

М.В. КУЛЬТИАСОВ

БОТАНИКА



СОВЕТСКАЯ НАУКА

1953

М. В. КУЛЬТИАСОВ

БОТАНИКА

Часть I

АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

*Допущено
Главным управлением высшего образования
Министерства культуры СССР
в качестве учебника для педагогических
институтов*

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
«СОВЕТСКАЯ НАУКА»
Москва — 1953

ПРЕДИСЛОВИЕ

Решения XIX съезда Коммунистической партии по пятому пятилетнему плану открывают широкие перспективы дальнейшего развития науки, культуры и техники в СССР, ставят новые задачи перед общеобразовательной школой в связи с переходом ко всеобщему среднему политехническому обучению.

Этим задачам должна соответствовать подготовка в педагогических институтах учителей-биологов для средней школы.

Ботаника как наука о закономерности жизни и развитии растений, с целью направленного их преобразования на основах мичуринского учения в биологии, занимает важное место в этой подготовке.

Этим руководствовался автор при составлении учебника ботаники для первого курса педагогических институтов.

Учебник содержит три части:

1) основные особенности строения и функции растительного организма; 2) важнейшие типы приспособительных структур растений (в их историческом развитии); 3) общие закономерности направленного изменения растений и преобразование природы. Имея в виду, что знание способов размножения растений особо важно для правильного понимания исторического развития растительного мира и закономерностей преобразования растений, в учебнике подробно освещены процессы полового и вегетативного размножения растений.

Значительную часть учебного материала составляет характеристика биоморфологических структур растений, как ступеней в процессе исторического развития растительного мира от низших растений до покрытосеменных, в связи с изменяющимися условиями существования.

Наибольшее место в этом разделе учебника уделено характеристике структуры цветкового растения, где дается представление о его приспособительных особенностях, как наиболее высоко развитого типа растений.

Приспособительное значение морфологической структуры (в ее динамике) рассматривается преимущественно на примерах природной флоры. В связи с этим дается понятие о жизненных формах и их классификации. Эти знания необходимы будущему учителю: они помогут проведению экскурсий с учащимися в природу.

При описании типов приспособительных структур в качестве объектов взяты растения, важные для понимания исторического развития растительного мира или имеющие практическое значение. Было учтено также и то, что некоторые из этих растений будут изучаться в курсах физиологии растений и основ сельского хозяйства, как то: подсолнечник, свёкла, картофель, лук репчатый, кукуруза, пшеница.

В особой главе в сжатой форме освещаются вопросы наследственности и ее изменчивости в связи с задачами направленного изменения растений.

Составление учебника ботаники для педагогических институтов, отвечающего требованиям мичуринской биологии — задача ответственная. Выполнение ее обязывает пересмотреть обычные и часто привычные представления о закономерностях жизни, структуры растений, их развития с точки зрения крупнейших достижений и открытий советской науки, что автор и попытался сделать в этой книге.

Товарищеская критика поможет выявить недостатки учебника, что в сильной мере будет способствовать его улучшению в последующем издании, если в этом возникнет необходимость.

В работе над учебником мне оказали помощь ценными предложениями коллектив кафедры ботаники и дарвинизма Московского областного педагогического института, коллектив кафедры ботаники Московского городского педагогического института имени В. П. Потёмкина, коллектив кафедры ботаники Ленинградского государственного педагогического института имени А. И. Герцена, особенно в лице заведующего кафедрой ботаники действительного члена Академии педагогических наук проф. Ф. Д. Сказкина, и коллектив кафедры систематики и морфологии растений Ленинградского государственного ордена Ленина университета имени А. А. Жданова, — за что я выражаю им искреннюю благодарность.

Автор

ВВЕДЕНИЕ

Значение растений в жизни человека и их космическая роль. В процессе сложного исторического развития, путем постоянного приспособления к окружающей среде и постоянного взаимодействия с ней выработались разнообразные по своему строению и функциям растительные организмы, которым принадлежит большая роль в круговороте веществ в природе и в их преобразованиях. Особенно велика в этом отношении роль зеленых растений, в процессе жизнедеятельности которых происходит непрерывное образование и накопление органического и в том числе живого вещества.

Одни из органических соединений, образуемых растением, состоят из углерода, водорода и кислорода. Они не содержат азота, а потому называются безазотистыми. Сюда относятся углеводы (сахар, крахмал, клетчатка, или целлюлоза, и др.) и жиры.

В состав других органических соединений, образуемых растением, входят не только углерод, кислород и водород, но еще и азот. Это азотистые органические вещества. Из азотистых соединений для организма характерны белки. Белковые соединения составляют основу живого вещества.

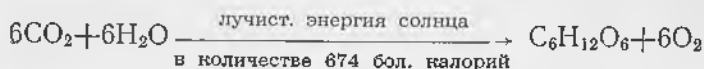
Эти сложные органические соединения создаются растением из простых неорганических веществ. Необходимые для созидательных процессов неорганические соединения растение воспринимает из окружающей среды: углерод из углекислоты воздуха, воду, а также необходимые неорганические соединения азота, в виде азотнокислых и аммонийных солей, из почвы.

Энергетическим источником для созидания органических веществ растению служит лучистая энергия солнца.

Высокая синтезирующая способность растения обуславливается наличием в его теле зеленого красящего органического вещества, получившего название хлорофилла. Хлорофилл способен поглощать лучистую (световую) энергию солнца и направлять ее в растении на образование органических веществ.

Хлорофилл при этом вступает в непрочное химическое соединение с водой и углекислым газом, находящимся в воздухе в количестве 0,03% (по объему, или около 0,5 мг на литр). В этом процессе, который носит название фотосинтеза, или ассимиляции, лучистая энергия солнца переводится в химическую.

Схематически реакцию фотосинтеза можно представить в следующем виде:



В результате процесса фотосинтеза образуется сахар ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) и выделяется свободный кислород. Образующийся сахар переходит затем, благодаря уплотнению частиц и отнятию одной частицы воды (H_2O), в крахмал ($\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5$)_n.

Белки синтезируются растением путем сложных превращений поступающих из почвы азотнокислых и аммонийных солей и образующихся в процессе фотосинтеза углеводов соединений. Кроме азота растение получает из почвы и другие элементы, необходимые для его жизнедеятельности.

Какие же вещества нужны растению для поддержания его жизни, для построения его тела? Это можно узнать путем химического анализа растения. Выяснено, что в сухом веществе растения содержатся пять главнейших элементов: углерод (С), кислород (О), водород (Н), азот (N) и сера (S). Большая часть из них приходится на долю первых двух элементов (до 45%). На долю азота приходится всего лишь 1,5%. Кроме этих элементов, в теле растения обнаруживаются в малых количествах: фосфор, калий, железо, магний, кальций, кремнезем, бор, хлор, алюминий, марганец, цинк, медь и некоторые другие. Но эти вещества, хотя и в малых количествах, необходимы для жизни растения.

Живое вещество, образованное и переработанное зеленым растением, накапливается и откладывается им в форме запасов, готовых при соответствующих условиях проявить свою скрытую энергию, необходимую для жизнедеятельности растения. Запасные вещества, в которых связана растением лучистая энергия солнца и переведена в химическую, служат поэтому пищей человеку и животным, являясь источником энергии для процессов, совершающихся в животном организме.

«Пища, — говорит К. А. Тимирязев, — служит источником силы в нашем организме потому только, что она — не что иное, как консерв солнечных лучей»¹.

Животная пища, потребляемая человеком, представляет собой лишь в более концентрированном виде ту же лучистую энергию солнца, связанную растением и переработанную животным в новый вид органического вещества.

Человек, таким образом, является потребителем лучистой энер-

¹ К. А. Тимирязев, Соч., т. I, 1937, стр. 293.

гии солнца, которая была бы недоступна ему, если бы растение не улавливало, не связывало и не накапливало ее в виде органического вещества.

Об этом образно сказал К. А. Тимирязев:

«Когда-то, где-то на землю упал луч солнца, но он упал не на бесплодную почву, он упал на зеленую былинку пшеничного ростка, или, лучше сказать, на хлорофилловое зерно. Ударяясь о него, он потух, перестал быть светом, но не исчез. Он только затратился на внутреннюю работу...»; благодаря этому образовался крахмал. Этот крахмал в той или другой форме «вошел в состав хлеба, который послужил нам пищей. Он преобразился в наши мускулы, в наши нервы. И вот теперь атомы углерода стремятся в наших организмах вновь соединиться с кислородом, который кровь разносит во все концы нашего тела. При этом луч солнца, таившийся в них в виде химического напряжения, вновь принимает форму явной силы. Этот луч солнца согревает нас. Он приводит нас в движение. Быть может, в эту минуту он играет в нашем мозгу»¹.

Главнейшее пищевое значение для человека имеют хлебные злаки (пшеница, рожь, кукуруза, рис), бобовые растения, масличные, корнеплоды и клубнеплоды.

Потенциальная, т. е. скрытая, энергия пищевых продуктов в организме человека путем окисления при дыхании переводится в кинетическую, т. е. двигательную, энергию движения.

Результатом этой переработки является не только энергия, получаемая и используемая человеком для его жизненных процессов, но и остатки переработанных веществ. В числе переработанных веществ человек выделяет при дыхании углекислоту, так как в результате процесса дыхания углерод, находящийся в пище, окисляется и переводится в углекислоту. Тот же процесс происходит и у животных. Углекислота поступает в воздух, где вновь служит источником питания растений. В процессе дыхания люди ежегодно выделяют около 200 миллионов тонн углерода. Если принять во внимание, что в растительных продуктах по весу на углерод приходится всего только 10%, то ежегодная потребность человечества в пищевых веществах, необходимых прямо или косвенно (при потреблении в пищу мяса животных) составит 2000 миллионов тонн.

Таким образом человек и животные, потребляя растительные продукты и выделяя углекислоту при дыхании, все время пополняют в воздухе запасы углекислоты, необходимой для питания растений.

Растение же, потребляя в своих жизненных процессах углерод воздуха, освобождает кислород, необходимый человеку и животным для процессов дыхания. Растение, таким образом, «исправляет» воздух, поддерживая в нем содержание кислорода в 20,7%.

Чтобы представить себе работу растения для образования потребного для человека количества пищи, следует иметь в виду, что

¹ К. А. Тимирязев, Соч., т. I, 1937, стр. 293.

растение для выработки одной тонны углерода должно освободить от углекислоты около 5 млн. кубических метров воздуха.

Такова тесная связь между растением, человеком и животным в их жизненных процессах. Человек и животные не могут жить без растения. Оно является для них источником энергии, как посредник между ними и солнцем, посылающим на землю лучистую энергию.

Эту связь можно рассматривать как особый «круговорот» веществ, осуществляемый зелеными растительными организмами и животными при посредстве лучистой энергии солнца. Но этот круговорот нельзя рассматривать как идущий по кругу. Лучистая энергия солнца, связываемая и накапливаемая растениями, все в большей и большей степени вливается в процесс возрастающего созидания органического вещества. Таким образом этот процесс идет не по кругу, а по спирали, все с большими и большими количественными и иными, более высокими, качественными показателями.

Живое вещество и прежде всего зеленое растение, является трансформатором (передатчиком) энергии, переводящим энергию космических излучений в действительную земную энергию — химическую, механическую, тепловую, электрическую и т. д.

Таково значение зеленых растений и такова их роль на земле, которую К. А. Тимирязев определил как «космическую роль растений на земле».

Другие, незеленые, растения, к которым относятся, главным образом, бактерии и грибы, питаются за счет готового органического вещества. Одни из них относятся к с а п р о ф и т а м. Они питаются растительными и животными остатками отмерших организмов или их пищу составляют продукты растительного и животного происхождения. Но некоторые бактерии и грибы питаются живым органическим веществом. Это — паразиты животных и автотрофных (зеленых) растений. Сапрофитический и паразитический способы питания носят название г е т е р о т р о ф н о г о питания.

Все, что говорилось до сих пор, относится к зеленым растениям, которые строят свое тело, свой организм, из неорганического вещества. Они относятся к а в т о т р о ф н ы м («аутос» — сам + «трофе» — пища) организмам.

Источником энергии для прохождения процесса ассимиляции служит им солнечный свет, поэтому их называют ф о т о т р о ф н ы м и, т. е. питающимися за счет солнечной лучистой (световой) энергии.

Среди зеленых растений наиболее широко распространенную и разнообразную группу фототрофных растений составляют цветковые. Сюда относятся ценнейшие культурные и дикie пищевые, технические, лекарственные растения.

Другие зеленые растения, например, хвойные, папоротники, мхи, хотя и ценны, как технические или лекарственные растения (из хвойных, например, сосна, ель, лиственница, можжевельник, кедр), но все же не имеют такого важного значения в нашей жизни, как цветковые растения.

Фототрофные растения широко распространены также в пресноводных и особенно в морских бассейнах. Они сильно отличаются от наземных растений по своей форме, структуре и биологии и составляют особую группу растений — водорослей. Значение водорослей особенно существенно в жизни водных бассейнов тем, что они служат пищей водной фауне.

Однако среди автотрофных растений известны и бесхлорофильные, т. е. незеленые, как некоторые из бактерий, способные самостоятельно созидать органическое вещество, используя углерод углекислоты воздуха.

Источником энергии для этой работы служат окислительные реакции, при которых выделяется химическая энергия. Для окислительной реакции этим бактериям служат простые неорганические соединения: закись железа, сероводород, аммиак и др. Процесс образования органического вещества с помощью химической энергии носит название хемосинтеза, а организмы, образующие органическое вещество этим способом, называются хемотрофными.

Некоторые цветковые растения изменяются путем регресса, и среди них также известны сапрофитические и паразитические растения, вполне или частично потерявшие способность к автотрофному питанию, как, например, повилка, заразиха, петров крест, поддельник.

