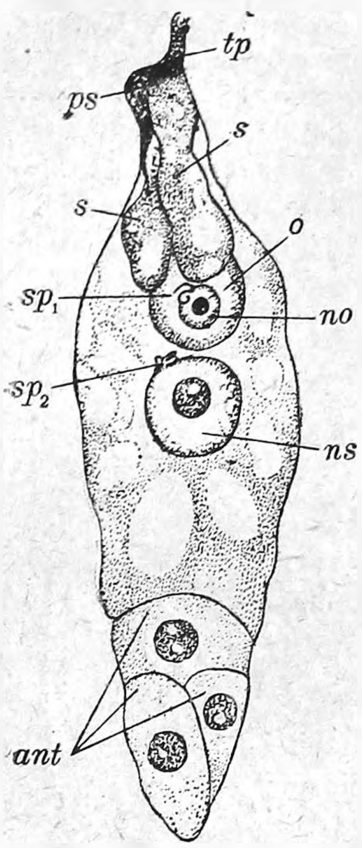



Рис. 266. Helianthus tuberosus (земляная груша). Двойное оплодотворение в зародышевом мешке: *tp* и *ps* — остатки пыльцевой трубки; *ss* — синергиды; *o* — яйцеклетка; *ant* — антиподы; $sp_1$ и $sp_2$ — мужские ядра; одно из них сливается с ядром яйцеклетки *no*, другое — с ядром зародышевого мешка *ns*. (По Навашину.)

После оплодотворения в зародышевом мешке (одно- и двудольных) происходит образование эндосперма,[3] которое наблюдается даже у растений с безбелковыми семенами; только здесь образовавшийся было эндосперм скоро исчезает, так что в готовом семени его нет. Эндосперм образуется двояко; в обоих случаях он представляет ткань, состоящую из паренхимных клеток, которые, в случае сохранения, наполнены веществами, могущими служить пищей для молодого растеньица; но клетки эти в полости зародышевого мешка возникают либо через свободное образование, либо через деление зародышевого мешка. Свободное образование происходит обыкновенно там, где зародышевый мешок после оплодотворения сильно разрастается. При этом ядро мешка (получившееся, как мы видели, через слияние двух и даже трех ядер) делится на два ядра; каждое из них делится в свою очередь, и процесс этот повторяется много раз, так что получается большое число ядер, размещающихся в стенкоположном слое плазмы

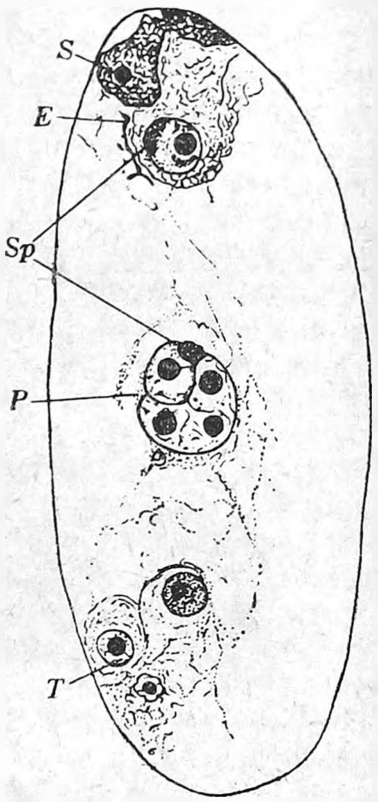



Рис. 267. Euphorbia procera. Двойное оплодотворение в зародышевом мешке: *S* — помутневшая синергида; *E* — яйцеклетка; *Sp* — оба мужских половых ядра, из которых одно сливается с ядром яйцеклетки, а другое с четырьмя полярными ядрами *P*; *T* — одна из триад. (По Модилевскому.)

---

[1] Навашин, 1898, 1900; Guignard, 1900*b* — Tulipa, Narcissus, Scilla, Caltha, Ranunculus; и др., Reseda, Hibiscus, Rudbeckia и др.; 1900*a* — Tulipa; 1901 — Najas, Ranunculaceae, Zea Mays 1902 — Solanaceae; 1904 — Malvaceae; Strasburger, 1900*a*, 1901*a*; Thomas, 1900*a* — Caltha; Land, 1900 — Erigeron и Silphium; Benson, Sanday a. Berridge, 1906 — Carpinus; Eichler, 1906 — Tragopogon; Schmid, 1906 — Scrophulariaceae; Schiller, 1907 — Gnaphalium; Geerts, 1908 — Oenothera; Modilewski, 1909 — Euphorbia procora; Ernst u. Schmidt, 1909 — Rafflesia.

[2] У лилии оба ядра, не вошедшие в состав полового снаряда и антипод (ср. выше), в момент оплодотворения еще не слиты между собою. Мужское ядро прикладывается к верхнему из этих ядер, а затем уже оно сливается с нижним. У орхидных рода Cypripedium, где имеется лишь одно полярное ядро (см. стр. 259), с мужским ядром сливается не только оно, но еще и ядро одной из синергид (Pace, 1907), причем хромозомы трех ядер образуют и после слияния в одно общее ядро три ясно заметные группы. [У Euphorbia procera, где имеется четыре полярных ядра, при двойном оплодотворении второе мужское половое ядро сливается со всеми четырьмя полярными (рис. 267).]

[3] Hofmeister, 1858*a*, 1859, 1861; Strasburger, Zellbildung u. Zelltheilung и в др.; Soltwedel, 1882; Hegelmaier, 1885, 1886; Billings, 1901; Campbell, 1905 — Araceae; Schmid, 1906 — Scrophulariaceae.

на равных расстояниях одно от другого. Пока продолжается рост мешка, ядра продолжают размножаться делением; с окончанием же роста в плазмовых нитях, связывающих делящиеся ядра (рис. 268), возникает сразу целая сеть перегородок, так что стенка зародышевого мешка выстилается одним слоем с самого же начала плотно сомкнутых между собою многогранных паренхимных клеток. Вначале эти клетки еще лишены оболочек на внутренней стороне, обращенной к полости зародышевого мешка, потом клетчатка выделяется и здесь. Если мешок очень узок, то уже одного слоя клеток эндосперма оказывается достаточно для его выполнения, но обыкновенно возникшие описанным путем клетки размножаются далее делением, распадаясь перегородками, параллельными поверхности мешка, на два, три и более слоев. Это продолжается до тех пор, пока весь зародышевый мешок не наполнится такими клетками. Совокупность последних и представляет так называемый эндосперм, который, следовательно, занимает всю полость зародышевого мешка; но у некоторых растений (например, у кокосовой пальмы, где зародышевый мешок имеет большую полость) клетки эндосперма только выстилают совнутри его оболочку, остальное же пространство занято жидкостью. Это один тип образования эндосперма. Другой тип представляет развитие эндосперма посредством деления клеток. Зародышевый мешок получает поперечную перегородку, которая разделяет его на две клетки; эти клетки также получают перегородки, что продолжается до тех пор, пока зародышевый мешок не превратится в паренхимную ткань, совершенно сходную с эндоспермом, образовавшимся по первому типу. Но нередко в развитии эндосперма участвует только известная и притом различная часть зародышевого мешка; у одних растений зародышевый мешок разделяется перегородкой на две части, из которых только в верхней или только в нижней происходит образование клеток эндосперма; у других растений он получает две поперечные перегородки, распадаясь на три клетки, из которых только средняя служит для развития эндосперма. Эти видоизменения часто характерны для целых семейств. У растений с безбелковыми семенами клетки эндосперма скоро исчезают или, если и образуется масса ткани, выполняющая весь зародышевый мешок и окружающая зародыш, то последний так сильно разрастается, что прилегает прямо к кожуре и вытесняет эндосперм, питательные вещества которого переходят в семядоли.

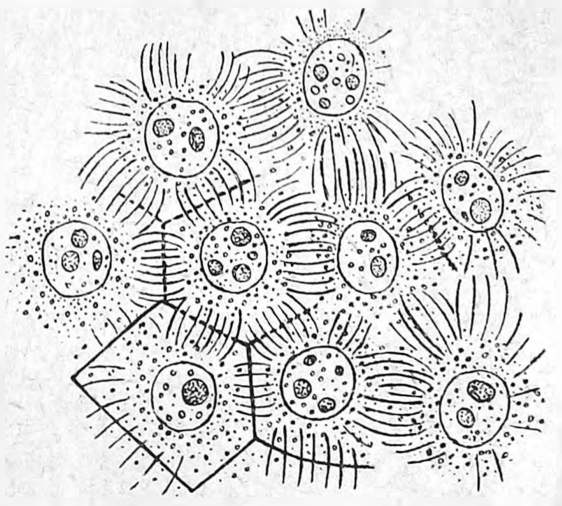


Рис. 268. Образование клеток эндосперма в зародышевом мешке Agrimonia Eupatorium: между ядрами начинают возникать перегородки. Очень сильное увеличение. (По Страсбургеру.)

У некоторых растений, например у орхидных, эндосперм не образуется вовсе. Навашин (1900) пробовал объяснить это отсутствием у них двойного оплодотворения. По его наблюдениям над тропическими орхидными (на острове Яве), полярные ядра остаются не слитыми и не обнаруживают стремления к слиянию с мужским ядром. Однако, Страсбургер (1900*a*) показал, что у туземных орхидных двойное оплодотворение совершается, и тем не менее эндосперм не образуется. [1]

В теоретическом толковании двойного оплодотворения ученые расходятся. Навашин рассматривает эндосперм как второй зародыш, равноправный настоящему и находящийся с ним в антагонизме; рано или поздно, смотря по тому, получается ли семя с эндоспермом или без него, второй зародыш поедается первым. Гиньяр, напротив, не хочет признать равноправности зародыша и эндосперма и в слиянии мужского ядра с вторичным ядром зародышевого мешка усматривает лишь ложное оплодотворение.

Сильным аргументом в пользу воззрения Навашина служат так называемые ксении — случаи, в которых при скрещивании влияние отцовского организма сказывается не только на зародыше, но и на эндосперме. Наиболее известны ксении у кукурузы, где их изучали почти одновременно Корренс и Чермак и Уэббер.

[1] См. также Pace, 1907 — Cypripedium; Brown, 1909 — Habenaria.

Известны случаи образования эндосперма в зародышевом мешке без всякого оплодотворения, но они вполне объяснимы с точки зрения партеногенеза (см. ниже).

Во время образования эндосперма зародышевый мешок сам разрастается вместе с семяпочкою, так что если до оплодотворения и оставалась ткань нуцеллюса, то теперь она исчезает и сохраняются только части, соответствующие покровам (кожура) и зародышевому мешку (эндосперм и зародыш). Но у некоторых растений ткань нуцеллюса сохраняется и в семени; тогда она наполняется питательными веществами и образует белок, который называется наружным (так как он лежит снаружи зародышевого мешка), или п е р и с п е р м о м, в отличие от внутреннего белка, или э н д о с п е р м а. Это мы видим, например, у Nymphaeaceae, семена которых заключают как внутренний, так и наружный белок; есть и такие растения, у которых наружный белок существует, а внутреннего нет. После всего сказанного происхождение из семяпочки различных частей семени будет для нас совершенно ясно. Кожура представляет видоизменение интегументов (почти всегда только внешнего) семяпочки, а зародыш получается из оплодотворенной яйцеклетки.

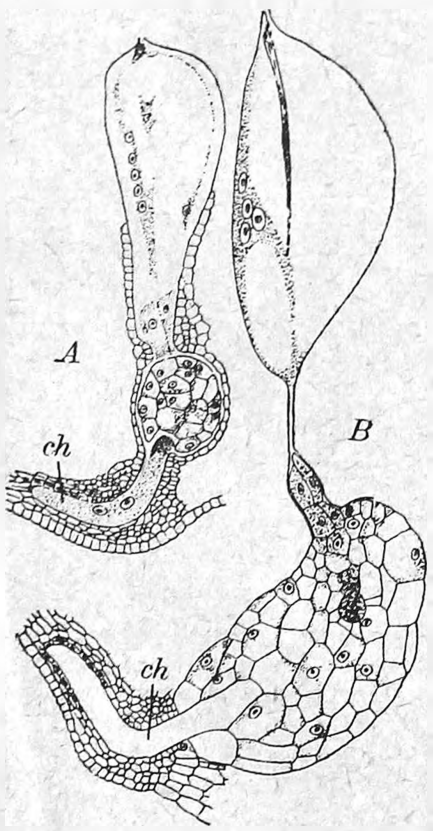



Рис. 269. Stachys silvatica. *A* — образование многоядерного микропилярного гаустория и двухъядерного халазального *ch*; *B* — более поздняя стадия: зародыш окружен клеточным эндоспермом; в халазальном гаустории содержимое исчезло. (По Ш н а р ф у.)

[В зародышевых мешках, в которых после оплодотворения образуется клеточный эндосперм, возникают нередко гаустории. Последние образуются часто в тех местах, где внутренняя кутикула отсутствует, а именно в области халазы, у которой она отсутствует с самого начала, а также в области микропиле, где кутикула растворяется. В зародышевых мешках с ядерным эндоспермом иногда также развиваются гаустории в виде выростов, начинающих усиленную жизнедеятельность после возникновения ядер эндосперма. Такого рода гаустории встречаются у свеклы, у которой в зародышевом мешке образуется большой слепой вырост, проходящий мимо антипод вглубь халазы; сходного типа образования возникают в зародышевых мешках отдельных крапивоцветных и других семейств.

Гаустории эндоспермального происхождения обнаруживают большое разнообразие форм. Прототипом гаусториев является обильное скопление в антиподальной части зародышевого мешка густой плазмы, в которой располагается несколько ядер эндосперма. Последние отличаются от прочих ядер эндосперма большими размерами, более интенсивным окрашиванием и стойкостью. Такие гаустории известны у некоторых видов крапив, молочаев, донника и ряда других растений.

Более резко дифференцированы гаустории в зародышевых мешках с клеточным эндоспермом; у губоцветных и норичниковых нередко они одновременно возникают в микропилярном и халазальном концах зародышевых мешков в виде слепых удлиненных выростов; они внедряются глубоко в окружающий зародышевый мешок, в ткань семяпочки и содержат по нескольку ядер эндосперма, как, например, у Stachys silvatica (рис. 269).

Иногда халазальному гаусторию дает начало нижняя из первых двух клеток эндосперма, как это имеет место у видов Thesium. Здесь нижняя клетка, сильно разрастаясь, проникает в виде слепого выроста глубоко в плаценту. Ядро этой клетки резко увеличивается, принимая амебовидную форму, и содержит огромное ядрышко также неправильной формы. Обильные хондриозомы в густой плазме своим положением указывают на как бы вращательное движение последней,

а все образование свидетельствует об интенсивном метаболизме внутри гаустория (рис. 270, Modilewski J., 1928).]

Обратимся теперь к процессу образования зародыша и посмотрим, каким образом яйцо в него превращается.[1] Облекшись после оплодотворения оболочкою, оно получает поперечную перегородку, которая разделяет его на две клетки, заключающие каждая по ядру; иногда яйцо сначала вытягивается в длинную трубку, почти достигающую нижнего конца зародышевого мешка; но чаще перегородка появляется в нем тотчас вслед за оболочкою. В нижней из двух клеток снова образуется поперечная перегородка, и т. д. несколько раз, так что в результате получается довольно длинная нить, которая представляет ряд клеток, прикрепленных к оболочке зародышевого мешка и заканчивающихся одной закругленной клеткой. Последняя превращается в зародыш, самая же нить, называемая подвеском, служит для прикрепления зародыша и питания его. При своем возрастании в длину подвесок пробирается между клетками белка, выполняющими зародышевый мешок. Развитие подвеска у разных растений чрезвычайно различно, иногда даже у видов одного рода. Так, у Corydalis ochroleuca подвесок сильно развит, а у Corydalis cava его вовсе нет. Иногда его вовсе не образуется, и оплодотворенное яйцо целиком употребляется на развитие зародыша. В других случаях подвесок состоит из одной клетки или из немногих клеток, расположенных нитевидно в один ряд, иногда же он образует массивное многоклеточное тело. Наиболее интересные формы подвеска встречаются у бобовых и орхидных. У бобовых из отдела Vicieae подвесок состоит из немногих, но многоядерных клеток (рис. 271), а у орхидных он часто разрастается так, что покидает яичко через микропиле и, образуя как бы присо-

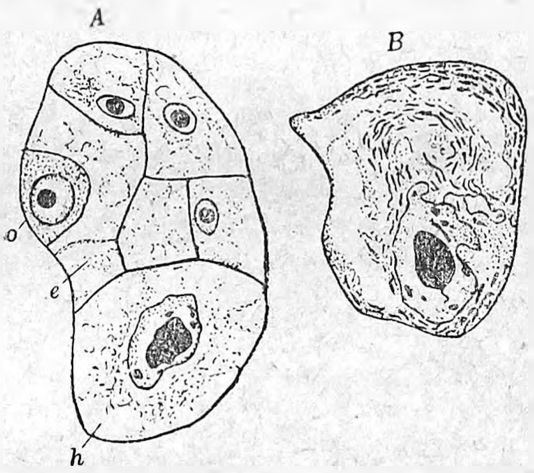



Рис. 270. Thesium intermedium: *A* — зародышевый мешок с яйцеклеткой (*o*), эндоспермом (*e*) и гаусториальной клеткой (*h*); *B* — гаусториальная клетка с ядром неправильной формы и хондриозомами в плазме. (По Модилевскому.)

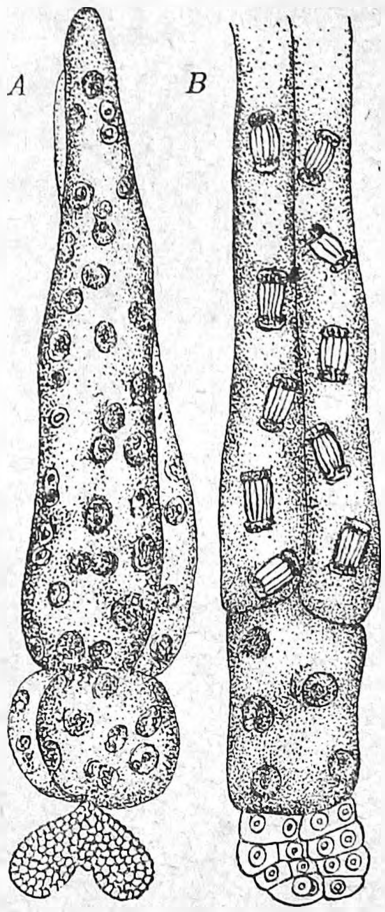



Рис. 271. Подвесок у Orobus angustifolius (*A*) и у гороха (*B*). Он составлен из немногих крупных многоядерных клеток. Внизу на подвеске мелкоклетный зародыш. (По Гиньяру.)

[1] Schacht, 1850; Tulasne, 1849, 1855; Hofmeister, 1858*a*, 1859, 1861; Hanstein, 1870; Fleischer, 1874; Westermaier, 1876; Hegelmaier, 1874; Kny, 1874; Solms-Laubach, 1877; Hegelmaler, 1878; Famintzin, 1879; Treub, 1879*b*; Guignard 1881; Nörner, 1881 — злаки; Treub, 1882*b* — Loranthaceae; Tognini, 1900 — Solanaceae; Ducamp, 1902 — Araliaceae; Peltrisot, 1904 — Ericaceae; [Afzelius K., 1928; Bambacioni V., 1928; Schnarf K., 1929.]

сок, вступает в соединение с семяносцами, ткань которых богата питательными веществами; последние по подвеску передаются зародышу.

Развитие зародыша из конечной клетки подвеска особенно подробно проследил[и] Ганштейн [и Суэж,] с целью изучить возникновение дерматогена, периблемы и т. д. (стр. 223). Особенно правильно развивается зародыш крестоцветных (рис. 272 и 273). Первое изменение, происшедшее в конечной клетке подвеска, заключается здесь в появлении продольной перегородки. После образования новой продольной перегородки, перпендикулярной к прежней (в плоскости бумаги), каждая из четырех клеток, составляющих теперь зародыш, получает поперечную перегородку; таким образом, первоначальная округлая

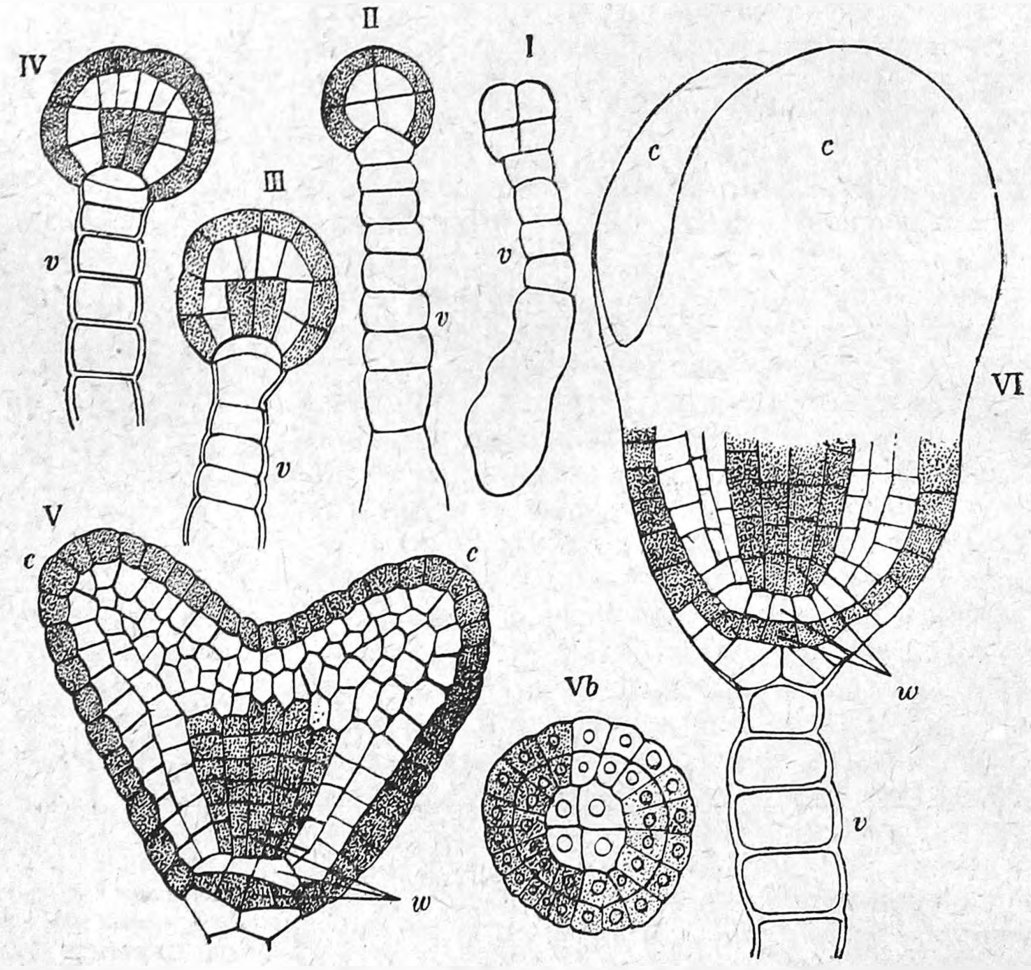



Рис. 272. Развитие зародыша Capsella: *I*—*VI* — последовательные стадии развития; *v* — подвесок из одного ряда клеток. В *I* зародыш составлен из 8 клеток (видны 4); во *II* — обозначился дерматоген; в *III* и *IV* — дифференцируется плерома корня (внутренние серые клетки); в *V* и *VI* — намечены семядоли *c* и корешок *w*. (По Ганштейну.)

клетка разделяется на восемь клеток, расположенных в два яруса; это деление весьма важно, ибо поперечные перегородки разделяют зародыш на две половины, из которых верхняя, базальная, обращенная к подвеску, следовательно к микропиле, служит зачатком корня, а нижняя, апикальная, представляет зачаток будущего стебля.[1] Далее в каждой из восьми клеток, составляющих зародыш, появляется перегородка, параллельная свободной поверхности, так что получается восемь наружных и восемь внутренних клеток; наружные представляют дерматоген, который делится затем только перегородками, перпендикулярными к поверхности, и производит кожицу всего растения. Внутренние клетки дают начало периблеме и плероме корня и стебля. Скоро на свободном конце обозначаются два выроста — будущие семядоли, а конец, обращенный к подвеску, превращается в главный корень, который всегда обращен к микропиле. Впослед-

[1] Ср., однако, Westermaier, 1899.

ствии подвесок съеживается и, наконец, исчезает, так что зародыш остается погруженным в массу эндосперма или выполняет весь зародышевый мешок. Не следует, однако, слишком обобщать правильный тип развития зародыша, наблюдаемый у крестоцветных, так как замечены многочисленные отклонения и неправильности даже у двудольных, а в развитии зародыша однодольных Ганштейн не мог подметить особенной законности. Однако, Фаминцын, исследовав еще раз обстоятельно зародыш Alisma plantago, открыл в развитии его значительную правильность, хотя другого рода, чем у крестоцветных. Зародыш Alisma строится из трех, друг над другом лежащих клеток: одна дает верхушечную семядолю, другая — средний пояс, развивающий впоследствии на поверхности почечку, а третья — корень. Каждая из этих клеток делится продольными перегородками крестообразно на четыре квадранта. Далее, каждый квадрант распадается на две внешние, две средние и одну внутреннюю клетку, через что обозначаются дерматоген, периблема и плерома, остающиеся затем строго разграниченными при дальнейшем ходе развития. Хотя этот пример доказывает, как нужно быть осторожным в отрицании правильности, тем не менее сомнительно, чтобы в развитии растительного зародыша удалось когда-либо открыть те незыблемые зародышевые пласты, которые играют такую выдающуюся роль в эмбриологии животных. [1]

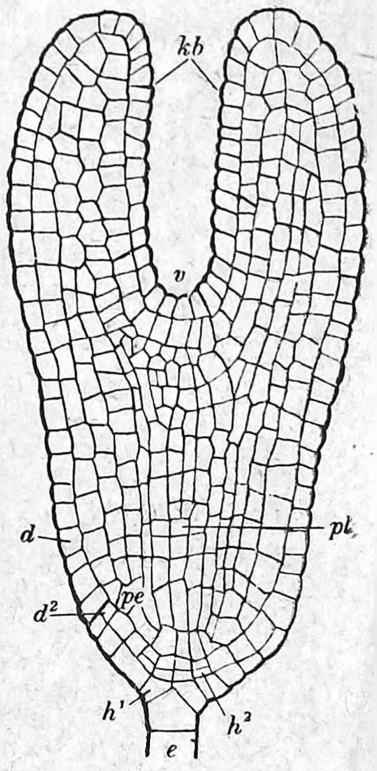


Рис. 273. Почти зрелый зародыш Capsella: *kb* — семядоли; *v* — точка роста стебля; *d* — дерматоген, порождающий корневой чехлик $h^1$, $h^2$ корешка; *pe* — периблема; *pl* — плерома; *e* — подвесок. (По Ганштейну.)

Так как у покрытосемянных растений в семяпочке находится обыкновенно только один зародышевый мешок, а в последнем — всего одна яйцеклетка, то, повидимому, в семени одно- и двудольных может развиться лишь один зародыш. Тем не менее, в виде исключения, встречается многозародышность (полиэмбриония), происхождение которой может быть различно. [2] Иногда две семяпочки могут, срастаясь, дать сообща одно семя (яблоня). В других случаях в семяпочке не только залагаются, но и достигают полного развития два (или даже более) зародышевых мешка (желтофиоль, роза, клевер). Изредка в зародышевом мешке встречаются не одна, а две яйцеклетки (Santalum album). Но всего любопытнее то, что зародыши могут получаться вовсе не из яйцеклетки, — явление, известное под именем апогамии. Очень редко они развиваются из синергид или из антипод. Чаще всего, особенно при многозародышности, развиваются придаточные зародыши в неопределенном числе из клеток нуцеллюса семяпочки, прилегающих к зародышевому мешку, особенно по соседству с половым снарядом; такие зародыши могут возникать даже без оплодотворения, чем объясняется мнимый партеногенез у некоторых семенных растений (например, у молочайного Caelebogyne). Но рядом с этим в последнее время стали известны и случаи несомненного партеногенеза среди высших растений, т. е. развития зародыша из яйца без оплодотворения (например, у некоторых видов Alchemilla, Antennaria, Hieracium, Taraxacum и др.).

Термин апогамия был впервые предложен де-Бари (в Bot. Ztg. 1878) применительно к папоротникам, предростки которых лишены архегониев и тем не менее порождают спороносное поколение (спорофит) из вегетативных клеток проталлия. [3] В семяпочках высших растений апогамия встречается в раз-

---

[1] Ср. работы Фаминцына, 1876*a*, *b*.

[2] A. Braun, 1860; Strasburger, 1878 *a*, 1895; Ganong, 1898 — Opuntia vulgaris; Furlani, 1904 — Colchicum autumnale (всего один зародыш, но придаточный). [Modilewski J., 1925, 1930.]

[3] Впоследствии выяснилось (Farmer, Moore a. Digby, 1903, и Farmer a. Digby, 1907), что в некоторых случаях такому развитию спорофита предшествует слияние ядер двух вегетативных

личных формах. Изредка зародыши получаются из синергид, например у Iris sibirica и Lilium Martagon (Dodel-Port и Overton, оба в Festschrift z. Jubileum v. Nägeli u. Köllicker, Zürich, 1891), а также у Alchemilla sericata (Murbeck, 1902), где в виде исключения развиваются иногда рядом два зародыша — один (партеногенетически) из яйца, другой из синергиды. Burmannia coelestis (Ernst, 1909) образует два-три зародыша из яйца (партеногенетически) и из одной или даже из обеих синергид. Третьяков (1895) описал у Allium odorum любопытный случай образования одного — трех зародышей из антипод, хотя пыльцевая трубка всего одна и дальше микропиле не идет. [Модилевский при изучении эмбриологических процессов у Allium odorum установил как закономерное явление образование одновременно с зародышем из яйцеклетки также и другого — из яйцеподобной антиподы, иногда же и трех зародышей из всех трех антипод. Кроме того, этому растению свойственно образовывать придаточные (адвентивные) зародыши из клеток внутреннего интегумента; последний граничит с зародышевым мешком, вытесняющим при своем развитии клетки нуцеллюса. Придаточные зародыши способны выживать, чем и объясняются случаи полиэмбрионии у Allium odorum (рис. 274).] В большинстве случаев многозародышности, как это показали замечательные исследования Страсбургера, у покрытосеменных растений зародыши развиваются хотя и внутри зародышевого мешка, но чисто вегетативным путем, наподобие выводковых почек, из прилегающих к мешку клеток нуцеллюса семяпочки. Это открытие уничтожило, казалось, окончательно установленный строгими опытами А. Брауна партеногенез молочайного Caelebogyne, так как нормально заложенная яйцеклетка в построении зародышей здесь не участвует. То же оказалось у Funkia, Citrus, Opuntia и др., у Euphorbia dulcis (Hegelmaier, 1901, 1903), у Ficus Roxburghii (Cunningham, 1888). [Примером образования придаточного зародыша из нуцеллюса может служить орхидея Nigritella nigra, у которой зародыш возникает из апикальных клеток эпидермиса. Есть также основание полагать, что у апогамных видов рода Rosa рядом с половым аппаратом развивается придаточный зародыш, возникающий из клеток нуцеллюса семяпочки.]

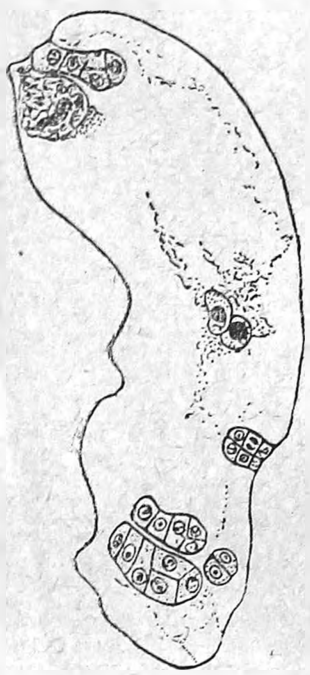


Рис. 274. Полиэмбриония у Allium odorum. Зародышевый мешок с 5 зародышами: вверху из яйцеклетки, внизу из трех антипод, сбоку придаточный из клетки внутреннего интегумента. (По Модилевскому.)

Партеногенез понимается не всеми авторами в одинаковом смысле. Большинство ученых обозначает этим термином всякое развитие яйцеклетки без предварительного оплодотворения, независимо от того, содержит ли она клеточное ядро с половинным или с полным числом хромозом ($x$ или $2x$), т. е. произошла или нет редукция при образовании яйца. Сообразно с этим Винклер[1] в своем обзоре явлений апогамии и партеногенеза (в Progr. rei bot., II, 1908, стр. 293—454) различает два вида последнего: генеративный (из яйца с $x$) и соматический партеногенез (из яйца с $2x$). Напротив, Страсбургер (Strasburger, 1905 *a*, *b*) признает за партеногенез только первый; яйцеклетка, образовавшаяся без редукции хромозом, по его мнению, ничем не отличается от любой вегетативной клетки, и развитие зародыша, из такого яйца (с $2x$), представляет лишь случай апогамии, а не партеногенеза.

[Генеративный партеногенез, наблюденный в настоящее время примерно в двадцати случаях, был обнаружен главным образом попутно при проведении межвидовых скрещиваний. Так, например, при скрещивании Crepis capillaris с Crepis tectorum среди 1700 растений в первом поколении оказалось два растения Crepis capillaris, но с гаплоидным числом хромозом в соматических клетках. Подобного же происхождения гаплоидные особи возникли среди гибридов при скрещивании Triticum compactum с Aegylops cylindrica. Теперь известны случаи возникновения гаплоидных экземпляров у дурмана, табака, ряда видов Oenothera, наперстянки, земляники и других. У Solanum nigrum было установлено, что при скрещивании с другим видом рода Solanum мужское половое ядро последнего не сливается с ядром яйцеклетки и дегенерирует; яйцеклетка же, несмотря на редуцированное гаплоидное число хромозом в ее ядре, все же делится и образует гаплоидный зародыш. Есть основание полагать и у других видов, где возникли при межвидовой гибридизации гаплоидные растения материнского вида, подобную же стимуляцию к партеногенетическому развитию яйцеклетки под влиянием излившегося содержимого пыльцы чуждого вида. Были наблюдены случаи при межвидовом скрещивании образования гаплоидных растений, сходных с мужским родителем. В этих случаях (табак, земляника) допускают, что дегенерирует ядро яйца, а в плазме яйцеклетки делится занявшее его место мужское половое ядро. Для объяснения случаев образования гаплоидных растений допускают, что здесь влияют иногда особые внешние условия, как, например, низкие температуры. Иногда достаточным стимулом, как полагают, является одно лишь опыление без последующего оплодотворения; в других случаях стимулом к делению яйцеклетки без оплодотворения может служить нормальное оплодотворение в соседних семяпочках той же завязи.

---

клеток предростка, явление, которое указанные авторы назвали псевдоапогамией, а Страсбургер (1878 *a*) — вегетативным оплодотворением.

[1] См. также Blaringhem, 1909; [Winkler H., 1920; Haberlandt G., 1922; Hollingshead L. A., 1928; Gaines E. F. a. Aase, H. C., 1926; Poddubnaja-Arnoldi P., 1933, 1934; Jorgensen, C. A., 1928; Rosenberg O., 1930.]