Сапрофитные гетеротрофные организмы — бактерии и грибы — играют большую роль в жизни человека и вообще в жизни на земле. Одни бактерии производят распад органических веществ через молочнокислое брожение (на этом основано производство простокваши, сыра, масла, квашение растительных продуктов, дубление кож, вымочка льна и конопли и др.) или окисление этилового спирта при уксуснокислом брожении либо при гниении, т. е. разложении и минерализации белковых веществ трупов растений и животных. Наконец, паразитические бактерии являются причиной болезни человека, животных и растений, живым веществом тела которых они питаются.

Среди гетеротрофных организмов своими особенностями выделяются грибы. Широко известны съедобные грибы. Но значение грибов этим не ограничивается. Так, бродильные грибы — дрожжи производят спиртовое брожение, превращая сахар в спирт и углекислоту. Дрожжи применяются при производстве вина, пива¹, спирта, при выпечке хлеба.

Другие грибы производят разложение органических веществ, главным образом древесины. Наконец, многие грибы известны как паразиты и являются причиной заболеваний растений (например, ржавчина, парша), животных и человека.

Некоторые бактерии и грибы обладают сложным обменом веществ и в своей жизнедеятельности непосредственно связаны с зелеными (фототрофными) растениями. Эта взаимосвязь обеспечивает

¹ Пивные дрожжи, употребляемые для сбраживания ячменя, известны только в культуре.

процессы жизнедеятельности обоих организмов и относится к той или иной форме симбиотических отношений.

Примером этого могут служить лишайники (симбиоз гриба и водоросли), клубеньковые бактерии, поселяющиеся в корневых окончаниях бобовых растений, где в местах их скопления образуются на корне желваки в виде клубеньков. Бактерии, питаясь углеводами бобового растения, создают избыток азотистых веществ, который используется бобовым растением для образования белковых соединений.

Многие фототрофные древесные и травянистые растения сожигаются с грибами. Гриб опутывает своими нитями корневые окончания наподобие войлока или его нити проникают внутрь клеток корня. Гриб питается углеводами зеленого растения и через всасывание доставляет растению воду и растворы минеральных солей из почвы. Корневые волоски у таких растений не развиваются. Образования, возникающие на корне растения в результате поселения гриба, называются микоризой (грибокорень).

Такое питание на основе симбиотических отношений зеленого растения и бактерий или грибов носит название симбиотического питания.

Растения в той или иной форме участвуют, благодаря различным способам питания, в круговороте веществ в природе, что составляет одно из звеньев исторического развития живых существ на земле.

Задачи ботаники. Еще человек Древнего каменного века (палеолита) начал использовать растения, употребляя в пищу семена, плоды, клубни диких растений.

Палеолит относится, как известно, к четвертичному периоду и охватывает время от потепления перед последним оледенением и до окончания этого оледенения. Начало палеолита относится, примерно, ко времени до 500 тысяч лет тому назад.

В Новый каменный век, или неолит, начало которого в Европе относится к восьмому и шестому тысячелетию до н. эры, человек не только использует дикие растения, но и начинает их культивировать, сначала с применением мотыги (мотыжное земледелие), а позднее, при развитии скотоводства, с использованием примитивных тягловых орудий (плужное земледелие).

Возможно, что зачатки земледелия относятся еще к палеолиту, так как в отложениях неолита найдены признаки относительно высокой степени земледельческой культуры: ручные мельницы, орудия прядильного и ткацкого искусства.

В свайных постройках неолита встречаются ткани из волокон льна, плоды орехов, каштана, семена яблони, груши и даже винограда.

За 3—3,3 тысячи лет до н. эры в Египте развивалась культура винограда (с приготовлением вина), применялись приемы черенкования, прививок и подрезки. В Китае за 2 тысячи лет до н. эры (по сочинению Шу-Кинга) разводили такие культурные растения, как хлопчатник, злаки и бобовые.

В Древней Греции и Риме земледельческие культуры получили затем еще большее развитие. Человек в продолжение тысячелетий, выбирая и отбирая из диких растений все лучшее для себя, создал культурные растения для удовлетворения своих потребностей.

Отмечая эту творческую роль человека по созданию культурных растений, Дарвин в «Происхождении видов» пишет:

«...человек может отбирать и действительно отбирает изменения, доставляемые ему природой, и таким образом накапливает их в любом желательном направлении. Он таким образом приспособляет животных и растения к своим потребностям или прихотям»¹.

Человек создал несколько десятков тысяч разновидностей и сортов культурных растений. Сюда относятся, прежде всего, пищевые растения — злаки (пшеница и рис в Европе, Азии, кукуруза в Америке), клубнеплоды (картофель), корнеплоды (свёкла, морковь, репа, редька, редиска и др.), целый ряд бахчевых и огородных растений, многочисленные и разнообразные плодово-ягодные растения, масличные. Не менее разнообразен ассортимент технических растений (каучуконосы — кок-сагыз, гвайюла; волокнистые — хлопчатник, конопля, лен; эфирно-масличные — герань, лаванда, шалфей; жиромасличные — клещевина, подсолнечник, тунг и др.), лекарственных и кормовых.

Целый ряд растений известен вообще только в культуре: пшеница, ячмень, кукуруза, рис, соя, лен, хлопчатник, сахарный тростник. Это основные древние, первичные культуры.

Природная флора является источником для выведения культурных растений.

Мировое разнообразие природной флоры достигает цифры 350 000 видов, из которых на долю цветковых, или покрытосеменных, приходится около 200 000 видов:

водорослей	40.000	видов
грибов, миксомицетов, бактерий	70.000	»
лишайников	15.000	»
мхов	18.000	»
папоротников	6.000	»
голосеменных	500	»
цветковых, или покрытосеменных	200.000	»

Все это разнообразие сложилось в длительном процессе изменения среды, условий существования и в связи с этим исторического развития самих растительных организмов.

Природную флору СССР составляют около 18 000 видов цветковых, или покрытосеменных, растений, среди которых известны замечательные по своим свойствам многочисленные дубильные, красильные, лекарственные, эфирно-масличные, плодово-ягодные, витаминные, декоративные и т. п. растения.

Наиболее богаты флористически Средняя Азия — около 7000 видов — и Кавказ — около 7000 видов.

Знание растительного организма необходимо для того, чтобы

¹ Ч. Дарвин, Происхождение видов, ОГИЗ, 1935, стр. 572.

научиться сознательно и рационально использовать богатство природной флоры, управлять развитием растительных организмов и изменять их природу, чтобы получать новые, нужные человеку формы растения, преобразовывать растительный мир.

Великий преобразователь природы растений И. В. Мичурин своими замечательными работами доказал и показал на опыте получения новых сортов плодово-ягодных растений, что «...при вмешательстве человека является возможным *вынудить* каждую форму животного или растения *более быстро изменяться* и при том в *сторону, желательную человеку*»¹.

Путем подбора определенных условий для роста и развития растений, путем питания можно сознательно, направленно изменять растительный организм в соответствии с нашими требованиями и получать новые формы растений.

Из этого основного положения мичуринской биологии следует, что на основе знания организма и необходимых для его жизни условий человек приобретает возможность управлять жизнью, развитием этого организма и изменять его природную основу в нужную для себя сторону.

Задача ботаники состоит в том, чтобы вооружить человека знаниями о составе растительного мира, о разнообразии и свойствах растительного организма, о его жизни и строении с целью наиболее полного использования и преобразования растительного мира в интересах человека.

Основные разделы ботаники как науки. Растения изучаются с различных сторон. Поэтому в ботанике, в процессе ее развития как науки, в соответствии с потребностями практики определялись различные направления, которые сложились в отдельные ботанические дисциплины. Эти дисциплины отличаются друг от друга содержанием задач и методами. Так выделились такие основные дисциплины в ботанике, как морфология растений, систематика растений, анатомия растений, физиология растений, ботаническая география, палеоботаника, микробиология, микология и др.

Морфология растений изучает форму внешнего строения растений, их органов в связи с условиями существования, закономерности их образования и видоизменения в процессе индивидуального и исторического развития.

Систематика растений устанавливает группы растений на основании главным образом сравнительно-морфологического их изучения, выявляет их родство и происхождение и строит на этой основе систему растений. Система растений облегчает познание разнообразия растительного мира с целью использования растительного богатства для нужд человека, а также позволяет составить представление о путях развития мира растений и закономерностях формообразования у растений.

¹ И. В. Мичурин, Соч., т. IV, 1941, стр. 72.

Анатомия растений изучает внутреннюю структуру и строение тела растений как клеточного организма, выявляет закономерности формирования и происхождения внутренних структур растения.

Физиология и биохимия растений изучают процессы жизнедеятельности растений и их органов (питание, рост и развитие, обмен веществ, энергетика растительного организма и т.д.) в связи с условиями существования.

Ботаническая география изучает закономерности распространения и расселения отдельных видов растений, а также закономерности сложения, распределения и формирования растительного покрова в связи с условиями существования как в настоящее время, так и в разрезе исторического прошлого.

Экология растений изучает растения в их взаимосвязи с условиями существования, взаимовлияния и взаимозависимости в растительных сообществах, вследствие чего в экологии особенно важное значение имеет учение о типах приспособительных структур растений и закономерностях их возникновения.

Палеоботаника изучает ископаемые растения, т. е. растения минувших геологических периодов, их систематику, распространение во времени и пространстве, что имеет большое практическое и теоретическое значение.

Микробиология изучает морфологию, систематику и жизнедеятельность растительных органов, ничтожных по своей величине (микроорганизмов), которые получили название микробов, откуда и происходит название дисциплины. Микробиология занимается изучением главным образом бактерий, а также некоторых грибов, как, например, дрожжи.

Микология изучает морфологию, систематику, условия существования, жизнедеятельность грибов и их значение в природе и хозяйстве человека.

Альгология ставит перед собой те же задачи в отношении водорослей, как микология в отношении грибов, *лихенология* — в отношении лишайников, *бриология* — в отношении мхов, *дендрология* — в отношении древесных и кустарниковых растений.

Фитопатология — изучает болезни растений, вызываемые преимущественно бактериями и грибами.

Развитие ботанической науки. Начатки ботаники как науки относятся к древним векам. Философами-естествоиспытателями Древней Греции и Рима был написан ряд естественноисторических сочинений (Аристотель, Теофраст, Диоскорид, Плиний Старший и др.). В этих сочинениях, в связи с запросами сельского хозяйства и медицины, даются сведения о способах культуры растений и их строении. Растения в них впервые назывались мифологическими именами, именами героев или знатных лиц. Многие из этих названий сохранились до нашего времени (нарцисс, адонис, ахиллеа, нимфея и др.).

Таким образом еще в древние века было положено начало систематике растений. Делались также попытки объяснения происхожде-

ния живых существ с позиций наивного стихийного материализма, с элементами стихийной диалектики.

Сильный перелом в развитии ботаники произошел во второй половине XV века. Растущее производство требовало конкретных знаний, в связи с чем ботаника начала дифференцироваться на ряд дисциплин. Центрами развития ботанических наук в то время были ботанические сады, в которых выращивались, главным образом, лекарственные растения.

В России еще в начале XVII века для культур медицинских растений организовывались «аптекарские сады» или «огороды». В Измайлове под Москвой выращивались многие огородные, бахчевые растения и впервые возникли культуры закрытого грунта, для чего были устроены «творила», в которых выращивался виноград и другие теплолюбивые растения.

В начале XVIII века в России были учреждены два ботанических сада, возникшие сначала как «аптекарские огороды», один в Москве в 1706 году и другой в Петербурге в 1713 году. Они становятся центрами ботанических знаний в России.

В 1725 г. в России была основана Петром I Российская академия наук в Петербурге, ставшая русским научным центром и сосредоточием исследовательских работ по изучению природных, в том числе и растительных богатств русского государства.

В то время в России изучением флоры, в частности систематикой растений, занимался целый ряд замечательных русских ботаников: Гмелин, Крашенинников, Паллас и другие, отправлявшиеся с этой целью в многолетние путешествия в самые отдаленные районы России.

В результате этих исследований Крашенинниковым издан двухтомный труд «Описание земли Камчатки» (1755), Гмелиным четырехтомная «Флора Сибири» (1747). Паллас сделал первую попытку написать «Флору России» (*Flora Rossica*). В вышедших двух выпусках он описывает и изображает 281 вид растений, имеющих хозяйственное значение. Паллас описал множество новых растений и составил две монографии (по астрагаловым и солянкам).

В XVIII веке благодаря опытам, поставленным адъюнктом Российской академии наук Кельрейтером (1753—1806), работавшим в Петербурге в Ботаническом саду с межвидовыми гибридами табака, гвоздики и других растений, получены правильные представления о способах опыления и роли насекомых в нем.

В XVI—XVIII веке особенно сильное развитие получила систематика растений. В XVI веке появились так называемые «травники» в виде многотомных изданий, в которых содержалось описание растений, сопровождаемое рисунками, делалась попытка классификации растений. Из такого рода сочинений ценность представляли сводки, составленные О. Брунфельсом, Г. Боком, К. Геснером, Л. Фуком, К. Баугином и особенно Цезальпини, который наиболее четко сформировал принципы классификации растений и установил на основе морфологического сходства пятнадцать классов растений.

К тому же времени относится открытие способа сбора коллекций растений путем засушивания, т. е. гербаризации, что расширяло возможности изучения растений.

Развитие торговли, путешествия и мореплавания в период великих географических открытий силою фактов убедили в исключительном разнообразии растительного мира. Понадобилось приведение этого разнообразия в удобную классификацию и систему. Этого требовала практика жизни: медицина, сельское хозяйство, садоводство, огородничество и т. д.

Чтобы разобраться в гряде материалов, наблюдений, которые накопились в течение веков, требовалась энергичная работа по систематизации.