Возникающие гаплоидные растения почти всегда сходны с материнскими экземплярами, но обычно меньшего размера. Эти растения оказываются стерильными в связи с сильными нарушениями в редукционном делении при образовании ими гамет.] Другие описанные до сих пор случаи, — а их немало, — подходят под понятие соматического партеногенеза В и н к л е р а, т. е. яйцо развивается без обычной редукции и содержит диплоидное ($2x$), а не гаплоидное ядро. Первый пример доставило двудомное сложноцветное Antennaria alpina (J u e l, 1898, 1900 *a*). Между тем как у нашей Antennaria dioica все протекает нормально, у A. alpina материнская клетка зародышевого мешка не делится на четыре клетки, а прямо превращается в зародышевый мешок, и редукции хромозом не происходит; половой и антиподный снаряды развиваются, однако, как обыкновенно, но полярные ядра остаются не слитыми. Из яйцеклетки образуется зародыш без оплодотворения, которое почти невозможно уже потому, что мужские экземпляры крайне редки, а пыльца в них совершенно недоразвивается. Те же явления обнаружены еще у нескольких североамериканских видов Antennaria (L e a v i t t и S p a l d i n g, 1905). Другой хорошо изученный пример доставило исследование розоцветных рода Alchemilla (M u r b e c k, 1897, 1901, 1902; S t r a s b u r g e r, 1905 *b*). Партеногенез встречается здесь, повидимому, только в отделе Eualchemilla, но у большинства видов, за исключением, однако, высокогорных. У всех Alchemilla число хромозом в ядрах 64 (при редукции 32), так что легко было установить отсутствие редукции у партеногенетических форм, несмотря на наблюдаемое и здесь недоразвитие микроспор (пылинок). Как у всех розоцветных, археспорий многоклетный, т. е. начинает залагаться несколько зародышевых мешков, но вполне развивается лишь одна центральная клетка. Ядро ее обнаруживает стадию синапсиса, делая как бы попытку к редукционному делению, которое, однако, не осуществляется. Половой снаряд развивается нормально, но полярные ядра и здесь, как у Antennaria, не сливаются. Кроме Antennaria, трудами главным образом шведских и датских ученых [1] партеногенез обнаружен еще у двух родов сложноцветных, а именно у Taraxacum и Hieracium. Факт образования всхожих плодов без оплодотворения здесь легко установить полною кастрацией в раннем возрасте, срезая в распустившейся корзинке венчики, тычинки и столбики, оставляя нетронутыми одни (нижние) завязи. У нашего Taraxacum vulgare редукция наблюдается только в пыльце, где вместо двадцати четырех получается двенадцать хромозом; у других партеногенетических видов Taraxacum пыльца совершенно не развивается. Материнская клетка зародышевого мешка делится у них всего раз, без редукции, и нижняя клетка разрастается в зародышевый мешок. Особенно интересны половые процессы у Hieracium. Партеногенез встречен в двух отделах этого обширного рода — Pilosella и Archieracium, да и то не у всех видов; так, H. auricula из первого и H. umbellatum из второго отдела вполне нормальны. Чрезвычайно странным представлялось то обстоятельство, что для некоторых партеногенетических видов Hieracium давно известны помеси. Неожиданное разъяснение доставили исследования Р о з е н б е р г а. Партеногенез у Hieracium часто сочетается с явлением так называемой а п о с п о р и и. [2] Ядро семяпочки построено у всех видов весьма просто: одноклетный археспорий окружен всего одним слоем клеток; археспорий делится на четыре клетки (рис. 275, *A*) с редукцией хромозом (у H. flagellare, например, с 42 на 21), и нижняя клетка изредка разрастается во вполне нормальный зародышевый мешок. Но в большинстве случаев настоящий археспорий раньше или позже глохнет (рис. 275, *B* и *C*) а вместо того усиленно растет посторонняя ему чисто вегетативная клетка, принадлежащая либо облекающему археспорий слою, либо даже покрову семяпочки; из нее получается, конечно без редукции, придаточный зародышевый мешок, развивающийся по обычному типу и дающий без оплодотворения зародыш. Иногда развиваются оба мешка, и в семяпочке имеется два яйца — нормальное с половинным и придаточное — с полным числом хромозом. Вот тут-то и является возможность для образо-

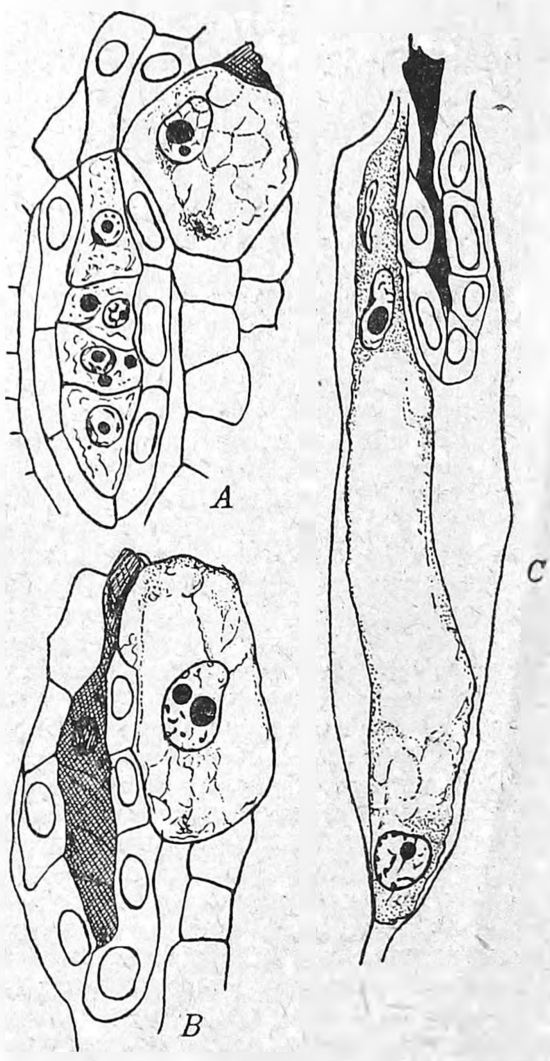



Рис. 275. Hieracium flagellare. Развитие придаточного зародышевого мешка. В *A* вполне нормальная группа 4 клеток, которая в *B* и *C* глохнет (см. текст). (По Р о з е н б е р г у.)

[1] A n d e r s s o n u. H e s s e l m a n, 1900; R a u n k i ä r, 1903; K i r c h n e r, 1904; M u r b e c k 1904 *a*; J u e l, 1904 *a*, 1905 — Taraxacum; R a u n k i ä r u. O s t e n f e l d, 1903; K i r c h n e r, 1904; M u r b e c k 1904 *a*; O s t e n f e l d, 1904, 1906, 1910; R o s e n b e r g, 1906, 1907 — Hieracium.

[2] А п о с и о р и е й называют собственно явление, изредка наблюдаемое у папоротников и состоящее в том, что предростки вырастают прямо на листьях, а не из спор. В и н к л е р обобщает этот термин, относя к апоспории все случаи образования гаметофита из вегетативных клеток спорофита без редукции.

вания помесей; оплодотворению подвергается, вероятно, нормальное яйцо, хотя это пока еще не доказано. В одной и той же корзинке могут находиться рядом вполне нормальные и ненормальные (партеногенетические) цветы, но последние обыкновенно преобладают. [Случаи апоспории наблюдены также у Artemisia hitida, Oxyria digyna и др.] Наконец, партеногенез обнаружен также[1] у Wickstroemia indica (из сем. Thymelaeaceae), у крапивных Elatostema и Dorstenia, у щавелей Rumex acetosa и acetosella, у Thismia (сем. Burmanniaceae), где зародышевый мешок со всех сторон окружается одеревеневшими клетками. [Число случаев соматического партеногенеза у высших растений продолжает возрастать; так, наблюдено партеногенетическое развитие зародыша у Eupathorium glandulosum, Erigeron Karwinskianus, у нескольких видов Chondrilla и других растений.]

В тесной связи с партеногенезом стоит явление п а р т е н о к а р п и и[2] — образование без оплодотворения нормального с виду плода, но лишенного семян или с семенами глухими (без зародыша). Явление это, неоднократно подававшее повод к смешению с партеногенезом, встречается, например, у огурца, винной ягоды, плодовых деревьев, винограда и мн. др. Иногда оно наступает без всякого внешнего воздействия, но в других случаях возбуждается известным стимулом, например опылением (без последующего оплодотворения) или уколом подходящего насекомого, как у многих видов.

Прежде чем обратиться к хвойным, скажем несколько слов об историческом развитии учения об оплодотворении высших растений. Хотя необходимость пыльцы для образования семян была доказана уже в XVIII столетии, однако до 1823 года никто не знал, что при этом делается с пыльцею. В 1823 году итальянский ученый А м и ч и открыл образование пыльцевой трубки из пылинки, попавшей на рыльце. Спустя несколько времени Б р о н ь я р нашел в семявходе семяпочек трубки, оторванные на одном конце; он предположил, что это особые трубки, вырастающие из семяпочек навстречу пыльцевым трубкам, открытым А м и ч и. Но скоро затем А м и ч и проследил пыльцевые трубки на всем их протяжении от рыльца через канал столбика и полость завязи до семявхода. В 1837 году Ш л е й д е н выступил с новым учением о значении пыльцы в процессе оплодотворения и вызвал горячий спор, который продолжался до 1855 года. Ш л е й д е н утверждал, что пыльцу должно считать не мужским оплодотворяющим органом, как до него полагали, а женским, семяпочку же, напротив, мужским. Пыльцевая трубка, достигнув зародышевого мешка, по мнению Ш л е й д е н а, вдавливает оболочку мешка наподобие кармана, после чего конец пыльцевой трубки отделяется поперечною перегородкою и дальнейшим делением сам превращается в зародыш. Учение Ш л е й д е н а приобрело многих приверженцев, между которыми особенно выдавался Ш а х т. Нужно принять в соображение, что зародышевый мешок в семяпочке бросился в глаза уже первым анатомам в XVII столетии, но даже во время появления теории Ш л е й д е н а не знали ничего о существовании каких-либо клеток внутри зародышевого мешка перед оплодотворением. Только в 1847 году А м и ч и заметил две таковые в вершине мешка и назвал их з а р о д ы ш е в ы м и п у з ы р ь к а м и, утверждая, что один из них после оплодотворения превращается в зародыш. Вскоре существование зародышевых пузырьков подтверждено было М о л е м и Г о ф м е й с т е р о м, и все эти противники Ш л е й д е н а были согласны в том, что один из зародышевых пузырьков представляет зачаток зародыша. Таким образом, возник оживленный спор, окончившийся в 1855 году, когда Ш а х т, исследовав процесс оплодотворения у некоторых однодольных, сознался в ошибке и отказался от учения Ш л е й д е н а. После этого установилась схема, по которой в обоих концах зародышевого мешка до оплодотворения происходит свободное образование клеток, причем в конце, обращенном к семявходу, возникают две равноправные клетки — зародышевые пузырьки, из которых одна подвергается оплодотворению. С исследованиями С т р а с б у р г е р а (с 1878 года) начинается новая эра в этом вопросе; С т р а с б у р г е р первый показал, что верхушка зародышевого мешка заключает не две, а три клетки, из которых только одна есть яйцо, и проследил их развитие.

Дальнейшими крупными этапами были открытие в пыльцевой трубке истинных оплодотворяющих элементов и открытие Н а в а ш и н ы м двойного оплодотворения. В последние годы интерес сосредоточивается в особенности на изучении явлений апогамии и партеногенеза [а также цитолого-эмбриологических процессов, связанных с гибридизацией.]

Теперь перейдем в процессу оплодотворения голосемянных.[3] Семяпочка хвойных представляет нуцеллюс (рис. 276, *b*), состоящий из паренхимной ткани и окруженный [одним интегументом. Семяпочки голосемянных крассинуцеллярные,

---

[1] W i n k l e r, 1904 *b*, 1906 *b*; S t r a s b u r g e r, 1909 — Wickstroemia; T r e u b, 1905; M o d i l e w s k y, 1908 *b* — крапивные; R o t h, 1907; M e y e r K., 1909 — Thismia; E r n s t и B e r n a r d 1909 — Thismia.

[2] N o l l, 1902 — огурец; S o l a c o l u, 1905; E w e r t 1906, 1907. Термин принадлежит Н о л л ю, но самое явление было указано еще в конце XVIII столетия Г е р т н е р о м старшим, а затем изучалось и младшим.

[3] H o f m e i s t e r, 1851, 1858 *a*; S t r a s b u r g e r, 1869, 1872, 1879 *a*; W a r m i n g, 1877, 1879 — Cycadeae; Г о р о ж а н к и н, 1880, 1883; T r e u b, 1882 *a*, 1884 — саговые; С о к о л о в а, 1890; S o l m s - L a u b a c h, 1890 — Stangeria; Б е л я е в, 1892 *b*, *c*, 1893; S t r a s b u r g e r, 1892; K a r s t e n, 1892, 1893 *a*, *b* — Gnetum; D i x o n, 1894 — Pinus silv.; J a c c a r d, 1894; I k e n o, 1897 и 1898 — Cycas; H i r a s e, 1895, 1897, 1898 — Ginkgo; W e b b e r, 1897 — Zamia; L a n g, 1897, 1900 — Stangeria; L o t s y, 1898, 1899 — Gnetum; B l a c k m a n n, 1899 — Pinus silv.; C h a m b e r l a i n 1899 — Pinus Laricio; Jäger, 1899 — Taxus; В у й ц и ц к и й, 1899 — Larix; А р п о л ь д и, 1899, 1901 —

так как их нуцеллюс представляет многоклеточное массивное образование. В нуцеллюс семяпочки закладывается обычно одна клетка, ядро которой подвергается последовательно гетеротипическому и гомеотипическому делению с образованием между ними перегородок. В результате редукционного деления из этой клетки образуются четыре макроспоры, из которых нижняя, разрастаясь, превращается в зародышевый мешок.] Зародышевый мешок лежит обыкновенно глубоко внизу, далеко от семявхода. Еще до оплодотворения зародышевый мешок выполняется свободно образовавшимися клетками эндосперма, составляющими плотную паренхимную ткань без межклеточных пространств (рис. 276, *d*). Процесс развития эндосперма у хвойных прекрасно разъяснен исследованиями Соколовой. Возникшие между свободными ядрами, как в рис. 268, перегородки врастают от стенки зародышевого мешка перпендикулярно вглубь, все сближаясь между собой, вплоть до его оси, причем отодвигаются вглубь и клеточные ядра. Таким образом, первый же слой клеток выполняет весь мешок. [У сосны, например, в первый год образуется в зародышевом мешке тридцать два ядра; в следующем году процесс деления ядер возобновляется, и их образуется более двухсот, после чего начинается формирование перегородок между ними. Таким образом возникает у голосемянных гаплоидный гаметофит.] Некоторые из клеток эндосперма, лежащих у семявходного конца зародышевого мешка, начинают затем сильно разрастаться; их назвали сначала корпускулами, а теперь называют архегониями, приравнивая их этим к женским органам высших споровых растений.

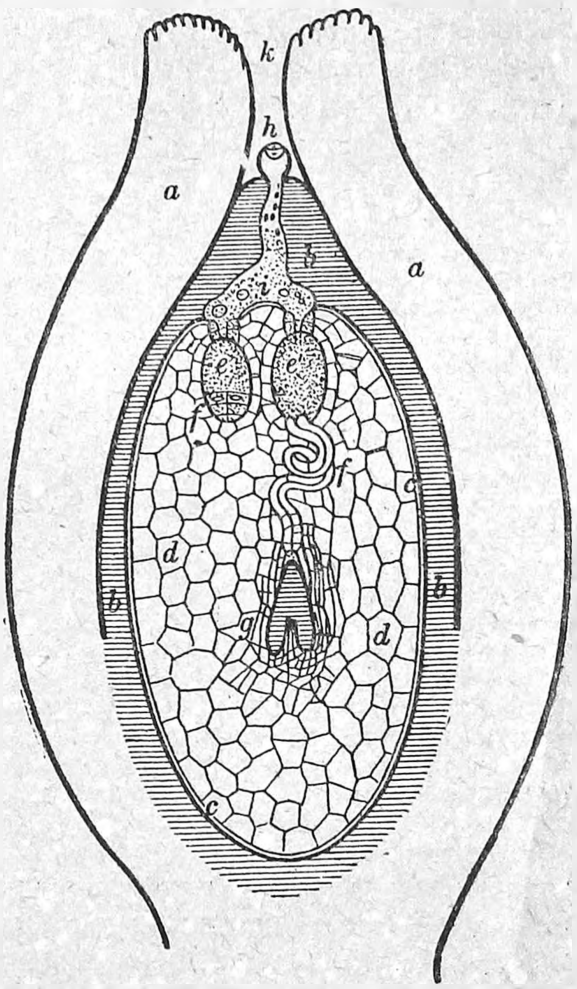



Рис. 276. Схематический разрез семяпочки ели после оплодотворения: *a* — покров семяпочки; *k* — семявход; *b* — нуцеллюс семяпочки; *c* — оболочка зародышевого мешка, который выполнен тканью белка *d*; *e* и $e^1$ — корпускулы (архегонии); *g* — зародыш на подвеске *f*; *h* — пылинка с пыльцевою трубкою *i*. (По Саксу.)

Морфологи, следуя Гофмейстеру, сравнивают зародышевый мешок семенных растений с макроспорою высших споровых, а ткань эндосперма голосемянных — с предростком; корпускулы естественно являются тогда архегониями. Установление этих гомологий дало возможность связать голосемянные растения с высшими споровыми, имеющими двоякого рода споры — макроспоры и микроспоры. Большие трудности создает, однако, своеобразный половой тип покрытосемянных. Очевидно, например, что эндосперм их, как развивающийся лишь после оплодотворения, не может соответствовать эндосперму голосемянных. Из теоретических попыток объяснения особенностей покрытосемянных заслуживает внимания гипотеза

---

Sequoia, и 1900 — Cephalotaxus; Murril, 1901 — Tsuga; Ferguson, 1901, 1904 — Pinus; Coulter и Chamberlain, 1903 *a* — Zamia; Miyake, 1903 *a*, *b* — Abies balsamea и Picea excelsa; Coker, 1902 — Podocarpus, 1904 *a*, *b* — Taxodium; Juel, 1904 *b* — Cupressus; Lawson, 1904 — Cryptomeria и Sequoia; Lyon, 1904 — Ginkgo; Matte, 1904 — Cycadacées; Robertson, 1904 — Torreya; Stopes, 1904 — Cycadeae; Coulter a. Land, 1905 — Torreya; Sludsky, 1905 — Juniperus; Chamberlain, 1906; Miyake, 1906 — живчики Cycas; Pearson, 1906 — Welwitschia; Sprecher, 1906 — Ginkgo; Stopes a. Fujii, 1906 — кроющий слой; Berridge a. Sanday, 1907 — Ephedra; Caldwell, 1907 — Microcycas; Carrothers, 1907 — Ginkgo; Coker, 1907 — Cephalotaxus; Kildahl, 1907 — Pinus Laricio и 1908 — Phyllocladus; Land, 1904, 1907 — Ephedra; Lawson, 1907 — Cephalotaxus и Libocedrus; Noren, 1907 — Juniperus; Robertson, 1907 — Taxoideae; Smith, 1907 — Cycadeae; Young, 1907 — Dacrydium; Coulter, 1908 — Gnetum; Kildahl, 1908 — Phyllocladus; Miyake, 1908 — Cunninghamia; Lawson, 1910 — Sciadopitys.

Порша (Porsch, Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen, Jena, 1907), по которой каждая из двух клеточных групп по концам зародышевого мешка представляет собою архегоний упрощенного типа. Архегоний этот слагается из яйцеклетки, двух шейных клеток (синергиды) и канальцевой (полярное ядро), т. е. имеет строение, свойственное многим голосеменным. Предростка, который по мере усложнения организации развивается все слабее, у покрытосеменных не образуется вовсе — остались лишь архегонии в числе двух, свойственных и еловым хвойным. Эндосперм одно- и двудольных Порш рассматривает, вместе с Навашиным, как другой зародыш, но возникновение его, равно как и слияние полярных ядер, с филогенетической точки зрения остается необъяснимым и при этой гипотезе.

[Возвращаясь к архегониям, в которых и совершается оплодотворение, надо отметить, что число архегониев] у различных хвойных весьма различно: у одних два-три, у других от пятнадцати до тридцати. У еловых, где их немного, эти архегонии (рис. 276) отделены друг от друга клетками эндосперма, архегонии же можжевельника и вообще кипарисовых прилегают непосредственно друг к другу (рис. 277). Клетки эндосперма, прилегающие к архегонию, образуют вокруг него особый кроющий слой, играющий, повидимому, какую-то роль в питании архегония; клетки его отличаются крупными ядрами, обилием плазмы, отсутствием крахмала и часто сообщаются сквозными ситовидными порами с полостью архегония. От верхней части каждого архегония отделяется перегородкой небольшая клетка, которая делится взаимно-перпендикулярными перегородками обыкновенно на четыре клетки, прикрывающие сверху собственно архегоний и составляющие так называемую верхнюю розетку; она вполне соответствует шейке архегония высших споровых. Иногда она состоит всего из двух клеток, зато в других случаях обнаруживает несколько ярусов, каждый из четырех клеток.[1] Под розеткою лежит крупное клеточное ядро архегония. Обыкновенно оно еще перед оплодотворением делится здесь на два ядра, и между ними образуется перегородка, отделяющая от вершины архегония маленькую, впоследствии расплывающуюся, так называемую канальцевую клетку (рис. 278, *A*, *cl*), совершенно как в архегониях споровых растений. Это собственно брюшная канальцевая клетка, но других (шейных) канальцевых клеток, столь хорошо развитых в архегониях мхов, здесь нет. Всю остальную часть архегония можно приравнять к яйцу; она наполнена густою плазмою, а у еловых заключает, кроме того, большое число странных телец, природа которых окончательно еще не выяснена. Гофмейстер (по имени которого их называются гофмейстеровыми тельцами) считал их за многочисленные зародышевые пузырьки, один из которых подвергается оплодотворению. Впоследствии, однако, выяснилось, что эти тельца, не существующие у кипарисовых, в процессе оплодотворения не участвуют, а оплодотворению подвергается клеточное ядро архегония. Горожанкин считал эти тельца за ядроподобные образования, а Арнольди (1900) выводил их из ядер кроющего слоя, которые будто бы выскользают из своих клеток в архегоний и там размножаются делением. Большинство ученых рассматривает гофмейстеровы тельца как белковые вакуоли.

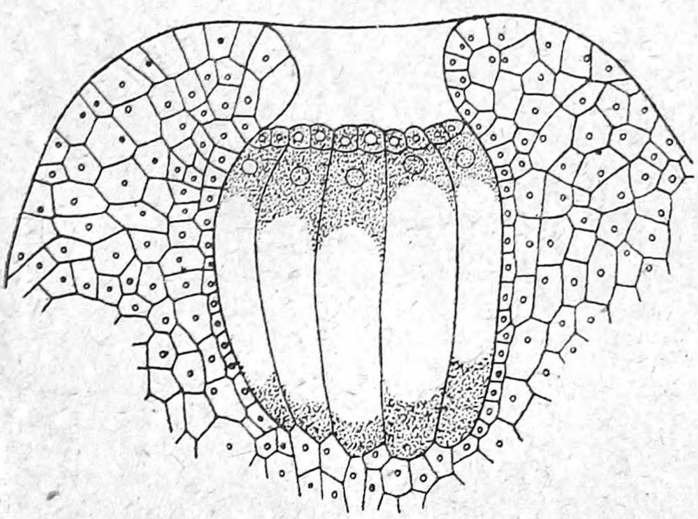


Рис. 277. Верхушка зародышевого мешка можжевельника перед оплодотворением в продольном разрезе. Во впадине белка (мелкие клетки) видны 5 (в действительности их гораздо больше) корпускул, прикрытых сверху розетками. (По Саксу.)

Пыльца хвойных переносится ветром и попадает через широкий семявход прямо на нуцеллюс семяпочки (рис. 276, *h*). Несмотря на то, между процессом опыления и оплодотворения проходит иногда большой промежуток времени (у сосен, где

[1] У Ephedra число клеток шейки доходит до тридцати шести.

семена созревают через два года, этот период продолжается целый год), — пылинка обыкновенно быстро выпускает пыльцевую трубку, но рост последней скоро останавливается и нередко надолго. Достигнув по ткани нуцеллюса до зародышевого мешка, пыльцевая трубка раздвигает клетки розетки и прикасается к оболочке архегония. У еловых каждый архегоний оплодотворяется отдельною пыльцевою трубкою; у кипарисовых же, где многочисленные архегонии лежат вплотную, несколько архегониев оплодотворяются сообща одною и тою же трубкою, плотно прилегающею к ним своим расширенным концом [в тех случаях, когда в пыльцевой трубке образуется несколько мужских половых ядер.

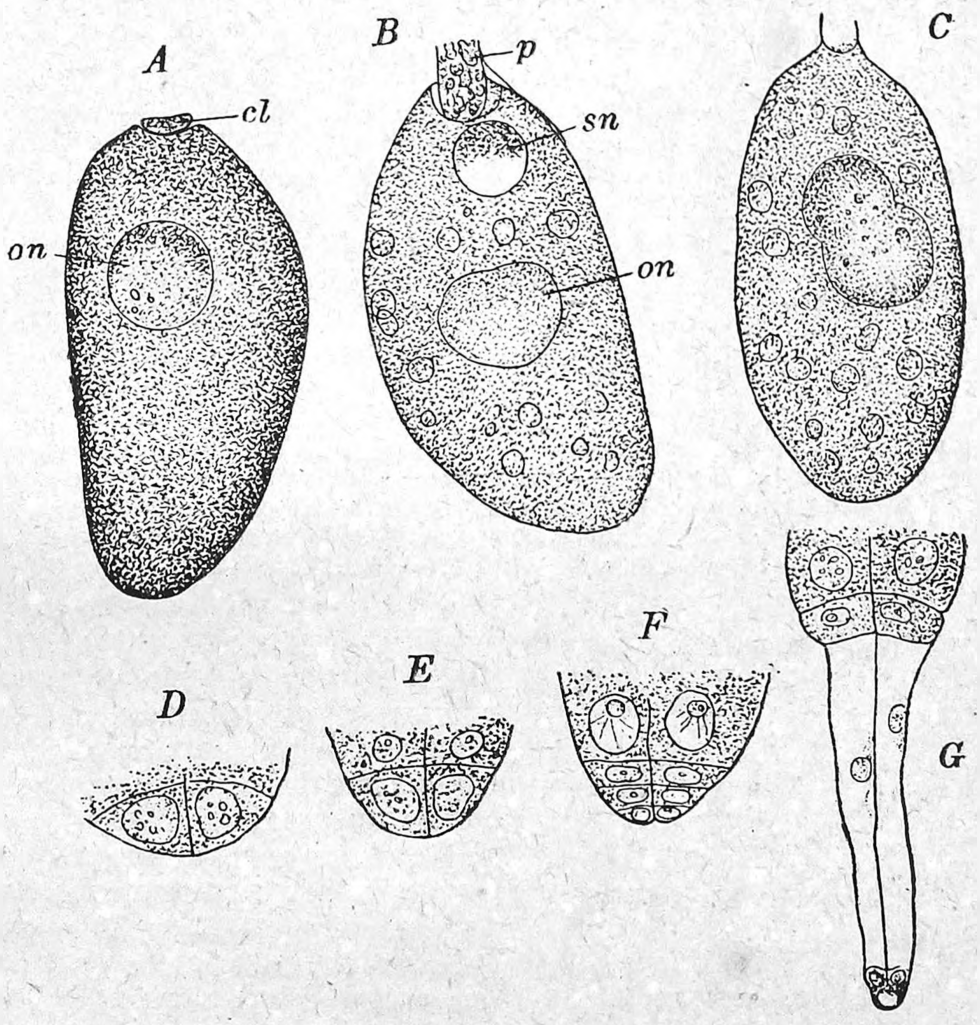



Рис. 278. Оплодотворение и развитие зародыша у ели: *A* — зрелое яйцо архегония с ядром *on* и канальцевою клеткою *cl*; *B* — оплодотворение яйца: из конца пыльцевой трубки *p* — выскользнуло мужское ядро *sn*; в *C* — слияние половых ядер; *D* — *G* — развитие зародыша (ср. текст.) (По Страсбургеру.)

Описанные раньше процессы, происходящие в пыльцевой трубке, приводят к образованию двух спермиев, играющих роль живчиков], а иногда в самом деле представляющих настоящие подвижные живчики. Японцы Икено и Хиразе первые открыли у голосемянных живчики: Икено — у Cycas, Хиразе — у японского хвойного Ginkgo biloba; вскоре затем Уэббер обнаружил таковые у сагового Zamia (рис. 279, 280). Эти живчики поразительно крупны сравнительно с живчиками споровых: колоссальных размеров (более $^1/_2$ мм в диаметре) достигают они особенно у Zamia; впрочем, и яйцеклетки у саговых необыкновенно велики. На переднем конце живчик снабжен многочисленными ресничками, расположенными в винтообразном желобке (рис. 280, *4*, *5*). Спиральная ленточка, несущая реснички, при развитии живчика возникает из блефоропласта (ср. стр. 38), который здесь весьма резко выражен (рис. 279, *bl* и 280, *2*). Образование настоящих живчиков в названных случаях связано с существованием здесь над архегониями особой полости (так называемой пыльцевой

камеры, рис. 281), наполненной соком, в котором и двигаются выскользнувшие из пыльцевой трубки живчики. У саговых и у Ginkgo пыльцевая трубка

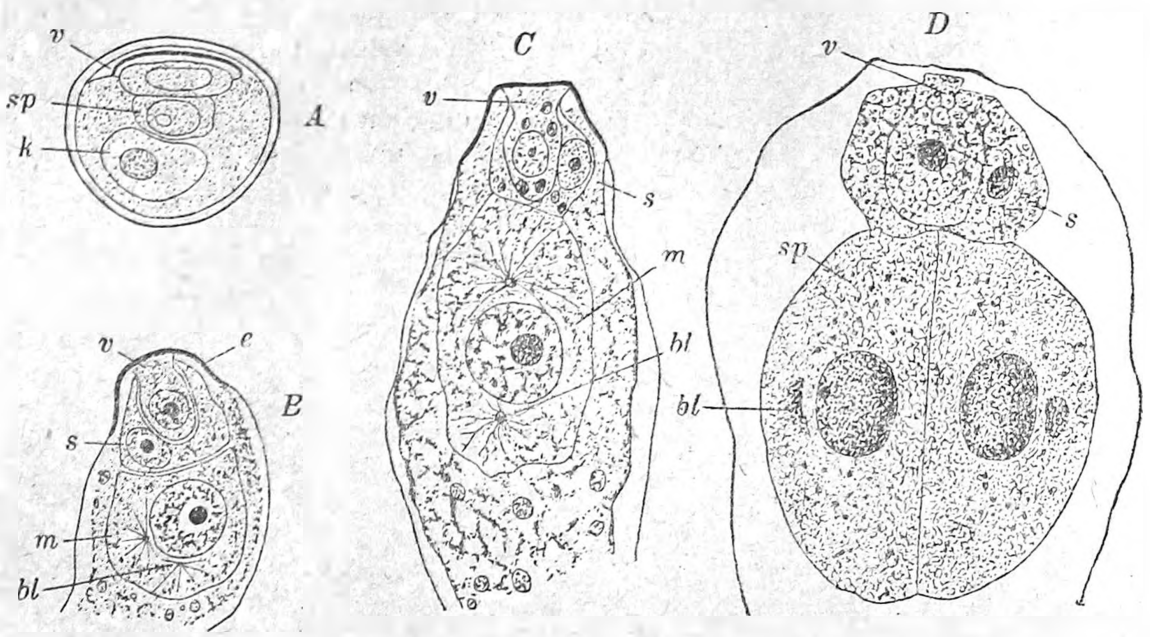



Рис. 279. Zamia floridana. Развитие живчиков: *A* — зрелая пылинка; *v* — вегетативная клетка предростка; *k* — ядро пыльцевой трубки; *sp* — антеридиальная клетка; в *B* — *D* последняя распалась на две клетки — бесплодную *s*, в которую врастает вегетативная *v*, и плодущую *m*, порождающую пару живчиков (*sp* в *D*); *bl* — блефаропласты. Клетки *v* и *s* постепенно наполняются крахмальными зернами. Увелич. *A* — 800, *B* и *C* — 200, *D* — 400. (По Уэбберу.)

не достигает архегониев, но у прочих хвойных, где живчиков не обнаружено, она не только прикасается, но нередко внедряется внутрь архегония. Ядро архегония лежит, как мы видели, вначале под самою розеткою. Отделив здесь канальцевую клетку, оно начинает постепенно опускаться, сильно увеличиваясь в объеме, но уже, примерно, на половине длины архегония подвергается оплодотворению (рис. 278). Чем глубже оно успело опуститься, тем глубже (у еловых) внедряется в архегоний пыльцевая трубка или, вернее, вырост последней. Там, где оплодотворение производится живчиком, последний, проникнув в архегоний, тотчас сбрасывает с себя реснички, и затем для оплодотворения служит только клеточное ядро живчика (рис. 281 и 282). Оплодотворенное слиянием с мужским ядром, ядро архегония опускается на дно последнего и там делится на 2, 4 и т. д.[1] ядер, которые входят скоро в состав двенадцати или шестнадцати клеток, расположенных в три или четыре яруса по четыре клетки в каждом; вся эта группа плотно выполняет нижнюю часть архегония. Верхний из четырех ярусов часто только намечается и скоро исчезает, клетки второго не разрастаются далее и образуют так называемую нижнюю розетку; следующий слой сильно разра-

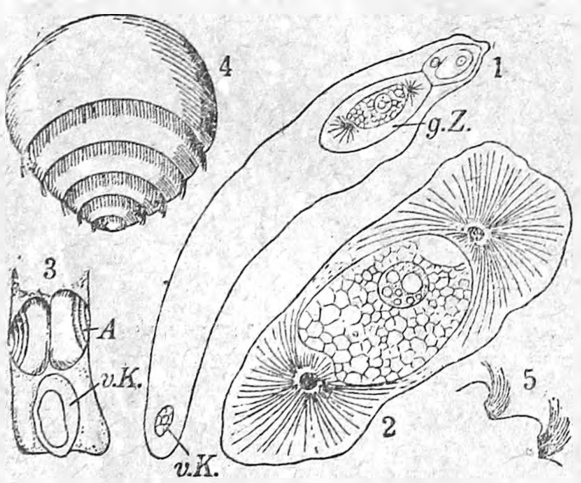



Рис. 280. Оплодотворение у саговой Zamia integrifolia: *1* — пыльцевая трубка с вегетативным ядром *v.K* и телесною клеткою *g.Z*; *2* — телесная клетка с ядром и двумя блефаропластами; *3* — конец пыльцевой трубки с двумя живчиками *A*; *4* — живчик; *5* — разрез передней части живчика с двумя спиральными желобками, несущими реснички. (По Уэбберу.)

[1] У саговых число этих ядер достигает 256. Они собираются в нижней части оплодотворенной яйцеклетки, и между ними возникают перегородки. Нижние клетки дают зародыш и подвесок.

стается в длину, образуя подвески (рис. 276, *f* и 278, *G*), которые, извиваясь, внедряются в массу эндосперма; последний слой превращается в зародыш. У некоторых хвойных четыре подвеска остаются соединенными и образуют на конце один общий зародыш (рис. 276, *g*), у других же они разъединяются и приносят на конце каждый особый зародыш, так что каждая корпускула производит четыре зародыша. Впрочем, и у остальных хвойных в каждой семяпочке залагается несколько зародышей, так как в одном зародышевом мешке находится несколько архегониев. Но обыкновенно из многочисленных зачатков зародышей развивается далее только один.