В систематике господствовала теория о неизменности растений, что соответствовало мировоззрению того времени не только в ботанике, но и в естествознании вообще.

Огромную работу по приведению в систему известных тогда растений успешно выполнил Линней (1707—1779) в ботаническом саду в Упсале. Заслуги Линнея как ботаника заключаются в том, что он дал ясную и несложную основу систематики растений и, пользуясь ею, свел множество растений, известных в то время, в простую изящную систему. Пользование ею для распознавания растений не представляло затруднений. Поэтому система Линнея быстро завоевала всеобщее признание. Параллельно с этим Линней ввел бинарную номенклатуру (двойное название) для растений, в которой первым словом — именем существительным — обозначался род (genus) растения, а вторым словом — именем прилагательным — обозначался вид (species) растения, например: лютик полевой, лютик едкий, сосна обыкновенная, одуванчик лекарственный. В этих названиях существительные — лютик, сосна, одуванчик — означают род, а прилагательные — полевой, едкий, обыкновенная, лекарственный — вид растений.

Двойные названия растений употребляются в систематике и по настоящее время. Своими работами Линней сильно способствовал развитию систематики растений.

В XVIII веке, а особенно в XIX теория неизменяемости подверглась ожесточенной критике и должна была уступить место идее эволюционного (исторического) развития органического мира.

Против мнений о неизменяемости природы решительно выступил М. В. Ломоносов, когда еще в 1742 году он писал: «твердо помнить должно, что видимые телесные на земли вещи и весь мир не в таком состоянии были с начала от создания, как ныне находим, но великие происходили в нем перемены»¹. В пользу изменемости видов высказывался член Петербургской академии наук П. С. Паллас (1741—1811), Афанасий Каверзнев в работе «Философские рассуждения о перерождении животных» (1775) и многие другие.

¹ М. В. Ломоносов, Избр. философские сочинения, 1940, стр. 214.

Русский ученый Болотов А. Т. (1738—1833) уже в то время указал на важную роль гибридизации для получения новых форм растений.

Удар теории неизменности видов был нанесен Ж. Ламарком (1744—1829) выходом в свет его книги «Философия зоологии» (1809), в которой впервые систематически и последовательно излагалось учение о развитии живой природы. Идея эволюционного развития органического мира была глубоко разработана и развита

Ч. Дарвиным в его учении о происхождении и развитии видов путем естественного отбора (1859).

К тридцатым годам XIX века в ботанике создалось вполне законченное представление о клетке как об элементе структуры растительного организма. В 1831 г. Броун делает открытие о наличии клеточного ядра, а Шлейден выдвигает вопрос: как собственно происходит этот своеобразный маленький организм — клетка?

Он создает теорию клеткообразования, в которой ядру отводится роль образователя клетки.

Еще в 1834 г. русский натуралист эволюционист Горянинов П. Ф. (1796—1865) утверждал, что клеточное строение является основным признаком отличия живых организмов от неживой природы. Он признавал существование доклеточных структур.

В то же время школа чеха Пуркинье ведет большую работу по изучению клеток животного организма и указывает на отличия их от клеток растительного организма.

Все эти исследования подготовили почву к обобщению всех сделанных открытий, касающихся клеточного строения организмов. Это обобщение было сделано в 1838 году Шванном, создателем теории клеточного строения организмов.

Учение о клеточном строении организмов Энгельс относит к числу трех великих открытий (доказательство превращения энергии, клеточное строение организмов и теория развития Дарвина), которые свидетельствуют о величайшем прогрессе естествознания XIX века.

В XIX веке в России сильное развитие получили работы по изучению низших растений.

Основоположником учения о низших организмах является русский ученый, проф. Л. С. Ценковский (1822—1887). В своих работах



П. Ф. Горянинов

он изучал водоросли, слизистые грибы (миксомицеты), бактерии, жгутиковые и т. д.

В области изучения грибов особенно большое значение имеют работы М. С. Воронина (1838—1903) — ученика Л. С. Ценковского.

Помимо теоретических работ по развитию грибов М. С. Воронин является основоположником работ в области фитопатологии (т. е. болезней растений). Его работы по капустной киле, плодовой гнили яблوك, ржавчинной болезни подсолнечника и другие имеют большое практическое и теоретическое значение. М. С. Воронин впервые открыл клубеньковых бактерий.

Русским ученым XIX века принадлежит честь открытия основных сторон процесса оплодотворения у растений.

В 1880 году выходит из печати работа доцента Московского университета Ивана Николаевича Горожанкина, в которой он впервые правильно освещает ход процесса оплодотворения. Вопреки немецкому ученому Страсбургеру,

И. Н. Горожанкин утверждает, что при процессе оплодотворения не происходит растворения ядер в пыльцевой трубке, а что мужские тела целиком выходят из пыльцевой трубки и сливаются с яйцеклеткой. В результате этого слияния образуется зигота, из которой развивается новая особь растения.

Ученик И. Н. Горожанкина — Владимир Иванович Беляев (1855—1911) дал блестящее освещение вопроса об эволюции заростка и доказал родственную связь и единство в эволюционном развитии споровых и голосеменных растений.

В работах В. И. Беляева впервые освещается процесс созревания мужских и женских половых клеток (гамет) у растений и связанного с этим уменьшения вдвое числа хромосом (их редукция), происходящего в ядре материнских клеток при их делении (что получило название редукционного деления). Процесс изменения ядра при образовании вегетативных клеток впервые был описан также русским ученым Иваном Дорифеевичем Чистяковым (1843—1876) и опубликован им в 1874 г. в статье «Материалы к истории растительной клетки», напечатанной в итальянском биологическом журнале.

Крупнейшее открытие в области оплодотворения у цветковых растений принадлежит русскому ученому Сергею Гавриловичу Навашину. В 1898 г. он установил, что из пыльцевой трубки при оплодотворении у цветковых выскальзывает и устремляется к зародышевому мешку не одна, а две клетки, из которых одна соединяется с яйцеклеткой, а другая, сливаясь с клеткой, расположенной



С. Г. Навашин

в центре зародышевого мешка, дает начало развитию питательной ткани (эндосперму, или белку) для развивающегося зародыша. Это явление было названо С. Г. Навашиным двойным оплодотворением у цветковых. Такое название и вошло в ботаническую науку.

Морфологические исследования органов растений и особенно цветка, соцветий, семян, исследование процесса оплодотворения дали не мало фактов для обоснования представлений о путях исто-

рического развития группы цветковых растений. Впоследствии замечательные открытия ископаемых растений—предков цветковых растений,— у которых найдены «цветки» в их примитивном строении, утвердили мысль о том, что филогенетическую систему цветковых растений, т. е. основанную на историческом развитии, надо строить на данных эволюции цветка. В основу этой системы поэтому кладутся представления о происхождении цветка и его дальнейшем развитии.

С систематикой растений тесно связаны вопросы происхождения видов у растений. Проблеме вида у растений и филогенетической системе растений посвящен ряд работ русских ботаников — В. Л. Комарова, Б. А. Келлера, С. И. Коржинского, Н. И. Кузнецова и др.

В тесной связи с систематикой растений развивалось флористическое направление в ботанике.

В XIX веке в России продолжало интенсивно развиваться изучение флоры обширных областей нашей страны. В этом отношении много было сделано академиками Триниусом, Рупрехтом, ботаником Турчаниновым и др. В результате этих исследований профессор Ледебур составил замечательную четырехтомную сводку флоры России под названием «Flora Rossica» (1848—1853), в которой содержится описание 6522 видов высших растений.

Флористическое направление в русской ботанике особенно сильное развитие получило благодаря деятельности профессора Петербургского университета А. Н. Бекетова (1825—1902). Бекетов создал русскую школу ботаников — географов и флористов, — в составе которой были крупнейшие русские ботаники: Г. И. Танфильев, А. Н. Краснов, Н. И. Кузнецов, В. Л. Комаров и др.

А. Н. Бекетов принадлежит к плеяде таких ученых как Докучаев, Костычев, Сибирцев, трудами которых был поднят и решен вопрос о причинах безлесья степей и способах его преодоления.

С появлением теории Дарвина, в развитии ботанической науки



А. Н. Бекетов

стали все более и более выявляться два антагонистических течения. Работы одних ботаников основываются на положениях, выдвинутых Дарвиным об эволюционном развитии организмов. Работы других ученых всячески опровергают это учение, пытаясь внести в него поправки или даже его ликвидировать.

Передовые ученые старой России встали на защиту учения Дарвина и не только горячо его отстаивали, но и принимали деятельное участие в разработке коренных вопросов дарвинизма, чем внесли в него много ценного (братья А. О. и В. О. Ковалевские, И. М. Сеченов, И. И. Мечников, К. А. Тимирязев, И. В. Мичурин и др.).

Из ботаников энергичными пропагандистами и ярыми защитниками учения Дарвина были пламенные патриоты Андрей Николаевич Бекетов и его ученик Климент Аркадьевич Тимирязев (1843—1920).

А. Н. Бекетовым еще за год до появления книги Дарвина «О происхождении видов» (1859) был высказан ряд положений, созвучных с идеями Дарвина.

На одно из первых мест в истории борьбы за дарвинизм в России того времени надо поставить К. А. Тимирязева. Стоя на позиции подлинного дарвинизма, К. А. Тимирязев разрабатывает основной вопрос физиологии растений: процесс усвоения углерода зелеными растениями из углекислого газа атмосферы за счет энергии солнечных лучей. Сводкой его работ в этой области явилась его Крунианская лекция, прочитанная в Лондоне в 1903 г. на тему «Космическая роль растения».

Большое значение для развития идей Дарвина имеют работы К. А. Тимирязева: «Жизнь растения» и «Исторический метод в биологии» (1892—1895 г. вышли первые шесть глав, в 1922 г. вышла полностью).

Последняя книга является изданием цикла лекций, прочитанных К. А. Тимирязевым в защиту дарвинизма. Это было вызвано тем, что среди буржуазных ученых того времени все более и более нарастала попытка обесценить произведение Дарвина и лишить идею эволюции ее материалистической основы.

Борьба против идеалистов и метафизиков за материалистическое мировоззрение еще более усилилась в период кризиса в биологии, наступившего в конце XIX века, когда капитализм достигает своей высшей стадии развития — империализма. В. И. Ленин



К. А. Тимирязев

в своем гениальном труде «Материализм и эмпириокритицизм» (1908) вскрыл социальные корни кризиса естествознания, указывая на неизбежность гибели метафизической основы в естествознании и на утверждение в вопросах теории познания диалектического материализма.

Крайним выражением реакции в период кризиса в биологии являлась лженаучная теория Вейсмана.

Вейсман считал, что носителем наследственности является независимая от тела организма зародышевая плазма. Признаки, приобретенные организмом в течение его индивидуальной жизни, по Вейсману, не способны изменить наследственной основы потомства, они не влияют на зародышевую плазму, а потому и не могут передаваться по наследству. По Вейсману, наследственная основа может изменяться лишь при оплодотворении благодаря смешению неизменных зародышевых плазм родителей.

К этому учению тесно примыкает учение, получившее название менделизма.

К. А. Тимирязев писал:

«Мендель... августинский монах, произвел в 1865—1869 гг. интересные опыты над перекрестным опылением гороха и *Nigella* (ястребинки), не обратившие на себя никакого внимания, но в 1900 г. внезапно и незаслуженно превознесенные чуть не в качестве нового эволюционного учения или, по крайней мере, в качестве универсального учения о наследственности, получившего название *менделизма*»¹.

Против дарвинизма выступил еще целый ряд реакционных учений, из которых наиболее ярким противником дарвинизма был Морган — автор лженаучной «хромосомной теории наследственности». В ней Морган проповедует неизменность наследственной основы, носителями которой являются хромосомы клеток. Их изменения происходят якобы случайно, сами по себе, независимо от внешних условий. Отбор из этих случайных изменений, по Моргану, отсеивает организмы, случайно приспособленные к условиям жизни, что и определяет, по его мнению, ход эволюционного процесса. Поэтому и эволюция, по мнению антидарвинистов, автономна, независима от внешних условий; в ней происходит лишь перекомбинация при скрещивании признаков родителей в потомстве, а нового ничего не появляется, т. е. развитие как появление нового антидарвинисты отрицают.

В буржуазной науке, в том числе и в ботанике, ясно выразилась боязнь идеи развития. Ботаника скатилась к идеализму и метафизике долиннеевских времен, так как даже Линней в конце своей жизни признавал изменяемость видов.

С этими реакционными воззрениями в биологии, поставленными в капиталистических странах на службу империализма, наши великие русские биологи всегда вели непримиримую борьбу. Оконча-

¹ К. А. Тимирязев, Соч., т. VI, стр. 255.

основе травопольных севооборотов, повышение засухоустойчивости и морозоустойчивости растений, развитие субтропических культур в СССР и т. д. В связи с этим в СССР возник ряд исследовательских ботанических институтов, ботанических садов, где ведутся



Т. Д. Лысенко

крупные исследовательские работы в области ботаники и растениеводства. Создано двенадцать республиканских Академий наук, многочисленные филиалы и базы Академий наук СССР. Крупные ботанические исследования ведет сама Академия наук СССР — штаб советской науки.

Академией наук СССР в Москве создается Главный Ботанический сад — крупное ботаническое исследовательское и научно-просветительное учреждение.

Широко развернуты работы по изучению флористического богатства СССР и растительного покрова. Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР издается капитальный труд в 24 томах «Флора СССР», в котором будет описано около 18 000 видов растений. Кроме того издаются «Флоры» отдельных районов СССР, «Флоры» национальных

республик, сводки по растительным ресурсам. Всесоюзным институтом растениеводства ВАСХНИЛ издается «Культурная флора СССР».