Оригинальные явления наблюдаются при оплодотворении хвойникового Gnetum. Здесь в зародышевом мешке перед оплодотворением ткань эндосперма появляется лишь при основании (рис. 283) или даже вовсе не развивается, нет и архегониев, а внутри зародышевого мешка имеется большое число свободных ядер, способных к оплодотворению. В зародышевый мешок проникает несколько пыльцевых трубок, доставляющих каждая по паре мужских ядер. Каждое ядро сливается с одним из ядер зародышевого мешка (рис. 284) и дает зародыш, но из всех зародышей окончательного развития достигает лишь один. После оплодотворения происходит в зародышевом мешке, как у одно- и двудольных, образование клеток эндосперма.

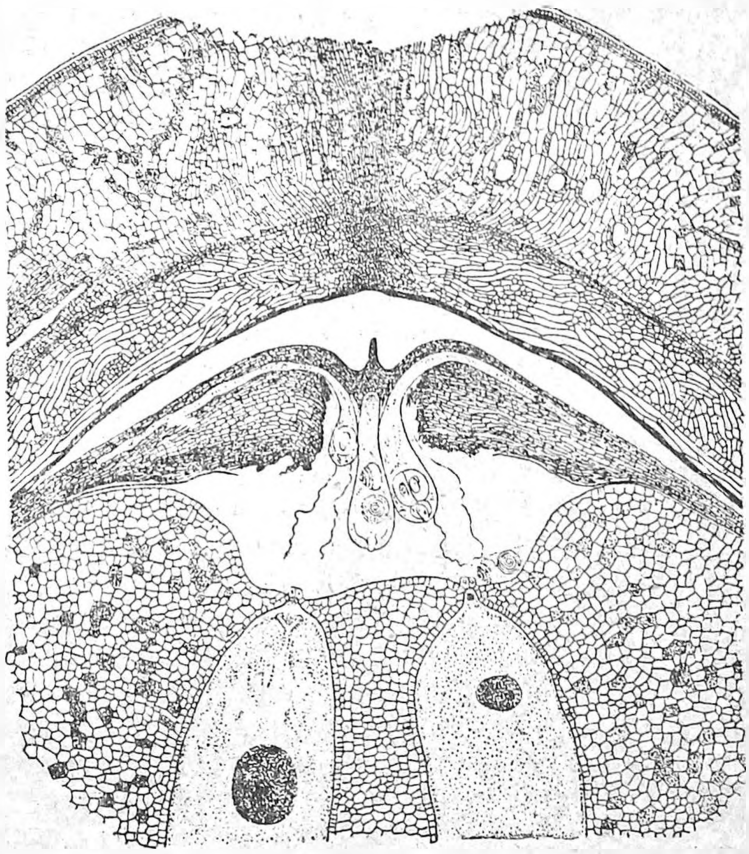


Рис. 281. Dioon edule. Верхняя часть семяпочки во время оплодотворения. Левая пыльцевая трубка содержит неразделившуюся телесную клетку, соседняя направо — заключает два сперматозоида и остатки клетки-ножки и клеток заростка. Следующая за ней направо пыльцевая трубка содержит поделившуюся телесную клетку и еще сохранившиеся клетку-ножку и клетки заростка. Из правой пыльцевой трубки оба сперматозоида проникли в архегониальную (пыльцевую) камеру, где и плавают. В левом архегонии ядро яйца в стадии после оплодотворения; вверху яйцеклетки сброшенный ресничный аппарат. (По Чемберлену.)

**Строение семени**. Готовое семя составлено из кожуры, эндосперма и зародыша или — в так называемых безбелковых семенах — только из кожуры и зародыша.

Строение кожуры[1] чрезвычайно разнообразно у разных растений, но сходно у близких, а потому имеет огромное значение для целей систематики.[2] В простейшем случае (например, у многих гвоздичных, у Ого-

[1] Lohde, 1874; Sempolowski, 1874; Solms-Laubach, 1874; Strandmark, 1874; Chatin, 1874; Schumann, 1874; Kudelka, 1875; Chalon, 1875; Höhnel, 1875, 1876; Fickel, 1876; Haberlandt, 1877 *b*; Beck, 1878; Bertrand, 1878; Godfrin, 1880; Bachmann, 1880; Abraham, 1885; Jumelle, 1888; Holfert, 1890; Meunier, 1890; Brandza, 1891; Lindau, 1891; Mattirolo et Buscalioni, 1892 (реферат этой весьма важной работы в Bot. Ztg. 1892, S. 694 и в Just's Jahresber. за 1892 год, S. 591); Grütter, 1893; Guignard, 1893; Kayser, 1893; Schips, 1893; Bille, 1896; Merz, 1897; Rosenberg, 1898 — реф. в Beihefte bot. Cbl. 8, 1899; Pammel, 1899 — Leguminosae: Brunotte, 1900 — Impatiens; Guérin, 1900 — злаки и 1901 — Sapindaceae; Lonay, 1906 — Ranunculaceae; Weberbauer, 1901 — Scrophulariaceae; Horowitz, 1902 — плоды орхидных; Guérin, 1904 — Gentianaceae; Peltrisot, 1904 — Ericaceae; Chiapella 1905 — Hibiscus; Oliva, 1905 — Cruciferae; Schaffnit, 1905 — Acanthaceae; Lonay, 1906, 1907 — Ranunculaceae — очень важная сводная работа; Souèges, 1907 — Solanaceae; Ritter, 1908 (реф. в Bot. Ztg., 1909, S. 110).

[2] См. в особенности сводную работу Лонэя (Lonay, 1907).

banche, рис. 287) кожура составлена из одного только слоя клеток. С другой стороны, у мотыльковых, крестоцветных, тыквенных и мн. др. растений кожура получает очень сложное строение и дифференцируется на несколько различных слоев (рис. 285 и 286). Между этими слоями заслуживают внимания следующие.

Твердый слой обусловливает крепость кожуры и состоит обыкновенно из одного слоя толстостенных, вытянутых перпендикулярно к поверхности и плотно сомкнутых клеток в виде шестигранных столбиков; их называют часто мальпигиевыми клетками. Этот слой может лежать на самой поверхности, прикрываясь прямо кутикулою (например, у мотыльковых, рис. 286) или же быть вторым или глубже от поверхности (рис. 285). В первом случае нередко попадаются отдельные семена, совершенно не разбухающие в воде при обыкновенных условиях (клевер, люпин и др. мотыльковые), — твердый слой их непроницаем для воды, но если поцарапать или вообще повредить поверхность кожуры, то такое семя легко разбухает. Причина этого явления не выяснена; под микроскопом кожура неразбухающих семян не обнаруживает никаких видимых особенностей. Не вполне выяснена также причина образования в твердом слое так называемых световых линий.[1] У многих растений столбики этого слоя пересечены параллельно поверхности кожуры одною или даже несколькими сильно преломляющими свет линиями; можно подумать, что это перегородки, разделяющие столбики поперек на несколько ярусов клеток, но при более сильных увеличениях не оказывается здесь даже местного утолщения стенки, и вообще светлая линия ни в чем анатомически не проявляется. Как кажется, причина кроется в местном химическом изменении стенки; у тыквенных, липовых, губоцветных и др., где имеется всего одна такая линия, она причиняется местным деревенением: от солей анилина световая линия, и только она, желтеет, но у мотыльковых и пр., где линий бывает и несколько, этого не замечается. [Однако, в большинстве случаев область световой зоны, лежащей обычно вплотную под кутикулой, не является ни одеревенелой, ни кутинизированной, но накопляет красящее вещество менее легко, чем прочая часть стенки и, повидимому, является каллезоподобной.]

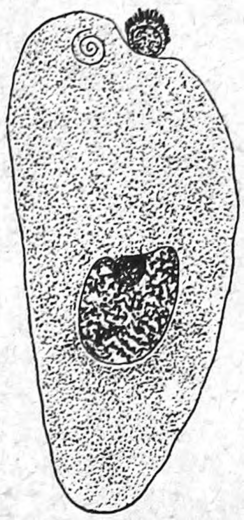


Рис. 282. Zamia floridana. Яйцеклетка во время оплодотворения. Один живчик только что слился с ее ядром, другой проникает сверху, сбросив свои реснички. Увелич. 18. (По Уэбберу.)

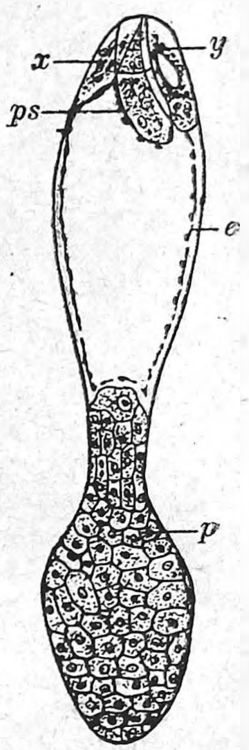



Рис. 283. Gnetum Gnemon. Зародышевый мешок (в продольном разрезе). В верхней его половине *e* — свободные ядра (черные точки по стенке), в нижней *p* — ткань предростка (белок); *ps* — пыльцевая трубка; *x*, *y* — два недоразвившихся зародышевых мешка. Увелич. 66. (По Лотси.)

Далее — во многих семенах в кожуре дифференцируется особый разбухающий слой, способный впитывать необыкновенно много воды, причем он увеличивается в объеме, особенно в радиальном направлении, т. е. становится во много раз толще прежнего. Конечно, и твердый слой участвует в разбухании, но оно происходит в нем почти исключительно в тангентальном направлении: столбики его становятся шире. Разбухающий слой может быть составлен из одного или нескольких слоев паренхимных клеток и может лежать на поверхности, как, например, в ослизняющихся при смачивании семенах льна (рис. 285), кресс-салата, айвы и пр., или же на большой глубине, образуя часто самый внутренний из слоев кожуры. Пигмент, от которого зависит цвет семени, часто принадлежит

[1] См. особенно Mattirolo, 1885 (Bot. Cbl. 23); также Pammel, 1899.

твердому слою, причем находится или в содержимом его клеток, или пропитывает их оболочки, но нередко бывает особый пигментный слой; так, в пестрой кожуре красной фасоли светлый фон зависит от равномерной окраски твердого слоя, а более темные пятна — от особых паренхимных пигментных клеток, лежащих местами под твердым слоем. Иногда, впрочем, цвет семени обусловливается не пигментом, а представляет явление чисто опти-

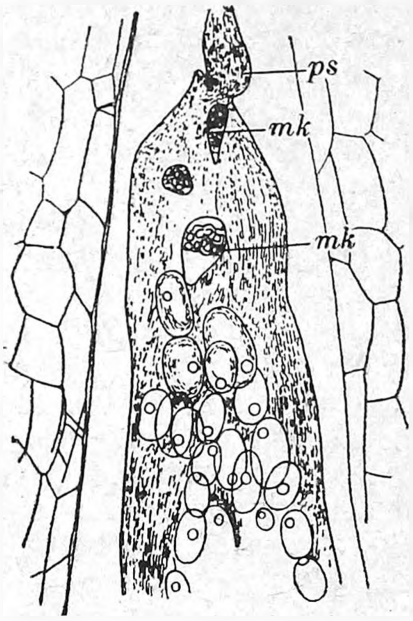



Рис. 284. Gnetum Rumphianum. Верхняя часть зародышевого мешка с свободными ядрами. В мешок проникли мужские ядра *mk* — из пыльцевой трубки *ps*. Увелич. 325. (По Карстену.)

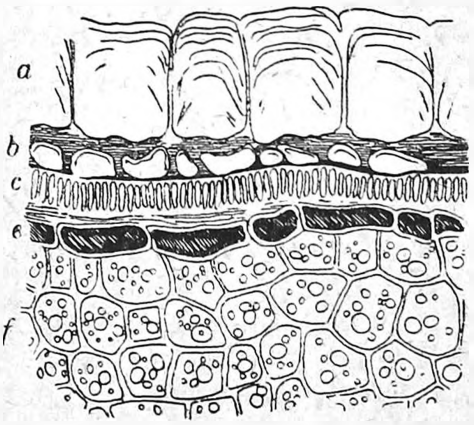



Рис. 285. Поперечный разрез кожуры льна в разбухшем состоянии: *a* — ослизненная кожица; *b* — воздухоносный слой; *c* — твердый слой; *e* — пигментный слой; *f* — ткань эндосперма. Увелич. 600. (По Ноббе.)

ческое; в синих семенах пионов, например, нет вовсе синего пигмента.[1] Многие семена (кресс, например) обладают способностью постепенно темнеть при сохранении, так что по цвету можно отличить свежие от лежалых; это темнение распространяется не на одну, впрочем, кожуру, но на все вообще ткани семени.

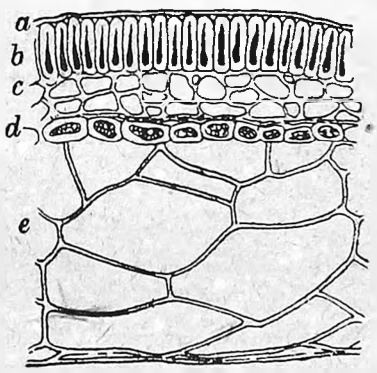



Рис. 286. Поперечный разрез кожуры люцерны в разбухшем состоянии: *a* — кутикула; *b* — твердый и вместе с тем пигментный слой; *c* — воздухоносный; *d* — азотистый; *e* — разбухающий слой (по некоторым показаниям — это уже белок). Увелич. 600. (По Ноббе.)

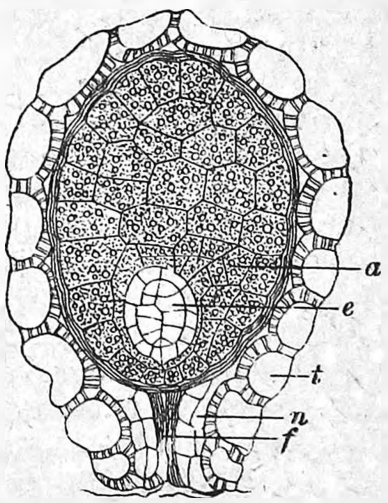



Рис. 287. Продольный разрез зрелого семени Orobanche Hederae: *e* — зародыш; *a* — эндосперм; *t* — кожура; *f* — бесплодная часть зародышевого мешка; *n* — остатки нуцеллюса семяпочки. Увелич. 200.

В некоторых семенах (например, у бобовых) встречается еще особый азотистый слой, клетки которого богаты белковыми веществами.

Кроме названных слоев, может быть еще несколько других весьма различного строения; в готовом состоянии они заключают воздух. Строение кожуры оказы-

[1] Frank, 1867.

вается иногда замечательно постоянным для целой группы сродства, как, например, у бобовых; в других же случаях оно существенно меняется у близких растений (например, в сем. норичниковых). Разнообразию в строении кожуры способствуют, далее, свойственные ей сосудоволокнистые пучки,[1] конечно очень нежные, составленные из узких спиральных и кольчатых сосудов и мелких тонкостенных лубяных элементов. Есть семена, кожура которых имеет всего один пучок, проходивший по семяножке; но нередко происходит дальнейшее разветвление этого пучка, и получается даже густая сеть жилок, всегда принадлежащая внешнему покрову семяпочки; только у молочайных жилки распределяются равномерно по обоим покровам, обыкновенно же внутренний покров остается чисто паренхимным и в состав кожуры впоследствии вовсе не входит.

У бобовых и тыквенных, например, пучки лежат на внутренней стороне кожуры; следовательно, все разнообразные слои последней развились из внешнего покрова бывшей семяпочки. В ткань нуцеллюса жилки никогда не проникают и сосудоволокнистые пучки зародыша возникают, разумеется, без всякой связи с пучками кожуры и вообще материнского организма. Разветвление жилок в кожуре — там, где оно встречается, — представляет несколько типов. При наиболее распространенной пригнутой форме семяпочки возможны три способа нервации: в одном случае по бывшей семяножке, следовательно, вдоль одного из краев семени, тянется, не ветвясь, одна простая жилка, образуя так называемый семяшов: на том конце ее, который лежит при основании нуцеллюса, эта жилка сразу выпускает многочисленные, иногда, в свою очередь, ветвящиеся жилки, которые направляются по кожуре к семявходу. В другом типе жилка, проходящая по семяножке, в разных местах своего пути выпускает вторичные жилки в обе стороны: тогда получается так называемый ложный семяшов. Наконец, в третьем типе семяшва нет вовсе, так как все жилки расходятся из одной точки, лежащей при основании бывшей семяножки.

Эндосперм[2] в семенах, снабженных им, слагается из одного или многих слоев паренхимных клеток, расположенных нередко рядами и почти всегда сомкнутых совершенно плотно без межклетных пространств. По строению стенок можно установить два типа эндосперма: тонкостенный, встречающийся наичаще, и толстостенный, называемый также роговым белком, свойственный, например, кофейному дереву, финику и другим пальмам.[3] Дальнейшее разнообразие вызывается природою запасных веществ, отлагающихся в эндосперме в клетках тонкостенного белка; запас этот всего чаще составляют протеиновые зерна либо крахмал. В толстостенном эндосперме главный запас составляет самое вещество стенок клеток, которое, смотря по растению, имеет то свойство запасной клетчатки, то приближается к слизям или крахмалу, синея уже от одного иода; во всяком случае эти толстые стенки при прорастании семени с роговым белком растворяются, как бы тают, оставляя лишь тоненькие первичные оболочки. Природа запаса в эндосперме очень постоянна для каждого семейства. Нередко самый наружный слой клеток эндосперма получает особенный характер, образуя нечто вроде кожицы. Он может отличаться как формою, так и содержимым своих клеток; особенно резко выражен он в зерновках злаков, где клетки его имеют более толстые стенки, вытянутые по радиальному направлению, и не заключают вовсе крахмала, а густо наполнены протеиновыми зернами и маслянистым веществом (алейроновый слой). У ячменя таких слоев три-четыре, у большинства же злаков всего один. Клетки его имеют сквозное сообщение друг с другом и с лежащими под ними крахмалоносными клетками эндосперма. В толстостенном белке сквозное сообщение клеток весьма распространено, — здесь оно даже вообще было открыто впервые (ср. стр. 83 и рис. 61).

Зародыш в зрелом семени почти всегда уже оказывается расчлененным на важнейшие вегетативные органы будущего растения, обнаруживая корешок,

[1] Le Monnier, 1872.

[2] Godfrin, 1884; Pritzel, 1897; [Netolitzky, F., 1935.]

[3] Своеобразно утолщенные клетки расположены целою связною сетью в эндосперме Myristicaceae и Bixaceae (Heckel, 1899). Sachs, 1863; Tangl, 1885.

т. е. зачаток корня, одну, две или несколько семядолей (первых листьев) и почечку, в которой можно отличить точку роста стебля, а нередко и один или даже несколько произведенных ею листьев. У паразитных растений (например, Orobanche, рис. 287) [и некоторых других (орхидные, грушанковые)] зародыш образует в семени округлое тело, составленное из сравнительно немногих клеток и не обнаруживающее внешнего расчленения, — развитие остановилось здесь на ранней стадии. Анатомический интерес сосредоточивается на семядолях, как органах своеобразных, характерных для семени, тогда как корешок и почечка не обнаруживают большею частью ничего особенного, сравнительно с молодым состоянием корня, стебля и листьев вообще. Наибольшего развития достигают семядоли в семенах без эндосперма, так как становятся тогда складочным местом запасных веществ: то крахмала, то алейрона, то (чаще всего) того и другого вместе. Вещества эти отлагаются в мякоти, которая может слагаться из чрезвычайно различного числа слоев (от 4 до 240); иногда она однородна, иногда же намечается в ней сверху столбчатый слой. В противоположность эндосперму, клетки мякоти в семядолях всегда сомкнуты неплотно, оставляя межклетные пространства. Почти всегда мякоть семядоли слагается из тонкостенных клеток; гораздо реже клетки ее толстостенны, как в роговом белке, испытывая те же изменения при прорастании. Жилки чаще всего располагаются пальчато и обыкновенно замирают в состоянии прокамбия, но иногда в них уже можно различить дифференцированные сосуды и лубяные элементы. В кожице могут быть зачаточные или даже вполне развитые устьица. Наиболее своеобразное строение обнаруживает кожица в семенах с эндоспермом большинства однодольных, где либо вся семядоля, либо кончик ее превращается в особый орган, служащий для всасывания питательных веществ из белка и передачи их ростку; [1] орган этот называют присоском, подобно органам паразитных растений, заменяющим корни; [2] присоском, например, является щиток в зерновке злаков. Клетки кожицы на присоске, вначале плотно сомкнутые, нередко впоследствии разъединяются и вытягиваются наподобие сосочков или даже одноклетных волосков, внедряясь между клетками белка.

**Строение перикарпия.** [3] У всех одно- и двудольных семена бывают заключены внутри плода, стенка которого, называемая перикарпием, или околоплодником, развивается обыкновенно из стенки завязи; только в так называемых ложных плодах в образовании перикарпия принимают участие цветоложе или покровы цветка. При развитии плода первоначально простое, мало интересное строение стенки завязи нередко значительно усложняется, причем перикарпий разбивается на более или менее резко обозначенные слои. Согласно долго державшейся схеме, отличали три слоя: внешний — эпикарпий, средний — мезокарпий и внутренний — эндокарпий. Ближайшее анатомическое исследование показало, однако, что схема эта в целом ряде случаев может быть применена лишь с большими натяжками: эндокарпий иногда (во многих ягодах) совершенно отсутствует, а с другой стороны как в сочных, так и в сухих плодах нередко анатомически намечены не три, а четыре различных слоя.

В сочных плодах эпикарпий то образован исключительно верхнею кожицею (например, в сливе, вишне), то кожицею вместе с несколькими подкожными слоями мякоти (яблоко), а иногда даже всею бывшею стенкою завязи, как у апельсина и сродных с ним растений, где сочная мякоть есть новообразование, появляющееся при развитии плода в виде выростов внутренней кожицы, постепенно выполняющих прежние гнезда завязи. В кожице часто встречаются устьица. Мякоть сочных плодов, образующая мезокарпий их, обыкновенно слагается из округлых, тонкостенных, более или менее рыхло связанных клеток,

[1] Ebeling, 1885.

[2] Solms-Laubach, 1868, 1876; Koch, 1880.

[3] Kraus, 1866; Borbas (венгерская работа 1880 года о сочных плодах, см. Bot. Cbl. 4 и 5); Strasburger, в его Bot. Praktikum; Olbers (шведская работа 1885); Бордзиловский, 1888; Garcin, 1890; Weberbauer, 1898; Hanausek, 1907 — «угольный слой», в семянках Compositae.

заключающих тонкий слой плазмы, ядро и нередко окрашенный клеточный сок. Изредка (например, у груши) среди мякоти дифференцируются отдельные группы каменистых клеток (ср. рис. 53 и стр. 191). По мякоти тянутся, обыкновенно более во внешних слоях ее, сосудоволокнистые пучки перикарпия. Эндокарпий — там, где он дифференцируется, — имеет различное строение; в костянках он образует косточку и составлен из очень сильно утолщенных и одеревеневших паренхимных клеток, слоистые стенки которых прорезаны ветвистыми поровыми каналами; кожистый эндокарпий (например, яблока) слагается из механических волокон, утолщенных часто до исчезновения просвета и тянущихся косвенно, скрещиваясь между собою в различных слоях.

Что касается с у х и х п л о д о в, то в простейшем случае (некоторые Chenopodiaceae) перикарпий их слагается всего из трех слоев клеток: внешней и внутренней кожицы и однослойной мякоти между ними. Гораздо чаще мякоть составлена из многих слоев, причем то она, то внешняя, то, чаще всего, внутренняя кожица утолщают свои стенки и образуют механический слой, придающий перикарпию известную прочность. Но весьма часто замечается еще большее усложнение: между мякотью и внутреннею кожицею располагается один или несколько слоев толстостенных, почти прозенхимных элементов (крестоцветные, мотыльковые, губоцветные). Этот волокнистый слой то сплошной, то разбит мякотью на отдельные пучки; элементы его всегда собраны пластинчатыми группами, и каждая группа является результатом деления одной паренхимной клетки многочисленными параллельными друг другу перегородками. Внешняя кожица некоторых сухих нераскрывающихся плодов (многие губоцветные) обнаруживает те же явления ослизнения, какие наблюдаются иногда в кожуре семян (см. стр. 280). В раскрывающихся плодах места раскрывания намечаются анатомически уже при развитии перикарпия, а самые трещины получаются всегда расклеиванием известных клеток, причем наибольшую роль играет волокнистый слой перикарпия, своим ссыханием вызывающий растрескивание плода.

---

Инв. 3178

Ботанический сад-музей
Институт им. С. М. Кирова

## БИБЛИОГРАФИЯ


Abraham, Jahrb. wiss. Bot., 16, 1885.
Acqua, Malpighia, 1891 u. 1893.
Adlerz (шведская работа о строении почечн. чешуй, 1881 г.), Bot. Cbl. 9.
Afzelius, Svensk. Bot. Tidskr., B. 22, 1928.
Albrecht G., Jahrb. wiss. Bot., 46, 1909.
— Ber. bot. Ges., 26*a*, 1908.
Александров В. Г., Бот. журн. СССР, 21, 3, 1936.
— Журн. Русск. бот. о-ва, 10, 1925.
Alexandrow W., Ber. bot. Ges., 44, 1926.
Александров В. Г. и Абесадзе, Журн. Русск. бот. о-ва, 12, 1927.
Alexandrow W. G. u. Abessadze K. J., Planta, Arch. wiss. Bot., 3, 1927.
Александров В. Г. и Александрова, Тр. прикл. бот., ген. и сел., 20, 1929.
Alexandrow u. Djaparidze, Planta, 4, 1927.
Allen C. E., Ann. of Bot., 19, 1905*a*; 31, 1917.
— Arch. Zellf., 8, 1912.
— Ber. bot. Gesell., 23, 1905*c*.
— Bot. Gazette, 32, 1901.
— Jahrb. wiss. Bot., 42, 1905*b*.
Allister, Bot. Gaz., 48, 1909.
Alten, Beiträge z. vergleich. Anatomie d. Wurzeln, Diss., Göttingen, 1908.
— Bot. Ztg., 1909.
— Bull. soc. bot. Ital., 1908.
Altmann, Die Elementarorganismen, Leipzig, 1890 u. 1894.
Amadei, Bot. Cbl., 73, 1898.
Ambronn H., Ber. bot. Ges., 6, 1888.
— Ber. Sächs. Ges. d. Wiss., 48, 1896.
— Jahrb. wiss. Bot., 12, 1881; 14, 1883 u. 6, 1906.
— Kolloïd - Zeitschr., 18, 1916; 20, 1917.
Ambronn H. u. Frey A., Das Polarisationsmikroskop, Leipzig, 1926.
Andersson D. B., Amer. Journ. of Bot., XIV, 4, 1927.
— Bot. Cbl., 38, 1889.
— Jahrb. wiss. Bot., 69, 1928.
Andersson D. B. u. Hesselman, Kgl. svenska Vet.-Ak. Handl., 26, 1900.
Andrews, Ann. of Bot., 1905.
Arber A., Ann. of Bot., 31, 1917; 32, 1918; 36. 1922.
— Journ. R. Micr. Soc., 1920*a*.
— Monocotyledons, Cambr., 1925.
— Water plants. A study of Aquatic Angiosperms, Cambr., 1920*b*.
Arens, Ann. of Bot., 1912.
Areschoug F. W. C., Bibl. bot., 56, 1902.
— Flora, 96, 1906.
— Svensk. Vet.-Ak. Handl., 39, 1905.
Arnaud C. R., Ac. Sc. Paris, 1885 et 1886.
Arnold W., Ueber d. Verhalten d. Gerbstoffes bei Gunnera. Diss., Kiel, 1911.
Arnold Z., Acta Bot. Inst. Univ., Zagreb, 1, 1925; 2, 1927.
Арнольди В. М., Bull. soc. nat., Moscou, 1899 и 1901.
Arnoldi V., Flora, 87, 1900.
Арциховский В., Тр. пр. бот., ген. и сел., XIX, 4, 1928.
Askenasy, Botanisch-morphologische Studien, Frankf., 1872.
Astbury, Fundumentals of Fibre Structure, Lond.; 1933.
Auerbach, Sitzber. Ak. Berl., 1890 u. 1891.
Azzi, Bull. soc. bot. Ital., 1908.

Baas Becking, Kon. Ak. Wet. Amsterdam, 9, 1934.
— Proc. VI Intern. Bot. Kngr. Amsterdam, 1935.
Baccarini P., Bull. soc. bot. Ital., 1908.
— Malpighia, 1892.
— N. giorn. bot. Ital., 14, 1907.
Bachmann, N. acta Ac. Leop. Car., 43, 1880.
Bagchee K., Ann. of Bot., 39, 1925.
Bailey J. W., Amer. Journ. Bot., 10, 1923.
— Ann. of Bot., 24, 1911; 39, 1925.
— Bot. Gaz., 62, 1916.
— Journ. of Arnold Arboretum, 14, 1933.
— Proc. Nation. Acad. of Sci., 5, 1919.
Bailey J. W. a. Tupper W. W. Proc. Amer. Ac. Arts. a. Sc., 54, 2, 1918.
Balicka-Iwanowska, Flora, 86, 1899.
Bambacioni V., Ann. di Botan., 18, 1928.
Bambeke, Mem. Ac. Bruxelles, 54, 1903.
Баранецкий И., Прот. 7-го Одесск. съезда русск. естествоисп., 1883.
— Труды Спб. общ. ест., 17, 1886.
— Зап. Киев. общ. ест., 6, 1899.
Baranetzky, J., Ann. sc. nat., 8 sér., 12, 1900.
— Bot. Ztg., 38, 1880.
— Mém. soc., Cherbourg, 19, 1875.
Barber, Ann. of Bot., 6, 1892.
Bargagli-Petrucci, Malpighia, 17, 1903.
Barger a. Field, Journ. chem. Soc., Lond., 101, 1912.
Barnes a. Land, Bot. Gaz., 1907.
Barrat K., Ann. of Bot., 30, 1916.
Bary A., de, Bot. Ztg., 29, 1871; 1878.
— Vergleichende Anatomie d. Vegetationsorgane Leipz., 1877.
Barsali B., Acta Soc. Tosc. Sc. Nat., 31, 1922.
Bäsecke, Bot. Ztg., 1908.
Bastit, Rev. gén. bot., 3, 1891.
Baucroft H., New Phytologist, 13, 1914.
Baumert, Beitr. Biol. Pfl., 9, 1907.
Beauverie, Ann. sc. nat., 9 sér., 8, 1908.
Becheraz, Mitteil. naturforsch. Ges., Bern, 1893.

Bechhold, Kolloïd., 1912.
Beck, Sitzber. Ak. Wien., 77, 1878.
Becker W. A., Protoplasma, 15, 1932.
Beer, Ann. of Bot., 23, 1909.
Beer a. Arber, Ann. of Bot., 29, 1915.
Behm, Bot. Cbl., 62, 1895.
Behrens, Flora, 1879.
— Untersuchungen üb. d. anatom. Bau d. Griffels u. d. Narben, Diss., Göttingen, 1875.
Белар, Цитологич. основы наследственности, 1934 (перев. с изд. 1928 г.).
Belar, Der Formwechsel d. Protisten-Kerne, 1926.
— Protoplasma, 9, 1930.
— Ztschr. Zellf. mikr. Anat., 10, 1929.
Беляев В., О строении и развитии антерозаидов, Варшава, 1892 *a*.
— Тр. Спб. общ. ест., 22, 1892 *b*.
— Тр. Варшав. общ. ест., 1892 *c*.
Beliaev V., Ber. bot. Ges., 1891, 1893, 1897 u. 1898.
— Flora, 79, 1894: Ergänzungsband, 1894.
Belli, Just's Jahresber., 1896.
Belling J., Proc. Nat. Acad. Sc., 13, 1927.
— Univ. Calif. Publ. Bot., 14, 1928 *a*: 14, 1928 *b* и *c*; 1931 *a* и *b*.
Belzung, Ann. sc. nat., 7 sér., 5, 1887; 13, 1891.
Benda, Verh. d. Phys. Ges., Berlin, 1897.
Benecke W., Bot. Ztg., 1892.
Бенике, Тр. Харьк. общ. исп. прир., 43, 1909.
Benson, Trans. Linn. Soc., 3, 1894.
Benson, Sanday a. Berridge, Trans. Linn. Soc., 7, 1906.
Berghs J., La cellule, 21, 1904; 23, 1906.
Bergmann, Ber. Chem. Ges., 57, 1924.
Bernard N., Ann. sc. nat., 9 sér., 9, 1909; 14, 1911.
— C. R. Ac. Sc. Paris, 128, 1899; 135, 1902; 137, 1903; 138, 1904; 140, 1905; 142, 1906.
— Journ. de Bot.. 14, 1900.
— Rev. gén. bot., 12, 1900 *a*; 14, 1902 *a*; 16, 1904 *a*.
Berner, Ber. Chem. Ges., 63, 1930.
Bernstein, Die Kräfte d. Bewegung in d. lebenden Substanz, 1902.
Berridge a. Sanday, New Phytologist, 6, 1907.
Berthold, Studien über Protoplasmamechanik, Leipzig, 1886.
— Untersuchungen z. Physiologie d. pflanz. Organisation, Leipzig, 1898.
Berthold u. Terlezki, Ber. bot. Ges., 2, 1884.
Bertrand, Ann. sc. nat., 6 sér., 7, 1878.
Besecke, Entwicklungsgesch. Untersuchungen über d. anatom. Aufbau pflanzl. Stacheln., Berlin, 1909.
Bessey, Bull. Torr. Bot. Club., 31, 1904.
Beyerinck, Bot. Ztg., 1884.
Biedermann, Pfl. Arch., 202, 1924.
Bierberg, Flora, 93, 1908.
Biermann, Arch. Pharm., 1898.
Bille, Bot. Tidskr., 20, 1896.
Billings, Bot. Gaz., 35, 1903.
— Flora, 88, 1901.
Binz, Flora, 76, 1892.
Biourge, La cellule, 8, 1892.
Birger, Archiv f. Bot., 6, 1907: реф. Bot. Cbl., 105, S. 31.
Blackmann, Philos. Trans., 190, 1899.
Благовещенский А., Биохимия растений, М.-Лгрд, 1934.
Blaringhem L., Bull. sc. France et Belgique, 43, 1909.
Blass, Jahrb. wiss. Bot., 21, 1890; 22, 1891.
Blazek, Abh. böhm. Akad., 11, 1902.
Blenk, Flora, 1884.
Bliesenick, Ueber Obliteration d. Siebröhren, Diss., Berlin, 1891; реф. Bot. Cbl., 49.
Boehm, Bot. Ztg., 1879.
— Sitzber. Ak. Wien., 22, 1857; 47, 1863: 55, 1867.
Бояркин, Тр. Ин-та нов. лубян. сырья, 1933.
Bolte, Jahrb. wiss. Bot., 59, 1920.
Bonnevie, Arch. f. Zellforsch., 1, 1908.
Bonnier G., Ann. sc. nat., 6 sér., 8, 1879.
Boode L. a. Hiley W., Ann. of Bot., 23, 1909.
Boodle, Ann. of Bot., 20, 1906.
Borbas, Bot. Cbl., 4 u. 5 (1880).
Бордзиловский, Зап. Киев. общ. ест., 9, 1888.
Borissow G., Ber. bot. Ges., 46, 1928.
Бородин И. П., Изв. АН, 1908 и 1910.
— Тр. Спб. общ. ест., 3, 1871; 12, 1881; 13, 1882; 14, 1883; 16, 1885; 21, 1891; 22, 1892; 32, 1901.
— Успехи ботаники, 1880.
— Вестн. естеств., 1895.
Borodin I. P. Actes du Congrès d. St. Ptsb., 1885 *a*.
— Bot. Cbl., 18, 1884.
— Bot. Ztg., 1870, 1878, 1909.
— Bull. Acad. St. Ptsb., 1867, 1869, 1883.
— Bull. Congrès bot., St. Ptsb., 1885.
Borsickow, Verh. Ph. Med. Ges. Würzburg, 34, 1901.
Borzi, Contrib. Biol. veget., 3, 1903.
— Rend. Ac. Lincei, 10, 1901.
Boulet, Rev. gén. bot., 12, 1900.
Bourquelot, C. R. Ac. Sc. Paris, 104, 1887.
Bouygues, Actes Soc. Linn., Bordeaux, 57, 1902.
— C. R. Ac. Sc. Paris, 134, 1902 *a*.
Bowen, Ztschr. f. Zellforsch. u. Mikr. An., 9, 1929.
Brand, Ber. bot. Ges., 9, 1901; 24. 1906 *a*.
— Hedwigia, 45, 1906 *b*.
Brandis, Bot. Ztg., 1905.
— Trans. Linn. Soc., 2 sér., 7, 1907.
Brandza, Rev. gén. bot., 3, 1891.
Braun, Bot. Ztg., 1869 u. 1870.
— Monatsber. Ak. Berl., 1854.
— Ueb. Polyembryonie u. Keimung von Caelebogyne ilicifolia, 1860.
Braun M., Дисс., 1913, Bot. Cbl. 125.
Brebuer G., Ann. of Bot., 16, 1902.
Bredow, Jahrb. wiss. Bot., 22, 1890.
Breslavetz L., Ber. bot. Ges., 1928.
— Planta, 17, 1932.
Bretfeld, Jahrb. wiss. Bot. 12, 1880.
Brill u. Halle, Angew. Chem., 51, 1935 (по русск. перев. в Усп. биол. хим., V, 9, 1936).
Briosi, Bot. Cbl., 11, 1882.
— Bot. Ztg., 1873.
Brongniart, Ann. sc. nat., 1 sér., 21, 1830.
Brown, Bot. Gaz., 48, 1909.
Brown H. T. u. Heron, Lieb. Ann., 199, 1879.
Brücke E. Sitzber. Ak. Wien, 1861.
Brunotte, C. R. Ac. Sc., Paris, 130, 1900.
Brunswik H., Ber. bot. Ges., 39, 1921.
— Sitzber Ak. Wien, 129, 1920.
Bruschi D., Ann. di Bot., 7, 1909.
Buch, Monatsber. Berl. Ak., 1852.
Buchholz M., Flora, 14, 1920.

Bugnon, C. R. Ac. Sc., Paris, 174, 1922.
Булич, Тр. Казан. общ. ест., 23—24, 1892.
Burckhardt W., Die Lebensdauer d. Pflanzenhaare, Diss., Leipzig, 1913.
Burgeff, Die Wurzelpilze d. Orchideen, Jena, 1909.
Burgerstein, Verh. zool.-bot. Ges., Wien, 57, 1907.
Burns G. P., Flora, 1900.
Buscalioni u. Pollacci, Atti Ist. bot., Pavia, 8, 1903.
Büsgen, Bau u. Leben unserer Waldbäume, 1897 (перев. под ред. Г. Ф. Морозова).
Busich E., Verh. zool.-bot. Gesellsch., Wien, 63, 1913.
Busse, Bot. Cbl., 84, 1900.
Bütschli O., Arch. f. Protistenkunde, 1901, 1902.
— Untersuch. üb. mikroskop. Schäume u. das Protoplasma, Leipzig, 1892.
— Verh. nat. med. Ver., Heidelberg, 1893 u. 1903.

Caldwell, Bot. Gaz., 44, 1907.
Campbell, Ann. of Bot., 14, 1900; 19, 1905; 22, 1908.
— Ber. bot. Ges., 16, 1899 *a*.
— Bot. Gaz., 27, 1899 *b*.
Candlin E. J. a. Shryver, S. B., Proc. R. Soc., 103, 1928.
Capus, Ann. sc. nat., 6 sér., 7, 1879.
Cario, Bot. Ztg., 39, 1881.
Carrothers, Bot. Ztg., 43, 1907.
Cartesi F., Atti Soc. ital. progr. sc., 5, 1912.
Caspary, De nectariis, 1848.
— Jahrb. wiss. Bot., 1, 1859; 4, 1865,
— Monatsber. Berl. Ak., 1862.
Cavara, Atti Ist. Bot., Pavia, 5, 1897.
Ceillier R., Recherches sur les facteurs de la répartition et sur le rôle des mycorhyzes, Paris, 1912.
Celakovsky, Abh. Böhm. Ak., 1903.
Chalon. La graine des Légumeneuses, Mons, 1875.
Chamberlain Ch., Bot. Gaz., 23, 1897; 27, 1899; 42, 1906; 47, 1909; 50, 1910; 61, 1916; 72, 1921.
Charabot, C. R. Ac. Sc., Paris, 140, 1905.
Charabot et Gatin, Le parfum chez la plante, Paris, 1908.
Chareyre, C. R. Ac. Sc., Paris, 96, 1883.
Charlier, Journ. de Bot., 20, 1906.
Chatin, Ann. sc. nat., 5 sér., 19, 1874.
— Anatomie comparée, Plantes aquatiques, Paris, 1859.
— De l'Anthère, Paris, 1871.
Chatton, Arch. Zool. exp. et gén., 59, 1920.
Chauveaud, Ann. sc. nat., 7 sér., 14, 1891; 8 sér., 19, 1904; 9 sér., 13, 1911; 10 sér., 2, 1920.
— Bull. Soc. bot. France, 68, 1921.
— C. R. Ac. Sc., Paris, 114, 1892; 134, 1902; 136, 1903; 139, 1904 *a*.
Chiappella, Bull. Soc. bot. Ital., 1905.
Chimani, Bot. Cbl., 61, 1895.
Chodat, Atti Congr. bot., Genova, 1892.
— Bull. Herb. Boiss., 1906.
Cholodny, Bioch. Ztschr., 147, 1924.
— Ber. bot. Ges., 41, 1923.
Christison, Реф. Just's Jahresber., 1891.
Chrysler, Bot. Gaz., 41, 1906; 44, 1907.
Cienkowsky, Jahrb. wiss. Bot., 3, 1863.
Cihler C., 1916, реф. Bot. Cbl., 131.
Claussen P., Ber. bot. Ges., 26, 1908.
Clautriau, Étude chim. du glycogène chez les champignons, Brux., 1895.
Clos, Ann. sc. nat., 3 sér., 18, 1852.
Cohn, Beitr. Biol. d. Pflanzen, 4, 1887; 7, 1896.
— Jahrb. wiss. bot., 24, 1892.
— Jahresber. Schles. Ges., 1858 u. 1859.
Coker, Bot Gaz., 33, 1902; 37, 1904 *a*: 38, 1904 *b*; 43, 1907.
Col A., Ann. sc. nat., 8 sér., 19 et 20, 1904.
— Journ. de Bot., 13, 1899; 15, 1901; 1902; 18, 1904 *a*.
Colin H., Rev. gén. bot., 31, №№ 363, 366, 367, 1919.
Combes R., Rev. gén. bot. 23, 1911.
Compton R., New Phytologist, 10, 1911; 11, 1912.
Conant J. B. (and collaborators), Journ. Amer. Chem. Soc., 53, 1931.
Costantin, Ann. sc. nat., 6 sér., 16, 1883; 19, 1884.
Conwentz, Ber. bot. Ges., 7, 1889.
Cooper, Bot. Gaz., 97, 1935; 98, 1936.
Copeland E. B., Ann. of Bot., 16, 1902.
Cordemoy, Rev. hortic., 1908.
Correns, Jahrb. wiss. Bot., 26, 1894.
— Oest. bot. Ztschr. 59, 1909.
Coulter J., Bot. Gaz., 46, 1908.
Coutler J. a. Chamberlain Ch., Bot. Gaz., 1903 *a*.
— Morphology of Gymnosperms, Chicago, 1917.
— Morphology of spermatophytes, I, II, New York, 1901, 1903 *b*.
Coulter, a. Land, Bot. Gaz., 39, 1905.
Courchet, Ann. sc. nat., 1888.
Cowdry, Biol. Bull., 1917 *a*, 1918.
Cramer u. Nägeli, Pflanzenphysiol. Untersuchungen, 3, 1855.
Crato, Bot. Ztg., 1893.
Crüger, Bot. Ztg., 1857.
Cunningham, Ann. Bot. Garden Calcutta, 1, 1888.
Czapek Fr., Ber. bot. Ges., 15, 1897; 37, 1919.
— Biochemie d. Pflanzen, 1 Aufl., Jena, I, 1905; 3 Aufl., I, 1922, III, 925.
— Flora, 1899.
— Sitzber. Ak. Wien, 103, 1894; 106, 1897 *a*.
Czech, Bot. Ztg., 1865.

Dafert, Ber. bot. Ges., 5, 1887.
— Landwirt. Jahrb., 13, 1884 u. 15, 1886.
Dahlgren O., Hereditas, 10, 1927.
— Svensk. Vetensk. Handl., 36, 1916.
Damm O., Beih. bot. Cbl., 11, 1902.
Dangeard, C. R. Ac. Sc., Paris, 1918.
— Le Botaniste, 1, 1889; 22, 1931.
— Recherches de biologie cellulaire, Thèse, 1923.
Данилов А. Н., Изв. Спб. бот. сада, 16, 1916; 21, 1922.
D'Arbaumont, Ann. sc. nat., 9 sér., 14, 1909.
— Bull. Soc. bot. France, 1886.
Darlington C. D., Proc. R. Soc., Ser. B, 107, 1930; 118, 1935.
— Recent Advances in Cytology. N. Y., 1932. 2 ed., 1937. (Сводка материалов.)
Darwin Fr., Bot. Cbl., 73, 75, 77, 1898 — 1899.
— Philos. Trans. R. Soc., B. 190, 1898 *a*.
— Proc. Cambr. Phil. Soc., 9, 1897.
— Proc. Roy. Soc. Lond., 63, 1898 *b*.
Dauphiné, Ann. sc. nat., 9 sér., 3, 1906.
— Rev. gén. bot. 19, 1907.
Davey A. J., Ann. Bot., 30, 1916.

David. Milchzellen d. Euphorbiaceen etc., Breslau, 1872.
Day, Bot. Gaz., 22, 1896.
De-Bary. Vergleich Anatomie d. Vegetationsorgane d.Phanerogamen u. Farne, 1877.
— Bot. Ztg., 1871; 1878.
De Candolle C., Anatomie comparée des feuilles chez quelques familles de Dicotylédones, Genève, 1879.
Debye a. Scherrer, Phys. Zeitschr., 17, 1916.
Degen, Bot. Ztg., 1905.
Dehmel, Beiträge zur Kenntnis d. Milchsaftbehälter der Pflanzen, Diss., Erlangen, 1889.
Dehnecke, Flora, 1881.
Dehorne, Arch. Zool. exp. et gén., 60, 1920—1922.
Dekker J., Die Gerbstoffe, Berlin, 1913.
— Rec. trav. bot. Néerl., 14, 1917.
Delbrouck, Hanstein's bot. Abhandl., 2, 1875.
Deleano, Jahrb. wiss. Bot., 49, 1911.
Демьянов и Феофилактов, Химия растительных веществ, М.—Л., 1933.
Демьянов Н. Я., Нилов В. И. и Вильямс В. В.,Эфирные масла, их состав и анализ, ГИЗ, 1930.
Demoora, Bull. soc. bèlge. micr., 20, 1894.
Denniston, Trans. Wiscon. Ac., 14, 1903; реф. Just's Jahresber., 1905.
Derschau, Beih. bot. Cbl., 22, 1907.
— Ber. bot. Ges., 22, 1904; 27, 1909.
— Jarhb. wiss. Bot., 46, 1908.
Detlefsen, Arb. bot. Inst., Würzburg., 3, 1884.
Detto C., Flora, 1902 u. 1903.
Devaux, Ann. sc. nat., 8 sér., 12, 1900.
— Bot. Cbl., 90, 1902.
— C. R. Ac. Sc. Paris, 131, 1898.
— Act. Soc. Linn., Bordeaux, 1903.
Devise R., La Cellule, 32, 1922.
Digby, Proc., R. Soc., 72, 1905.
Dihm, Beih. bot. Cbl., 21, 1907.
Dingler, Die Flachsprosse d. Phanerogamen, Münch., 1885.
— Ueber d. Scheitelwachstum d. Gymnospermen-Stammes, Münch., 1882.
Dippel L., Abh. Naturf. Ges. Halle, 10, 1868.
— Das Mikroskop u. seine Anwendung, 1872.
— Die neuere Theorie über die feinere Struktur d. Zellhülle, Frankfurt, 1878.
— Entstehung d. Milchsaftegefässe etc., Rotterdam, 1865.
Dixon, Ann. of Bot., 8, 1894.
Джапаридзе Л. И. и Апели Н. А., Бот. журн. СССР, 18, 1933.
Dobell, Qu: J. Micr. Sc., 56, 1911.
Добровлянский, Ежегодн. лесн. инст., 4, 1891.
Dodel, Flora, 1892.
— Jahrb. wiss. Bot., 8, 1872.
Dormann F., Sitzber. Ak. Wien, 133, 1924.
Douliot, Ann. sc. nat., 7 sér., 10, 1889; 11, 1890; 13, 1891.
Drabble, New. Phytologist, 5, 1906.
— Trans. Linn. Soc., 1904.
Draggendorff, Materialien zu einer Monographie d. Inulins, 1870.
Drewa. Haworth, Journ. Chem. Soc., Lond., 1928.
Ducamp, Ann. sc. nat., 8 sér., 15, 1902.
Düring, Journ. f. Landw., 45, 1917.
Dufour, Ann. sc. nat., 1887.
— Études d'anatomie et de physiologie végétale, Diss., Lausanne, 1882.
Durand E. M., Rev. gén, Bot., 31, 1919.
Duval-Jouve, Ann. sc. nat., 6 sér., 1, 1875.
— Histoire naturelle des Equisetum de France, Paris, 1865.

Eames A. J., Ann. of Bot., 25, 97, 1911.
Ebeling, Flora, 1885.
Ebner, Untersuchungen üb. d. Anisotropie organischer Substanzen, Leipzig, 1882.
Эдельштейн, Изв. АН, 1902.
Eder, Sitzber. Ak. Wien, 72, 1875.
Edgeworth (Miss), Pollen, Lond., 1877.
Eichler O., Cellulosenchemie, 15, H.11/12, 1934; 16, H. 1, 1935, (Bot. Cbl. 28, H. 5/6, 1936).
— Monatsber. Berl. Ak., 1881, S. 1032.
— Sitzber. Ak. Berl., 1886.
— Sitzber. Ak. Wien., 115. 1906.
— Всехсвят., 23, 1904. (Реф. Bot. Cbl., 99, 1905.)
Еленкин, Изв. Спб. бот. сада, 6, 1906.
Elfving, Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., 13, 1879.
Эллен горн, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. II, 8, 1935.
Ellrand, Beih. Bot. Cbl., 6, 1896.
Emberger, Arch. Morph. gén. et exp., 1921.
Eriksson, Jahrb. wiss. bot., 11, 1878.
Erlich F., Cellulosechemie, 7—8, 1930.
— Chem. Ztg., 41, 1917.
— Ztschr. f. Bot., 1918.
Ernst u. Bernard, Ann. Jard. Buitenzorg, 23, 1909.
Ernst u. Schmidt, Ber. bot., Ges., 27, 1909.
Errera, Ber. bot. Ges., 1886 *a*.
— Bot. Cbl., 1888 u. 1891.
— Bot. Ztg., 1886 *b*.
— C. R. Ac. Sc. Paris, 103, 1886 *c*.
— L'épiplasme des ascomycètes etc., Bruxell., 1882.
— Rec. Inst. bot., Bruxell, 1, 1906.
Errera, Maistriau et Clautriau, Ann. Soc. bèlge de micr., 12, 1889.
Escoyes E., La Cellule, 25, 1909.
Etard, La Biochimie et les chlorophylles, Paris, 1906.
Ettinghausen, Die Dikotyledonen, Wien, 1861.
Euler H., Grundlagen u. Ergebnisse d. Pflanzenchemie, 3, 1909.
Ewart, On the physics and physiology of protoplasma streaming in plants, Oxford, 1903.
Ewert, Landwirt. Jahrb., 35, 1906.
— Die Parthenokarpie d. Obstbäume etc., Berlin, 1907.

Faber F. C., Ber. bot. Ges., 22, 1904.
Faivre, Ann. sc. nat., 5 sér., 6, 1866; 10, 1869.
— C. R. Ac. Sc., Paris, 88, 1879.
Falci, Contrib. biol. veg., Palermo, 3, 1904.
Falkenberg, Vergleich. Untersuchungen üb. d. Bau d. Vegetationsorgane d. Monokotyledonen, Stuttgart, 1876.
Фаминцын А. С., Тр. бот. лабор. АН. Прил. к т. 73 Зап. АН., 1893.
Famintzin A. S., Biol. Cbl., 27, 1907.
— Bot. Ztg., 1876 *a*.

— Bull. Ac. St.-Ptsb., 1884 et 1893.
— Jahrb. wiss. Bot., 6, 1867.
— Mém. Ac. St.-Ptsb., 7 sér., 22, 1876 *b*; 26, 1879.
— Verh. nat. Ver., Heidelberg, 1869.
Famintzin u. Borodin, Bot. Ztg., 1867.
Farmer, Flora, 80, 1895.
Farmer J. B. and Digby L., Ann. of Bot., 21, 1907.
— Philos. Trans. R. Soc., Lond., 205, 1914.
Farmer a. Moore, Quart. Journ. Microsc. Sc., 48, 1905.
Farmer, Moore a. Digby, Proc. R. Soc., 71, 1903.
Farr C. H., Mem. N. J. Bot. Gard., 6, 1916.
Farr W. a. Eckerson S., Contrib. Boyce Thomp. Inst., 1934. (Реф. Bot. Cbl., 24, 1934.)
Fauré-Fremiet, Arch. d. an. micr., 2, 1916.
Fayod, Rev. gén. bot., 1891.
Fellerer O., Beiträge z. Anatomie u. Systematik d. Begoniaceen, Diss., Münch., 1892.
Ferguson, Ann. of Bot., 15, 1901.
— Proc. Washington Ac., 1904.
Fernbach et Wolff, Ann. Pasteur., 18, 1904.
Ферворн, Общая физиология, II, 1897.
Feulgen, Abderhald. Handb. d. biol. Arb.-meth. V, 2, 1 Hälfte, 1928.
Fick, Ergebn. Anat. u Entw.-gesch., 16.
Fickel, Bot. Ztg., 1876.
Финн В., Наукові зап. Київск. унів., I, 1935.
Finn W., Bot. Gaz., 80, 1925.
— Ber. bot. Ges., 44, 1926.
Firtsch, Ber. bot. Ges., I, 1883.
Fischer A., Arch. Entw. mech., 13, 1901.
— Ber. Sächs. Ak., 1885 *a*.
— Bot. Ztg., 1888 u. 1905.
— Fixierung, Färbung u. Bau d. Protoplasmas, Jena, 1899.
— Jahrb. wiss. Bot., 22, 1891.
— Jenaische Ztschr., 14, 1880.
— Untersuchungen üb. d. Siebröhrensystem d. Cucurbitaceen, Berlin, 1884.
Fischer E., Untersuchungen üb. Depside u. Gerbstoffe, 1908—1919.
Fischer H., Beih. bot. Cbl., 12, 1902.
— Beitr. Biol. d. Pflanzen, 8, 1898; 12, 1902.
— Beitr. z. vergleich. Morphologie d. Pollenkörner, Breslau, 1890.
— Ber. bot. Ges., 1903.
— Jahrb. wiss. Bot., 35, 1900.
— Planta, 22, 1934.
— (с сотрудниками), Libigs Ann. d. Chemie, 490, 1931; 498, 1932; 519, 1935 *a*; 520, 1935 *b*.
Fitting H., Bot. Ztg., 1900.
— Jahrb. wiss. Bot., 49, 1911; 64, 1925.
— Reizleitungsvorgänge bei d. Pflanzen, 1907.
— Ztschr. f. Bot., 3, 1911 *a*.
Flahault, Ann. Sc. nat., 6 sér., 6, 1878.
Fleischer, Flora, 1874.
Фляксберрер, Тр. Юрьев. общ. ест. 15, 1906 (1907).
Flinck, Diss., 1891. (Реф. Just's Jahresb., 1891, S. 572.)
Floresta, Contrib. biol. veg., Palermo, 3, 1904.
Flot, Rev. gén. bot., 2, 1890; 18, 1906; 19, 1907.
Focke, Die Pflanzenmischlinge, Berlin, 1881.
Fouilloy, Rev. gén. bot., 11, 1899.
Fraine E., Ann. of Bot., 24, 1910.
Frank, Beitr. z. Pfl.-physiol., Leipz., 1868.
— Ber. bot. Ges., 1884, 1885, 1887, 1888 u. 1892.
Frank, Bot. Ztg., 1864, 1867, 1871.
— Jahrb. wiss. Bot., 5, 1866; 8, 1872.
Frank-Schwarz, Untersuch. bot. Inst., Tübingen, 1, 1883.
Frank u. Blass, Jahrb. wiss. Bot., 22, 1891.
Freidenfelt, Bibl. bot. 61, 1904.
Freudenberg K., Die Chemie d. natürlichen Gerbstoffe, 1920.
— Papier-Fabrikant, XXX, 13, 1932.
Freudenberg K., Sohns F., Dürr W. u. Niemann Ch., Ber. chem. Ges., 60, 1927; 61, 1928; 62, 1929; 63, 1930.
— Cellulosechemie, 7, 1926; XII, 9/10, 1931.
— Naturwissenschaft, 18, 1930.
Freudenberg K., Zocher H. u. Dürr W., Ber. chem. Ges., 62, № 7, 1929.
Freundlich u. Hauser, Kolloïd-Ztschr., 36 (Ergänzbd.), 1925.
Freundlich u. Seifriz, Ztschr. f. phys. Chem., 104, 1923.
Frey A., Ber. bot. Ges., Bd. 44, H. 9, 1926; 46, 1928.
— Jahrb. wiss. Bot., 65, 1926; 67, 1928.
— Koll. Beih., 20, 1924.
— Naturwissensch., 13, 1925; 15, 1927.
— Rev. gen. bot., 38, 1926.
— Ztschr. f. wiss. Mikr., 42, 1925.
Fritz F., Jahrb. wiss. Bot., 81, 1935.
Fritzsche, Poggend. Ann., 32, 1834.
— Ub. d. Pollen, Ptsb., 1837.
Fron, Ann. Sc. nat., 8 sér., 9, 1899.
Frost F. H., Bot. Gaz., 89 a. 90, 1930; 91, 1931.
Frye, Bot. Gaz., 1903.
Fuchs J., Bibl. bot., 76, 1911.
— Oester. bot. Ztschr., 48, 1898.
Funke K., Das Bauprinzip d. hochmolekularen Naturstoffe (Sammelref. Protoplasma, 18, 1933).
Furlani, Oesterr. bot. Ztschr., 54, 1904.

Гайдуков, Тр. Спб. общ. ест., 43, 1912.
Gaidukov, Ber. bot. Ges., 24, 1906.
Gaines E. F. a. Aaase H. C., Americ. Journ. of Bot., 13, 1926.
Gallaud, C. R. Ac. Sc. Paris, 138, 1904.
— Rev. gén. Bot., 17, 1905.
Ganong, Bot. Gaz., 25, 1898.
Garcin, Ann. Sc. nat., 7 sér., 12, 1890.
Gard, Act. Soc. Linn., Bordeaux, 55, 1900.
Gardiner, Arb. Bot. Inst., Würzburg, 3, 1884.
— Proc. Cambr. Phil. Soc., 4, 1885; 14, 1907.
— Proc. R. Soc., Lond., 1900.
Gardner, Publ. Univ. California, 2, 1906.
Garjeanne, Flora, 92, 1903; 102, 1911.
Gates, Science, 27, 1908. (Реф. Bot. Cbl., 107, S. 459.)
Gatin, Rev. gén. bot., 19, 1907.
Gatin-Gruzewska, C. R. Ac. Sc., Paris, 146, 1908. (Реф. Bot. Cbl., 108, S. 160.)
Gaucher, Ann. Sc. nat., 8 sér., 12, 1900; 15, 1902.
Gaulhofer K., Ber. bot. Ges., 26 *a*, 1908
— Sitzber. Ak. Wien, 117, 1908 *a*.
Geerts, Ber. bot. Ges., 26 *a*, 1908.
— Rec. trav. Néerland, 5, 1909.
Gegelmayer, Bot. Ztg., 1880.
Geitler, Arch. Protistenkunde, 85, 1935.
— Ber. bot. Ges., 53, 1935 *a*.
Gelel J. Arch. Zellf., 16, 1921.
Géneau de Lamarlière L., Rev. gén. Bot., 18, 1906.

Georgevitch, Beih. bot. Cbl., 23, 1908.
Gérard, Ann. Sc. nat., 6 sér. I, 1881.
Герасимов, Bull. Soc. nat., Moscou, 1890, 1892, 1896, 1899, 1901, 1904.
Gerassimoff, Beihefte Bot. Cbl., 18, 1905 *a*.
— Flora, 94, 1905 *b*.
— Hedwigia, 44, 1904.
— Ztschr. allg. Physiol. 1, 1902.
Gerber C., C. R. Ac. Sc., Paris, 156, 1913.
Гертвиг, О., Клетка и ткани, Спб., 1894; 3-е изд., 1911.
Gertz, Studier öfver anthocyan, Diss., Lund., 1906. (Реф. Bot. Cbl., 105.)
Гэворт В. Н., Строение углеводов. (Пер. с нем. Ц. Коган, под ред. В. В. Первозванского.) М. — Лгрд, 1934.
Geyler, Jahrb. wiss. Bot., 4, 1865; 6, 1867.
Gheorghieff, Bot. Cbl., 30, 1887.
Giesenhagen, Ber. bot. Ges., 9, 1891.
— Flora, 1890.
Gicklhorn J., Protoplasma, I, 1926.
Gilg, Ber. bot. Ges., 11, 1893.
Gilson, La Cellule, 6, 1890; 9, 1893; 11, 1894.
Giltay, Arch. Néerl., 17, 1883.
— Bot. Ztg., 1881.
Giovannozzi U., N. Giorn. bot. Ital., 18, 1911.
Gius L., Sitzber. Ak. Wien., II, 116, 1907.
Гнам, Дубильные вещества и дубильные материалы, 1927.
Gnentzsch, Flora, 1888.
Godfrin, Ann. Sc. nat., 6 sér., 19, 1884.
— Étude histiol. s. les téguments séminaux d. Angiospermes, Nancy, 1880.
Goebel, Ber. bot. Ges., 4, 1886.
— Pfl. biol. Schilderungen, 2, 1891.
Goebel K., Organographie d. Pflanzen, III, Jena, 1933 (посл. изд.).
— Flora, 115, 1922.
Golden, Proc. Indiana Ac., 1904.
Goldflus, Journ. de Bot., 1898 et 1899.
Goldschmidt u. Popoff, Arch. f. Protistenkunde, 8, 1906.
Голенкин, Тр. Моск. общ. ест., 1894.
Gonell, Hoppe Seyl. Zeitschr. f. physiol. Chem., 18, 152. (Реф. Chem. Cntrbl., 1926, I, S. 2676.)
— Ztschr. f. Physik, 25, 1924.
Горожанкин, О корпускулах и полов. процессе у голосемянных растений, М. 1880. (Реф. Bot. Ztg., 1883.)
Gothan W., Abh. preuss. geol. Landesanst., 44, 1905.
— Sitzber. Ges. Naturf. Freunde, Berlin, 2, 1907.
Grafe V., Biochem. Ztschr., 159, 1925.
— Sitzber. Ak., Wien 115, 1906; 118, 1909; 120, 1911.
Gramse, Ueb. d. physiol. Bedeutung d. Speichertracheiden, Diss., Berl., 1907.
Granier et Brun, Rev. hortic., 1908.
Gravis, Arch. Inst. bot., Liège, 4, 1907.
— Bull. Soc. bot. France, 69, 1922.
Гребницкий, Тр. Спб. общ. ест., 15, 1884.
Greger J., Planta, 12. H. I, 1932.
Grégoire V., Ann. Soc. Sc., Brux., 34, 1910 *a*.
— Bull. Ac. R. Belg. Cl. Sc., 17, 1932.
— La Cellule, 16, 1899; 21, 1904; 23, 1906; 26, 1910 *b*.
Grégoire et Wygaerts, La Cellule, 21, 1903; 23, 1906; 24, 1907; 26, 1910.
Gregory, Bull. Torrey bot. Club., 1887. (Реф. Bot. Cbl., 32, 1887.)
Grew N. The anatomy of plants., Lond., 1682.
— The anatomy of vegetables begun., Lond., 1672.
Gris, Ann. Sc. nat., 4 sér., 7, 1857; 5 sér., 14, 1872.
— Bull. Soc. bot. France, 7, 1860.
— N. Arch. Mus., 6, 1870.
Groom, Ann. of Bot., 3, 1889.
— Ber. bot. Ges., 3, 1885.
Grosglik, Bot. Cbl., 20, 1884.
Grüger, Bot. Ztg., 15, 1857.
Grüss, Bibl. bot., 39, 1896.
— Jahrb. wiss. Bot., 23, 1892.
Grütter, Bot. Ztg., 1893.
Guéguen, Bull. Soc. bot. France, 1900.
— Journ. de Bot., 14, 1900 *a*; 15, 1901.
Gümbel, N. Acta Ac. Leop. Carol., 25, 1885.
Guérin, Ann. Sc. nat, 8 sér., 20, 1900.
— Bull. Soc. bot. France, 52, 1905.
— Journ. de Bot., 15, 1901; 18, 1904.
Gürtler, Über d. interzellularen Haarbildungen, Berlin, 1905.
Guignard L., Ann. Sc. nat., 6 sér., 12, 1881; 13, 14, 1882; 7 sér., 14, 1891; 15, 1892 *a*; 8 sér., 11, 1900 *a*.
— C. R. Ac. sc. Paris, 115, 1892 *b*; 1900 *b*.
— Journ. de Bot., 7, 1893; 15, 1901; 16, 1902; 18, 1904.
— Rev. gén. bot., 11, 1899.
Guillaud, Ann. Sc. nat., 6 sér., 5, 1877.
Guilliermond A., Arch. bot., 28, 1912 *a*.
— Arch. ann. micr., XIV, 1912 *b*.
— Arch. de Biol., 31, 1921.
— Arch. Protistenkunde, 19, 1908.
— Bull. Inst. Pasteur, 4, 1907 *a*.
— Bact. Cbl., 2, 26, 1910.
— C. R. Ac. Sc. Paris, 1905 *a* et 1907 *b*.
— C. R. Soc. Biol., 59, 1905 *b*; 1913, 1914.
— Rev. gén. bot., 16, 1904; 23, 1911; 1915; 31, 1919; 33, 1921; 42, 1930.
— Traité de cytologie végétale, 1933.
Гульбе, Ежег. Лесн. инст., 3, 1888.
Gupta K. M., Journ. Ind. Bot. Soc., 13, I, 1934.
Guttenberg H., Ber. bot. Ges., 23, 1905.
— Sitzber. Ak. Wien, 91, 1902.
Gwynne-Vaughan, Ann. of Bot., 1908.

Haars H., Über d. Abfallen v. Blütenteilen, Diss., Kiel, 1911.
Haberlandt G., Ber. bot. Ges., 4, 1886 *a*; 12, 1894 *a*.
— Biol. Cbl., 21, 1901 *a*.
— Bot. Ztg., 1877 *a*.
— Die Lichtsinnesorgane d. Laubblätter, Leipz., 1905.
— Entwicklungsgeschichte d. mechanischen Gewebesystems d. Pflanzen, Leipz., 1879.
— Flora, 1887 *a*; 1888.
— Jahrb. wiss. Bot., 13, 1881; 17, 1886 *b*; 46, 1909 *a*; 47, 1910.
— Mitth. d. nat. wiss. Ver. f. Steiermark, 1891.
— Physiol. Pflanzenanatomie, 3 Aufl., 1904; 4 Aufl., 1909 6 Aufl., 1924.
— Sinnesorgane im Pflanzenreich; zur Perzeption mechan. Reize, Leipz., 1901 *b*; 2 Aufl., 1906.
— Sitzber. Ak., Wien., 72, 1875; 1877 *b*; 93, 1886 *c*; 1894 *b*; 1895; 117, 1908.
— Sitzber. preuss. Ak., 1915; 32, 1916; 25, 1922.
— Über d. Bezeihungen zwisch. Funktion u. Lage d. Zellkorns bei d. Pflanzen, Jena, 1887 *b*.
— Wissensch. prakt. Untersuchungen aus d. Gebiete d. Pflanzenbaues, Wien, 1877 *c*.
— Wollny's Forsch. Agriculturphysik, I, 5.