В результате изучения растительного покрова Ботанический институт им. В. Л. Комарова Академии наук СССР издал карту растительного покрова СССР, а также начал издавать многотомную сводку по описанию растительного покрова СССР под названием «Растительность СССР».

Все эти работы особенно сильное развитие получили в связи с задачами преобразования растений, поднятия их продуктивности. В этой мирной созидательной работе советского народа участвуют научные коллективы всей страны. Организованы многочисленные экспедиции, проводятся стационарные исследования.

Академия наук СССР вместе с двенадцатью академиями союзных республик и шестнадцатью своими филиалами ведет грандиозную работу по овладению силами природы и подчинению их нуждам и потребностям народа — строителя коммунистического общества.

Все это свидетельствует о том, что биологические науки в СССР, в том числе и ботаника, выдвинуты советскими учеными на передовые позиции.

В капиталистических странах делаются отчаянные усилия, чтобы повернуть биологию вспять, пропитать ее идеалистической основой, лишить ее идеи развития, так как биология, как наука о законах возникновения и развития живой природы, является одной из важных частей естественно-научной основы марксистско-ленинского мировоззрения.

Поэтому в биологии и особенно в области ботанической науки происходила и происходит острая идеологическая борьба материализма с идеализмом по вопросам познания и изменения мира. В этой борьбе советская наука играет и сыграла решающую роль.



О. Б. Лепешинская

На августовской сессии 1948 г. Всесоюзной сельскохозяйственной академии им. В. И. Ленина в докладе «О положении в биологической науке» Т. Д. Лысенко указал, что «резко обострившаяся борьба, разделившая биологов на

два непримиримых лагеря, возгорелась таким образом вокруг старого вопроса: *возможно ли наследование признаков и свойств, приобретаемых растительными и животными организмами в течение их жизни?* Иными словами, зависит ли качественное изменение природы растительных и животных организмов от качества условий жизни, воздействующих на живое тело, на организм.

Мичуринское учение, по своей сущности материалистическо-диалектическое, фактами утверждает такую зависимость.

Менделистско-морганистское учение, по своей сущности метафизическо-идеалистическое, бездоказательно такую зависимость отвергает»¹.

Учение менделистов-морганистов основано на утверждении непознаваемости причин изменчивости организмов, а отсюда — невозможности направленного их изменения. В противовес менделизму-морганизму И. В. Мичурин провозгласил девиз: «Мы не можем ждать милостей от природы; взять их у нее — наша задача»².

¹ Стенографический отчет сессии ВАСХНИЛ, 1948 г., стр. 15.

² И. В. Мичурин, Соч., т. I, 1939, стр. 321.

Если во времена Дарвина для получения новых растений было возможно говорить лишь об искусственном подборе случайно появившихся изменений, то учение И. В. Мичурина открыло возможности сознательного создания новых форм, открыло новые пути развития организмов по воле человека.

И. В. Мичурин своими работами доказал, что человек должен и может создавать формы лучше, чем природа, и не случайно, а сознательно в соответствии со своими потребностями.

Учение И. В. Мичурина является новым, высшим, этапом в развитии материалистической биологии, творческим советским дарвинизмом.

Т. Д. Лысенко, развивая учение И. В. Мичурина, создал теорию стадийного развития растений, имеющую крупнейшее значение в биологии. На основе учения И. В. Мичурина и теории стадийного развития растений, Т. Д. Лысенко разработал принципиально иные основы теории наследственности и ее изменчивости, благодаря которым привычные и порочные представления в этой области, внедренные в науку морганистами, не имеют больше места в мичуринской биологии.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Отличие живых тел от неживой материи. Живые тела принципиально отличаются от неживой материи своим отношением к окружающей их среде. Для неживых тел окружающая среда не является условием их сохранения. Они лучше сохраняются, если будут защищены от воздействия окружающей среды. Живой организм в своем существовании обязательно связан с внешней средой процессами постоянного и взаимного обмена, постоянного распада и созидания. Он перестает быть живым, если его изолировать от условий внешней среды.

Несмотря на то, что живые организмы возникли, как новое качество, из неживой материи, будучи связанными с ней процессами обмена с самого начала своего возникновения, они не сливаются с внешней средой, являясь отличным от нее качеством.

Эти отличия определяют жизнь как качественно особую форму движения материи, что ярко проявляется в обмене веществ. Организм существует, если он способен подвергать глубоким изменениям разнообразные химические вещества из окружающей внешней среды и превращать их в соединения, подобные тем, что ранее входили в состав его живого вещества.

Такого рода превращения основаны на процессе усвоения, ассимиляции.

Но вещества живого организма постоянно изменяются. Возникшие в процессе ассимиляции соединения более или менее быстро разлагаются, распадаются и выделяются во внешнюю среду. В этом состоит процесс распада — диссимиляции, обратный процессу ассимиляции.

Вещество живого организма постоянно распадается и вновь возникает благодаря реакциям разложения и синтеза, которые в организме взаимно и тесно связаны друг с другом.

В живой материи эти процессы сочетаются между собой в единую целостную систему в известном закономерном порядке, в известной последовательности. Носителем этих свойств является не

единичная молекула, а все живое вещество в целом, которое созда-лось исторически в единстве с условиями жизни.

Все эти процессы в организме имеют определенную направленность, организованность, поэтому живое вещество является динамически устойчивым. Процессы ассимиляции и диссимиляции в нем закономерно сочетаются, составляя особенность присущей ему организации.

Живое вещество, а затем живые существа возникли из неживой материи, но они могли сложиться лишь как результат длительной эволюции этой материи, лишь как определенная ступень, этап в ее историческом развитии. В процессе движения материи возникали все новые и новые качества, подчиняющиеся все более и более сложным закономерностям, что привело к возникновению живой материи, а затем и живых существ.

Живые существа, организмы построены из органических веществ. Из органического вещества состоят продукты жизнедеятельности организмов и их трупы.

Основу безазотистого и азотистого органического вещества составляет элемент углерод, где он связан в таких химических соединениях, которые не встречаются в неживой природе. Этим органические вещества отличаются от неорганических. Из органических азотистых соединений самыми характерными для организмов являются белки. Они отличаются сложным составом и включают обычно, кроме водорода, кислорода и азота, ряд других элементов (серу, фосфор, магний, калий, кальций, железо и др.). Белки выделяются среди других соединений своей химической активностью и рядом особенностей, свойственных живому веществу. Они являются основой жизненных процессов, что дало основание Энгельсу дать классическое определение понятия жизни: *«Жизнь есть способ существования белковых тел, и этот способ существования состоит по своему существу в постоянном самообновлении химических составных частей этих тел»*¹.

Ф. Энгельс указывает, что существенную функцию белка составляет обмен веществ. «Из обмена веществ посредством питания и выделения, — обмена, составляющего существенную функцию белка, — и из свойственной белку пластичности вытекают все прочие простейшие факторы жизни: раздражимость, которая заключается уже во взаимодействии между белком и его пищей; сокращаемость, обнаруживающаяся уже на очень низкой ступени при поглощении пищи; способность к росту, которая на самой низшей ступени включает размножение путем деления; внутреннее движение, без которого невозможно ни поглощение, ни ассимилирование пищи»². Белковые соединения особого строения, с которыми связаны такого рода проявления жизни организмов (как растительных, так и животных) носят название *протоплазмы*.

¹ Ф. Энгельс, Анти-Дюринг, Госполитиздат, 1948, стр. 77.

² Там же, стр. 78.

В настоящее время знания в области развития организмов, а также в области геологии, химии и биохимии позволяют довольно отчетливо представить картину той последовательной эволюции материи, которая привела к возникновению живой материи, а затем и живых существ.

Началом этому является тот момент истории земли, когда ее основу составляли карбиды, т. е. соединения углерода с металлом, а ее атмосфера не содержала ни кислорода, ни азота и почти вся состояла из перегретого водяного пара.

Наш гениальный русский химик Менделеев доказал, что при этих условиях из взаимодействия карбидов (т. е. соединений металла с углеродом) с парами воды возникли на земле углеводороды. В то же время соединения металлов с азотом (нитриды) при воздействии перегретого пара выделили в атмосферу Земли аммиак (NH_3).

Реальная возможность хода дальнейшего процесса усложнения простых молекул углеводородов (и их производных) и возникновения сложноустроенных молекул углеводородов доказывается замечательными опытами русского химика А. М. Бутлерова.

Он показал, что если формалин (раствор формальдегида в воде, молекула которого CH_2O , состоит из одного атома углерода, одного атома кислорода и двух атомов водорода) растворить в известковой воде и оставить стоять такой раствор в теплом месте, то через некоторое время этот раствор приобретает сладкий вкус. Это происходит вследствие объединения шести молекул формальдегида в одну крупную молекулу сахара ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$), т. е. типичного органического соединения углеводной группы.

Акад. А. Н. Бах получал, при известных условиях, еще более сложные молекулы органического вещества присоединением к углеводному соединению азота. Они были близки по своему строению к белкам, т. е. основному веществу всякого живого организма. Для получения таких сложных молекул акад. Бах пользовался водным раствором формальдегида (CH_2O) и цианистого калия (KCN). Полученное вещество было близко к пептону — одному из простейших белковых веществ.

Подобного рода процессы совершались в истории превращения и развития материи Земли. Образовавшиеся углеводороды должны были окисляться за счет связанного кислорода воды и присоединять к себе выделившийся в то время в состав атмосферы аммиак. В результате этих взаимодействий образовывались молекулы, содержащие углерод, водород, кислород и азот, т. е. типы близких к белкам органических соединений. Эти соединения были широко распространены в водах возникшего тогда горячего океана при охлаждении атмосферы до 100° и ниже. В дальнейшем в теплых водах первичной земной гидросферы эти образования вступили между собой во взаимодействие и образовывали различные сложные органические соединения. Частицы их увеличивались и усложнялись, что не могло ни привести к образованию сложных белковых

веществ, которым принадлежит решающая роль в построении живой протоплазмы.

Возникновение и выделение белковообразных соединений явилось, как пишет академик А. И. Опарин¹, чрезвычайно важным этапом на пути к первичному появлению простейших живых существ.

«Повсюду, где мы встречаем жизнь, — говорит Энгельс, — мы находим, что она связана с каким-либо белковым телом, и повсюду, где мы встречаем какое-либо белковое тело, которое не находится в процессе разложения, мы без исключения встречаем и явления жизни»².

Высокомолекулярные белковообразные соединения при своем образовании в океане находились вначале в форме раствора в его водах. Рост и усложнение молекул органических веществ привели к концентрации органического вещества и к выделению из окружающего однородного раствора более сложно построенных образований.

Возникновение отдельных капелек обособленного вещества, или коацерват, при смешивании высокомолекулярных растворов белковообразных соединений, было следующей ступенью на пути возникновения живого вещества.

Эти обособившиеся капельки, плавая в растворах разнообразных органических и неорганических веществ, росли, присоединяя к себе различные вещества. Происходил синтез вещества. Но одновременно происходил и распад (разложение). Если процесс шел с преобладанием синтеза над разложением, то данное соединение приобретало устойчивость по сравнению с другими, которая обусловлена преобладанием скоростей процесса синтеза над процессом распада.

Процесс синтеза капельками более устойчивых органических соединений абиотического происхождения приобретает форму питания за счет менее устойчивых органических соединений, а питание представляет собой основное свойство живого вещества.

Возникновение живой материи и живых существ. Усвоение органического вещества, т. е. питание органическим веществом абиотического происхождения, способствовало и обуславливало возникновение живого вещества как материи особого качества. Это был первый шаг на пути формирования и развития первичных организмов. В дальнейшем строение первичных организмов все более усложнялось, изменялось качественно благодаря приспособлению к выполнению определенных жизненных функций. Но несомненно, что строение первичных организмов было значительно проще, нежели строение наиболее простых организмов, существующих ныне на Земле.

Жизнь на Земле возникла как своеобразная качественно новая

¹ См. А. И. Опарин, Возникновение жизни на земле, АН СССР, 1941.

² Ф. Энгельс, Анти-Дюринг, Госполитиздат, 1948, стр. 77.

форма движения материи¹, как скачок от неживого органического вещества к живому веществу и от живого вещества к простейшему организму, т. е. на основе диалектического развития.

«В противоположность метафизике диалектика рассматривает процесс развития, не как простой процесс роста, где количественные изменения не ведут к качественным изменениям, — а как такое развитие, которое переходит от незначительных и скрытых количественных изменений к изменениям открытым, к изменениям коренным, к изменениям качественным, где качественные изменения наступают не постепенно, а быстро, внезапно, в виде скачкообразного перехода от одного состояния к другому состоянию, наступают не случайно, а закономерно, наступают в результате накопления незаметных и постепенных количественных изменений»².

Возникновение живых существ и их морфологическая дифференциация явилась результатом длительного развития живой материи, благодаря которому многие сотни и тысячи отдельных реакций развились в единый процесс жизнедеятельности, определивший возможность существования первичного организма.

«Прошли, вероятно, — пишет Энгельс, — тысячелетия, пока создались условия, при которых стал возможен следующий шаг вперед и из этого бесформенного белка возникла благодаря образованию ядра и оболочки первая клетка»³.

Способ питания первичных организмов. Если основным источником питания для первичных живых существ являлись возникшие на Земле органические вещества, то в дальнейшем условия способствовали возникновению микроорганизмов, которые, благодаря приобретенной ими окраске (пигментации), получили возможность использовать световую энергию для синтеза органического вещества из неорганического. Так возник фотосинтез как особый способ питания, свойственный растительным организмам. Среди современных бактерий С. Н. Виноградским найдены окрашенные формы. Вследствие содержания в их клетках зеленого пигмента — бактериохлорина — они окрашиваются в зеленый цвет, а при наличии еще красного пигмента — бактериопурпурина — в красный. Зеленый пигмент типа хлорофилла у таких бактерий маскируется бактериопурпуринном.