Haberlandt G., Wundhormone, 44, 1921.
Habermann, Beih. bot. Cbl., 20, 1906.
Haecker V., Anat. Anz., 17, 1900.
— Zool. Jahrb., 5, 1892.
Hägglund, Klingstent, Rosengrist, Urban, Ztschr. physiol. Chemie, 117, S. 248.
— Chem. Cbl., 1928, S. 2128.
Hämmerling, Naturwiss., 22, 1934.
Haga Anna, Rec. trav. bot. Néerl., 19, 1923.
Hall R. P.; Univ. Calif. Publ. Zool., 28, 1925.
Hall R. P. a. Powell W. N., Biol. Bull., 54, 1928.
Hanausek, Sitzber. Ak. Wien, 116, 1907.
Hannig E., Ztschr. f. Bot., 5, 1913.
Hansen, Arb. bot. Inst., Würzburg, 3, 1884.
— Die Farbstoffe d. Chlorophylls, 1889.
— Sitzber. phys. u. med. Ges., Würzburg, 1883.
Hansteen J., Abhandl. Ak., Berlin, 1857.
— Bot. Abhandl., I, 1870.
— Bot. Ztg., 1868, 1872.
— Die Milchsaftgefässe etc., Berlin, 1864.
— Jahrb. wiss. Bot., I, 1858; 4, 1865.
— Untersuchungen üb. d. Bau u. d. Entwicklung d. Baumrinde, Berlin, 1853.
Hansteen-Cranner B., Ber. bot. Ges., 1919.
— Bot. Cbl., 126, 1914.
— Jahrb. wiss. Bot., 2, 1860; 53, 1914 *a*.
— Melding im Norges Landbruks, Schviscola, 2, 1922. (Реф. Ztschr. f. Bot., 2, 1923.)
Hardy, Journ. of Physiol., 24, 1899.
Harlow, Techn. Publ. N. Y. Coll. of Forest. Syracuse, 21, 1927.
Harper A. G., Ann. of Bot., 27, 1913.
Harper R. A., Ber. bot. Ges., 13, 1895.
— Cornegie Inst. Wash. Publ., 37, 1905.
— Jahrb. wiss. Bot., 30, 1897.
Hartig Th., Bot. Ztg., 1855, 1856, 1858, 1863, 1865.
— Forstl.-Naturw. Ztschr., 4, 1895.
— Journ. prakt. Chem., 5, 1835.
— Unters. Forstbot. Inst., München., I, 1880.
Hartley, Trans. Chem. Soc., London, 59, 1891.
Hasselmann J., Beitr. z. Histochemie v. Zellwänden, Diss. 1933. (Реф. Bot. Cbl., 24, H. 13/14, 1934.)
Hauptfleisch, Jahrb. wiss. Bot., 24, 1893.
— Zellmembran u. Hüllgallerte d. Desmidiaceen, Diss., 1888.
Haushofer, Mikroskop. Reaktionen, 1885.
Haworth, Die Konstitution d. Kohlenhydrate, 1932.
— The Constitution of Sogars, 1929.
Hayek A., Oesterr. bot. Ztschr., 74, 1925.
Heckel, C. R. Ac. Sc. Paris, 128, 1899.
Hegelmaier, Ber. bot. Ges., 9, 1891; 19, 1901; 21, 1903.
— Bot. Ztg., 1874; 1886; 1889.
— N. Acta Ac. Leop. Carol., 49, 1885.
— Vergleich. Untersuchungen üb. Entwicklung dicotyledoner Keime, Stuttgart, 1878.
Hegler, Jahrb. wiss. Bot., 36, 1901.
Heil H., Jahrb. wiss. Bot., 70, 1929.
Heilbronn, Colloidchemistry of Protoplasma, 1928.
— Jahrb. exp. Zool., 43, 44, 1926.
— Jahrb. wiss. Bot., 53, 1914.
— Protoplasma, 8, 1930.
Heimerl A., Sitzber. Ak. Wien, 93, 1886.
Heinricher E. Ber. bot. Ges., 3, 1885.
— Bot. Cbl., 23, 1885 *a*.
— Jahrb. wiss. Bot., 15, 1884; 35, 1900.
— Sitzber. Ak. Wien., 124, 1915.
Heinzerling, Bibl. bot., 69, 1908.
Heitz E., Planta, 12, 1931; 18, 1932.
Hemenway A., Bot. Gaz., 51, 1911; 55, 1913.
Henneberg, Cbl. Bact., 2, 44, 1915.
Hérail, Ann. Sc. nat., 7 sér., 1885.
Herbst, Bot. Cbl., 57, 1894.
Herlitzka A., Biochem. Journ., 38, 1912.
— Kolloid-Ztschr., 11, 1912.
Hertwig O., Allgem. Biologie, 1906.
— D. Kampf um Kernfragen d. Entwicklungs u. Vererbungslehre, Jena, 1909.
Herzog A., Die Naturwissenschaft, 12, 1924.
— Papier-Fabrikant, 29, 1931. (Реф. Cellulosenchemie, XIII, 5, 1932.)
— Ueb. d. Systeme d. Festigung u. Ernährung in d. Blüthe Diss., 1902.
Herzog u. Janke, Ber. Chem. Ges., 53, 1920; 58, 1925.
Hess K., Ber. Chem. Ges., 61, 1928; 62, 1929.
— Die Chemie d. Cellulose, Leipzig, 1928 *a*.
— Forschung u. Fortschritte, 9, 1933.
Hesselman, Beih. bot. Cbl., 1904.
Heuser, Praxis u. Theorie d. Befruchtungslehre, Jena, 1899.
Hibbert H., Pulp a. Paper Magaz., 31, 1931. (Реф. Papier-Fabrikant, 30, H. 13, 1932.)
Hieronymus, Cohn's Beitr. Biol. Pfl., 5, 1892.
Hildebrandt, Jahrb. wiss. Bot., 3, 1863.
Hill, Ann. of Bot., 1901, 1903 a. 1908.
— Proc. R. Soc. Lond., 67, 1901.
Hill T. a. Fraine E., Ann. of Bot., 24, 1910; 26, 1912.
Hiller G. H., Ber. bot. Ges., 2, 1884 *a*.
— Jahrb. wiss. Bot., 15, 1884 *b*.
Hirase S., Bot. Cbl., 69, 1897.
— Journ. Imp. Coll. Sc. Tokyo, 2, 1895; 12, 1898.
Hirsch, Bot. Cbl., 79, 1899.
Хмелевский, Материалы к морфологии и физиологии полового процесса, Харьков, 1890.
— Материалы к морфол. и физиол. зеленых водорослей, 1904.
— Прот. и тр. Варшав. общ. ест., 1896—1899, 1902 (5 сообщений).
Hobein, Engler's Bot. Jahrb., 5, 1884.
Höber, Physik, Chemie d. Zelle u. d. Gewebe, 2 Aufl., Leipz., 1906.
Höfler, Protoplasma, 16, 1932.
— Ztschr. f. Bot., 23, 1930.
Höhnel, Ber. bot. Ges., 1884.
— Bot. Ztg., 1879 u. 1882.
— Haberlandt's wiss. prakt. Untersuchungen, Wien, 1875.
— Jahrb. wiss. Bot., 13, 1882 *a*.
— Sitzber. Ak. Wien., 74, 1876; 76, 1877; 84, 1881; 89, 1884.
Hofmeister, Abh. Sächs. Ges. Wiss., 1857, 1859, 1861.
— Bot. Ztg., 1848.
— Jahrb. wiss. Bot., I, 1858 *a*.
— Sitzber. Sächs. Ak., 1858 *b*.
— Vergleich. Untersuchungen d. Keimung, Entfaltung u. Fruchtbildung höh. Kryptogamen u. d. Samenbildung d. Koniferen, Leipzig, 1851.
Holfert, Flora, 73, 1890.
Holle, Bot. Ztg., 1876.
Hollingshead L. A., Amer. Natur., 62, 1928.
Hollstein, Beitr. z. vergleich. Anatomie d. Stengel und Rhizome, Diss., Göttingen, 1907.

Holmgren, Swenska Vetensk. Ak. Handl., 59, 1919.
Holtermann D., Einfluss d. Klimas auf d. Bau d. Pflanzengewebe, Leipzig, 1907.
Hooke, Микрография, 1667.
Horowitz, Beih. Bot. Cbl., 11, 1902.
Horst R., Planta, 21, 1933.
Howe C. G., Botan. Gaz., 1921.
Hryniewiecki B., Bull. Ac. d. Sc. Cracovie, 1912.
Huber B., Ber. bot. Ges., 46, 1928.
— Der Wärmhaushalt d. Pflanzen, Freisig — München, 1935.
Hubert B., Rec. trav. bot. Néerl., 32, 1935.
Hume E. M., Ann. of Bot., 26, 1912.
Hunger, Über d. Funktion d. oberfl. Schleimbild. im Pflanzenreiche, Diss., Leiden, 1899.
Huskins a. Smith, Ann. of Bot., 49, 1935.
Hy, Bull. Soc. bot., 27, 1880.

Ikeno S. Beih. bot. Cbl., 15, 1903.
— Bot. Cbl., 69, 1897.
— Flora, 96, 1906.
— Jahrb. wiss Bot., 32, 1898.
Ikeno u. Hirase, Bot. Cbl., 69, 1897.
Iljin, Jarhb. wiss. Bot., 61, 1922.
Илькевич, Изв. Спб. АН, 1908.
Immich, Flora, 1897.
Imperatori, Bot. Cbl., 107, S. 292.
Iollos, Arch. f. Protistenkunde, 19, 1910.
Irvine, Journ. of Chem. Soc., Lond., 95, 1909.
Iterson G., van, Chem. Weekbl., 24, 1927; 30, 1933.
Иванов Л. А., Бот. журн. СССР, 18, 1933.
— Лесн. журн., 1916.
— Тр. Спб. общ. ест., 34, 1905.
Jwanoff L., Jahrb., wiss. Bot, 36, 1901.
Иванов Н., Григорьева и Ермаков, Тр. прикл. бот. 21, в. 4, 1929.
Ивановский Д., О физич. состоянии хлорофилла в живых листьях, Варшава, 1913.
Ivanovsky, Bioch. Ztschr., 48, 1913.

Jaccard, Ber. bot. Ges., 28, 1910.
— Recherches embryol., s. l'Ephedra helvetica, Lausanne, 1894.
Jacob, Studien üb. Protoplasmaströmung, Jena, 1913.
Жадовский А., Журн. Русск. бот. о-ва, 10, 1925.
Jäger, Flora, 86, 1899.
Jänsch, Ber. bot. Ges., 1884.
Jahn, Ber. bot. Ges., 52, 1934.
— Bot. Cbl., 59, 1894.
Jahrbuch Hamb. wiss. Anstalten, 21, 1903.
Якушкин и Вавилов Н. И., Журн. оп. агроном., 1912.
Janczewski, Ann. Sc. nat., 5 sér., 20, 1874.
— Bull. Ac., Cracov, 1908.
— Mém. Soc. nat., Cherbourg, 1881.
Janse, Ann. Jard. Buitenzorg., 14, 1896.
— Bot. Cbl., 32, 1887.
— Die Permeabilität d. Protoplasmas, 1890.
Janssens F. A., La Cellule, 22, 1905; 25, 1909; 34, 1924.
Janssonius u. Moll, Micrographie d. Holzes aus d. auf Jawa etc. Lfg., 1-e изд. — 1907; 2-e — 1908; 7-e — 1934.
Jeffrey E. Ch., The Anatomy of Woodly Plants, Chicago, 1917.
Jenčič, Oesterr. bot. Ztschr., 50, 1900.
Jirovel, Arch. f. Protistenkunde, 59, 1937.
Jönsson, Acta Univ. Lundensis, 32, 1896; 38, 1902.
— Bot. Ztg., 1903.
Johansson C., Svenska Vet. Ak. Handl., 23, 1888.
Johims, Protoplasma, 9, 1930.
Johnson, Johns Hopk. Univ. Circular, 195, 1907. (Реф. Bot. Cbl., 107. S. 296.)
Johow, Bot. Ztg., 1881.
— Jahrb. wiss. bot., 16, 1885.
Jorgensen C. A., Journ. of Genetics, 19, 1928.
Josing, Jahrb. wiss. Bot., 36, 1901.
Jossa M., Un. Genève Inst. Chodat, 8 sér., 12, 1914.
Jost, Bot. Ztg., 1887, 1891, 1892, 1893.
Joyet-Lavergne, Protopl., 6, 1929.
Juel H. O., Arkiv. f. Bot., 2, 1904 *a*.
— Bot. Cbl., 74, 1898.
— Flora, 1903 u. 1904 *b*.
— Jahrb. wiss. Bot., 35, 1900; 56, 1915.
— Kgl. Svenska Vet. Ak. Handl., 39, 1905.
— N. A. Soc. Upsal., 1 sér., 1907. (Реф. Bot. Cbl., 107, S. 506.)
Jumelle, Rev. harticole, 1908.
— Bull. soc. bot. Franc., 35, 1888.
Jungers V., La Cellule, 1930; 1931.
Juranyi, Bot. Ztg., 1882.
— Jahrb. wiss. bot., 8, 1872.

Kalinnikow J. u. Rasdorsky W., Bull. Soc. Natural., Moscou, 4, 1911.
Kallein, Bot. Cbl., 72, 1897.
Kamerling, Flora, 84, Erg.-Bd., 1897.
Каменский, Тр. Спб. общ. ест., 17, 1886.
Kamienski, Bot. Ztg., 1881.
Kapahn S., Beitr. bot. Cbl., 18, 1905.
Карельщиков, Bull. Soc. nat., Moscou, 1866, 1868.
— Тр. I съезда русск. ест., Спб., 1868.
Karrer a. Land, Helv. chim. acta, 4, 1921.
Karsten G., Abh. Ak. Berlin, 1847.
— Ann. jard. Buitenzorg, 11, 1893 *a*; 12, 1894.
— Ber. bot. Ges, 11, 1893 *c*.
— Bibl. bot. 22, 1891.
— Bot. Ztg., 1892.
— Cohn's Beitr. Biol. Pfl., 6, 1893 *b*.
— Flora, 1900; 1902.
Kassner, Über d. Mark in Holzpflanzen, Diss., Breslau, 1884.
Kaufmann K., Planta, 3, 1927.
Kayser, Jahrb. wiss. Bot., 25, 1893.
Каучук и каучуконосы, Сборн., т. I, изд. АН СССР, 1936.
Keller R., N. Acta Ac. Leop., 55, 1890 *a*.
— Über Protoplasmaströmung im Pflanzenreich, Zürich, 1890 *b*.
Kerr a. Bailey, Amer., Journ. Bot., 20, 1933.
— Journ. Arnold Arboret., 15, 1934.
Kiehn C., Die Nucleolen v. Galtonia Candicans, Diss. Marburg, 1917.
Kienitz, Bot. Cbl., 14, 1883.
Kienitz-Gerloff, Bot. Ztg., 1891 u. 1902.
Kiesel, Chemie d. Protoplasmas, 1930.
— Hoppe Seyl. Ztschr. f. ph. Chem., 150, 1925; 164, 1927.
Kildahl, Bot. Gaz., 44, 1907; 46, 1908.
Kiliani, Über Inulin, München, 1880.
Kirchner, Ber. bot. Ges., 22, 1904.
Kirchne, Loew u. Schröter, Lebensgeschichte d. Blütepflanzen Mitteleuropas, I, 2, 1908.

Kirkwood, Bull. Torr. Bot. Club, 33, 1906.
Kisser J., Planta, 2, 1926.
Kitasato Z., Acta Phytochimica, 2, 1926.
Klebahn, Ber. bot. Ges., I, 1883.
— Flora, 80, 1895.
— Jahrb. wiss. Bot., 22, 1891; 24, 1892.
Kleeberg, Bot. Ztg., 1885.
Klebs, Unters. bot. Inst. Tübingen, II, 1887.
Klein G., Anz. Akad. Wien, 52, 1915.
— Bot. Cbl., 132, 1916.
— Bot. Ztg., 1884.
— Jahrb. wiss. Bot., 8, 1872; 13, 1882.
Klein F. u. Linser H., Planta, 15, 1932.
Kleinstück, M., Ber. bot. Ges., 45, 1912.
Klemm P., Jahrb. wiss. Bot., 17, 1886; 28, 1895.
Klercker J. E. F., Bot. Cbl., 19, 1884.
Klinge J., Mem. Ac. Ptsb., 26, 1879 *a*.
— Vergl. histol. Untersuchung üb. Gramineen u. Cyperaceen Wurzeln, insbes. d. Wurzel-Leitbündel., Ptsb., 1879.
Kluywer, A. I., Anz. Ak., Wien, 48, 1911. (Реф. Bot. Cbl., 119, S. 426.)
Kniep H., Ann. Sc. nat., 8 sér., 19, 1904.
— Biol. Cbl., 27, 1907.
Knoll F., Sitzber. Ak. Wien, 114, 1905; 117, 1908.
Knothe, Vergleich. Anatomie d. unbenetzbaren Blätter, Diss., 1902.
Kny L., Anatomie d. Holzes v. Pinus silvestris, Berlin, 1884.
— Atti Congr. Bot., 1892. Genova, 1893 *a*.
— Ber. bot. Ges., 1886, 1890, 1900, 1904, 1905.
— Dickenwachsthum d. Holzkörpers, Berlin, 1882.
— Landw. Jahrb. 38, 1909.
— Объяснит. текст 1 тетр. стенн. таблиц, 1874.
— Sitzber. Ges. nat. Fr., Berlin, 1893 *b*.
— Verh. bot. Ver. Prov., Brandendurg, 1879.
Kny u. Zimmermann, Ber. bot. Ges., 3, 1885.
Kobler, Mitt. nat. Ges., Freiberg, 3, 1908.
Koch L., Bot. Ztg., 1884; 1886.
— Die Kiel- u. Flachsseide, Heidelb., 1880.
— Jahrb. wiss. Bot. 22, 1891; 27, 1895.
Koch W., Ztschr. f. physiol. Chem., 27, 1902.
Koenig M., Chem. Ztg., 36, 1912. (Реф. Bot. Cbl. 122. S. 255.)
Koenig J. u. Rump E., Chemie u. Struktur d. Pflanzenzellmembran, Berlin, 1914. (Реф. Bot. Cbl., 128, S. 595.)
Körnicke Flora, 1906.
Kohl F. G., Anatom.-physiol. Untersuchungen d. Kalksalze u. Kieselsäuren in d. Pflanze, Marburg, 1889.
— Beih. bot. Cbl., 12, 1902.
— Ber. bot. Ges., 18, 1900.
— Bot. Cbl., 69, 1895; 72, 1897.
— Die Hefepilze, 1908.
— Ueb. d. Organisation u. Physiologie d. Cyanophyceenzelle, 1903.
— Unters. üb. d. Karotin, Leipzig, 1902 *a*.
Кожевников, Зап. Новоросс. общ. ест., 8, 1881.
Кожухов, Тр. по прикл. бот., 14, 2, 1924.
Koketsu R., Tokyo Bot. Mag., 27, 1913.
Колкунов В., Изв. Киев. политехн. ин-та, т, 5, кн. 4, 1905.
Kolpin-Ravn F., Bot. Tidskr., 21, 1897.
Koningberger. (Реф. Bot. Cbl., 49, 1892.)
Koop, Beih. bot. Cbl., 22, 1907.
Korschelt, Ber. bot. Ges., I, 1883.
Kossel, Münch. med. Wochenschr., 58 1911.
Костычев С. П., Физиология растений, II, 1933; I, 1937.
— Журн. Русск. бот. о-ва, II., 1917.
— Прил. к Журн. Русск. бот. о-ва, V, 1921.
Kostytschew S., Beih. Bot., Cbl., 40, I, 1924.
Kotake u. Sera, Hoppe Seyl. Ztschr. f. physik. Chem., 88, 1913.
Козо-Полянский Б., Новый принцип биологии. Оч. теор. симиогенеза, 1924.
Krabbe, Abh. Ak., Berlin, 1884.
— Das gleitende Wachstum, Berlin, 1886.
— Jahrb. wiss. Bot., 18, 1887; 21, 1890.
— Sitzber. Ak. Berlin, 1882.
Kraemer, Bibl. bot., 59, 1903.
— Bot. Gaz., 34, 1902.
Kränzlin, Ber. bot. Ges., 24, 1906.
Krah, Ueb. d. Vertheilung d. parenchymen Elemente etc., Diss., Berlin, 1883.
Крамер М., Сахара и их производные. (Пер. с франц. под ред. Н. М. Иванова.) Лгрд. 1930
Kramer, Denkschr. Schweiz. nat. Gesellsch., 30, 1887.
Krasser, Sitzber. Ak. Wien. 94, 1886.
Krato, Beitr. Biol. Pfl., 7, 1896.
Kraus G., Ann. Jard. Buitenzorg, 24, 1911.
— Bot. Ztg., 1875, 1877, 1878.
— Jahrb. wiss Bot., 4, 1865—1866; 5, 1867; 8, 1872.
— Sitzber. Nat. Ges., Halle, 1884.
— Sitzber. Ges., Würzburg, 1899.
Кравков, Бот. зап., 3, 1892.
Kreusler u. Dafert, Landw. Jahrb., 13, 1884.
Kribs D. A., Bot. Gaz., 96, 1935.
Krieg, Beih. bot. Cbl., 21, 1907.
Kroemer, Bibl. bot., 59, 1903.
Kruch, Ann. Ist. bot., Roma, 6, 1896.
Krüger, Bot. Ztg., 1892.
— Flora, 1883.
Крутицкий, Тр. VIII Съезда русск. ест. 1890.
Kudelka, Landw. Jahrb., 1875.
Kudrzicka F. W. — См. Netolitzky, Handb. d. Pflanzenanatomie v. Linsbauer, IV, 1935.
Koketsu R., Tokyo Bot. Mag., 27, 1913.
Kühne, Ztschr. f. Biologie, 1897.
Kühnelt W., Biol. Cbl., 48, 1928.
Küster D., Ber. bot. Ges., 23, 1905; 24, 1906.
— Bot. Cbl., 69, 1897.
— Just. Jahresber., 1897.
— Oelkörper d. Lebermoose u. ihr Verhältnis z. d. Elaioplasten, Diss., Basel, 1894.
Küster E., Abderh. Handb. biol. Arbeitsmehtoden, XI, I, 1924.
— Bot. Cbl., 24, 1934.
— Die Pflanzenzelle, 1935.
— Patholog. Pflanzenanatomie, 1925.
— Protoplasma, 19, 1933.
Küster G., Das Haarkleid d. Loasaceen, Diss., Erlangen, 1914.
— Flora, 97, 1907; 100, 1910.
— Progressus Rei. Bot., 11, 1908.
Kuhla, Bot. Cbl., 71, 1897.
— Bot. Ztg., 1900.
Kusano S., Journ. Coll. Agr. Un., Tokyo, 4, 1911.
Kuwada J., Bot. Mag., Tokyo, 41, 1927.
— Science (Japanèse), 4, 1932.
Kylin H., Hoppe Seyl. Ztschr. physiol. Chem., 69, 1910; 74, 1911; 76, 1912 *a*; 166, 1927; 197, 1931.
— Svensk. bot. Tidskr., 6, 1912 *b*.

Lachmann, Ann. Univ. Grenoble, 18, 1906. (Реф. Bot. Cbl., 107, S. 454.)
La Floresta, Contrib. Biol. veget., Palermo, 3, 1905.
Laibach, Beih. bot. Cbl., 22, 1907.
Lakon, Ber. bot. Ges., 32, 1914.
— Jahrb. wiss. Bot., 57, 1917.
Lamounette, Ann. Sc. nat., 7 sér., 10, 1890.
Land, Bot. Gaz., 1900; 38, 1904; 44, 1907.
Lang, Ann. of Bot., 11, 1897; 14, 1900.
Lange, Flora, 74, 1891.
Лачинов, Тр. X Съезда ест., Спб.
Latschinow, Chem. Ztschr., 1, 1890.
Laubert, Untersuch. v. pflanzlichen Zellmembranen etc., Diss., Göttingen, 1897.
Lauterborn, Untersuch. üb. Bau, Kernteilung u. Bewegung d. Diatomeen, Leipz., 1896.
Laux, Beitr. z. Kenntnis d. Leitbündel im Rhizom monokotyler Pflanzen, Diss., Berlin, 1887.
Lawson, Ann. of Bot., 18, 1904; 21, 1907; 24, 1910.
Leavitt. (Реф. Bot. Jahresber. 1904 *a*. II. p. 531.)
— Proc. Bost. Soc. Nat. Hist., 31, 1904 *b*.
Leavitt a. Spalding, Rhodora., 7, 1905.
Leclerc du Sablon, Ann. sc. nat., 7 sér., 1, 1885.
— C. R. Ac. Sc. Paris, 138, 1904.
Lecomte H., Ann. Sc. nat., 7 sér., 10, 1889.
— Mém. Soc. hist. nat. d'Autun, 23, 1910.
Lederer E., Les caroténoïdes des animaux, Paris, 1935.
— Les caroténoïdes des plantes, Paris, 1934.
Lee E., Ann. of Bot., 25, 1911; 26, 1912.
Lee B. a. Priestley 1. H., Ann. of Bot., 38, 1924.
Léger, Mém. soc. Linn., Normandie, 1897. (Реф. Bot. Cbl., 76.)
Lehmann K., Planta, 1, 1925; 6, 1928.
Leiblinger G., Ber. bot. Ges., 23, 1905.
Leisering, Ber. bot. Ges., 17, 1899 *a*.
— Bot. Cbl., 80, 1899 *b*.
Leitgeb H., Bot. Ztg., 1887.
— Denkschr. Ak. Wien, 24, 1865.
— Mittheil. bot. Inst., Graz., I, 1886.
— Sitzber. Ak. Wien., 1868, 1869, 1888.
— Über Bau u. Entwicklung d. Sporenhäute, Graz, 1884.
Lemberg R., Libigs Ann. d. Chemie, 461, 1928.
Le Monnier, Ann. Sc. nat., 5 sér., 10, 1872.
Lepeschkin V., Ber. bot. Ges., 41, 1923.
— Biol. Cbl., 171, 1926.
— Flora, 90, 1902.
— Kolloïd Chemie d. Protoplasmas, 1924.
— Protoplasma, 25, 1936.
Леваковский, Уч. зап. Казан. ун-та, 1873.
Lewin, Ber. bot. Ges., 1900.
Lewis, Ann. of Bot., 22, 1908.
Левитский, Материальные основы наследственности, Киев, 1924 *a*.
— Н.-и. ин-т им. Тимирязева, 1924 *b*.
Lewitsky, Ber. bot. Ges., 27, 1910; 28, 1911; 31, 1913.
— Ztschr. f. Bot., 16, 1924.
Левшин, Изв. Сарат. ун-та, 1917.
Lidförss, Ber. bot. Ges., 17, 1899.
— Bot. Cbl., 74, 1898.
Liese, Ztschr. f. Forst- u. Jagdwesen, 56, 1924.
Lieske, Bacterien u. Strahlenpilze (Handb. d. Pfl. Anat., 8), 1922.
— Jahrb. wiss. Bot., 58, 1915.
Lietzmann, Flora, 1887.
Lindau, Ber. bot. Ges., 9, 1891.
Linga. Nanji, Journ. Chem. Soc., 123, 1923; 127, 1925.
Linsbauer K., Ber. bot. Ges., 39, 1921.
— Die Epidermis (Linsbauers Handb. d. Pflanzenanatomie), Berlin, 1930.
Linsbauer u. Abramovicz, Sitzber. Ak. Wien, 118, 1909.
Litardière R., La Cellule, 35, 1925.
— Rev. gén. bot., 35, 1923.
Lloyd F., Leaf Water and Stomatal movement in Gossypium etc., 1913.
— The physiology of Stomata, Washington, 1908. (Реф. Bot. Ztg., 1909.)
— Torreya, 4, 1904.
— Trans. R. Soc. Canada, V Ser., 3, 1922. (Реф. Bot. Cbl., 144, 1923.)
Loetscher, Flora, 94, 1905.
Loew u. Bokorny, Die chem. Kraftquelle im lebend. Protoplasma, München, 1882.
Loewi, Oest. bot. Ztschr., 10, 1906.
— Sitzber. Ak. Wien. 116, 1907.
Lohauss, Beitr. z. Anatomie d. Laubblätter einig. Festucaceen, Diss., Königsb., 1905.
Lohde, Schenk u. Lnerssen's Mitth., 2, 1874.
Lohmann, Beih. bot. Cbl., 15, 1903.
Lonay, Arch. Inst. bot., Liège, 3, 1906; 4, 1907.
Long Fr. L., Science, 1, 1929.
Long F. L. a. Clements F. E. Amer. Journ. of Bot., 21, 1934.
Longo, Ann. di Bot., 1, 1903 *a*.
— Bot. Cbl., 95, 1903 *b*.
— Rend. Ac. Linc., 12, 1903 *c*.
Lorentz, Jahrb. wiss. Bot., 6, 1867.
Lothelier A., Rev. gén. bot., 5, 1893.
Lotsy, Ann. Jard. Buitenzorg, 16, 1899.
— Bot. Cbl., 75, 1898.
— Flora. 93, 1904. (Реф. Bot. Ztg., 20, 1904.)
Любименко В. Н. Биология растений, I, Лгрд, 1924.
— Дневн. I Всеросс. съезда, русск. бот., Петр., 1921.
— Фотосинтез и хемосинтез в растит. мире., М.-Лгрд, 1935.
— Изв. Лесн. инст., 5., 1900.
— Изв. Росс. АН, 1923 *a*.
— Изв. Спб. бот. сада, 5, 1905.
— Журн. Русск. бот. о-ва, 5, 1923 *b*.
— Записки фіз.-мат. відд. ВУАН, 4, № 5 (1929), 1930.
Lubimenko V., C. R. Ac. Sc. Paris, 143, 1906; 173, 1921.
— Rev. gén. bot., 17, 1905; 38, 1926; 39, 1927.
Любименко В. Н. и Бриллиант В. А., Окраска растений, ГИЗ, 1924.
Любименко В. Н. и Гортикова Н. Н., Тр. Бот. ин-та АН СССР. IV сер., № 2, 1936.
Lubimenko W. u. Gortikowa N., Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, 22, № 3, 1934.
Любименко В. Н. и Гюббенет Е. Р., Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта, 16, 1930.
Lubimenko V. a. Hubbenet E., New Phytologist, 31, 1932.
Lubimenko V. et Maige A., Rev. gén. bot., 19, 1907.
Любименко В. Н. и Монтеверде Н. А., Изв. И. Спб. бот. сада, 9, 1909.
Любименко В. Н. и Паламарчук А. И., Журн. Русск. бот. о-ва, 8, 1924.
— Тр. Бюро по прикл. бот., 9, 1916.

Lüdtke M., Cellulosechemie, 13, № 11, № 12, 1932; 14, № 1, 1933.
— Jahrb. wiss. Bot., 21, 1889.
— Technol. u. Chemie d. Papier u. Zellstoffabrikation. 30, 1933. (Реф. Bot. Cbl., 26, 1935.)
Luerssen, Die Farnpflanzen, Leipz. 1889.
— Jahrb. wiss. Bot., 7, 1869.
Lundegårdt, Jahrb. wiss. Bot., 51, 1912.
— Zelle u. Cytoplasma (Handb. d. Pfl. anat. I Abt.), 1, 1922.
Lundström, Bot. Cbl., 35, 1888.
Lutz, Ber. bot. Ges., 13, 1895 *a*.
— Bot. Cbl., 64, 1895.
— Bull. Soc. bot. France, 54, 1907; 75, 1928.
— Contrib. à l'étude chim. des gommes. Thèse, Paris, 1895.
Львов и Арциховская, Бот. журн. СССР, 18, 1933.
Lyon, Minnes. Bot. Studies, 23, 1904.

Macallum, Trans. Canad. Inst., 6, 1899.
Mäule, Fünfstück's Beitr. wiss. Bot., 4, 1901.
Mager, Beitr. z. Anat. d. physiol. Scheiden, Diss., Marburg, 1907.
— Bibl. bot. 1907 *a*.
Magnus W., Flora, 105, 1903.
— Jahrb. wiss. Bot., 1900.
Magócsy-Dietz, Mat. u. nat. Ber. Ungarn., 17, 1901.
Mahlert A., Bot. Cbl., 24, 1885.
— C. R. Ac. Sc. Paris, 198, 1934.
Maige A., La Cellule, 35, 1924.
Malfitano et Catoire, C. R. Ac. Sc., Paris, 174, 1922.
Malpighi, Anatome plantarum, 1675—1679.
Mameli Eva, Atti Ist. bot., Pavia, 17, 1920. (Реф. Ztschr. f. Bot., 1, 1923.)
Mangenot, Arch. Morph. gén. et exp., 1922.
Mangham, New Phytologist, 1911.
Mangin, Ann., Sc. nat., 9 sér., 8, 1908.
— Bull. Soc. bot. France, 41, 1894.
— C. R. Ac. Sc. Paris., 107, 188; 109, 1889; 110, 1890; 116, 1893; 151, 1910.
— Journ. de bot. 1891, 1892 и 1893 *a*.
Maquenne et Roux, Ann. Ch. Phys., 8 sér., 9, 1906. (Реф. Bot. Cbl., 108, p. 549.)
Marchlewski L., Die Chemie d. Chlorophylle etc., 2 Aufl., Braunschweig, 1909.
Marcuse M., Anatom. biolog. Beitrag. z. Mycorrhizen-frage, Diss., Jena, 1902.
Marloth, Engler's bot. Jahrb., 4.
Marquart, Die Farben d. Blüthen, 1835.
Marshall-Ward, Journ. Linn. Soc., 17, 1880.
Martens P., Bull. Soc. R. bot. Belg., 66, 1933.
Martens P., La Cellule, 36, 1925; 38, 1927; 39, 1929; 41, 1931; 43, 1934 *a*.
— Protopl., 20, 1934 *b*.
Martinet, Ann. Sc. nat., 5 sér., 14, 1872.
Martin-Lavigne, Journ. de bot., 1908.
Marwinski, Bot. Arch. v. Mez, 28. 1930.
Maschke, Bot. Ztg., 17, 1859.
Massart, Rec. Inst. Brux., 5, 1901.
Massopüst, Lotos, 1906 (реф. Bot. Cbl., 105).
Mathews—Cowdry, Gener. Cytology, 1924.
Mathewson, Bull. Torr. bot. Club, 33, 1906.
Мацков Ф. Ф. Советск. ботаника, 1, 1936.
Matsuura, Cytologia, 6, 1935.
Matte, Cycadacées, Caën, 1904.
Mattirolo, 1885 (реф. Bot. Cbl., 23).
Mattirolo et Buscalioni, Mém. Ac. Torino, 1892. (Реф. Bot. Ztg., 1892, S. 694 u. Just's Jahresber., 1892, S. 591.)
Maximow N. A., Anat. Anz., 43, 1913.
Mayer H., Planta, 11, H. 2., 1930.
Mayr F., Beih. Bot. Cbl., 32., 1 Abt., Diss., Dresden, 1914.
Mays, Beitr. bot. Cbl., 18, 1905.
McClung C. E., Biol. Bull., 9, 1905.
McDaniels L., Amer. Journ. Bot., 5, 1918.
McDougall W., Amer. Journ. Bot., I, 1914; 8, 1921.
Meinecke, Flora, 78, 1894.
Meissner, Bot. Ztg., 1894.
Melin E. Svensk. Bot. Tidskr., 16, 1922; 17, 1924.
Mellink, Bot. Ztg., 1886.
Melnikoff, Untersuchungen üb. Vorkommen d. Kohlens-Kalkes in Pflanzen, Diss., Bonn, 1887.
Mentcvich, Реф. Just's Jahresber., 1885.
Mer, Bull. Soc. bot. France, 23, 1876.
Mercklin, Mém. biol. Ac. St.-Ptsb., 4, 1865.
Мережковский, Тр. Каз. о-ва ест., 1906.
Merejkowski, Biol. Cbl., 25, 1905.
— Mém. Ac. St.-Ptsb., 11, 1901.
— Scriptabotan., 21, 1903.
Merget A., C. R. Ac. Sc. Paris, 86, 1878.
Merrell, Bot. Gaz., 1900.
Merz, Flora, 84, 1897.
Mettenius, Abh. Sächs. Wiss., 7, 1864.
— Felices horti bot., Lips., 1856.
Metzger, Nat. Ztschr. f. Forst- u. Landwirtschaft, 1908.
Meunier, La Cellule, 3, 1883; 6, 1890.
Meves, Arch. f. mikr. Anat., 89, 1927.
— Ber. bot. Ges., 22, 1904.
Meyen, Müller's Archiv, 1839.
— Pflanzenphysiologie, I, 1837.
Meyer A., Analyse d. Zelle, Jena, 1920 *a*—1926.
— Ber. Bot. Ges., 1896, 1897, 1902 *a*.
— Bot. Ztg., 1881, 1886, 1890, 1896, 1902 *b*—1904.
— Das Chlorophyllkorn, Leipzig, 1883.
— Die Zelle d. Bakterien, 1912.
— Flora, 1897 *a*, 1899.
— Morphol. u. physiol. Analyse d. Zelle d. Pflanzen u. Tiere, Jena, 1920 *b*.
— Untersuchugen üb. die Stärkekörner, Jena, 1895.
Meyer F. J., Beitr. bot. Cbl., 1932—1935 *a*.
— Ber. bot. Ges., 53, 1935 *b*.
Meyer K., Bull. Soc. Nat., Moscou, N. S. 1909; 28, 1910.
— Ztschr. angew. Chemie, 34, 1928.
Meyer K. u. Mark, Ber. d. deutsch. Chem. Ges., 61, 1928.
— Der Aufbau d. hochpolymeren organ. Naturstoffe (русск. пер. под ред. Ю. Залкинда), 1930, 1932.
— Ztschr. physik. Chem., 2, 1929.
Micheli, Arch. Sc., Genève, 29, 1867.
Michniewicz, Oest. bot. Ztschr., 1904.
Miehe, Flora, 88, 1901.
Migula, Flora, 85, 1898.
Mikosch C., Oest. bot. Ztschr., 1877.
— Sitzber. Ak. Wien, 74, 1876, 1878; 115, 1906.
— Vegetabilisches Wachs (Wiesners. Rohstoffe d. Pflanzenreichs, III, Aufl., 1, 1914).
Milde J., Monographia generis Osmundae, Wien, 1868.
— N. Acta Ac. Leop., 24, 1867.
Millardet, Mém. Soc. nat. Cherbourg, 11, 1865.

Миловидов, О распределении тимо-нуклеин. кислоты в норм. и патол. клетках, Прага, 1936.
Minden, Bibl. bot., 46, 1899.
Mirande R., C. R. Ac. Sc., Paris, 156, 1913.
Mirbel, Recherches sur le Marchantia polimorpha, 1837.
Mischke, Bot. Cbl., 44, 1890.
Miyake, Ann. of Bot., 15, 1901; 17, 1903 *a*.
— Beih. bot. Cbl., 1903 *b*.
— Ber. bot. Ges., 24, 1906.
— Bot. Mag., Tokyo, 22, 1908.
Miyoshi, Flora, 78, 1894.
Модилевский Н. С., Зап. Киев. о-ва. ест., 26, 1918.
— Украинск. бот. журн., 5, 1929.
— Вісп. Київск. бот. сада, 2, 1925; 7, 1928.
Modilewski J., Ber. bot. Ges., 26, 1908 *a*; 27. 1909; 48, 1930.
— Flora, 99, 1908 *b*.
Möbius, Ber. bot. Ges., 26, 1908 *a*.
— Ber. Senckenberg. Ges., 1897.
— Die Farbstoffe der Pflanzen, 1927. Linsb. Handb. d. Pflanzenanat., B. III.
— Wiesner-Festschrift, 1908.
Möller, Anatomie d. Baumrinden, 1882.
— Beitr. z. vergleich. Anatomie d. Holzes, Wien, 1876.
— Ber. bot. Ges., 1888.
— Ztschr. f. Forst- u. Jagdwesen, 35, 1903.
Mohl, Bot. Ztg., 1843, 1855—1857, 1859—1862, 1871.
— De palmarum structura, 1831.
— Üb. Bau. u. Formen d. Pollenkörner, Bern, 1834.
— Vermischte Schriften, Tübingen, 1845.
Molisch H., Ber. bot. Ges., 1, 1883; 14, 1896; 34, 1916.
— Bot. Ztg., 61, 1903; 63, 1905.
— Mikrochemie der Pflanzen, III Aufl.,Jena, 1923.
— Oest. bot. Ztschr., 32, 1882 *a*.
— Sitzber. Ak. Wien, 84, 1882 *b*; 93, 1886; 97, 1888; 1889, 1893.
— Studien üb. d. Milchsaft etc., Jena, 1901.
— Ztschr. f. Bot., 4, 1912; 25, 1921—1932.
Moll, Bot. Cbl., 24, 1885.
— (Janssonius), Mikrographie d. Holzes d. auf Java vorkommenden Baumarten, I, 1906.
Монтеверде Н. А., Acta Horti Petrop., 13, 1892 *a*.
— Бот. зап., 3, 1892 *b*.
— Тр. Спб. общ. ест., 12, 1881; 17, 1886.
Монтеверде Н. А. и Любименко В. Н. Изв. Бот. сада, 9, 1909.
Monteverde N. u. Lubimenko W., Biol. Cbl., 31, 1911.
Moore, Ann. of. Bot., 9.
— Journ. Linn. Soc., 24, 1888.
Морган, Структурные основы наследственности, 1924.
Morot, Ann. Sc. nat., 6 sér., 20, 1884.
— Bull. Soc. bot. France, 1886.
Morren, Bull. Ac. Brux., 16, 1864.
Mottier D. M., Ann. of Bot., 14, 1900; 21, 1907; 32, 1918; 35, 1921.
— Bot. Gaz., 20, 1895.
— Fecundation in Plants, 1904.
— Jahrb. wiss. Bot., 30, 1897.
Mühldorf A., Bull. Fac. Stiinte Cernauti, 7, 1933. (Реф. Bot. Cbl., 25, H. 3/4, 1935.)
Müller Cl., Arch. f. Zellforsch., 8, 1912.
Müller, Ber. bot. Ges., 8, 1890; 23, 1905.
Müller H., Bot. Cbl., 25, 1886.
— Bot., Ztg., 1906.
— Jahrb. wiss. Bot., 5, 1867; 8, 1872.
— Just's Jahresber., 1894.
Müller Louise, N. Acta Leop. Carol., 59, 1893. (Реф. Bot. Cbl., 58.)
Müller N. J. C., Jahrb. wiss. Bot., 8, 1872.
Müller W., Faserforschung, 1, 1921.
Müller K. u. Lehmann R., Angew. Bot., 8, 1926.
Münch E., Die Stoffbewegung in d. Pflanze, Jena, 1930.
Murbeck, Bot. Notiser. 1897; 1904 *a*.
— Bot. Tidskr., 1904 *b*.
— Lunds Univ. Arsskrift, 36, 1901; 38, 1902.
Murill, Ann. of Bot., 14, 1901.
Murray J., Journ. Chem. Soc., Lond., 127, 1925.
Muszynski, Pharm. Zbl., 55, 1914.
Mylius, Bibl. bot., 79, 1913.

Nabokih, Bot. Cbl., 80, 1899.
Nadelmann, Jahrb. wiss. Bot., 21, 1890.
Надсон, Болезни растений, 2, 1908.
Надсон и Брюллова, Изв. Спб. бот. сада, 8, 1908.
Nadson G. et Meisl, C. R. Sc., T., 183, 1926.
Надсон Г. А. и Рохлина Э. Я., Вести. рентген. и радиологии, 13, 1—2.
Nägeli C., Beitr. z. wiss. Bot., 1, 1858.
— Bot. Mitth., I, 1863.
— Die neueren Algensysteme, Zürich, 1847 *a*.
— Die Stärkekörner, Zürich, 1858.
— Entwicklung d. Pollens bei Phanerogamen, Zürich, 1842.
— Mechanisch-physiol. Theorie d. Abstammungslehre (Anhang. üb. Molekularkonstitution), Münch, 1884.
— Mitth. Münch. Ak., 1862; 1864 *a*.
— Sitzber. Münch. Ak., 1861; 1862 *a*, 1864 *b*.
— Theorie d. Gärung., München, 1879.
Ztschr. f. wiss. Bot., 3 d., 1845 (1844—1847 *b*).
Nägeli u. Leitgeb, Nägel. Beitr. z. wiss. Bot., 4, 1867.
Nägeli u. Schwendener, Das Mikroskop, Leipz., 1877.
Насонов, Успехи соврем. биологии, 3, 1934.
Nathanson, Ber. bot. Ges., 18, 1900.
— Jahrb. wiss. Bot., 32, 1898; 35, 1900; 39, 1904.
Nawaschin M., Amer. Naturalist, 65, 1931.
Навашин С. Г., Изв. АН, 1912.
— Журн. Русск. бот. о-ва, I, 1916 *a*.
— Сборн. им. К. А. Тимирязева, Москва, 1916 *b*.
— Тр. Спб. общ. ест., 1893—1895, 1897.
— Запис. Киев. общ. ест., 20, 1909; 31, 1910.
Navaschin S., Ber. bot. Ges., 12, 1895 *a*; 18, 1900.
— Bot. Cbl., 63, 1895 *b*.
— Bull. Ac. St.-Ptsb., 5 sér., 8 et 9, 1898; 10, 1899; 13, 1893 *a*.
Neger F. W. u. Krupka Th., Ber. bot. Ges., 38, 1920.
Nelson, Journ. Amer. Chem. Soc., 48, 1926.
Nemec, Ber. bot. Ges., 18, 1900 *a*; 20, 1902 *a*; 27, 1909.
— Jahrb. wiss. Bot., 36, 1901 *a*.
— Biol. Cbl., 21, 1901 *b*.
— Die Reizleitung etc., Jena, 1901 *c*.
— Sitzber. Ak. Wien, 110, 1901 *d*.
— Sitzber. Böhm. Ges. 1900 *b*, 1902 *b*—1904.
Nestler, Ber. bot. Ges., 43, 1925.

Nestler, Sitzber. Ak. Wien, 105, 1896.
Netolitzky F., Anatomie d. Angiospermen, Handb. d. Pfl. Anat. v. Linsbauer, 10, 1926 (обширная литература).
— Das tropische Parenchym. Speichergewebe. Там же, 4, 1935 (обширная литература).
— Die Kieselkörper, die Kalksalze als Zellinhaltkörper. Там же, 3, 1929 и 1932.
— Oest. bot. Ztschr., 62, 1912.
Neuber, Beitr. z. vergl. Anatomie d. Wurzeln etc., Diss., Bonn, 1904.
Newcombe, Ann. of Bot., 8, 1894.
Newton W. C. F., Journ. Linn. Soc. (Bot.), 47, 1927.
Newton W. C. F. a. Darlington C. D., Journ. Genetics, 21, 1929.
Nickel, Die Farbenreaktionen d. Kohlenstoffverbindungen, 1890.
Niethammer A., Planta, 12, H. 1 u. 3, 1931.
Nischimura S., Journ. Agr. Chem. Soc. Japan, 6, 1930.
Noack K., Handw. d. Naturwissenschaft, 2 Aulf., 7, 1932.
— Ztschr. f. Bot., 10, 1918; 13, 1921.
Noack K. a. Kiessling W., Ztschr. f. angew. Chemie, 44, 1931.
— Ztschr. f. physiol. Chemie, 182, 1929; 193, 1930.
Noack K. u. Weigelt J., K. Leopold. deutsch. Ak. d. Naturforsch., Halle, 1931.
Nobbe u. Hiltner, Landw. Vers. Stat., 51, 1899.
Nördlinger, Deut. Forstbotanik, I, Stuttg., 1874.
Nörner, Flora, 1881.
Noll, Arch. f. Anat. u. Physiol., Phys. Abt., 1913.
— Biol. Cbl., 23, 1903.
— Sitzber. Niederrhein. Gesellsch., Bonn, 1902.
Nordhausen M., Ber. bot. Ges., 22, 1903; 25, 1907.
— Bot. Cbl., 78, 1899.
— Ztschr. f. Bot., 2, 1910.
Noren, Uppsala Univ. Arsskrift, 1907.

Ogura Y., Tokyo Bot. Mag., 35, 1921.
Оксіюк П. Тр. АН УССР Физ.-мат., в. 75, 1929.
— Вісн. Київск. бот. саду, 5—6, 1927.
Olbers (шведская работа), 1885.
Oliva, Ztschr. Oest. Apothekervereins, 43, 1905.
Olive, Beih. bot. Cbl., 18, 1905.
Olivier, Ann. Sc. nat., 6 sér., 11, 1881.
Oltmanns, Morphologie u. Biologie d. Algen., 2, 1905.
Onslow-Wheldale, The anthocianin pigments of plants, Cambr., 1925.
Osteinfeld, Ber. bot. Ges., 22, 1904.
— Bot. Tidsskr., 27, 1906.
— Ztschr. ind. Abst. u. Vererbungslehre, 3, 1910.
Osterwalder, Flora, 85, 1898.
Oudemans, Abh. Amsterd. Ak., 1861.
Overton J. B., Ann. of Bot., 23, 1909.
— Ber. bot. Ges., 22, 1904.
— Bot. Cbl., 39, 1889 *a*.
— Bot. Gaz., 33, 1902.
— Jahrb. wiss. Bot., 33, 1899; 34, 1900; 42, 1905.

Pace, Bot. Gaz., 44, 1907.
Paetz K. W., Planta, 10, 1930.
Palla, Ber. bot. Ges., 12, 1894; 24, 1906.
— Flora, 1890.
— Jahrb. wiss. Bot., 25, 1893.
Палладин В. И., Изв. Моск. ун-та, 1883.
Palladin V., Ber. bot. Ges., 28, 1910.
Pammel, Trans. Ac. St.-Louis, 9, 1899.
Parat, Arch. d. Ann. micr., V, 24, 1928.
Parmentier, Journ. de Bot., 15, 1901.
Paul, Engl. Bot. Jahrb., 52, 1903.
Pauli, Naturw. Rundschau, 1902.
Payen M., C. R. Ac. Sc. Paris, 7, 1838; 8, 1839; 9, 1839.
— Mém. Ac. Sc. Paris, 1846.
Pearson, Philos. Trans., 198, 1906.
Peche, Ber. bot. Ges., 31, 1913.
Peirce, Ann. of Bot., 7, 1893.
Pekarek, Protoplasma, 10, 1930.
Peklo J., Ber. bot. Ges., 27, 1909.
— Bull. Böhm Ak. Wiss., 1903 u. 1908.
— Ztschr. Gärungsphysiologie, 2, 1913.
Peltrisot, Journ. de Bot., 18, 1904.
Penzig Atti Soc. Nat., Modena, 3 sér., 1, 1883.
— Bot. Cbl., 13, 1881.
— N. Giorn. bot. Ital., 12, 1880.
Pergola, Ann. di Bot., 6, 1907.
Perriraz, Arch. sc. Genève, 21, 1906.
Perrot, Ann. d. Sc. nat. Botan., 8 sér., 7, 1898.
— Bull. Soc. bot. de France, 44, 1897 *b*.
— Journ. de bot., 11, 1897 *a*.
Petersen, Bot. Cbl., 57, 1894. (Реф. Just's Jahresber., 1896, S. 478.)
Petit, Actes soc. Linn., Bordeaux, 1889.
— Ann. Sc. nat., 7, sér., 6, 1887.
— C. R. Ac. Sc. Paris, 1902.
Petri L., Intern. Agr.-techn. Rundschau, 9, 1915.
— N. Giorn. bot. Ital. 10, 1903; 11, 1904.
Peyronel, Bull. Soc. mycol. de France 39, 1923.
Pfeffer W., Abh. Sächs. Ges. Wiss., 16, 1890.
— Bot. Ztg., 1874 *a*.
— Flora, 32, 1874 *b*.
— Hansteins bot. Abhandl., 1, 1871.
— Jahrb. wiss. bot., 8, 1872.
— Unters. bot. Inst., Tübingen, 1, 1885; 2, 1886.
Pfeiffer H., Ber. bot. Ges., 39, 1921 u. 43, 1925.
— Bot. Archiv, 3, 1923.
Pfitzer E., Flora, 55, 1872.
— Jahrb. wiss. Bot. 6, 1867; 7, 1869—1870; 8, 1872.
Pflüger, Pfl. Arch. 10, 1875.
Philipp M., Bilbl. Bot., 92, 1923.
Phillips, Contrib. Bot. Labor., Pensylv., 2, 1904.
Pick, Bot. Cbl., 11, 1882.
Pirotta, Ann. di Bot., Roma, 1, 1903—1904.
Pisek A., Ber. bot. Ges., 53, 1935.
Pitard, Act. Soc. Linn., Bordeaux, 55 u. 56, 1900 u. 1901.
Plaut, Jahrb. wiss. Bot., 47, 1910.
Plitt, Beitr. z. vergleich. Anatomie d. Blattstieles d. Dikotyledonen, Marburg, 1886. (Реф. Bot. Cbl., 33, S. 168.)
Plowe, Protoplasma, 12, 1931.
Poddubnaja-Arnoldi P., Planta, 13, 1933.
Poddubnaja-Arnoldi P. u. Dianowa V., Planta, 23, 1934.
Poiroult C., Ann. Sc. nat., 7 sér., 18, 1893.
Politis, Rendiconti Ac. Leincei, 20, 1911.
Polyansky u. Petruschewsky, Arch. f. Protistenkunde, 67, 1929.
Pond, Bot. Gaz., 46, 1908.
Пономарев А. П., Тр. Общ. ест. Казан. ун-та, 52, № 2, 1930.

Porsch O., Der Spaltöffnungsapparat im Lichte d. Philogenie, 1905.
— Oest. bot. Ztschr., 1903.
— Sitzer. Ak. Wien, 112, 1903 *a*.
— Versuch. ein. phylogenet., Erklärung d. Embryosackes u. d. doppelten Befruchtung d. Angiospermen, Jena, 1907.
Portheim u. Scholl, Ber. bot. Ges., 26, 1908.
Poulsen, Flora, 60, 1877.
Prantl, Das Inulin, München, 1870.
Prat S., Sborn. Kluba prorodovědecekělo v. Praze, 6 ser. 5, 1922. (Реф. Bot. Cbl., 3, № 14/15, 1923.)
Preston J. M., Soc. Dyers Coll., 47, 1931. (Реф. Cellulosechemie, XIII, № 5, 1932.)
Price, N. Phytol., 10, 1911.
Priestley J. H., New Phytologist, 19, 1922.
Priestley a. Irving, Ann. of Bot., 21, 1907.
Priestley a. Woffenden, New Phytologist, 21, 1923.
Prillieux, Ann. Sc. nat., 6 sér., 1, 1875.
— C. R. Ac. Sc. Paris, 78, 1871.
Pringsheim H., Ber. chem. Ges., 57, 1924.
— Grundlinien ein. Theorie d. Pflanzenzelle, Berlin, 1854.
— Jahrb. wiss. Bot. 3, 1863; 12, 1881.
Pringsheim H. u. Aronowsky, Ber. d. chem. Ges., 54, 1921; 55, 1922.
Pringsheim u. Eissler, Ber. d. chem. Ges., 46, 1913.
Pringsheim H. u. Lassmann M., Ber. d. chem. Ges., 55, 1922.
Pringsheim u. Wolfsohn, Ber. d. chem. Ges., 57, 1924.
Pritzel, Engl. bot. Jahrb., 24, 1897.
Прокофьев А. А., Тр. науч.-иссл. лабор. треста Каучуконос., 4, 1930.
Puriewitsch, Ber. bot. Ges., 15, 1897.

Quincke, Sitzber. Ak. Berl., 1888.

Raatz W., Ber. bot. Ges., 10, 1892.
— Jahrb. wiss. Bot., 23, 1892 *a*.
Rabitz, Die Peridermbildung v. Holzgewächsen in ihr. Beziehung z. Holz d. Rinde, Diss., Jena, 1916.
Raciborski, Abh. Ak., Krakau, 1893.
— Ber. bot. Ges., 16, 1898.
— Bull. Ac. Cracovie, 1906, 1907.
Radlkofer S., Ber. bot. Ges., 22, 1904.
— Monographie d. Gattung Serjania, 1875.
— Sitzber. Ak., München, 19, 1899; 20, 1890.
— Ueb. Krystalle proteinartig. Körper, Leipzig, 1859.
Randolph L., Bot. Gaz., 73, 1922.
Rasch, Ueb. d. anat. Bau d. Wurzelhaube etc., Berlin, 1915.
Raspail, Ann. Sc. nat., 1826 (Mars).
Rassow E., Bot. Cbl., 13, 1883.
Rath O., Arch. mikr. Anat., 40, 1892.
Raunkiär, Bot. Tidskr., 24, 1901; 25, 1903; 27, 1906.
Raunkiär u. Ostenfeld, Bot. Tidskr., 25, 1903.
Rauter, Denkschr. Ak., Wien, 31, 1871.
Raux. (Реф. Bot. Cbl. 105, S. 626.)
Raydt Gerda, Jahrb. wiss. Bot., 64, 1925.
Rayner M., Ann. Bot., 29, 1915.
Раздорский В., Природа, 8, 1934.
— Фр. Науки и техн., 11, 1936.
Rasdorsky, Biol. Generalis. XII, p. 359, 1937 (список литер.).
Reess, Bot. Ztg., 1868.
— Jahrb. wiss. Bot., 6, 1867.
Reichenbach, Bot. Ztg., 1845.
Reimers, Angew. Bot., 111, 1921.
— Diss., Hamburg, 1922. (Реф. Bot. Cbl., 3, 1923.)
Рейнгард Л., Тр. Харьк. общ. исп. природы, 12, 1878.
Reinhardt L., Festschr. f. Schwendener, 1899.
Reinitzer, Ber. bot. Ges., 7, 1889.
Reinke, Hanstein's bot. Abh., 1, 1871.
Reinke u. Rodewald, Stud. üb. das Protoplasma, Göttingen, 1881.
Reiser, Bull. Ak., Cracov, 1910.
Renner O., Beih. bot. Cbl., 25, 1910.
— Beitr. z. Anatomie u. Systemat. d. Artocarpeen u. Conocephalen etc., Diss., München, 1906. (Реф. Bot. Cbl. 111, S. 440.)
Rexhausen, Beitr. Biol. d. Pflanz., 14, 1920.
Rhumbler, Ztschr. allg. Physiol., 1 u. 2, 1902.
Рихтер А. А., Журн. Русск. бот. общ., 2, 1917.
Richter A. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, 20, 1933. (Реф. Bot. Cbl., 24.)
— Flora, 1892.
— Sitzber. Ak. Wien, 76, 1887.
Ridway C., Plant World, 16, 1913. (Реф. Bot. Cbl., 126, 1914, S. 401.)
Riebner, Arch. wiss. Bot., 1, 1925.
Riede W., Flora, 14, 1921.
Rimbach, Ber. bot. Ges., 11, 1893.
Ritter G., Beitr. z. Anat. d. Früchte u. Samen von choripetalen Alpenpflanzen, Diss., Göttingen, 1908. (Реф. Bot. Ztg., 1909, S. 110.)
— Flora, 86, 1899.
— Journ. Ind. Eng. Chem., 17, № 11, 1925.
Rivett, Ann. of Bot., 32, 1918.
Robert, Recherches sur l'appareil pilifère de la fam. d. Verbénacées, 1912.
Robertson, New Phytologist 3, 1904; 6, 1907.
Robinson, Bot. Ztg., 1889.
Robyns W., La Cellule, 34, 1924; 37, 1926; 39, 1929.
Rodewald u. Kattein, Ztschr. physik. Chemie, 33, 1900.
Röseler, Jahrb. wiss. Bot., 20, 1889.
Romanov, Planta, 25, 1936.
Розанов С., Тр. I Съезда русск. ест., 1868.
— Тр. Спб. общ. ест., I, 1870.
Rosanoff S., Bot. Ztg., 23, 1865; 25, 1867; 27, 1869; 29, 1871.
— Jahrb. wiss. bot., 4, 1866.
— Mém. Soc. Cherbourg, 1865 *a*.
Rosen, Conh's Beitr. Biol. d. Pflanz., 5.
Rosenberg O., Apogamie u. Parthenogenesis bei Pflanzen, Berlin, 1930 (сводка литературы).
— (Шведская работа, 1898 г., реф. Beihef. Cbl., 8, 1899.)
— Ber. bot. Ges., 21, 1903; 24, 1906.
— Bot. Tidsskr., 28, 1907.
— Flora, 98, 1904.
— Meddel. Stockholms. Bot. Inst., Upsala, 1901.
Ross, Malpighia, 3, 1889 u. 1890.
Roth, Die Farbpflanzungsverhältnisse bei d. Gattung Rumex, Diss., Bonn, 1907.
Ротерт В., Тр. Казан. общ. ест., 1897.
Rothert W., Ber. bot. Ges., 1897.

Rothert W., Bot. Ztg. 58, 1900.
— Gewebe d. Pflanzen (Handwörterb. d. Naturwissensch., 1 Aufl., Jena, 1911 (посл. изд. 1934).
— Vergl. anat. Untersuchungen, Diss., Dorpat, 1885.
Rothert u. Zalenski, Bot. Cbl., 1899.
Rouppert K., Bull. Ac. d. Sc. Cracovie, 1914—1915.
Roux W., Ueb. d. Bedeutung d. Kernteilungsfiguren, Leipzig, 1883.
Рубинштейн, Физ.-химич. основы биологии, 1932.
Rudolph, Ber. bot. Ges., 1912.
Rückert J., Anat. Anz., 7, 1892.
— Ergeb. Anat. Entw. Anat., 4, 1894.
Rufz de Lavison J., C. R. Ac. Sc., Paris, 51, 1910.
Ruhland, Ber. bot. Ges., 25, 1906; 26, 1909.
— Jahrb. wiss. Bot., 46, 1908; 55, 1915.
Rumblerb, Ztschr. angew. Phys., 1 и 2, 1902.
Rumpf, Bibl. bot., 62, 1904.
Руссов E., Mém. Ac. Sc. St.-Ptsb., 7 sér., 19, 1872.
Russow E., Betracht. üb. d. Leitbündel u. Grundgewebe, Dorpat, 1878.
— Bot. Cbl., 1883.
Bot. Ztg., 1875.
— Mém. Ac. Sc. St.-Ptsb., 7 sér., 19, 1873.
— Sitzber. Dorpat. Ges., I, 1880; 6, 1881; 1882; 7, 1884.
Ruzicka, Arch. f. Zellforsch. 1, 1908.
— Arch. ges. Physiol., 107, 1905 *a*.
— Biolog. Cbl., 27, 1907.
— Struktur. u. Plasma (Ergebn. Anat. u. Entw. Gesch.), 16, 1906.
— Ztschr. allg. Physiol., 10, 1909.
— Ztsch. wiss. Mikrosc., 22, 1905 *b*.
Ryschkow V., Biol. Cbl., 47, 1927.
Рыжков В., Шапиро С. и Булапова М., Журн. Русск. бот. о-ва, 13, 1928.
Rywosch S., Ber. bot. Ges., 25, 1907; 43, 1925.
— Bot. Ztg., 1908.

Sablin, Rev. gén. bot., 15, 1903.
Sachs J., Arbeit. Bot. Ins., Wärzburg, 2, 1878 u. 1879.
— Ber. Sächs. Ges. Wiss., 1859.
— Bot. Ztg., 1864.
— Flora, 1892.
— Jahrb. wiss. Bot., 3, 1863.
— Lehrbuch d. Botanik, Leipzig, 1868.
— Vorlesungen üb. Pflanzenphysiologie, 1882—1883.
Sadebeck, Engl. die natür. Pfl.-Familien, 1, 4.
Saito, Journ. Univ., Tokyo, 15, 1901.
Sakamura T., Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo, 39, 1920.
— Protoplasma, 1, 1927.
Salter, Jahrb. wiss. Bot., 32, 1898.
Samassa, Bot. Ztg., 1898.
Samec, Kolloidchem. Beiheft, 5, 1913; 6, 1914.
Sanio, Bot. Ztg., 1860; 1863.
Jahrb. wiss. Bot., 2, 1860 *a*; 9, 1873—1874; 1876.
— Linnaea, 29, 1858.
Сапегин, Зап. Новоросс. общ. ест., 11, 1913.
Sarauw, Реф. Beibl. Bot. Cbl., 1896.
Sauvageau C. Journ. de bot., 1890 et 1894.
Sax K., Journ. Arnold Arboret, 11, 1930.
Sayre, Science, 57, 1923.
Scarth, Protoplasma, 2, 1927.
Schaar, Sitzber. Ak., Wien, 99, 1890.
Schaarschmidt, Реф. Bot. Cbl., 1, 1880.
Schacht, Abh. Senckenberg. Ges., 1, 1854.
— Bot. Ztg., 1862.
— Entwicklungsgesch. d. Pflanzen-Embryol., 1850.
— Jahrb. wiss. Bot., 1, 1858; 2, 1860; 3, 1863.
— Lehrbuch. d. Anatomie, 1856.
— Monatsber. Ak., Berlin, 1856 *a*.
— Pflanzenzelle, 1852.
Schaede, Beiter. Biol. Pfl., 14, 1925.
— Ber. bot. Ges., 48, 1930.
Schaefer R., Jahrb. wiss. Bot., 19, 1888.
Schaffner u. Fulmer, Bot. Gaz., 26, 1898.
Schaffnit, Beih. Bot. Cbl., 19, 1905.
Scharfnagel, Planta, 13, 1931.
Scharp, Ann. Bot., 7, 1920.
Schattuck, Bot. Gaz., 40, 1905.
Schaudinn, Arch. Prot.-Kun., 1, 1902.
Scheit, Jenaer Ztschr. f. Naturwiss., 1883.
Шелль, Тр. Каз. общ. ест., 1874.
Schellenberg, Bot. Ztg., 1896.
— Jahrb. wiss. Bot., 29, 1896 *a*.
Schenck, Anatomie d. Lianen, Jena, 1893.
— Ber. bot. Ges., 1885.
— Flora, 1889.
— Jahrb. wiss. Bot., 20, 1889, 27, 1895.
— Untersuch. üb. d. Bildung centrifuger Wandverdickungen, Diss., 1884.
— Vergleich. Anatomie d. Submersen Gewächse, Cassel, 1886.
Scherer, Beih. Bot. Cbl., 16, 1904.
Scherrer P., Flora, 107, 1915.
— Götting. Nachr. Sitz., 26 Juli 1918.
— Zsigmondy's Kolloidchemie, 3 Aufl., 1920; 4 Aufl., 1922.
Schibata, Jahrb. wiss. Bot., 37, 1902.
Schiller, Oester. bot. Ztchr., 1907 u. 1909.
Schilling A. I., Ber. bot. Ges., 39, 1922.
— Flora, 78, 1894.
Schimper, Bot. Ztg., 1880, 1881, 1883, 1885 *a*. 1889 *a*; 1890 *a*.
— Flora, 1890 *b*.
— Jahrb. wiss. Bot., 16, 1885 *b*, 1889 *b*.
— Recherches anat. et physiol. s. l. mousses, Strasbourg, 1848.
— Untersuch. üb. d. Protein-Krystalloide, Strasburg, 1878.
— Ztschr. f. Krystallogr., 1881.
Schimper A. F. W. u. Faber F. C., Pflanzengeographie auf physiol. Grundlage, Jena, 1935.
Schindler, Ztschr. f. wiss. Mikroskop., 48, 1931.
Schips, Ber. bot. Ges., 11, 1893.
Schischilovitsch, Bot. Cbl., 8, 1881; 12, 1885.
Schlater, Zelle, Bioblast u. lebendige Substanz, Ptsb., 1903.
Schlicht, Landw. Jahrb., 1889.
Шлыков Г., Дубильные растения СССР, 1932.
Шмальгаузен, Mém. Ac. St.-Ptsb., 7 sér., 26.
— Тр. Спб. Общ. ест., 5, 1874; 8, 1877.
Schmid, Beih. bot. Cbl., 20, 1906.
Schmidt C., Beitr. z. Kenntnis d. secunderen Markstrahlen, Diss., 1890.
— Bot. Cbl., 47, 1891.
Schmidt E., Bau u. Funktion d. Siebröhre d. Angiospermen, Jena, 1917.
— Bot. Ztg., 1882.
Schmidt E., Handbuch. d. biol. Arbeitsmethoden, V. 10, H. 3, 1934.
Schmidt Fr., Bot. Ztg., 1909.

Schmitz, Beobacht. üb. d. vielkernigen Zellen d. Siphonocladiaceen, Halle, 1879.
— Die Chromotophoren d. Algen., Bonn, 1882.
— Jahrb. wiss. Bot., 15, 1884.
— Verh. not. Ver. preuss. Rheinl., 1880.
Schnarf K., Embryologie d. Angiospermen, Berlin, 1929 (сводка литературы).
— Embryologie d. Gymnospernen, Berlin, 1933 (сводка литературы)
— Vergleich. Enbryologie d. Angiospermen, Berlin, 1931 (сводка литературы).
Schneider-Orelli, Cbl. Bakteriol., II, 24, 1909.
Schniewind-Thies, Die Reduktion d. Chromozomenzahl etc., Jena. 1901.
Scholl, Sitzber. Ak. Wien, 117, 1908.
Schorn M., Sitzber. Ak. Wien., 116, I Abt. 1907.
— Jahrb. wiss. Bot., 71, 1929.
Шорыгин П. П., Химия углеводов, М.—Лгрд, 1932.
Schottländer, Cohn's Beitr. Biol. d. Pflanzen, 5.
Schoute, Ann. Jard. Buitenzorg, 2 sér., 1907; 11, 1912.
— Die Stelärtheorie, Jena, 1903.
— Verh. Ak., Amsterdam, 1902.
Schreiner A., Arch. de Biol., 22, 1906.
Schüepp O., Meristeme, Linsb. Handb. d. Pflanzenanat., B. IV, Lief. 16, 1926.
Schürhoff P. K., Beih. Bot. Cbl., 23, 1908.
— Die Zytologie d. Blütenpflanzen, Stuttgart, 1926 (сводка литературы).
Schull, Bot. Gaz., 56, 1913.
Schullerus, Abh. bot. Ver. Prov. Brandenburg, 24, 1882.
Schulz, Jahrb. Berl. bot. Gart., 2, 1883.
Schulz-Schultzenstein, N. Acta Leop., 1841.
Schulze F., Chem. Cbl., 2, 1857.
Schulze W., Angew. Bot., 13, 1931.
— Beih. bot. Cbl., 12, 1902.
Schumann, Bibl. bot., 15, 1889.
— Bot. Cbl., 41. 1890.
— Bot. Ztg., 1874.
Schussnig, Cbl. Bakt., 85, 1920.
Schuster, Ber. bot. Ges., 26, 1908.
— Ueb. d. Einfluss d. $O_2$-Pressung auf die protoplasmaströmung, Diss., Leipzig, 1913.
Schwartz E. J., Ann. of Bot., 26, 1912.
Schwarz, Die morphol. u. Chem. Zusammensetzung d. Protoplasmas, Breslau, 1887.
Schwendener S., Abhandl. preuss. Akad. Wiss., 1881, 1882 *a*.
— Ber. bot. Ges., 12, 1894.
— D. mechan. Princip im anatom. Bau d. Monokotylen, Leipzig, 1874.
— Monatsber. Ak. Berl., 1881, 1882 *b*.
— Sitzber. Ak., Berlin, 1883, 1884, 1885, 1887, 1890, 1899.
— Sitzber. Ges. nat. Freunde, Berlin, 1879.
Schwendener u. Krabbe, Jahrb. wiss. Bot., 25, 1893.
Schrewe, Flora, 82, 1896.
Scott, Ann. of Bot., 3, 1889.
— Arbeit. Bot. Inst. Würzburg, 2, 1882.
Scott D.H., Trans. Linn. Soc., Lond., 11, 8, 1912.
Scotta. Brebner, Ann. of Bot., 7, 1893.
Seefried, F., Sitzber. Ak., Wien., 116, 1907.
Segerstedt, Реф. Bot. Cbl., 1896.
Seifriz, New Phytologist, 51, 1922.
Seignette, Rev. gén. bot., 1. 1889.
Seillière G., C. R. Soc. biol. 1, 1910. (Реф. Bot. Cbl., 119, S. 430.)
Seliwanoff, Ber. chem. Ges., 1887.
Sempolowski, Landw. Jahrb., 3, 1874.
Senjaninova M., Ztschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., 6, 1927.
Senn, Gestatls- u. Lageveränderung d. Pflanzen-Chromatophoren, Leipzig, 1908.
Seybold A., Ergebn. d. Biol., 5—6, 1929—1930.
Sharp L. W., Bot. Gaz., 54. 1912; 58, 1914 *b*; 69, 1920 *b*; 88, 1929.
— Introduction to Cytologie, 1934. (Печатается в русском переводе.)
Sharples A., Ann. of Bot., 32. 1918.
Шатерникова А. Н., Журн. Русск. ботан. о-ва, 14, 1929.
Shaw, Ber. bot. Ges., 1898.
Shryver, Biochem. Journ., 17, 1923.
Сидорин, Бот. журн. СССР, 17, 1933.
Sidorin, Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, 20, № 1, 1932.
Sieck, Jahrb. wiss Bot., 27, 1895.
Sinnot E. W. a. Bailey J. W., Ann. of Bot., 28, 1914.
Скробишевский, Протокол Одесск. съезда русск. ест., 1884.
Sludsky, Ber. Bot. Ges., 23, 1905.
Smirnow, — Anat. Hefte, 32, 1907. (Реф. Bot. Cbl., 107, S. 1.)
Smith, Реф. Bot. Cbl., 107, S. 358.
— Bot. Gaz., 43, 1907.
Соколова, Bull. Soc. nat., Moscou, 1890.
Solacolu, C. R. Ac. Sc., Paris, 141, 1905.
Solereder K., Ber. bot. Ges., 1890.
— System. Anatomie d. Dikotyledonen, 1899; Ergänzungsband, Stuttgart, 1908.
Solereder H u. Meyer J., System. Anatomie d. Monocotyledonen, Berl., 1928 и дал.
Solms-Laubach F. H., Bot. Ztg., 1871, 1874, 1876, 1877, 1890.
Soltwedel, Jen. Ztschr. f. Nat., 15, 1882.
Sonntag P., Ber. bot. Gess., 29, 1911 (12). (Реф. Bot. Cbl., 120. S. 271.)
— Landw. Jahrb., 21, 1892.
— Ztschr. wiss. Mikrosk., 24, 1907.
Sorby, Proc. R. Soc., 13, 1864.
Souèges, Ann. Sc. nat., 9 sér., 6, 1907.
Spanjer O., Bot. Ztg., 1898.
Sperlich A., Beih. bot. Cbl., 21, 1906.
— Sitzber. Ak. Wien, 116, 1907; 126, 1917.
Spiess, Oest. Bot. Ztschr., 55, 1905.
Spensler O., Amer. chem. Abstr., 17, 1923.
— Bot. Cbl., 3, 1924 *a*.
— Chem. Cbl., 1, 1924 *b*.
— Journ. Gen. Physiol., 5, 1923; 9, 1926.
Spensler O. a. Dare, Colloid-Symposium Monograph., N. Y., 1926.
Sprecher, Arch. Sc., Geneve, 21, 1906.
Staby, Flora, 69, 1886.
Stahl, Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 13, 1896.
— Bot. Ztg., 1873, 1880, 1884, 1894.
— Jen. Ztschr. f. Naturwiss., 16, 1883; 18, 1888.
— Jahrb. wiss. Bot., 34, 1900.
— Pflanzen u. Schnecken, Jena, 1888 *a*.
Stålfelt M. G. Abderhald. Handb. d. biol. Arbeitsmeth., XI, 3, 1929 *a*; Planta, 8, 1929 *b*; 17, 1932.
Щепкина Т. В., Бот. журн. СССР, 12, 1934.