Новейшие исследования Т. Н. Годнева и Г. Т. Кринберга показали, что бактерии (палочки) на полях орошения под Москвой содержат пигменты (хлорофилл и каротиноиды), не отличающиеся сколько-нибудь заметно от такого рода пигментов высших растений. Нахождение в зеленой бактерии хлорофилла в типичной для растений форме и при обычных соотношениях отдельных пигментов представляет большой интерес с точки зрения эволюции

¹ По мнению О. Б. Лепешинской, возможность возникновения из неживой материи живого вещества на Земле не исключается и в современных условиях.

² И. Сталин, Вопросы ленинизма, изд. 11-е, стр. 537.

³ Ф. Энгельс, Диалектика природы, Госполитиздат, 1948, стр. 15.

фотосинтеза, так как указывает на раннее образование пигментов, свойственных растению с обычным типом фотосинтеза.

С помощью бактериохлорина осуществляется фотосинтез у окрашенных бактерий. Они относятся к окрашенным формам серобактерий, т. е. к бактериям, которые нуждаются для своих жизненных процессов в сероводороде¹. При разложении зелеными бактериями сероводорода в процессе фотосинтеза (на серу и водород) активный водород обращается на восстановление углекислоты и получение простейшего органического вещества — формальдегида (CH_2O).

Источником получения водорода для них служит сероводород. При отщеплении водорода от сероводорода выделяется свободная сера (или же сера сразу окисляется до серной кислоты).

Суммарно эта реакция может быть выражена формулой:



В этом процессе можно видеть шаг в сторону фотосинтеза зелеными растениями.

Для этих последних источником водорода служит вода и, вместо сероводорода, при фотохимической реакции происходит разложение воды.

Водород с помощью хлорофилла и лучистой энергии солнца здесь также идет на восстановление углекислоты.

Реакцию восстановления углекислоты можно представить в следующем виде:



где свободный кислород получается из воды, так как ее водород идет на восстановление углекислоты.

При достаточном накоплении групп CH_2O , т. е. формальдегида, они выделяются в виде углеводов типа глюкозы $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$, что было доказано вышеприведенными опытами русского химика А. М. Бутлерова.

Таким образом у бактерий возникает способ фототрофного питания благодаря использованию лучистой энергии солнца, т. е. процесс фотосинтеза, свойственный хлорофиллоносным (зеленым) растительным организмам. В результате этого процесса в атмосфере появился свободный кислород. При наличии свободного кислорода в атмосфере, открылись новые возможности для организмов к перестройке процесса ассимиляции, питания, на основе энергии окислительных реакций. Эта же энергия стала потребляться и в других жизненных процессах как, например, движение, рост и т. п.

Если первичный способ обмена у всех живых существ носил анаэробный² характер, то благодаря деятельности фототрофных организмов и выделению, в силу этого, свободного кислорода воз-

¹ Среди серобактерий есть и бесцветные формы.

² Т. е. происходил в бескислородной среде.

никает другой способ энергетического обмена — аэробный, т. е. при доступе кислорода воздуха. При дыхании происходит распад сложных органических соединений до простейших конечных продуктов углекислоты и воды, что может быть выражено такой суммарной формулой:

$C_6H_{12}O_6$ (глюкоза) $+ 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O$ с выделением энергии (в количестве 674 б. калорий), обеспечивающей жизнедеятельность организмов.

В результате фотосинтеза появилась исключительно большая возможность образования органического вещества. Современное состояние энергии, говорит академик Опарин, надо рассматривать как эпоху углеводного питания. Образование большого количества органических веществ благодаря фотосинтезу открыло новые возможности в развитии гетеротрофных растительных организмов таких, как бактерии, грибы и другие организмы, питающиеся за счет готового органического вещества.

Все это обусловило появление новых форм организмов и повлекло за собой обогащение Земли все новыми и новыми формами живых существ. Этот процесс исторического развития живых существ совершается и в настоящее время. Происходят постоянные изменения формы обмена веществ, как новые звенья в дальнейшем развитии живых существ на Земле.

Благодаря фотосинтезу, т. е. использованию лучистой энергии солнца для синтеза органических веществ при наличии углекислого газа и воды, растительные организмы развились и распространились в многочисленных формах повсюду на Земле.

Историческое развитие растительных организмов. Палеоботаникой добыты обширные фактические материалы, вскрывающие с достаточной полнотой и ясностью пути исторического развития растительных организмов, последовательное усложнение их структуры и последовательное увеличение разнообразия растительных форм.

Простейшие синезеленые водоросли, бактерии, грибы могли существовать в эру первичной жизни (в протерозойскую эру). Большого разнообразия достигают растительные организмы в древнюю эру жизни, или палеозойскую. Из древнейших отложений (кембрийского периода) этой эры известны многочисленные остатки водорослей, но образовавшаяся в то время суша начала заселяться первыми наземными растениями, у которых появились приспособления против высыхания и излишнего испарения влаги с поверхности их тела. Впервые появились в структуре тела растения элементы, проводящие воду, растворы солей и пластические вещества, т. е. органические вещества, образованные в процессе синтеза растением. Это были небольшие травянистые и деревянистые растения с голым цилиндрическим дихотомически, т. е. вильчато, разветвленным стеблем — телом. Подземная часть этих растений состояла из корневища и ризоидов (корневидных образований). Настоящих корней они не имели. Они не имели и листьев. Лишь у

некоторых из них были развиты просто устроенные мелкие листообразные чешуи. Эта группа споровых растений известна под названием *псилофитов* (см. рис. 161). Затем появились высокоорганизованные формы споровых растений, сходные с современными хвощами, плаунами и папоротниками.

Они достигли большого разнообразия форм. Среди них известны древесные формы до 30—35 м, а хвощи достигали до 10 м. Позднее появились первые голосеменные растения, близкие к современным араукариям. Эти растения, особенно папоротникообразные и плауновые, были широко распространены, образуя так называемые леса каменноугольного периода, из которых образовались залежи каменного угля.

В следующем (пермском) периоде каменноугольная флора претерпевает сильные изменения, а многие ее представители вымирают. Они сменяются более высокоорганизованными древесными голосеменными растениями из хвойных, цикадовых и гинкговых. Они приспособлены к более сухим и более холодным климатическим условиям. Для них характерно вторичное утолщение стебля.

В начале мезозойской, т. е. средней эры жизни, продолжается господство голосеменных растений — хвойных, саговников, а также семенных папоротников, а затем появляется новая группа растений из саговникообразных — беннеттиты, замечательные устройством органов плодоношения, напоминающих цветки покрытосеменных, или цветковых, растений. К концу мезозойской эры в меловой период появились и достигли сильного развития цветковые растения, как ивы, тополя, березы, бук, граб, платан, лавр, магнолия, тюльпанное дерево и др. Цветковые растения достигли особенно пышного развития и преобладания на всем земном шаре в следующую кайнозойскую, т. е. новую эру жизни. Они господствуют и поныне.

Так в процессе исторического развития сложились основные типы растений: 1) тип низших, или слоевцовых растений, куда относятся бактерии, водоросли, слизевики, грибы и лишайники; 2) тип высших, или листостебельных растений, куда относятся из современных растений мохообразные, папоротникообразные, голосеменные и цветковые растения.

КЛЕТОЧНОЕ СТРОЕНИЕ РАСТЕНИЙ

КЛЕТКА

Открытие клетки. Создание теории клеточного строения тела организмов. Теперь трудно даже представить положение биологии того времени, когда еще не было известно клеточное строение тела организмов, и вся органическая природа представлялась как два не связанных между собою мира — мир растений и мир животных.

Это был «доклеточный» период биологии.

Когда на грани XVI и XVII веков голландскими оптическими мастерами — отцом и сыном Гансом и Захариасом Янсенами — был изобретен микроскоп (1590—1610 г.), то появились новые возможности исследования природы, и перед изумленным исследователем предстал невиданный им доселе и неведомый мир. Открывались все новые и новые факты, и одним из замечательных фактов того времени было открытие в XVII веке клеточного строения растений. Датой этого открытия надо считать 1665 год, когда в Лондоне издается сочинение Роберта Гука под названием «Микрография, или некоторые описания мельчайших тел, осуществленные посредством увеличительных стекол». В этом сочинении Гук описал тонкие срезы пробки, сердцевины бузины, укропа, тростника и других растений, какими они представляются при рассматривании с помощью микроскопа. Гук первый из исследователей увидел, что изученные им части тела растения состоят из многочисленных «пузырьков» с ясно выраженными стенками.

В своем сочинении Гук впервые сообщил о клеточном строении изученных им частей растений и назвал открытые им на срезах пустоты «клетками». Они напоминали ему маленькие ящички, почему он и счел за лучшее применить термин «клетка». Их взаиморасположение он сравнивал с «ячейками» пчелиных сот. Гук подозревает здесь всеобщность открытого им явления. Но его занимал микроскоп, а не растение, и открытое Гуком явление было для него лишь эпизодом в рассмотрении «маленьких предметов». Всё же исследования Гука дали толчок и побудили других исследователей к более систематическим наблюдениям над строением растений.

Современник Гука, замечательный итальянский естествоиспытатель Марчелло Мальпиги представил в декабре 1671 года в лондонское королевское общество свое двухтомное сочинение на тему: «Представление об анатомии растений»; где он описывает строение различных частей растений и отмечает, что они состоят из различных трубок и мешочков (т. е. «клеток» Гука). Мальпиги не сделал обобщения из своих наблюдений о клеточном строении растений. Он видел только «мешочки», а не клеточное строение растений. Но своими исследованиями Мальпиги заложил основы анатомии растений.

Годом позже, в 1672 г. в Лондонское общество было представлено сочинение английского ученого Неемии Грю на тему «Начала анатомии растений», изданное в 1682 г. Исследования Грю являются дальнейшим развитием учения о микроскопическом строении растений. Сравнивая скопление однородных клеток с тканями одежды, Грю впервые вводит в анатомию растений понятие о тканях растений.

Сочинение Грю является тщательно разработанным, для того времени, руководством. Но все же, в этом руководстве дается лишь материал для позднейшего обобщения его другими исследователями.

Наконец, в конце XVII века, в 1695 г. голландский ученый-самоучка Левенгук в своем сочинении «Тайны природы» впервые указывает на клетки в теле животного, что дает возможность будущим исследователям XVIII века сделать вывод о всеобщности клеточного строения растительных и животных организмов. Он же впервые в истории биологии увидел через свой микроскоп одноклеточные организмы и описал их.

Итак, в XVII веке клеточное строение тела растений было установлено. Но на клетки смотрели как на пустоты (пузырьки, мешочки, поры, клетки) в однородном веществе, из которого состоят ткани растений. Нет еще идеи о клетке как о структурной единице, нет обобщения о всеобщности клеточного строения тела растений и животных как закономерности природы. Нет теории образования клеток.

Но XVII век, век рождения микроскопа, является ступенью к тому, чтобы в XVIII веке исследователи сделали обобщающие выводы. Микроскопическая техника в это время значительно шагнула вперед.

Хотя наука в XVIII веке, — обогащенная замечательными открытиями XVII века, — освобождается от схоластики средних веков, все же в биологии осталось тяжелое наследие в виде теории преформации, или преобразования. По этой теории зародыш не развивается, а лишь растет, так как в зародыше уже присутствуют все части и органы тела. Ничего нового не образуется, а лишь идет развертывание имеющегося, наперед созданного.

Против этой теории смело выступил Каспар Вольф, академик Российской академии наук. В 1759 году в своей диссертации «Тео-

рия зарождения, или теория эпигенеза», а особенно в последующих работах, он указывает, что при развитии зародыша нет никакого преобразования, а есть новообразование органов из бесструктурной массы.

В первой главе своего труда «О развитии растений» Каспар Вольф говорит о возникновении клеточной структуры у растений, так же как и у животных, из одной субстанции, по мере старения. Сначала появляются пузырьки, которые вытягиваются и дают соуды. Эти положения Вольфа являются первой попыткой создания клеточной теории, которой как-то объяснялось возникновение клеточного строения тела растения. Несовершенство устройства микроскопа, однако, являлось препятствием к попыткам проникнуть в тайну структуры клетки и ее образования. Усовершенствование микроскопа способствовало дальнейшему развитию микроскопических исследований.

Если к этому времени и получили всеобщее признание термины «клетка», «клеточная ткань», все же познания и представления о самой клетке были неопределенны. Например, Мейер в своем руководстве по анатомии растений («Фитотомия», 1830) говорит, что растительная клетка — это пространство, полностью замкнутое и окруженное растительной мембраной.

Но уже в то время внимание исследователей привлекало содержимое клетки. Были известны в качестве содержимого сахаристые вещества, слизи, крахмальные зерна, кристаллы, хлорофилловые гранулы, а в 1831 году Броун открыл клеточное ядро. П. Ф. Горянинов (1834), а затем чешский ученый Пуркинье и его ученики, высказывали мнение, что клетки возникают из недифференцированной живой массы, которую Пуркинье (1839) назвал *протоплазма* о. С тех пор термин «протоплазма» вошел в литературу.

Исследования Гуго Моля (1831) о строении ствола пальмы привели его к выводу, что проводящие трубки развиваются из клеток, так что клетка получила признание как структурный элемент тела растений. Было установлено, что тело растений состоит из одной или немногих клеток, или же тело растений состоит из многих клеток, где они образуют различные по своему строению и значению для жизни растения ткани. Клетка получает, таким образом, не только морфологическое, но и физиологическое значение. В 1834 г. русский ученый Горянинов утверждает впервые в биологии положение, что живым организмам присуще клеточное строение, чем они отличаются от неживых. Спустя четыре года, в 1838 г. появляется статья Шлейдена «Материалы к развитию растений», где автор проводит мысль о генезисе клеток, происхождении их путем конденсации слизи в зернышки, из которых образуется ядрышко, а затем формируется ядро, а на поверхности снова также из слизи образуется оболочка. Ведущим звеном, по Шлейдену, при образовании клеток является возникновение ядра.

Эти представления Шлейдена не отличались достаточной ясностью, но он сделал попытку дать теорию образования клеток,

основанную на представлении об их возникновении и развитии, т. е. он ввел генетический метод в учение об образовании клеток. Шлейдену была чужда мысль о всеобщности явления клеточного строения тела как растений, так и животных, а без этого обобщения он не мог создать клеточной теории. Но его работы по образованию клеток позволили его современнику Шванну разработать клеточную теорию. Поэтому и говорят, что «Шванн стоит на плечах Шлейдена».

В 1839 году издается работа Шванна «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте растений и животных», где Шванн подтверждает положение П. Ф. Горянинова (хотя и не говорит об этом в своей работе), что клеточное строение является всеобщим принципом организации растений и животных.

Клеткообразование, пишет Шванн, является общим принципом развития у всех самых различных частей. Жизнедеятельность и рост организма обуславливаются: 1) целостностью организма, 2) самостоятельной жизнедеятельностью клеток, их активностью. Шванн в своей клеточной теории понимал организм как сумму клеток и их относительную автономность возвел в абсолютную. В вопросе о происхождении клеток теория Шванна не дала ничего нового. Он следовал в ней за представлениями Шлейдена.

Клеточная теория привлекла внимание к изучению самой клетки и прежнее представление о ней первых исследователей все более обогащалось.

Клетка стала теперь не только структурной единицей, но и единицей, «...из размножения и дифференциации которой развивается все тело растения и животного»¹.

Таким образом, постепенно оформлялось правильное представление о клетке.

Надо сказать, что термину «клетка», предложенному Гуком, уже не соответствовало понятие, которое в него вкладывали прежние исследователи, но этот термин все же укрепился в науке, несмотря на попытки замены его другим (цитода, энергида и др.).

Клетка как структурная единица и как орган. Дальнейшее усовершенствование микроскопа и микроскопической техники способствовало более детальному изучению клетки и более верным представлениям о ее структуре.

Моль (1846) обращает внимание на содержимое клетки и указывает, что ее вязкая жидкость с находящимися в ней зернышками не смешивается с водянистым соком клетки. Он назвал это вязкое содержимое клетки *протоплазмой* (первичной слизью), применив термин, впервые предложенный Пуркинью. Было окончательно установлено, что главное в клетке это ее содержимое, а не оболочка. Это дало возможность Шульцу сформулировать опреде-

¹ Ф. Энгельс, Людвиг Фейербах и конец классической немецкой философии, Госполитиздат, 1951, стр. 38.

ление клетки: «Клеткой является обладающий всеми свойствами жизни комочек протоплазмы с лежащим в ней ядром»¹.

Было также твердо установлено, что растительные и животные клетки сходны между собой. Но характерным отличием растительной клетки, что и подало повод к названию ее клеткой (*cellula*), является плотная оболочка и особенно клеточный сок, который содержится в полостях, образующихся в протоплазме растительной клетки. Эти полости, заполненные клеточным соком, носят название в а к у о л е й (*vacuus*—пустой, полный). Для протоплазмы растительной клетки характерны также особые образования, не окрашенные или различно окрашенные тельца, так называемые пла- стиды (*plasso* — образую), под именем лей ко п л а с т о в, хлоропластов, хромо- пластов, хромофо- ров (у водорослей) и мелкие тельца — хондриосомы, близкие по физическим и химическим свойствам к протоплазме (рис. 1). Из хондриосом образуются пластиды.

Пластиды и хондриосомы как структурные элементы клетки, имеющие большое значение для активного отправления клеткой жизненных функций, называются ее о р г а н о и- да м и.

К неактивным образованиям растительной клетки, кроме оболоч- ки и вакуолей, относятся другие продукты жизнедеятельности клетки, так называемые в к л ю ч е н и я, имеющие оформленный вид, как то: зерна крах- мала, капли масел, кристаллы солей органических и неорганиче- ских кислот.

Клетки многоклеточного растения соединены между собой скле- ивающим их межклетным веществом в виде прослойки между оболочками в местах соприкосновения клеток. Межклетное вещество разрушается при кипячении в воде или слабых кислотах и

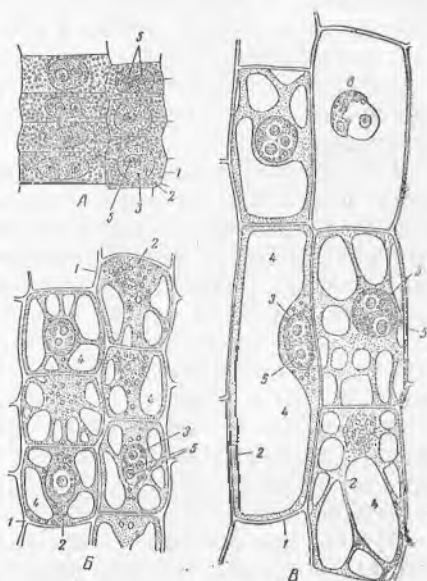


Рис. 1. Продольные разрезы через средний слой первичной коры корня рябчика крупноцветного (*Fritillaria imperialis*). А — срез близ кончика корня, молодые клетки; Б — на расстоянии 2 мм от кончика корня и Б' — на расстоянии 8 мм, более ста- рые клетки.

1 — клеточная оболочка, 2 — протоплаз- ма, 3 — клеточное ядро, 4 — вакуоли, 5 — ядрышки, 6 — клеточное ядро, изменившееся вследствие набухания водой.

¹ Большая Советская Энциклопедия, т. 33, стр. 82.

тогда клетки разъединяются, происходит так называемая м а ц е р а ц и я тканей. Межклетное вещество разрушается также при воздействии бактерий, что происходит при мочке льна, конопля, чем и пользуются для отделения лубяных волокон.

Вместе с протоплазмой и ядром пластиды составляют живое содержимое клетки. Этот живой комплекс клетки, состоящий из протоплазмы, ядра, пластид и хондриосом называется п р о т о п л а с т о м. Остальные образования в клетке являются результатом жизнедеятельности протопласта. Распределение элементов, составляющих клетку, и строение этих элементов определяют особенность ее организации.

Из рассмотренного можно сделать вывод, что важнейшими живыми и жизнедеятельными элементами клетки является протоплазма с включенным в нее ядром, а клеточная оболочка и клеточный сок являются продуктами ее жизнедеятельности. Что клеточная оболочка является продуктом жизнедеятельности клетки, доказывается наличием среди некоторых одноклеточных водорослей голых клеток (т. е. без оболочек), или лишенных оболочки в известный период своей жизни. Но и тогда клетка состоит обязательно из протоплазмы и ядра.

Как видно к клетке давно приковано внимание науки. Это понятно, так как клетка является не только основной структурной единицей тела организма, но и органом, обуславливающим его жизнедеятельность.

Клетка как организм. Энгельс писал, что вместе с «...первой клеткой была дана и основа для формообразования всего органического мира»¹.

Простейшие организмы состоят из одной клетки. Это целостный организм со всеми присущими ему жизненными функциями: питания, роста, развития, размножения и активного движения, если не во взрослой, то в начальной стадии своего развития (зооспоры). Жизнь одноклеточных организмов протекает в разнообразных условиях существования: в водных условиях, в воздушной, почвенной среде. Они известны как паразиты растений и животных или как симбионты.

Некоторые из них, как бактерии и синезеленые водоросли, имеют более простое строение. В их теле не различают структурно оформленного ядра. Ядерное вещество (нуклеиновое вещество) в теле этих организмов находится в зачаточном состоянии. Протоплазма и ядерное вещество находятся в тесном единстве, но в их клетке различается оболочка и клеточный сок. Пластиды в клетках синезеленых водорослей также не имеют оформленного состояния. Пигмент у них находится рассеянно в клетке. Лишь у некоторых бактерий (миксобактерий) происходит обособление пластид и образование ядра.

Синезеленые водоросли и бактерии рассматривают как началь-

¹ Ф. Энгельс, Диалектика природы, Госполитиздат, 1948, стр. 15.

ный этап развития растительных организмов, как доклеточный его период.

Но среди мира одноклеточных организмов выработался целый ряд форм, особенно водорослей и жгутиковых, достигших очень

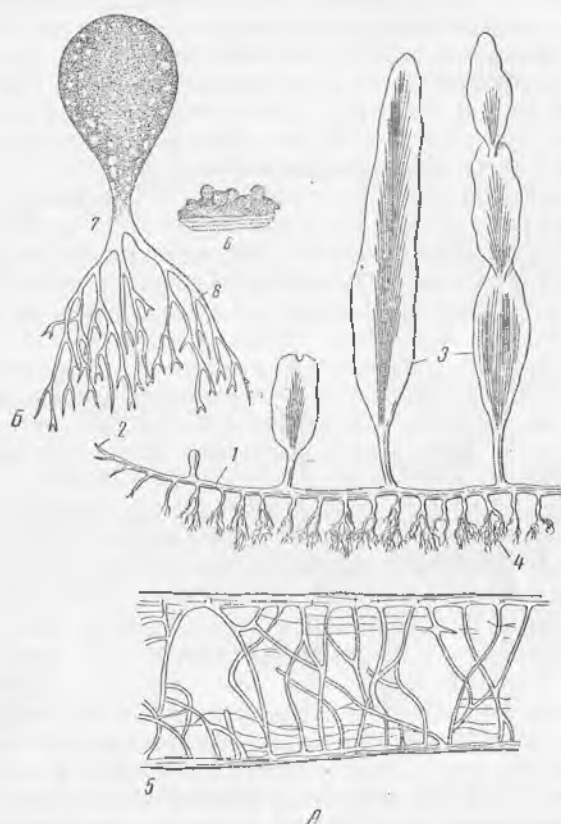


Рис. 2. Неклеточные (однополостные) растения. А — водоросль каулерпа (*Caulerpa crassifolia*, сифоновые из зеленых водорослей); Б — ботридий (*Botrydium granulatum*, из разножгутиковых водорослей).

1 — стеблевидная часть слоевища с точкой роста (2), 3 — листовидные пластинки, 4 — корнеобразные ризоиды, 5 — разрез через таллом (*Caulerpa prostrata*) с целлюлозными «балками», соединенными в сетку, 6 — пузырьки водоросли на почве (в натур. величину), 7 — отдельная особь водоросли (увелич. 30), 8 — ризоиды.

сложной структуры своего тела, с дифференциацией его на плазму, ядро, пластиды, органы движения (жгутики), глазки (как органы восприятия света), на оболочку, часто сложной формы и т. д. Эти сложные формы одноклеточных растений представляют собой ре-

зультат исторической выработки приспособительных структур к жизни в разнообразных условиях существования.

Некоторым низшим растениям свойственна многоядерная структура протопласта. Примером таких растений может служить каулерпа, у которой, несмотря на расчлененность ее тела, сохраняется одна неразделенная внутренняя полость. Такие растения называются «неклеточными», или «однополостными». Они не достигли разнообразия в своем эволюционном развитии (рис. 2).

Эволюция пошла по пути образования сложных многоклеточных растительных организмов в их бесконечном разнообразии форм.

Строение клетки многоклеточных растений. По своему строению клетки взрослой особи многоклеточного растения могут сильно отличаться друг от друга. Но в известный период жизни, а именно в момент своего возникновения в зародыше растения, клетки имеют очень сходное строение. Разнокачественность клеток, изменение и усложнение их строения проявляется впоследствии по мере роста и развития растений. Так, относительно однородны по своему строению клетки в точках роста, на верхушках, например, стебля и корня. Скопление этих молодых клеток носит название образовательной ткани. По мере роста растения, из нее затем образуется все разнообразие клеток тела взрослого многоклеточного растения (см. рис. 4).

Каждая клетка образовательной ткани (например, верхушки стебля) имеет вследствие равномерного роста изодиаметрическую форму и очень тонкую клеточную оболочку, а полость клетки заполнена протоплазмой с довольно крупным клеточным ядром.

ПРОТОПЛАЗМА

Протоплазма представляет собой живое вещество клетки, с которым непосредственно связана жизнедеятельность растения.

Протоплазма, или плазма растительной клетки, или цитоплазма, представляет собой бесцветную, мелкозернистую, тягучую, наподобие слизи жидкость, обладающую вместе с тем определенной морфологической структурой, имеющей важное значение в жизни клетки. Протоплазма в полужидком состоянии содержит до 80—95% воды. Вода является одной из необходимых основ физико-химической организации протоплазмы. Она пропитана водой, но не смешивается с ней.

В спорах растений, в клетках семян протоплазма благодаря обезвоживанию становится твердой. В таком состоянии она может находиться десятки лет, не теряя своей способности к возобновлению всех своих жизненных свойств. При прорастании семян и спор, когда протоплазма воспринимает воду, она становится вновь слизистой.

Физические свойства плазмы. При слабом увеличении микроскопа плазма взрослых клеток кажется однородной, но при более сильном — можно легко увидеть поверхностный слой плазмы (рис. 3),

прилегающей непосредственно к клеточной оболочке (или наружный слой ее в голых клетках); благодаря отсутствию в нем зернистости, свойственной основной массе плазмы, этот слой представляет собой перепонку, или мембрану, особого химического состава и структуры, он менее богат водой, нежели зернистая масса плазмы и обогащен липоидами. Он носит название **плазмалеммы**. С внутренней стороны, т. е. в слое плазмы, прилегающем к вакуоле, зернистость также отсутствует. Этот слой более прочен и менее про-

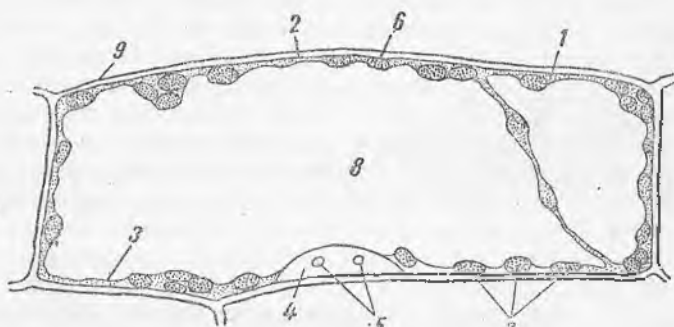


Рис. 3. Живая клетка листа элодеи (*Elodea*) под микроскопом.