Staudinger, Ber. chem. Ges., 59, 1926. (Реф. Ztschr. physiol. Chem. 126. S. 425.)
Steinberger Anna L., Biol. Cbl., 42, 1922.
Sterckx, Arch. Inst. bot., Liège, 2, 1900.
Stern K., Ber. Bot. Ges., 38, 1920.
— Ztschr. f. Bot., 13, 1921.
Steward F. C., Protoplasma, 7, 1929.
Stier, Zur Kenntnis d. Verteilung d. Spaltöffnungen etc., Diss., Würzburg, 1904. (Реф. Just's Jahresber., 1905.)
Stock, Cohn's Beitr. Biol. Pfl., 6, 1892.
Stöhr A., Sitzber. Ak. Wien, 79, 1879.
Stoklasa, Ber. bot. Ges., 26, 1908.
Stoll A., Die Naturwissenschaften, 24, H. 4, 1936.
— Ein Gang durch biochem. Forschungsarbeiten, Berl., 1933.
Stoll A. u. Wiedemann E., Die Naturwissensch., 20, 1932.
— Helvet. chem. Acta, 16, 1933.
Stomps, Biol. Cbl., 31, 1910.
Stopes, Flora, 1904.
Stopes u. Fujii, Beih. bot. Cbl., 20, 1906.
Strandmark (Шведск. диссерт.), Lund, 1874.
Strasburger E., Angiospermen u. Gimnospermen, Jena, 1879 *a*.
— Arch. Mikr. Anat., 21, 1882 *a*.
— Bot. Ztg., 1900 *a* u. 1901 *a*.
— Bau u. Wachsthum d. Zellhäute, Jena, 1882 *b*.
— Befruchtung u. Zelltheilung, Jena, 1874.
— Ber. bot Ges., 13, 1895.
— Bot. Praktikum, Jena.
— Bot. Ztg., 1884 *a*.
— Die Befruchtung bei d. Conferen., Jena, 1869.
— Die Coniferen. u. Gnetaceen, Jena, 1872.
— Die stoffl. Grundlagen der Vererbung, 1905 *a*.
— Festschrift für Wiesner, 1908 *a*.
— Flora, 97, 1907 *a*.
— Histol. Beitr., 2, 1889; 4, 1892; 6, 1900 *c*; 7, 1909.
— Jahrb. wiss. Bot., 5, 1866; 17, 1886; 31, 1898; 36, 1901 *b*; 41, 1905 *b*; 43, 1906; 44, 1907 *b*; 45, 1908 *b*.
— Jen. Ztschr. f. Naturwiss., 12, 1878 *a*.
— Leitungsbahnen, 1891.
— Neue Untersuchungen üb. d. Befruchtungsvorgang etc., Jena, 1884 *b*.
Ontogenie d. Zelle. Progr. rei bot., 1, 1907 *c*.
— Sitzber. Ak. Berlin, 1890.
— Sitzber. Jenisch. Ges. Med. Nat., 1879 *b*.
— Ueb. Azolla, Jena, 1873.
— Ueb. Reductionstheilung etc., Jena, 1900 *b*.
— Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen, Jena, 1878 *b*.
— Zellbildung u. Zelltheilung, 3 Aufl., Jena, 1880.
Strugger, Protoplasma, 10, 1930.
Stubel, Ztschr. allg. Physiol., 8, 1908.
Styger J., Schweiz Apoth. Ztg., 57, 1919.
Сухов А., Лесн. журн., 1914.
Suckow, Ueb. Pflanzenstacheln, Diss., Breslau, 1873.
Summers, Ann. of Bot., 25, 1911.
Сурож., Изв. Спб. лесн. ин-та, 4, 1900.
— Тр. Спб. о-ва ест., 22, 1892.
Sutton W. S., Biol. Bull., 4, 1902.
Syniewski, Lieb. Ann., 309, 1899.
Sypkens, Rec. trav. bot. Néerl., 1904.

Tammes, Flora., 87, 1900.
Tangl, Jahrb. wiss. Bot., 12, 1880.
— Sitzber. Ak. Wien, 92, 1885.
Tanret, C. R. Ac. Sc. Paris, 116 et 117, 1893; 158, 1914.
Tassi, Bull. Lab., Siena, 8, 1906. (Реф. Bot. Cbl., 105. S. 3.)
Taylor W. R. Amer. Journ. Bot., 18, 1931.
Черняков, Труды Съезда по ген. и сел., 2, 1929.
Чистяков, Тр. Моск. об-ва любит. ест., 1871.
Tchistiakov, Bot. Ztg., 1875.
— Jahrb. wiss. bot., 10, 1875 *a*.
Tedin, Bot. Cbl., 37 u. 38, 1889.
Telezynsky, Acta Soc. bot. Pol., 7, 1930; 8, 1931.
Teodorescо E. et Popescо C., Ann. Sc. Univ., Jassy, 9, 1915.
Theorin, Arkiv. f. Bot., 5—7, 1905—1908.
Thoday, Ann. Bot., 25, 1911.
Thomas F., Ann. of Bot., 14, 1900 *a*.
— Jahrb. Wiss. Bot., 4, 1865—1866.
— Rev. gén. bot., 12, 1900.
Thompson W. P. Bot. Gaz., 6, 1910; 69, 1918.
Thompson Mc. Lean J., Trans. R. Soc., Edinburg, 52, 1921.
Thum, Sitzber. Ak. Wien, 93, 1904.
Tiegs, Jahrb. wiss. Bot., 52, 1913.
Timberlake, Ann. of Bot., 15, 1901.
— Bot. Gaz., 30, 1900; 31, 1901 *a*.
Timiriazeff, Acta Horti Petrop., 13, 1894.
Tirold, Protoplasma, 18, 1933.
Tischler G., Allg. Pflanzenkaryologie (Linsbauer's Handb. d. Pflanzenanat. 11), 1921—1922, 2-e Aufl., 1934 (сводка литературы).
Tison, C. R. Ac. Sc. Paris, 1899.
— Mém. Soc. Linn. Norm., 20, 1900.
Tittmann H., Jahrb. Wiss. Bot., 30, 1897.
Tognini F., Atti Ist. bot., Pavia, 4, 1894; 6, 1900.
Tollens, Beih. Bot. Cbl., 6, 1896.
Tominski, Die Anatomie d. Orchideenblattes etc., Diss., Berlin, 1905.
Townsend, Jahrb. wiss. Bot., 30, 1897.
Транковский Д. А., Тр. Съезда по ген. и сел., 11, 1930.
Trankowsky D., Planta, 12, 1930 *b*.
— Ztschr. Zellf. Mirk. Anat., 10, 1930 *a*.
Trécul, Ann. Sc. nat., 4 sér., 10, 1858; 1862—1868; 5 sér., 14, 1872.
Treisleben R., Flora, 27, 1933. (Реф. Bot. Cbl. 23. H. 13/14. 1933.)
Treub, Ann. Jarb. Buitenzorg, 2, 1882 *a*; 3, 1883; 4, 1884; 10, 1891; 2 sér., 5, 1905.
— Ann. Sc. nat., 6 sér., 13, 1882 *b*.
— C. R. Ac. Sc. Raris, 89, 1879.
— Embryogénie de quelques Orchidées, 1879 *a*.
— Le méristème primitif de la racine, Leiden, 1876.
— Recherches s. l. organes de vérgétation d. Selaginella Martensii, Leiden, 1877.
Treub et Mellink, Arch. Néerl, 15, 1880.
Troschel, Untersuch. üb. d. Mestom im Holze etc., Berlin, 1879.
Tschenzoff B., Arch. Protistenkunde, 36, 1916.
Tschirch A., Angewandte Pflanzenanatomie, Leipzig, 1889.
— Ber. bot. Ges., 6, 1888; 11, 1893 *a*.
— Bot. Cbl., 60, 1894.
— Die Harze u. die Harzbehalter, 2 Aufl., 1906.
— Flora, 94, 1905.
— Jahrb. wiss. Bot., 25, 1893 *b*.
— Linnaea, 1881.
Tschirch u. Kritzeler, Ber. pharmac. Ges., 10, 1900.

Цабель, Растительная гистология, 1864.
Цвет М. С., Хромофиллы в растит. и животн. мире, Варшава, 1910.
— Тр. Казан. общ. ест., 35, 1901.
Tswett M., Biochem. Ztschr., 10, 1908.
— Rev. gén. bot., 19, 1907.
Tubeuf, Forstl. naturw. Ztschr., 1895.
— Nat. wiss. Ztschr. f. Land- u. Forstwiss., 1, 1903.
Tulasne, Ann. Sc. nat., 3 sér., 12, 1849, et 4 sér., 15, 1855.
Tunmann O., Apoth. Ztg., 1911.
— Ber. bot. Ges., 30, 1912.
— Mikrochemia, 1913.
— Pharm. Cbl., 14, 1915. (Реф. Bot. Cbl., 129.)
Tunmann O. u. Rosenthaler, Mikrochemie d. Pflanzen, 1931.
Tuzson, Ber. bot. Ges., 21, 1903.

Uhlworm O., Bot. Ztg., 1873.
Ulbrich E. Biologie d. Früchte u. Samen, Berlin, 1928.
Ungenannter, Bot. Ztg., 1846.
Unger Fr., Anatomie und Physiologie d. Pflanzen, 1855.
— Ann. Mus. Wien, 2, 1840.
— Sitzber. Ak. Wien, 25, 1857.
Ursprung, Beitr. z. Anatomie u. Jahresringbildung tropisch. Holzarten, Diss., Basel, 1900.
Uslepp K., Beih. bot. Cbl., 26, 1, 1910.

Van Camp C. M., La Cellule, 34, 1924.
Van Tieghem, Ann. sc. nat., 5 sér., 13, 1871; 16, 1872; 7 sér., 1, 1885; 3, 1886; 5, 1887; 8, 1888.
— Bull. Mus. hist. nat., 8, 1902.
— Journ. de bot., 1891.
— Recherch. s. l. structure du péstil, Paris, 1876.
Van Tieghem et Guignard, Bull. Soc. bot. France, 29, 1882.
Velten, Bot. Ztg., 1872, 1875.
— Flora 1873.
— Oest. bot. Ztschr., 1876.
Verminski, Ber. bot. Ges., 6, 1888.
Vesque J. Ann. agron., 12, 1887.
— Ann. Sc. nat. 5, ser., 16, 1872; 19, 1874; 6 sér., 2, 1876; 6, 1878; 13, 1882; 6 sér., 1, 1885.
— Bot. Ztg., 1879.
— Bull. Soc. bot. France, 1889.
— C. R. Ac. Sc. Paris, 97, 1883.
Vichoever A., Ber. bot. Ges., 30. 1912. (Реф. Bot. Cbl., 122. S. 361.)
Vines. Ann. of. Bot., 15, 1901.
Vogl A. E., Pharm. Journ., 4, 1896.
Voigt, Bot. Ztg., 1879.
Voit, Ztschr. Ges. exp. Med., 47, 1925; 55, 1927.
Volkens G., Ber. bot. Ges., 2, 1884.
— Jahrb. bot. Gart., Berlin, 2, 1883.
Voss, Beih. Bot. Cbl., 33, 1 Abt., 1916.
Vouk V., Acta bot. Inst. Univ. Zagreb, 1, 1925.
— Ber. bot. Ges., 30, 1912; 33, 1915. (Реф. Bot. Cbl., 131, 1916; S. 381.)
Vries H. de, Arch. Néerl., 11, 1876.
— Bot. Ztg., 1885 *a*, 1886.
— Flora, 1875.
— Jahrb. wiss. Bot., 16. 1885 *b*.
Vuillemin P., Ann. Sc. nat. Bot., VII, 8, 1887.

Wager H., Ann. of Bot., 23, 1909.
— Proc. Roy. Soc., 72, 1903.
Вагнер Н., Зап. Киев. общ. ест., 25, 1915.
Wagner, Biol. gén., 1927.
Wahrlich, Bot. Ztg., 1886.
Варлих, Бот. зап., 4, 1892.
Wakker, Bot. Ztg., 1889.
— Jahrb. wiss. Bot., 19, 1888.
Wallisczek H., Jahrb. wiss. Bot., 25, 1893.
Walter H., Bibl. bot., 18, 1890.
— Die Anpassung d. Pflanzen an Wassermangel., Freising — München, 1926.
Warburg, Ber. bot. Ges., 11, 1893.
— Bot. Ztg., 1883.
Warming, Ann. Sc. nat., 6 sér., 5, 1878.
— Hanstein. Bot. Abhandl., 2, Bonn, 1873.
— K. D. Vidensk. Selsk. Forh., 1877 u. 1879.
Wasielewski, Jahrb. wiss. Bot., 38, 1903; 39, 1904.
Wassermann J., Bot. Archiv., 5, 1924.
Webber, Bot. Gaz., 23, 1897; 24, 1898.
Weber C. O., Gummi-Zeitg. 19, 1904.
Weber F., Abderh. Handb. d. biol. Arb. method., 121, 1924.
— Hedwigia, 63, 1922.
— Jahrb. wiss. Bot., 64, 1925.
— Planta, 1, 1926.
— Protoplasma, 2, 1927; 5, 1929.
Weberbauer, Bot. Cbl., 73, 1898.
— Beih. Bot. Cbl., 10, 1901.
— Engler's Jahrb., 3, 1905.
Weddel, Ann. Sc. nat., 4 sér., 2, 1854.
Wegener R., Beih. Bot. Cbl., 31, I Abt., 1913.
Weier T., Biol. Bull., 62, 1932 *a*.
— La Cellule, 40, 1931; 41, 1932 *b*.
Weir J. B., Flora, 103, 1911.
Weigert, Jahresber. önol. Lehranst. Klost. Neuburg, 1894—1895. (См. Czapek, Biochemie, 1, 1904.)
Weinzierl, Sitzber. Ak. Wien, 76, 1877.
Weiss A., Anatomie d. Pflanz., 1878.
— Beitr. z. Kenntnis d. Korkbildung, 1890 *a*.
— Bot. Cbl., 15, 1883.
— Die Pflanzenhaare (in Karstens Anatom. d. Pflanzen, 1878).
— Flora, 1880.
— Jahrb. wiss. Bot., 4, 1865.
— Karsten's bot. Untersuch., 1, 1867.
— Sitzber. Ak. Wien, 99, 1890 *b*.
— Trans. Linn. Soc., 2 sér., 3, 1892.
Weisse, Ber. bot. Ges., 15, 1897.
Wenrich D. H., Journ. Morph., 29, 1917.
Went, Ann. Sc. nat., 7 sér., 6, 1887.
— Bot. Ztg., 1887 *a*.
— Jahrb. wiss. Bot., 19, 1888.
Werdermann E., Beitr. z. allg. Bot., 2, 1922.
Werminsky, Ber. bot. Ges., 6, 1888.
West, Ann. of bot., 31, 1917.
Wester, Arch. Pharm., 247, 1909.
Westermaier M., Bot. Cbl., 77, 1899.
— Festschr. Schwendener, 1899 *a*.
— Flora, 1876.
— Fünfstücks Beitr. z. wiss. Bot., 1, 1896.
— Jahrb. wiss. Bot., 14, 1883.
— Nacta Acad. Leop. Carol., 57, 1890.
Wettstein Fr., Beih. Bot. Cbl., 20, 1907.
— Sitzber. Ak. Wien, 130, 1921. (Реф. Bot. Cbl., 2, 1922.)
Weyland H., Jahrb. wiss. Bot., 51, 1912.
Wheldale, Proc. R. Soc., 81, 1909. (Реф. Bot. Cbl., 113.)
— Proc. Phil. Soc., Cambr., 15, 1909.
— Rep. Evol. Com. Roy. Soc., Lond., 5, 1909.
Whitaker E. S., Bot. Gaz. 76, 1923.

Wiegand, Bot. Gaz., 30, 1900.
— Bot. Hefte, Forsch. bot. Gart., Marburg., 1, 1885.
Wieler, Jahrb. wiss. Bot., 18, 1887; 32, 1898.
Wiesner J., Ber. bot. Ges., 1892 u. 1895.
— Bot. Ztg., 29, 1871.
— Die Elementarstructur u. d. Wachstum d. lebend. Substanz, Wien, 1892 *a*.
— Die Enstehung d. Chlorophylls in d. Pflanzen, Wien, 1877.
— Die Rohstoffe d. Pflanzenreichs, 1873, 2-e Aufl., 1900 u. 1902: 2 Bd., 4 Aufl., 1928.
— Sitzber. Ak., Wien., 79, 1879; 92, 1885; 93, 1886; 101, 1892 *b*; 121, 1912.
Wiesner u. Pacher, Oest. bot. Ztschr., 1875.
Wigand, Jahrb. wiss. Bot., 3, 1863.
Wildt, Diss. Bonn., 1906. (Реф. Bot. Cbl., 105, S. 539.)
Wilhelm, Beitr. z. Kenntnis d. Siebrörenapparates, Leipzig, 1880.
— Ber. bot. Ges., 1, 1883.
Wille, Biol. Cbl., 22, 1902.
— Über die Entwicklugsgesch. d. Pollen-Körner, 1886.
Вильсон, Клетка, 1936 (перев. снзд. 1925 года).
Вильштедт Г., Каротиноиды и красящие вещества бактерий и грибов (пер. с нем. под ред. В. М. Родионова), М., 1936.
Willstätter R., Leibig's Ann. d. Chemie, 1910.
— Sitzber. Preuss. Ak. Wiss., Berl., 1914.
Willstätter u. Benz., Liebig's Ann. d. Chemie, 358, 1907.
Willstätter u. Escher, Ztschr. physiol. Chemie, 64, 1910.
Willstätter u. Everest, Liebig's Ann. Chem., 401, 1913.
Willstätter u. Mieg, Lieb. Ann. d. Chem., 355, 1907.
Willstätter R. u. Stoll A., Untersuchungen üb. Chlorophyll, Berlin, 1913.
Winkler H., Ann. jard. bot. Buitenzorg, 20, 1906 *a*; 2 sér., 5, 1906 *b*.
— Ber. bot. Ges., 22, 1904.
Jahrb. wiss. Bot., 32, 1908.
— Verbreitung u. Ursachen d. Parthenogenesis im Pflanzen- u. Tierreiche, Jena, 1920.
— Ztschr. f. Bot., 8, 1916.
Winterstein, Ber. Bot. Ges., 11, 1893, u. 13, 1895.
Wislicenus H., Papier-Fabrikant, 31, № 65, 1933.
Wislicenus H. u. Kleinstück M., Ztschr., f. Chem. u. Industrie d. Kolloide, 6, 1910.
Wisselingh C., van, Arch. Néerl., 17, 1883.
Wisselingh C., van, Beih. bot. Cbl., 23, 1908; 32, 1915. (Реф. Bot. Cbl., 131. 1916.)
— Bot. Jahresber., 1893.
— Bot. Ztg., 1893 *a*, 1898, 1903, 1904.
— De Kernscheede etc., 1885.
— Die Zellmembranen (Handb. d. Pflanzenanat. Linsbauer, III, 1925).
— Flora, 87, 1900.
— Jahrb. wiss. Bot., 31, 1898 *a*.
Witte, Bot. Stud. till. Kjellmann, 1906.
Wittlin, Bot. Cbl., 67, 1896.
Wittrack, Bot. Cbl., 17, 1884.
Wollenweber, Ber. bot. Ges., 26, 1908.
Wolpert, Flora, 100, 1909.
Wonisch, Oest. bot. Ztschr., 59, 1909.

Yamanouchi, Beih. bot. Cbl., 11, 1901.
— Bot. Gaz., 42, 1906; 44, 1907.
Young, Bot. Gaz., 44, 1907.

Щабель, Растительн. гистол., I, 1864.

Zacharias, Bot. Ztg., 1881, 1884, 1885, 1887, 1890, 1907.
— Jahrb. Hamb. wiss. Anstalt, 21, 1903.
— Progressus rei botan., III, 1, Jena, 1909.
Заленский В., Изв. Киевск. политехн. ин-та, 4, кн. I, 1904.
Zalewski, Bot. Cbl., 70, 1897.
Zawidzki S., Beih. bot. Cbl., 28, 1912.
Zechmeister L. a. Toth G., Hoppe-Seyl. Ztschr. Phys. Chemie, 223 (1—2), 1934. (Реф. Biol. Abstr., IX, № 9, 1935, S. 1972.)
Zellner, Beih. Bot. Cbl., 28, 1912.
Zemann, Oest. bot. Ztschr., 1906 u. 1907.
Ziegenspeek H., Bot. Arch., 7, 1924; 21, 1928.
— Ber. bot. Ges., 39, 1921.
Zijistra, Rec. trav. bot. Néerl., 5, 1908.
Zikes, Cbl. Bakter, II, 57, 1922. (Реф. Bot. Cbl., 2 (5) 1923.)
Zimmermann, Beih. Bot. Cbl., 3, 1893 *a*.
— Beitr. z. Morpholog. u. Physiol. d. Pflanzenzelle, 1, 1890; 2, 1891 *a*; 3, 1893 *b*.
— Ber. bot. Ges., 1, 1883; 9, 1891 *b*.
— Die botan. Mikrotehnik, 1892.
— Flora, 1880.
Zinger, Flora, 85, 1898.
Zirkle C., Amer. Journ. Bot., 13, 1926.
— Bot. Gaz., 86, 1928 *b*.
— Cytologie, 2, 1931.
— Ztschr. f. Zellforsch., 16, 1932.
Zocher H., Ztschr. f. Phys., Nov. 1926.
Zodda, Malpighia, 18, 1904.
Zollikofer C., Beitr. allg. Bot., 1 (4), 1918.
Zweigelt F., Denkschr. d. Ak. d. Wiss., Wien, 88, 1912.
Zwicker L. J. J., Rec. trav. Néerl., 18, 1921.

# УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ [1]


Стр.

Азотистый слой (кожуры) . . . . . 281*
Акипез . . . . . 34
Акинетические перетяжки . . . . . 39
Активный белок . . . . . 19
Алейрон . . . . . 60, 61, 62*
Алкалоиды . . . . . 209
Алканна (реакция) . . . . . 100, 101
Аллоксан (реакция) . . . . . 16
Аллотипные деления (ядра) . . . . . 41
Альбинизм . . . . . 60
Альбуминоиды . . . . . 17
Амебовидное движение . . . . . 26
Амебы (искусственные) . . . . . 29
Амигдалин . . . . . 106
Амилодекстрин . . . . . 96
Амилозы . . . . . 95, 96
Амилоид . . . . . 65, 68
Амилокоагулаза . . . . . 94
Амилопектин . . . . . 95, 96, 106
Амилопласты . . . . . 93
Амилосинтеаза . . . . . 94
Амитоз (ядра) . . . . . 34
Амфипиренин . . . . . 33
Амфипластия . . . . . 41
Анабэнин . . . . . 31
Анатомия . . . . . 5
— экологическая . . . . . 151
— экспериментальная . . . . . 152
Анафаза (ядра) . . . . . 35, 36*, 37, 44*, 46*
Анизофиллия . . . . . 175
Анилин (реакция) . . . . . 69
Антеридиальная клетка . . . . . 255, 256*, 278*
Антиклины . . . . . 224*
Антипирин (реакция) . . . . . 19
Антиподы . . . . . 259*, 260*, 261*, 266*
Антоциан . . . . . 108
Антохлор . . . . . 60, 108
Антоциан . . . . . 108, 109, 127
Апогамия . . . . . 271
Апоспория . . . . . 273
Апострофа . . . . . 53*
Арабан . . . . . 70
Арабин . . . . . 75
Аравийская камедь . . . . . 75
Арбутин . . . . . 107
Арматура . . . . . 159*, 161
Архегонии . . . . . 275*, 276—278, 279*
Археспорий . . . . . 249, 250*, 251, 273
Археспорные клетки, первичные . . . . . 258
Аспарагин . . . . . 102, 103*, 110
Астелия . . . . . 220
Астер . . . . . 37
Ахроматиновый аппарат . . . . . 37
Ахроодекстрин . . . . . 96
Аэренхима . . . . . 215*

Стр.

Базидии . . . . . 115*
Балата . . . . . 101
Бесстолбный орган . . . . . 220, 242
Белковые вещества . . . . . 16
Белковый кристалл . . . . . 60, 61*, 62*
Бетулин . . . . . 212
Биуретовая реакция . . . . . 16
Блефаропласт . . . . . 38, 255, 277, 278*
Близнецы (устьица) . . . . . 133
Бродяжки . . . . . 11, 112*
Бром (реакция) . . . . . 101

Вагин . . . . . 218, 232
Вакуоля . . . . . 12, 23*, 24*, 27*, 102*, 103*
— газовая . . . . . 103
— искусственная . . . . . 103*
— пульсирующая . . . . . 28
Ванилин . . . . . 69, 107
Вегетативная клетка . . . . . 254, 255, 263, 278*
Вегетативное деление (ядра) . . . . . 35, 36*
Веретено (ядра) . . . . 36*, 37, 39*, 42*, 43, 252
Верхушечная клетка водорослей . . . . . 221*
— — корня . . . . . 225*, 235
— — стебля . . . . . 221, 222*, 223*
Виноградный сахар . . . . . 105
Вителлин . . . . . 61
Влагалище защитное . . . . . 203
— крахмальное . . . . . 149*, 204, 205*
— паренхимное (листа) . . . . . 242*
Вместилища выделений . . . . . 118, 120*, 121*
Внедрение . . . . . 76, 85, 86, 93
Внешний чехол . . . . . 232
Вода (организационная) . . . . . 85
Водоносная ткань . . . . . 130*
Воздушные ходы . . . . . 118*, 119*, 141*
Войлочная ткань . . . . . 123*
Волокнистый слой (пыльника) . . . . 250, 251*
Волокно заменяющее . . . . . 176*, 177
— игольчатое . . . . . 189
— кристаллоносное . . . . . 188*
— лубовидное . . . . . 178
— лубяное . . . . . 188*, 189*, 190
— перицикловое . . . . . 190, 205*
— склеренхимное . . . . . 156, 246
Волоски . . . . . 140*, 141*, 142*, 143, 144
— внутренние . . . . . 119, 141*
— всасывающие . . . . . 144
— корневые . . . . . 48*, 227*, 228*, 229
— млечные . . . . . 198
— чувствительные . . . . . 145*
Волосконосный слой . . . . . 227
Волютин . . . . . 32, 62
Воск . . . . . 129*, 130*, 210
Восковой налет . . . . . 129, 130
Вращательное движение (плазмы) . . . . . 27


[1] Звездочка указывает на рисунок

Стр.

Всасывающая система . . . . . 122
Вспомогательные клетки . . . . . 260
Вторичная древесина 170*, 172*—174*, 181, 206*
— кора . . . . . 206*
— образовательная ткань . . . . . 124
Вторичное ядро (зарод. мешка) . . . . . 259
Вторичные сердц. лучи . . . . . 168
— слои (оболочки) . . . . . 84*, 85*
Выделительные клетки . . . . . 120, 121*
Выполняющая ткань . . . . . 124, 125
Выполняющие клетки . . . . . 214*
Вырост . . . . . 142
Выстилающий слой . . . . . 250*, 260

Гадрома . . . . . 148
Гадромал . . . . . 69
Галактан . . . . . 68, 105
Галактоза . . . . . 105
Гамета . . . . . 10*, 112
Гаплоидные ядра . . . . . 43
Гаустории . . . . . 268*
Гелиантенин . . . . . 104
Гематогенез . . . . . 42
Гемицеллюлеза . . . . . 68
Гемоглобин . . . . . 56
Генеративная клетка . . . 254, 255*, 263, 264*
Генеративные ядра . . . . . 264*
Гентианоза . . . . . 105
Гены . . . . . 38
Гесперидин . . . . . 108
Гетеротипное деление (ядра) 42, 252, 258, 261
Гетерохроматин . . . . . 41
Гидатоды . . . . . 139*, 140, 144
Гидролейциты . . . . . 48, 102
Гидро-стереиды . . . . . 184
Гимений . . . . . 113*
Гиподерма . . . . . 121*, 232, 246
Гипонастия . . . . . 175
Гипостаза . . . . . 258
Гистология . . . . . 5
Гифа . . . . . 123, 124
Глазки (листьев) . . . . . 146*
Глазное пятно . . . . . 58
Глинозем . . . . . 100
Глобоиды . . . . . 62*, 99
Глобулины . . . . . 61
Гликоген . . . . . 106
Глюкозиды . . . . . 106
Глюкозы . . . . . 104
Гнездящие клетки . . . . . 230
Годичные слои 155, 171, 172*, 173*—175, 206*
— — корня . . . . . 237, 238
Голые клетки . . . . . 10*, 11*
Гомеотипное деление (ядра) . . 42, 252, 258, 261
Гоногенез . . . . . 42
Гонотоконты . . . . . 41
Гоны . . . . . 42
Граминин . . . . . 104
Гранулёза . . . . . 95
Гранулы . . . . . 22
Грибная клетчатка . . . . . 67
Грибокорни . . . . . 230
Группировка тканей . . . . . 122, 206
Губчатая мякоть (листа) 90*, 118*, 122, 243—245
Гуммоз . . . . . 74
Гуттаперча . . . . . 101, 200
Гуттация . . . . . 132

Двигательные ткани . . . . . 123
Движение живчиков . . . . . 25

Стр.

Движение зооспор . . . . . 25
— млечного сока . . . . . 200, 201
— плазмодиев . . . . . 26
— плазмы . . . . . 25—28
— хлоропластов . . . . . 52, 53
Двойни (ядра) . . . . . 43
Двойное лучепреломление (крахмала) . . 94, 95*
— — (оболочек) . . . . . 88*
Двойные слои (древесины) . . . . . 174
Дворик (устьица) . . . . . 108
Декстрин . . . . . 96
Декстроза . . . . . 104, 105
Деление клетки . . . . . 111, 113, 114*
— хлоропластов . . . . . 51*, 52
— ядра . . . . . 34, 35, 36*, 39*, 42*, 44*
Депсиды . . . . . 107
Деревенение (оболочки) . . . . . 69, 70, 72
Дерматоген 223*, 225*, 231, 249, 250, 270*, 271*
Дерматозомы . . . . . 88
Десмоген . . . . . 146
Джут . . . . . 190
Диады (ядра) . . . . . 43
Диакинез (ядра) . . . . . 42*, 43, 44*
Диастаз . . . . . 94
Диафрагма . . . . . 118
Диплоидные ядра . . . . . 43
Диплотена . . . . . 45
Дифениламин (реакция) . . . . . 69, 110
Дифференцировка клеток . . . . . 7
— тканей . . . . . 134, 135*
Диффузное отложение (кристаллов) . . . . . 98
Древесина . . . . . 147
— вторичная 162*, 170*, 172*—174*, 177*, 179*, 181, 206*
— первичная . . . . . 162*, 181
— поздняя . . . . . 172
— ранняя . . . . . 172
— спелая . . . . . 187
Древесная камедь . . . . . 70, 71
Дробление ядра . . . . . 34
Дрожжи . . . . . 7*
Друзы . . . . . 97*, 98, 99*, 188*, 206*
Дубильные вещества . . . . . 107
Дульцит . . . . . 106
Дыхательная полость . . . . . 128*, 133
Дыхательные отверстия . . . . . 138

Жгучий волосок . . . . . 154*, 142
Железистый волосок . . . . . 141, 142*
Железки водные . . . . . 139
— известковые . . . . . 139
Живчик . . . . . 25, 26*, 277, 278*
Жизненный реактив . . . . . 18
Жирные масла . . . . . 100

Заболонь . . . . . 187, 188
Заменяющие волокна . . . . . 176*, 177
Замыкающие клетки . . . . 128*, 132, 133*, 135*
Запасная клетчатка . . . . . 68
Заполнение . . . . . 159*, 160
Зародыш 270*, 271*, 272, 275*, 277*, 281*, 282
Зародышевый мешок 46, 113, 258, 259* — 261*, 262, 265*, 266*, 272*, 273*, 275*, 276*, 280*, 281*
— пузырек . . . . . 274
Зернистый слой (плазмы) . . . . . 22
Зерно алейроновое . . . . . 60, 62
— волютина . . . . . 32
— крахмальное 24*, 51*, 54, 62*, 63, 90, 91*, 92*, 93*, 94, 95, 119

Стр.