1 — зернистый слой цитоплазмы, 2 — плазмалемма (первичный мешочек), 3 — тонопласт, 4 — ядро, 5 — ядрышки, 6 — клеточная оболочка, 7 — хлоропласты, 8 — центральная вакуоля, 9 — оболочка.

ницаем для растворенных веществ нежели слой плазмалеммы. Он называется **тонопластом**.

Внутренний слой цитоплазмы, заключенный между наружным слоем плазмалеммы и внутренним слоем тонопласта, называется **зернистым слоем плазмы**, или **полиоплазмой**, или **мезоплазмой**.

Общее расположение плазмы во взрослой клетке может быть иным, когда вакуолю пересекают идущие в различных направлениях течения плазмы с одной стороны клетки к другой. Но и в этом случае в течениях плазмы различаются поверхностные слои, между которыми заключен ее зернистый слой.

Плазмалемма и тонопласт обладают большей устойчивостью по отношению к внешним воздействиям, нежели зернистый слой плазмы. Полагают, что внешние слои плазмы являются регуляторами обмена веществ и ими регулируется проникновение в клетку того или иного вещества. Они обладают свойством полупроницаемости, т. е. способностью пропускать одни вещества и не пропускать другие, что отражается и на содержимом вакуолей. Плазмалемма является органом, воспринимающим внешнее раздражение. Зернистый слой плазмы обладает меньшей плотностью, но главное его отличие состоит в мелкозернистости. От обилия в протоплазме мелких зернышек зависит ее прозрачность. Впечатление зернистости

создается также и от включения мнимых зернышек, как капелек масла и зачатков вакуолей. Среди настоящих зернышек плазмы отличают особую их группу, которая является основным конструктивным элементом плазмы, — это хондриосомы (хондрос — крупинка; сома, или зома, — тело). Они преимущественно обуславливают зернистость плазмы, представляя собой различной формы

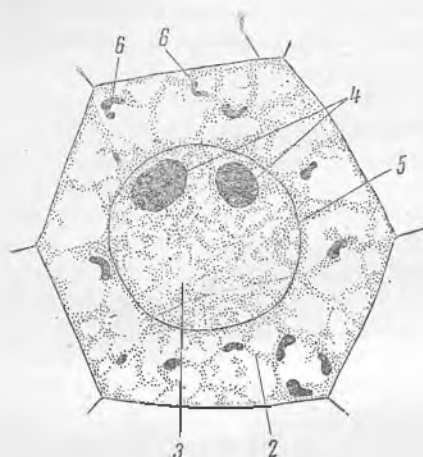


Рис. 4. Клетка эмбриональной (меристематической) ткани верхушки стебля.

1 — клеточная оболочка, 2 — цитоплазма, 3 — ядро, 4 — ядрышки, 5 — оболочка ядра, 6 — хондриосомы.

мелкие тельца (в форме зернышек, палочек и виточек) (рис. 4). Хондриосомы (митохондрии) свойственны не только плазме растений, но и животных. Они неизвестны у синезеленых водорослей и бактерий. Хондриосомы возникают непосредственно из протоплазмы, как новообразование в клетке.

За хондриосомами признается роль образателей пластид вследствие их способности превращаться в пластиды по мере развития клеток. Но не все хондриосомы способны превращаться в пластиды, а только «активные», другие же «бездеятельные» остаются мелкими и их роль остается невыясненной. Полагают, что они образуют масла и разнообразные продукты, находящиеся в клетке, принимают участие в образовании крахмальных зерен, в синтезе ви-

тамина В₁ и т. д. Во всяком случае, несомненна важная роль хондриосом в жизнедеятельности клетки, что заставляет считать их существенной частью протоплазмы.

Структура плазмы не может считаться какой-то неизменной и в этом смысле постоянной. Она изменяется иногда в зависимости от незначительных влияний окружающих условий, что связано вместе с тем с ее жизнедеятельностью при определенных условиях и определенной стадией развития всего организма и его органов вплоть до отдельной клетки.

Прежние учения о структуре протоплазмы основывались на наблюдениях искусственных изменений (артефактов), которые вызывались действием химических и физических воздействий на протоплазму, а потому они не давали верного о ней представления.

На основании последних исследований (особенно П. В. Макарова) структуры плазмы с применением методов, позволяющих сохранить ее прижизненное структурное состояние, прежние представления значительно изменились.

Можно утверждать, что в плазме имеются агрегатные частицы в составе нескольких молекул и частицы в виде отдельных молекул.

Установлено также, что плазма способна вытягиваться в нити. С помощью микроманипулятора и микроигл также удалось установить способность плазмы вытягиваться в нити, что объясняется наличием в протоплазме палочковидных и нитевидных частиц.

Зернистость плазмы, как особенность ее строения, видимая в микроскоп, еще не может служить признаком ее структурности, определенной ее организации, так как зернистая масса мыслима при аморфном состоянии. О структуре плазмы делаются выводы и по проявлениям ее жизнедеятельности, основным признаком которой является большая химическая активность и подвижность.

Основная масса плазмы представляет собой сложное живое вещество в комплексе с включенными в нее органоидами (например, пластиды, хондриосомы).

Коллоидное состояние плазмы. В состав плазмы входят отдельные белковые молекулы и их агрегаты, состоящие из мелких молекул, а также растворы солей. В количественном отношении 80% сырого веса жизнедеятельной протоплазмы принадлежит воде. Все это делает возможным допущение предположения о ее жидком коллоидном состоянии и указывает на связь частиц между собой, что придает ей определенную структурную особенность.

При таком состоянии плазма обладает большей вязкостью, чем вода, полупроницаемостью, способностью свертываться при достаточно высокой температуре (в клетках прорастающих семян она может свертываться при 50—60°) и от действия многих химических веществ. Вообще ряд свойств клетки и всего растительного организма объясним лишь благодаря коллоидной природе плазмы.

При коллоидной структуре раствора вещество находится в нем в состоянии сильной раздробленности (дисперсности), взвешенным в среде. Коллоидный раствор состоит из растворителя, который называется дисперсионной средой, и из дисперсной фазы, т. е. взвешенных коллоидных частиц вещества — мицелл. Коллоидная система, в которой роль растворителя (т. е. дисперсионной среды) играет жидкость, называется золем.

Эти признаки коллоидного состояния раствора отличают его от истинных молекулярных растворов, где растворенное вещество распадается до молекул и даже ионов.

Взвешенные коллоидные частицы, или мицеллы, составляющие дисперсную фазу коллоидного раствора, настолько малы (размеры их колеблются в пределах от 0,1 до 0,01 микрона¹), что обнаруживаются лишь в том случае, если через коллоидный раствор пропустить яркий пучок света. Тогда, благодаря отражению света от частиц раствора, они становятся заметными, как отражатели света.

На этом принципе построен (1903) ультрамикроскоп, с помощью которого делается возможным наблюдение коллоидных частиц.

¹ Микрон = 0,001 мм.

С помощью специальных фильтров с очень мелкими порами дисперсионную среду можно отделить от мицелл; это носит название ультрафильтрации.

Дисперсная фаза у коллоидных растворов может быть жидкая, как, например, куриный белок, разбавленный в воде, или твердая — на примере коллоидного золота.

Если частицы дисперсной фазы крупны (крупнее 0,2 микрона) и хорошо видны в микроскоп, то такая система относится к грубым дисперсиям. Они могут быть в виде эмульсий, когда взвешенные частицы жидкие (например, частицы жира в молоке) и суспензий, когда они тверды (например, тушь).

При коллоидном состоянии происходит сильное увеличение внутренних поверхностей мицелл, входящих в коллоид. Такое развитие внутренних поверхностей способствует адсорбции на поверхности этих частиц веществ, участвующих в жизненных процессах плазмы. Эти вещества тогда легко подвергаются химическому изменению, так как при адсорбции на поверхности мицелл необычайно сильно развивается явление катализа, капиллярные и электрохимические силы, имеющие первостепенное значение в жизнедеятельности плазмы.

Благодаря одноименным электрическим зарядам, возникающим на поверхности мицелл, они находятся в состоянии броуновского движения, постоянно отталкиваясь друг от друга (вследствие одноименности электрических зарядов). Эти заряды обусловлены ионизацией раствора и поглощением ионов поверхностью мицелл. Электрические заряды создают состояние устойчивости коллоидного раствора и не допускают склеивания (агглютинирования) его частиц. Если же заряд снизить, прибавлением, например, нейтральной соли, то мицеллы начинают слипаться в комочки и падать на дно. Происходит осаждение, или коагуляция, которая носит необратимый характер¹.

Однако у другого рода коллоидов, называемых гидрофильными, т. е. водолюбивыми, устойчивость зависит не только от наличия электрического заряда, но и от водной оболочки, которой окружена мицелла. В этой оболочке молекулы воды имеют строго правильную ориентировку. Белки относятся к гидрофильным коллоидам и составляют основу протоплазмы.

Особенностью гидрофильного коллоида является его большая устойчивость при действии осадителя. Чтобы осадить частицу гидрофильного коллоида, нужно большое количество осадителя. Осаждение происходит после того как осадителем будет отнята вода, окружающая мицеллы. Однако, гидрофильные коллоиды обладают способностью восстановления коллоидного состояния при прибавлении воды, т. е. при изменении концентрации осадителя. Следовательно, коллоидам плазмы свойственна так называемая гидрофиль-

¹ Эти явления свойственны гидрофобным коллоидам, устойчивость которых обусловлена зарядами частиц.

ность. Само коллоидное состояние зависит от наличия большого количества воды между частицами коллоидного раствора. При уменьшении этого количества воды, как, например, при созревании семян, образуется «студень» (гель) большей или меньшей плотности. В отличие от коагуляции, при образовании студня слипания частиц не происходит. Студень при наличии воды может вновь разбухать и разжижаться, т. е. переходит в состояние золя, что в значительной мере обуславливает степень вязкости плазмы. В этой обратимости проявляется одно из свойств клеточных коллоидов как живого вещества. Вязкость плазмы может сильно изменяться и быть от 2 до 9 тысяч раз больше, чем вязкость воды. Состоянием вязкости протоплазмы определяется интенсивность и даже характер процессов обмена у растений. Для определения степени вязкости плазмы существуют различные способы.

Проницаемость плазмы. Осмотическое давление. Плазмолиз. В клетке в результате ее жизнедеятельности образуется клеточный сок, обособляющийся в плазме клеток образовательной ткани в виде отдельных включений — вакуолей, сначала очень маленьких и едва заметных. Клетки постепенно разрастаются, а вместе с тем разрастаются вакуоли, сливаются между собой и часто образуют одну крупную вакуоль в середине клетки. Плазма оттесняется ею и в виде тонкого слоя выстилает оболочку клетки с внутренней стороны. Иногда плазма в виде нитей, тяжей пересекает в разных направлениях вакуоль (см. рис. 1).

Клеточный сок представляет собой раствор разнообразных веществ и вместе с тем запас воды, необходимый для жизнедеятельности клетки. Благодаря содержанию в клеточном соке органических веществ (сахара), солей и других солей, растворы которых удерживают и притягивают воду, клеточный сок увеличивается в объеме, и в вакуолях создается внутреннее давление на стенки клетки и на слой протоплазмы, выстилающий их совнутри. Оболочка клетки, благодаря своей упругости, стремится сжаться и оказывает давление на содержимое клетки. Это давление, производимое оболочкой клетки на ее содержимое, носит название тургорного давления, а состояние напряжения клетки — тургора. Благодаря эластичности клеточная оболочка растягивается, что вероятно имеет значение для ее роста, а растение, его органы поддерживаются в напряженном состоянии, например, листья или травянистые стебли у некоторых растений. Если расход воды не пополняется у растений, то эта напряженность падает, и ткани растения становятся вялыми. При этом вакуоля уменьшается, протоплазма съеживается, тургор ослабевает, но протоплазма не отстает от стенок клетки и последние сморщиваются. Это явление называется цитогорризом. При поступлении воды путем ее всасывания клеткой, тургор восстанавливается, а тургорное давление возрастает до момента полного насыщения клетки водой.

Явление тургора связано со свойством проницаемости цитоплазмы, под которой понимается ее способность про-

пускать через себя воду и растворы определенных веществ из окружающей среды. Одновременно плазмой проявляется способность в той или иной мере задерживать растворенные вещества. Проницаемость и непроницаемость представляет собой важнейшее противоречие в жизни клеток, благодаря которому регулируется поступление питательных веществ и передвижение их из одной клетки в другую, т. е. процессы обмена и питания. Избирательная проницаемость обуславливается сложной структурой живой плазмы, особенно ее плазмалеммы и тонопласта, которые обладают свойством, близким к полупроницаемой перегородке, или перепонке. Но полупроницаемые перегородки, например, пергамент, животный пузырь по своим свойствам сильно отличны от плазмы, так как их полупроницаемость обусловлена незначительной величиной пор, через которые проходят мелкие молекулы раствора быстрее, чем крупные.