Зерно метахроматическое . . . . . 32
— протеиновое . . . . . 60—62*
— хлорофильное . . . . . 51*, 53*, 119, 244
Зигонема . . . . . 44*, 45
Зигоспора . . . . . 111, 112*
Зигота . . . . . 111, 112*
Зооспора . . . . . 11* 112*

Идиобласты . . . . . 119
Изолатеральный лист . . . . . 245
Индикан . . . . . 107
Индол (реакция) . . . . . 69
Инициалы . . . . . 223
Интегументы (семяпочки) . . . . 257, 258, 259*
Интерфаза . . . . . 41*
Интина . . . . . 253*—256*
Интусусцепция . . . . . 76, 85, 93
Инуленин . . . . . 104
Инулиды . . . . . 104
Инулин . . . . . 103, 104*
Иризин . . . . . 104

Кайма (поры) . . . . . 80*, 81
Каллеза . . . . . 67, 193, 194
Камбиальная зона . . . . . 166
— клетка . . . . . 165*, 168*, 169*
Камбиеродный слой . . . . . 216, 217
Камбий 147, 149*, 162, 164—168, 189*, 197*, 205*, 206*, 236*—238*
— корней . . . . . 236*—239*
— межпучковый . . . . . 149*, 161, 163*
— неярусный . . . . . 165, 166*
— прооковый . . . . . 209*, 215*, 217, 237
— пучковый . . . . . 149*
— ярусный . . . . . 165, 166*
Камбиформ . . . . . 165, 189, 194*, 196
— перегородчатый . . . . . 189
Камедетечение . . . . . 74
Камедь . . . . . 74
Каменистые клетки . . 79*, 123, 191, 212*, 213*
Камфора . . . . . 101
Канал (поровой) . . . . . 79*
Канальцевая клетка . . . . . 276, 277*
Кариоиды . . . . . 63
Кариокинез . . . . . 34, 35, 36*, 42*
Кариотин . . . . . 34
Кармашек (корня) . . . . . 235
Каротен . . . . . 57
Каротин . . . . . 56
Каротиноиды . . . . . 57—59
Катехин . . . . . 107
Каучук . . . . . 101, 200
Кератин . . . . . 68
Кинез . . . . . 34
Кинетические перетяжки . . . . . 39
Киноплазма . . . . . 37
Клейстер . . . . . 96
Клубок (ядра) . . . . . 44
Клетка . . . . . 5, 6,
Клетка-ножка . . . . . 255, 256*, 279*
Клеточная оболочка . . . . . 11, 64
— пластинка . . . . . 37, 114
Клеточное ядро 12*, 13, 27*, 28*, 30, 32, 34, 36*, 39*, 42*, 43—48
Клетчатка . . . . . 11, 64
— грибная . . . . . 67
— запасная . . . . . 68, 247
— крахмальная . . . . . 95

Стр.

Кожа (корня) . . . . . 232
Кожистый слой (плазмы) . . . . . 21
Кожица . . . . 122, 125*, 126*—130*, 134, 154*
— корня . . . . . 227*, 228, 231, 240*
— листа . . . . . 240
Кожура . . . . . 279, 280, 281*, 282
Колленхима . . . . . 122, 202*, 203, 209*, 243*
Коллетеры . . . . . 144
Коллодиум . . . . . 65
Колпачки (плазмы) . . . . . 37
Кольцо утолщения . . . . . 154, 161
— прироста . . . . . 174
— прокамбиальное . . . . . 161, 163, 164*
Кольчатое утолщение . . . . . 78*
Конго (реакция) . . . . . 67, 86
Конидии . . . . . 115
Кониферин . . . . . 69, 107
Конъюгация . . . . . 111
Копуляция . . . . . 111, 112
Кора . . . . . 206
— вторичная . . . . . 206*, 207
— корня . . . . . 227*, 231
— первичная 154*, 201, 205*, 206*, 207, 223, 227
Кораллин (реакция) . . . . . 67
Корка . . . . . 122, 211, 212*, 213*
— кольцеобразная . . . . . 213
Корневище (строение) . . . . . 217
Корнеродная дуга . . . . . 235
Корнеродный слой . . . . . 234, 235
Корпускулы . . . . . 275*, 276*
Косослойность (древесины) . . . . . 171
Коффеин (реакция) . . . . . 19
Крахмалообразователи . . . . . 93
Крахмальное зерно 24*, 51*, 54, 62*, 63, 90, 91*—93*, 94, 95, 119
Кремнезем (оболочки) . . . 75, 129, 145, 146, 210
— (содержимого) . . . . . 99, 100
Кристаллический песок . . . . . 97
Кристаллоид . . . . . 60, 61*, 62*
Кристаллы белковые . . . . . 60, 61*, 62*
— (оболочки) . . . . . 75*
— Розанова . . . . . 98, 99*
— (содержимого) . . . . . 97*
Кроющая клетка . . . . . 258
Кроющий слой (корпускулы) . . . . . 276
Ксантин . . . . . 32, 108
Ксантофилл . . . . . 56—58
Ксении . . . . . 267
Ксилан . . . . . 70
Ксилема . . . . . 147
Ксилоза . . . . . 70
Купраммоний (реакция) . . . . . 64
Кутикула . . . . . 127, 128*, 280*
Кутикулярные слои . . . . . 128*, 208*
Кутикулярный эпителий . . . . . 208
Кутинизация . . . . . 73
Кутин . . . . . 73, 210

Левулеза . . . . . 104, 105
Лейкозомы . . . . . 50
Лейколейцит . . . . . 48
Лейкопласт . . . . . 50*, 93*
Лейкофилл . . . . . 59
Лейцин . . . . . 110
Лейциты . . . . . 48
Лептома . . . . . 148
Лептонема . . . . . 44*
Лестничное утолщение . . . . . 80*, 81, 180*
Лецитин . . . . . 21

Стр.

Лжеамитоз . . . . . 35
Лжецистолиты . . . . . 89
Либриформ . . . . . 122, 176*, 178, 179*
— перегородчатый . . . . . 176*, 178
Лигнин . . . . . 69, 70, 71—73
Лизигенные полости . . . . . 120*
Ликопин . . . . . 57
Линин . . . . . 33, 34
Липоидная теория . . . . . 21
Липоиды . . . . . 16, 21, 68
Липохромы . . . . . 56
Листовой след . . . . . 149
Лихенин . . . . . 74
Ложная перегородка . . . . . 126
— ткань . . . . . 124*
Ложные слои (древесины) . . . . . 174
Луб . . . . . 123, 148
— толстостенный . . . 122, 188*, 189* 190, 213*
— тонкостенный . . . . . 191, 213*
Лубовидная система . . . . . 175
Лубяное волокно . . . . . 123, 188*—190, 240*
— — перегородчатое . . . . . 190
Лубяные лучи . . . . . 189*, 196, 197*
Лупеоза . . . . . 105
Лучи сердцевинные 168, 169*, 170*, 171, 172*—174*, 177*, 179*, 184, 189*, 197*, 206*
Лютеин . . . . . 57

**М**акроспора . . . . . 258, 262, 275
Мальпигиевы клетки . . . . . 280
Мальтоза . . . . . 96, 105
Манна . . . . . 106
Маннан . . . . . 68, 105
Маннит . . . . . 106
Манноза . . . . . 105
Маслянистые отложения . . . . . 100
Масляные тела . . . . . 63
Материнская клетка . . . . . 258
Мацерирование . . . . . 116
Медники . . . . . 248
Межклетники . . 12*, 79*, 91*, 118*, 119*—122
Межклетное вещество . . . . . 85, 89, 116—118*
— пространство . . . . . 118
Межклетный ход . . . . . 118*, 119*, 141*
Межкожа . . . . . 232
Мезокарпий . . . . . 283
Мейозис . . . . . 41, 44
Мейотические деления (ядра) . . . . . 41
Меламирит . . . . . 106
Мелицитоза . . . . . 105
Меловые тела . . . . . 100
Меренхимные клетки (луча) . . . . . 185
Меристема . . . . . 122, 124, 226*
Местома . . . . . 156
Метаболическое движение . . . . . 26
Метадермизация . . . . . 218
Метакутизация . . . . . 211
Метафаза (ядра) . . . . . 35, 36*, 39*, 42*, 44*
Метилхлорофиллиды . . . . . 56
Метахроматин . . . . . 25
Метахроматические зерна . . . . . 32
Механика устьиц . . . . . 135, 136
Механическая система . . . . . 122, 175
— ткань . . . . . 125, 155, 175
Механические элементы . . . . . 156, 175, 176*
— — листа . . . . . 246, 247
Микоза . . . . . 105
Микоризы . . . . . 229*, 230*
Микрозомы . . . . . 22

Стр.

Микропиле . . . . . 258, 259*, 264
Микроспора . . . . . 249, 251, 275
Микроспорангий . . . . . 249
Миксамеба . . . . . 26
Миксоглюкозан . . . . . 17
Митоз (ядра) . . . . . 32, 34, 35, 38
Митохондрии . . . . . 22
Мицеллы . . . . . 65
Мицеллярные ряды . . . . . 65
Млечные сосуды . . . . . 197—199*, 200
— ходы . . . . . 197
Млечный сок . . . . . 199—201
Многозародышность . . . . . 271
Многополюсная фигура (ядра) . . . . . 37
Многоядерная клетка . . . . . 30, 31*, 114*, 269*
Модификации . . . . . 152
Мозолистое вещество . . . . . 193, 194*
Моностелия . . . . . 219
Мукоза . . . . . 127
Мякоть . . . . . 125*, 148*, 149*, 243, 246

**Н**адкожица . . . . . 127
Наклетки . . . . . 227
Накожная система . . . . . 122
Наложение (слоев) . . . . . 85
Нафтол (реакция) . . . . . 103
Неклетчатые растения . . . . . 8
Нектарии . . . . . 248
Нити (веретена) . . . . . 37, 39*
Нитчатый аппарат . . . . . 261
Носик (зооспоры) . . . . . 25, 58
Нуклеиновые кислоты . . . . . 32
Нуклеины . . . . . 32, 33, 34
Нуклеоли . . . . . 61
Нуцеллюс (семяпочки) . . . . . 257, 258

**О**бмыливание (жиров) . . . . . 100
Обновление (клетки) . . . . . 10*, 11*, 111
Образование клеток . . . . . 111
— эндосперма . . . . . 266, 267*, 268
Образовательные ткани . . . . . 122
Овогенез . . . . . 42
Одностолбный орган . . . . . 219
Околоплодник . . . . . 283
Описпальное отверстие . . . . . 134
Оплодотворение . . . . . 261, 265*, 266*
— вегетативное . . . . . 272
— голосемянных . . . . . 274—279
— двойное . . . . . 266*, 267
— ложное . . . . . 267
Опыление . . . . . 261
Органические кислоты . . . . . 109
Органы чувств . . . . . 123
Органоиды . . . . . 23
Ослизнение . . . . . 74, 126
Основная ткань . . . . . 125, 164, 201, 234*
Отверстия (оболочки) . . . . . 82*, 83

**П**алисадные клетки (луча) . . . . . 185
Пальмовый тип (пучков) . . . . . 153*
Паралинин . . . . . 33
Парафизы . . . . . 113*
Паренхима губчатая . . 90*, 118* 243*, 244, 245
— древесная . . . . . 176*, 177*, 179*
— ложная . . . . . 124*
— лубяная . . . . . 188*, 189*
— палисадная . . . . . 90*, 243*, 244*, 245*
— первичная . . . . . 124
— столбчатая . . . . . 243*, 244, 245*

Стр.

Паренхимная клетка . . . . . 15
— система . . . . . 175
Паренхимные деревья . . . . . 177
Партеногенез . . . . . 271—273
— генеративный . . . . . 272
— соматический . . . . . 272
Партенокарпия . . . . . 274
Пахинема . . . . . 44*, 45
Пектиновые вещества . . . . . 66, 67, 68, 118
Пектоза . . . . . 117
Пентозаны . . . . . 68, 70
Пентозы . . . . . 70, 104
Первенцы . . . . . 147
Первичная оболочка . . . . . 78, 84*
— образовательная ткань . . . . . 124
Первичное ядро . . . . . 259
Первичный мешочек . . . . . 21
Переваривающие клетки . . . . . 230
Перегородчатый луб . . . . . 190
Передача раздражений . . . . . 123
Периблема . . . . . 223*, 249, 270, 271*
Перидерма . . . 209*, 211, 212*, 213*, 231, 237
Перикамбий . . . . . 205*, 232, 236*
Перикарпий . . . . . 283, 284
Периклины . . . . . 224*
Периплазмодий . . . . . 251
Перисперм . . . . . 268
Перистромий . . . . . 53
Перицикл . . . . . 225*, 232, 233*—236*
Пигментный слой (кожуры) . . . . . 281*
Пигменты (пластид) . . . . . 51, 54—60
— (сока) . . . . . 108
Пиренин . . . . . 33
Пиреноиды . . . . . 54, 62*, 63
Пирокатехин (реакция) . . . . . 69
Пироксилин . . . . . 65
Плазма . . . . . 11, 16, 102*
Плазмодесмы . . . . . 83*
Плазмодий . . . . . 26*, 103*
Плазмолиз . . . . . 12*, 14*, 20*, 21
Пластиды . . . . . 23*, 48, 49*, 51*, 53*, 55*
Пластин . . . . . 17
Пленчатый слой . . . . . 21
Плерома . . . . . 223*, 225*, 270*, 271*
Пнейматоды . . . . . 214
Побочные клетки . . . . . 137, 138
Поглощающий слой (корня) . . . . . 227
Подвесок . . 269*, 270*, 271*, 275*, 277*, 279
Подкожа . . . . . 232
Подкожная сеть . . . . . 232
Поколение $x$ и $2x$ . . . . . 43
Покров корня . . . . . 230*—232
Покровы цветка . . . . . 247
— семяпочки . . . . . 257, 258, 259*, 265*
Полиплоиды . . . . . 46
Полистелия . . . . . 219, 220
Полиэмбриония . . . . . 271, 272*
Поллинарий . . . . . 255
Полосатость (оболочки) . . . . . 64, 84, 86, 87
Полуклетчатки . . . . . 68
Полярные ядра . . . . . 259, 261*, 266*, 267
Полюсы (ядра) . . . . . 35, 36
Пора . . . 78*, 79*, 80*—82*, 173*, 174*, 180*
— окаймленная . . . . . 78*, 80*, 173*, 174*
— первичная (камбия) . . . . . 165
— сквозная . . . . . 83*
— сложная . . . . . 79*
— чувствительная . . . . . 82*
Поровой канал . . . . . 79*
Порогамия . . . . . 265

Стр.

Постоянные ткани . . . . . 123
Почкование клеток . . . . . 7*, 115
Преддверие (устьица) . . . . . 133*
Предшественники . . . . . 233
Придаточные зародыши . . . . . 271, 272, 273*
Присосок . . . . . 283
Пробка 122, 125, 207, 209*, 212*, 214*, 240*
— скважистая . . . . . 215
— слизевая . . . . . 211
Пробковая ткань . . . . . 207—213
Пробковидные клетки . . . . . 211, 215
Пробковые клетки . . . . . 209*, 210*, 214, 215
Пробковый слой (корня) . . . . . 231, 240*
Пробковение (оболочки) . . . . . 73
Проводящая система . . . . . 122, 175
— ткань . . . . . 257
Проводящие элементы . . . . . 156
Проветривание коры . . . . . 215
Прозенхимная клетка . . . . . 15
Прокамбиальные кольцо . . . . . 161, 163, 164*
Прокамбий . . . . . 124, 125*, 146, 147
Пропитывающее вещество . . . . . 131
Пропускные клетки 230*, 231*, 233*, 257*, 259*, 263, 264—265*, 266*
Просинаптическая стадия (ядра) . . . . . 43
Протагон . . . . . 21
Протеиновые вещества . . . . . 16
— зерна . . . . . 60, 61, 62*
Протеозомы . . . . . 19
Протодерма . . . . . 223
Протоксилема . . . . . 147, 148
Протоплазма . . . . . 11, 14*, 16, 26*, 27*, 28*
Протопласт . . . . . 11, 16
Протостель . . . . . 219
Протофлоэма . . . . . 147
Протохлорофилл . . . . . 59
Протохлорофиллин . . . . . 59
Профазы (ядра) . . . . . 35, 36*, 41*, 42*, 44*
Прохромозомы . . . . . 41
Псевдоапогамия . . . . . 272
Псевдоинулин . . . . . 104
Псевдоподии . . . . . 26
Псевдохондриозомы . . . . . 23
Пульсирующая вакуоля . . . . . 28
Пучок биколлатеральный . . . . . 148, 149*
— бокобочный . . . . . 148, 149*
— вторичный . . . . . 154
— десмогенный . . . . . 146
— замкнутый . . . . . 147, 148*
— коллатеральный . . . . . 148, 149*
— колленхимный . . . . . 202
— концентрический . . . . . 148
— лубяной . . . . . 149*, 162*, 189*, 190, 206*
— лучистый . . . . . 233
— местомный . . . . . 156, 158
— механический . . . . . 157*, 158*, 159*, 160*
— неполный . . . . . 148
— общий . . . . . 149
— открытый . . . . . 147, 149*
— первичный . . . . . 154
— полный . . . . . 148
— проводящий . . . . . 147, 149
— сложный . . . . . 148, 219*
— сосудоволокнистый . . . . . 124, 146
— специальный . . . . . 149, 151*
Пыльца . . . . . 248, 249*—255*, 256
Пыльцевая камера . . . . . 277—279*
— трубка 253, 254, 255*, 263, 275*, 277, 278*, 279*

Стр.

Пятна Каспари . . . . . 203*, . . . . . 220, 231, 232, 234*, 235*, 236.

Равносторонний лист . . . . . 245
Разбухающий слой (кожуры) . . . . . 280, 281*
Рами . . . . . 190
Рафидины . . . . . 189
Рафиды . . . . . 97*
Раффиноза . . . . . 105
Реактив Лева и Бокорни . . . . . 18
— Миллона . . . . . 16
— Швейцера . . . . . 64
— Шульца . . . . . 69, 116, 211
Реакция биуретовая . . . . . 16
— Бускальюни . . . . . 109
— Виссслинга . . . . . 67
— Гардинера . . . . . 107
— Гертца . . . . . 109
— Крассера . . . . . 16
— ксантопротеиновая . . . . . 16
— Лафона . . . . . 107
— Прокофьева . . . . . 101
— Распайля . . . . . 16
— Рациборского . . . . . 16
— Санио . . . . . 107
— Селиванова . . . . . 106
— Шишиловича . . . . . 74
Редукционные деления (ядра) 35, 41, 42, 43*, 46
Резиногенный слой . . . . . 102
Резорцин (реакция) . . . . . 106
Ризодерма . . . . . 232
Ризоиды . . . . . 122
Родоксантин . . . . . 57
Роговой белок . . . . . 282
Розетка верхняя . . . . . 276*
— нижняя . . . . . 278
Розоловая кислота (реакция) . . . . . 67
Рыльце (ткань) . . . . . 257

Салеп . . . . . 74
Сапонины . . . . . 107
Сахар . . . . . 104
— солодовый . . . . . 105
Сахароза . . . . . 104, 105
Световая линия (кожуры) . . . . . 280
Свилеватость (древесины) . . . . . 171
Свободное образование эндосперма . . . . . 266
— — клеток . . . . . 111, 113
Связки (протопластов) . . . . . 82, 83*
Сегментная клетка . . . . . 221
Сегмент . . . . . 221*, 222*, 225*
Селитра . . . . . 110
Семяпочка 257, 258, 259*, 261, 264, 265*, 274, 275*
Сердцевина . . 162*, 169*, 201, 205*, 206*, 240*
Сердцевинная трубка . . . . . 181
Сердцевинное пятно . . . . . 186
Сердцевинный луч 168, 169*, 170*, 171, 172*—174*, 177*, 179*, 189*, 197*, 206*, 236
Сердцевинный луч вторичный . . . . . 168
— — первичный . . . . . 205*, 240*
— — узкий . . . . . 169
— — широкий . . . . . 169
Симбиоз . . . . . 49, 230
Симультанное образование пылинок . . . . . 252
Синайзезис . . . . . 43
Синантрин . . . . . 104
Синантроза . . . . . 104, 105
Синапсис . . . . . 42, 43*

Стр.

Синергиды . . . . . 259*, 260*, 261*, 266*
Синистрин . . . . . 104
Ситовидная трубка 149* 188*, 189*, 191, 192*, 194*—197*
Система защиты . . . . . 123
— проветривания . . . . . 123
Системы тканей . . . . . 122
Сифоногамные растения . . . . . 253
Сифоностель . . . . . 219
Сияние (плазмы) . . . . . 37, 39*
Скатол (реакция) . . . . . 69
Сквозное сообщение клеток . . . . . 82, 83*
Скелет (оболочки) . . . . . 75
Скелет (растений) . . . . . 156
Склереиды . . . . . 123, 156, 191, 247*
Склеренхима . . . . . 122, 123, 156
Скользящий рост (клеток) . . . . . 168
Скопляющая система . . . . . 122
— ткань . . . . . 239, 247
— трахеида . . . . . 242*
След (листовой) . . . . . 149
Следование пучков . . . . 149, 150*, 152, 153*
Слизи . . . . . 74
Слияние ядер . . . . . 47
Слоистость (древесины) . . . . . 171—175
— (крахм. зерен) . . . . . 90, 91*, 92*, 93*, 94
— (оболочки) . . . . . 64, 84*, 85*
Слой азотистый . . . . . 281*
— алейроновый . . . . . 282
— вторичный . . . . . 84
— годичный . . . . . 171, 237, 238
— двойной (древесины) . . . . . 174
— защитный . . . . . 203
— камбиальный . . . . . 166, 169
— крахмальный . . . . . 204
— ложный (древесины) . . . . . 174
— первичный . . . . . 78, 84.
— пигментный . . . . . 281*
— прироста . . . . . 174
— разбухающий . . . . . 280, 281*
— разъединения . . . . . 247
— суберинозый . . . . . 210*, 232
— третичный . . . . . 84*, 108*
— утолщения . . . . . 85
Смоляные ходы . . . . 121 *, 172 *—174*, 242*
Смолы . . . . . 101, 200
Смесь Шульца . . . . . 69, 116, 211
Снопообразный тип (пучков) . . . . . 153
Собирательная клетка . . . . . 245*
Соковместилище . . . . . 120*
Сок клеточный . . . . . 12*, 13, 102, 199
— млечный . . . . . 197—201
Соланин . . . . . 106
Сорбит . . . . . 106
Сорбоза . . . . . 106
Сосочек . . . . . 140*
— чувствительный . . . . . 144, 145*
Сосудистая система . . . . . 175
Сосудовидные клетки . . . . . 179, 183
Сосудоволокнистые пучки . . . . . 124, 146
Сосуды . . . . . 78*, 122, 164*, 165*, 179—183
— млечные . . . . . 122, 197—199*, 200, 201
Спелая древесина . . . . . 187
Сперматогенез . . . . . 42
Сперматозоиды . . . . 25, 26*, 255, 278*, 279*
Специальная производящая клетка . . . 251, 252*
Спиральные нити (хромозом) . . . . . 46*
Спиральное утолщение . . . . . 78*
Спирема (ядра) . . . . . 44
Спорогенез . . . . . 42

Стр.

Спутники . . . . . 194*, 196
Статолиты . . . . 96, 149*, 204, 205*, 226, 227
Статоцисты . . . . . 96, 226
Стахиоза . . . . . 105
Стебель астелический . . . . . 220
— бесстолбный . . . . . 220
— водный . . . . . 217
— двудольных . . . . . 161—218
— многостолбный . . . . . 219*
— моностелический . . . . . 219
— мхов . . . . . 218
— однодольных . . . . . 152—161
— одностолбный . . . . . 219
— папоротников . . . . . 218*, 219*
— плаунов . . . . . 219*
— полистелический . . . . . 219*
— споровых . . . . . 218—220
— хвощей . . . . . 220*
Стегматы . . . . . 99
Стереиды . . . . . 79*, 156, 246
Стерео-гидроиды . . . . . 184
Стереом . . . . . 159
Стеригмы . . . . . 115
Стигма . . . . . 58
Стилоиды . . . . . 97
Стимулятор . . . . . 145
Столбочек (чехлика ) . . . . . 227
Столбчатая ткань . . . . 90*, 243*, 244*, 245*
Столб . . . . . 219
Стрепсинема . . . . . 45
Струйчатое движение . . . . . 27, 28*
Суберин . . . . . 73, 210
Суберинозый слой . . . . . 210*, 232
Судан III (реакция) . . . . . 101
Сукцеданное образование пылинок . . . . . 252
Сфагнол . . . . . 218
Сферокристалл . . . . . 94, 97*, 104, 110
Схизогенные полости . . . . . 120
Сциллин . . . . . 104
Сетчатое утолщение . . . . . 78*

Табашир . . . . . 99
Таллин (реакция) . . . . . 69
Танниды . . . . . 107
Таннины . . . . . 107
Твердый слой (кожуры) . . . . . 280, 281*
Телесная клетка . . . 255, 256*, 257, 278*, 279*
Телофазы (ядра) . . . . . 35, 36*, 44*
Тельца Гофмейстера . . . . . 276
— Дюваль-Жува . . . . . 75
— Раздорского . . . . . 75
Теория внедрения . . . . . 85, 86, 93
— наложения . . . . . 85, 86
Терпены . . . . . 101
Тетрады . . . . . 45
Тетраплоидные ядра . . . . . 41
Тилиации . . . . . 108
Тиллы . . . . . 182, 183*
Тимол (реакция) . . . . . 103
Типичное деление (ядра) . . . . . 41
Тирозин . . . . . 110
Ткани . . . . . 122
Ткань первичная . . . . . 162
— вторичная . . . . . 162
Тонопласт . . . . . 102
Торус (окаймленной поры) . . . . . 80*
Точечное утолщение . . . . . 79
Точка роста корня . . . . . 225*, 226*
— — стебля . . . . . 5*, 220, 221*—224*
Трагант . . . . . 75

Стр.

Трахеи . . . . . 179
Трахеиды . . . . . 139*, 179*, 183
Трегалоза . . . . . 105
Третичный слой оболочки . . . . . 84*, 118*
Триплоидные ядра . . . . . 46
Тритицин . . . . . 104
Трихиты . . . . . 94
Трихобласты . . . . . 119, 141*
Тростниковый сахар . . . . . 105
Тургор . . . . . 14, 76
Тычинка . . . . . 248

Углеводы . . . . . 64, 103
Угольный слой . . . . . 283
Уксусномедная соль (реакция) . . . . . 101
Ультрамикроны плазмы . . . . . 20
Усвояющая система . . . . . 122
Устьице 126*, 128*, 130*, 132, 133* — 139*, 242*, 243*
— водное . . . . . 138, 139*, 140
Утолщение (оболочки) . . . . . 77
— стебля (двудольных) . . . . . 166, 167
— — (однодольных) . . . . . 153

Фариноза . . . . . 95
Фелингова жидкость . . . . . 105
Феллоген . . . . . 209*, 217
Феллоид . . . . . 211
Феллодерма . . . . . 209*, 237
Фенол (реакция) . . . . . 69
Феофитины . . . . . 55
Физиологические элементы (пучка) . . . . . 156
Фикобилины . . . . . 59
Фикохромпротеиды . . . . . 59
Фикоциан . . . . . 59
Фикоцианбилин . . . . . 59
Фикоэритрин . . . . . 59
Фикоэритринбилин . . . . . 59
Фитил-хлорофиллиды . . . . . 56
Фитол . . . . . 55
ф-клетки . . . . . 232
Флавоны . . . . . 109
Флеин . . . . . 104
Флеотерма . . . . . 203
Флобафены . . . . . 108, 210
Флороглюцин (реакция) . . . . . 69
Флоэма . . . . . 148*, 149*
— первичная . . . . . 164
Флоресценция . . . . . 55, 58
Фосфатиды . . . . . 16
Фосфаты . . . . . 110
Фрагмопласт . . . . . 37, 114
Фруктоза . . . . . 104, 105
Фукоксантин . . . . . 57
Фурфурол . . . . . 103
ф-чехлы . . . . . 232

Халаза . . . . . 258, 259*, 264, 265*
Халазогамия . . . . . 264, 265*
Хиазмы . . . . . 45
Хиазмотипия . . . . . 45
Хитин . . . . . 67
Хитозан . . . . . 67
Хлориды . . . . . 110
Хлорозис . . . . . 60
Хлоролейцит . . . . . 48
Хлоропласты . 24*, 49* — 51* — 53*, 54, 244
Хлоропластин . . . . . 58
Хлорофилл . . . . . 51, 55, 56, 58, 59, 244

Стр.

Хлорофиллаза . . . . . 56
Хлорофиллан . . . . . 55
Хлорофиллины . . . . . 55
Хлорофиллоген . . . . . 59
Хлорофильное зерно . . . . . 51*—53*, 54
Холестерин . . . . . 21
Хондриозомы . . . . 16, 23*, 24*, 49, 50, 269*
Хондриокопты . . . . . 22, 49
Хранилища выделений . . . . . 123
Хроматиды . . . . . 36, 37
Хроматин . . . . . 33, 34, 248
Хроматофоры . . . . . 48
Хромовая кислота (реакция) . . . . . 116
Хромоген . . . . . 59
Хромозомы 36* — 39*, 40*, 41*, 42*, 45*, 46*, 251, 263
Хромонемы . . . . . 46*
Хромоцентры . . . . . 34
Хромолейцит . . . . . 48
Хромопласты . . . . . 49, 54, 55*, 57, 248

Цветень . . . . . 249
Целлюлеза . . . . . 11, 64
Центральное тело (фикохромовых) . . . . . 31
— тельце . . . . . 37
Центральный цилиндр . . . . . 204
Центриоля . . . . . 37, 39*
Центросома . . . . . 37, 38
Церебрин . . . . . 21
Цианофильные части . . . . . 33
Цистолит . . . . . 89*, 90*
Цитозомы Данжара . . . . . 23
Цитоплазма . . . . . 16

Чехлик корня . . . . . 225*, 226*, 235
Чечевички . . . . . 213, 214*
Чешуйка . . . . . 143*
Чешуйчатая корка . . . . . 213
Чешуя (корки) . . . . . 213

Шип . . . . . 142*

Щетинки . . . . . 143*

Стр.

Эвхромоцентры . . . . . 41*
Эйсодиальное отверстие . . . . . 134
Эквационное деление (ядра) . . . . . 36*, 46
Экзина . . . . . 253, 254*—256*
Экзодерма . . . . . 230*, 231*
Элайопласты . . . . . 63
Элементы древесины . 175, 176*, 177*, 178, 179*
— ксилемы . . . . . 175, 176*, 177*, 178, 179*
— луба . . . . 188*, 189*, 190, 191, 192*—197*
— флоэма . . . 188*, 189*, 190, 191, 192*—197*
Эндодерма 227*, 230*, 231, 232, 233*, 234*, 235*, 236*
Эндокарпий . . . . . 283
Эндосперм . . . . . 266, 268*, 275*, 279, 282
Энергида (Сакса) . . . . . 30
Эпиблема . . . . . 227, 232
Эпидермины . . . . . 108, 127
Эпикарпий . . . . . 283, 284
Эпинастия . . . . . 175
Эпиплазма . . . . . 106
Эпистрофа . . . . . 53*
Эпикутикула . . . . . 127
Эпителий . . . . . 120
Эпитема . . . . . 139*
Эритроамилоза . . . . . 95, 106
Эритродекстрин . . . . . 96
Эритрофильные части . . . . . 33
Этил-хлорофиллиды . . . . . 56
Этиопорфирин . . . . . 56
Этиофиллин . . . . . 56
Эфирные масла . . . . . 190, 191, 192

Ядерная пластинка . . . . . 36, 39*, 40*, 42*, 263
Ядерное вещество . . . . . 31, 32
Ядерный сок . . . . . 34
Ядро (древесины) . . . . . 187, 188
— (клеточное) 12*, 13, 27*, 28*, 30, 32, 34—36*, 39*, 42*, 43—48
Ядрышки . . . . . 23*, 34, 36, 39*
Яйцеклетка (см. яйцо) . . . 261*, 264, 265, 266*
Яйцо . . . . . 259*, 260*, 261, 265

## ОГЛАВЛЕНИЕ


Стр.

*Предисловие* . . . . . 3

**Клетка**

Общее понятие о клетке . . . . . 5
Протоплазма . . . . . 16
Клеточное ядро . . . . . 30
Пластиды . . . . . 48
Белковые кристаллы . . . . . 60
Протеиновые зерна . . . . . 61
Клеточная оболочка . . . . . 64
Цистолиты . . . . . 89
Крахмальные зерна . . . . . 90
Кристаллы . . . . . 97
Маслянистые отложения . . . . . 100
Клеточный сок . . . . . 102
Образование клеток . . . . . 111
Межклетное вещество . . . . . 116
Межклетники и вместилища выделений . . . 118
Продукты слияния клеток . . . . . 122

**Ткани**

Общее понятие о тканях . . . . . 122
Кожица . . . . . 125
Устьица . . . . . 132
Волоски . . . . . 140
Сосудоволокнистые пучки . . . . . 146

**Анатомия стебля**

Стебель однодольных . . . . . 152
Следование пучков . . . . . —
Утолщение стебля . . . . . 153
Строение пучка . . . . . 155
Механическая ткань . . . . . —
Стебель двудольных и голосемянных . . . . . 161
Развитие стебля . . . . . —
Камбий . . . . . 164
Сердцевинные лучи . . . . . 168

Стр.

Годичные слои . . . . . 171
Элементы ксилемы . . . . . 175
Элементы флоэмы . . . . . 188
Млечные сосуды . . . . . 197
Основная ткань . . . . . 201
Пробковая ткань . . . . . 207
Чечевички . . . . . 213
Аэренхима . . . . . 215
Уклоняющиеся от нормы стебли двудольных —
Строение стебля споровых растений . . . . . 218
Строение точки роста стебля 220

**Анатомия корня**

Точка роста . . . . . 225
Первичное строение . . . . . 227
Корневые волоски . . . . . —
Микоризы . . . . . 229
Кора корня . . . . . 231
Центральная часть корня . . . . . 232
Заложение боковых корней . . . . . 234
Вторичные изменения . . . . . 236

**Анатомия листа**

Кожица . . . . . 240
Сосудоволокнистые пучки . . . . . —
Мякоть . . . . . 243
Механические элементы . . . . . 246

**Анатомия цветка**

Строение цветочных покровов . . . . . 247
Нектарии . . . . . 248
Строение и развитие тычинки и пыльцы . . . —
Строение пестика . . . . . 256
Развитие семяпочки и оплодотворение . . . . 257
Строение семени . . . . . 279
Строение перикарпия . . . . . 283
Библиография . . . . . 285
Указатель терминов . . . . . 304



Отв. редактор *Л. Д. Максимов.* Техн. редактор *А. В. Андерсон.* Корректор *В. Н. Вишнякова.* Сдано в набор 5 августа 1937 г. Подписано к печати 13 декабря 1937 г. 34,6 уч.-авт. лист. $9^{3}/_{4}$ бум. лист. $19^{1}/_{2}$ печ. лист. Ст. формат бум. 72×110 ($^{1}/_{16}$). Тип. знаков на 1 бум. листе 132160. Тираж 1500. Леноблгорлит № 6047. Индекс 52-Г. СХГИЗ № 5659. Заказ № 1706. Цена 6 руб. 25 коп. Переплет 1 руб. 50 коп. Бумага Камского бумкомбината.

2-я типография ОГИЗа РСФСР треста «Полиграфкнига» «Печатный Двор» им. А. М. Горького. Ленинград, Гатчинская, 26.

Цена 7 р. 75 к.