В процессе усиленной жизнедеятельности растительная клетка находится в состоянии тургора. Плазматический стенный слой протопласта прижат к оболочке, которая в таком случае находится в несколько напряженном состоянии. Тургор является следствием осмотического давления клеточного сока, который благодаря своей относительно высокой концентрации притягивает воду в клетку, в силу чего происходит давление на плазму. Вхождение воды внутрь, сквозь плазму, как перепонку, называется *эндосмосом*, а выход растворенного вещества наружу — *экзосмосом*. Вообще прохождение воды, жидких и растворенных веществ через перепонки называется *осмосом*.

Осмотическое давление развивается в случае перевеса *эндосмоса* над *экзосмосом*.

В отличие от физического осмоса протоплазма обладает избирательной способностью пропускать через себя или только растворителя (в данном случае воду), без растворенных в нем веществ, или самый раствор.

Если подействовать на живые клетки раствором сахара или различных солей, при условии, что концентрация раствора будет выше концентрации клеточного сока, искусственно можно вызвать отставание цитоплазмы от стенок клетки, ее *сжеживание*.

Растворы могут проходить через клеточную оболочку. Но далее внутрь клетки, через выстилающий ее с внутренней стороны слой цитоплазмы растворенные вещества не проникают, а потому концентрация раствора клеточного сока не будет повышаться. Вода клеточного сока легко проникает через цитоплазму и впитывается ею. Поэтому окружающий клетку концентрированный раствор будет притягивать воду из клетки и обезвоживать цитоплазму, обезвоженная цитоплазма — впитывать в себя воду из вакуоли. Эта последняя, отдавая воду, сократится в размере, а ее содержимое сделается более концентрированным. В силу сокращения вакуоли цитоплазма *сжеживается*, отстает от стенки клетки. Это явление называется *плазмолизом*.

Уменьшение объема цитоплазмы происходит до тех пор, пока не сравняются концентрации клеточного сока и раствора, в который помещена клетка.

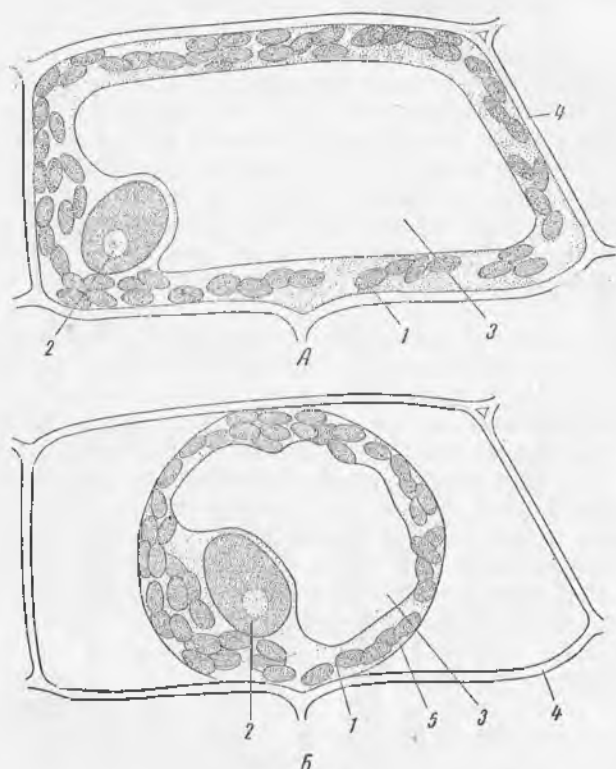


Рис. 5. Плазмолиз. А — клетка до плазмолиза; протоплазма прилегает к клеточной оболочке; Б — та же клетка после плазмолиза; протопласт съёжён, заметна плазмалемма цитоплазмы.

1 — протоплазма с хлоропластами, 2 — ядро с ядрышком, 3 — вакуоли, 4 — клеточная оболочка, 5 — плазмалемма.

Для того чтобы наблюдать явление плазмолиза, т. е. съеживания цитоплазмы в клетке, растительные клетки сначала помещают под микроскоп в каплю воды. В воде клетки будут находиться в состоянии тургора. При последующей постепенной замене воды 5%-ным раствором хлористого натрия, 10%-ным раствором азотнокислого калия или крепким раствором сахара (которые не убивают протоплазму), клетка немного уменьшится в размере, а затем внешний слой цитоплазмы (плазмалемма) начинает отставать от клеточной стенки, и содержимое клетки принимает форму шарика. Оно при

этом остается живым в течение нескольких дней и, при продолжительном нахождении в состоянии плазмолиза, может образовать новую оболочку. Это выпуклый плазмолиз (рис. 5). При действии сильно концентрированных растворов плазмолиз происходит быстро, но отставание кожного слоя протоплазмы от стенок тогда

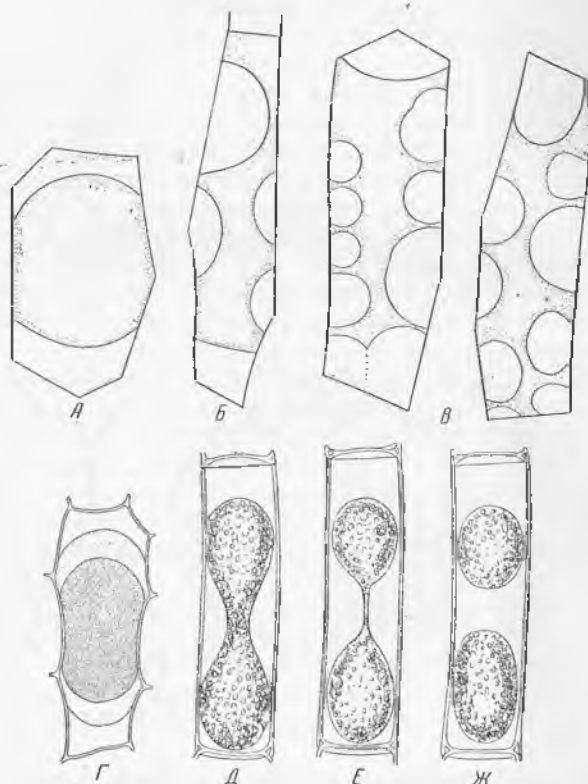


Рис. 6. Схемы различных форм плазмолиза: А—выпуклый; Б—вогнутый; В—судорожный, или спазматический; Г—колпачковый; Д, Е, Ж—с перегородкой падвое (*Oedogonium*).

присходит неравномерно. Получаются вогнутые поверхности. Такой плазмолиз носит название вогнутого, или судорожного. При действии крепких растворов содержимое клетки может разбиться на два-три отдельных шара.

Плазмолиз можно хорошо наблюдать у клеток, имеющих окрашенный клеточный сок, например, у клеток красной свёклы, у кожицы традесканции. При плазмолизе внешний слой цитоплазмы, отстающий от клеточной стенки, становится хорошо видным благодаря прозрачности. Он ясно отграничивает вакуолю с ее красным клеточным соком (рис. 6).

Если же перенести плазмоллизированную клетку в воду, то вода, пропущенная цитоплазмой, поступит и в вакуоль, которая вновь начнет разрастаться, цитоплазма вновь будет оттеснена к оболочке клетки, клетка примет прежний объем. Такое явление носит название деплазмолиза.

Форма плазмолиза может служить показателем вязкости плазмы. При меньшей вязкости плазмы протопласт при плазмоллизе получает округлые очертания, а при большей вязкости он способен удерживаться у стенки клетки в некоторых ее местах, так что плазмоллиз становится вогнутым, или судорожным. Но эта форма плазмолиза получается также при быстром плазмоллизе под влиянием концентрированных растворов солей, применяемых для того чтобы вызвать плазмоллиз. Вязкость плазмы может отчасти характеризоваться временем, необходимым для получения явления выпуклого плазмолиза.

При плазмоллизе происходит съезживание плазмы, сокращение ее объема, но внешние слои ее при этом не сморщиваются. При деплазмоллизе, когда плазма увеличивает свой объем, внешний слой ее не разрывается, а растягивается. Таким образом явление плазмолиза дает возможность выявить одну из физических особенностей протоплазмы, ее сократимость и растяжимость.

В соответствии с исследованиями П. А. Генкеля, следует отличать состояние плазмы покоящихся клеток от плазмолиза. В семенах, зимой в листьях, коре и т. д. плазма обособляется от стенок клеток, и связь между протопластами соседних клеток нарушается. Плазма в таком состоянии обособления становится более вязкой.

Поступление воды в клетку. Осмотическое давление играет большую роль в поступлении воды в клетку, что зависит от наличия в клетке сосущей силы.

Сосущая сила развивается вследствие разности между тургорным и осмотическим давлением.

Осмотическое давление определяется давлением воды и растворов клеточного сока на протоплазму, благодаря чему эластично растягивается клеточная оболочка. Ее сопротивление против растягивания и, следовательно, осмотического давления, вызывает давление на содержимое клетки, т. е. тургорное давление.

При плазмоллизе тургорное давление исключается, а сосущая сила поэтому достигает максимальной величины и равна осмотическому давлению. При насыщении клетки водой осмотическое давление вызывает тургорное давление и сосущая сила будет уменьшаться, пока не дойдет до нуля, при полном насыщении клетки водой, когда осмотическое давление будет равняться тургорному давлению.

Сосущая сила в растении поэтому все время меняется. Поступление воды в растение все время регулируется единством противоречивых отношений осмотического давления и тургорного давления. Чем больше сосущая сила (т. е. чем сильнее противоречие), тем сильнее поступление воды в клетку.

Химический состав плазмы. Все исследования подтверждают сложность химического состава протоплазмы. Она обладает слабощелочной реакцией (т. е. в плазматической массе красная лакмусовая бумажка синееет). Вероятнее, что плазма амфотерна, т. е. она обладает способностью слабощелочной и слабокислой реакции в зависимости от жизнедеятельности. Наиболее важными из веществ, характерных для плазмы, являются белковые вещества, или протеиновые, как химическая основа жизнедеятельности плазмы. Без белков не может быть плазмы. Энгельс в «Диалектике природы» писал, что «жизнь — это способ существования белковых тел, существенным моментом которого является *постоянный обмен веществ с окружающей их внешней природой*, причем с прекращением этого обмена веществ прекращается и жизнь, что приводит к разложению белка»¹; «...этот способ существования состоит по своему существу в постоянном самообновлении химических составных частей этих тел»².

Белковые вещества отличаются сложностью состава. В них входят всегда углерод (55—56%), водород (6,5—7,5%), кислород (20—25%), азот (15—18%), немного серы (0,3—2,5%), а иногда и фосфор. Вместе с белками и в тесном с ними контакте в плазме обязательно находятся жироподобные вещества — липиды. Липоиды, всегда сопровождающие белки в живой плазме, имеют не менее сложный состав и высокий молекулярный вес. Химически они близки к жирам. Многие из них содержат фосфор и содержащие азот органические основания. Липоиды нерастворимы в воде. Входя в состав поверхностного слоя плазмы клеток, липоиды обуславливают возможность проникновения ряда веществ в плазму, нерастворимых в воде, но растворимых в липоидах. Липоиды влияют также на избирательную проницаемость плазмы, на распределение различных веществ в плазме и повышают адсорбционную способность поверхностных слоев плазмы.

Кроме указанных веществ, плазма содержит углеводы, жиры и целый ряд неорганических соединений. В связи с жизнедеятельностью плазмы меняется и ее химический состав. Среди веществ, входящих в плазму, преобладает вода, составляющая 70 и более процентов от ее веса. Но плазма никогда не смешивается с водой, она резко ограничена от клеточного сока. В семенах плазма затвердевает, а в клетках, содержащих жидкий клеточный сок, она находится в состоянии более или менее водянистой, легко подвижной слизи.

Для обнаружения протоплазмы в клетках растений пользуются различными красящими веществами. Для прижизненной окраски применяют иод и слабые растворы анилиновых красителей.

Для исследования химического состава протоплазмы используются голые протоплазматические массы плазмодия миксомицетов, или слизистых грибов, например, *Aethalium septicum* (или *Fuligo*

¹ Ф. Энгельс, Диалектика природы, Госполитиздат, 1948, стр. 246.

² Ф. Энгельс, Анти-Дюринг, Госполитиздат, 1948, стр. 77.

septicum), который образует слизистые массы яркожелтого цвета на корье, употребляемом для дубления кож:

Анализ протоплазматической массы плазмодия слизистого гриба Фулгия дал следующие результаты (в %):

вода	— 82,6
сухие вещества	— 17,4
	100,0%

Сухие вещества, входящие в состав плазмодия.

А) Растворимые в воде (40,7%):

Аминокислоты, пуриновые основания, аспарагин и т. д.	— 24,3
Моносахариды	— 14,2
Альбумины	— 2,2

Б) Нерастворимые в воде (59,3%):

Нуклеопротеиды	— 32,3
Свободные нуклеиновые кислоты	— 2,5
Глобулин	— 0,5
Альбумины	— 2,2
Липопротеиды	— 4,8
Нейтральные жиры	— 6,8
Фитостерин	— 3,2
Фосфатиды	— 1,3
Другие органические соединения (полисахариды, пигменты, смолы)	— 3,5
Минеральные вещества, из которых половина экстрагируется водой	— 2,2
	100,0%

В плазме растений содержится относительно больше углеводов нежели белков, а в плазме животных — наоборот.

Движение плазмы. Движение (самодвижение) плазмы служит одним из показателей ее жизнедеятельности. С помощью своеобразного движения ресничек или жгутиков голые клетки низших растений (например, хламидомонада) способны перемещаться. Эти реснички состоят из плазмы и являются нитевидными выростами ее незернистого слоя. В данном случае передвигается в пространстве весь организм. Движение голой протоплазмы можно легко (невооруженным глазом) наблюдать у группы слизистых грибов, или миксомицетов. На известной стадии своего развития клетки этих грибов принимают вид слизистого комочка, наподобие амебы. Эти амебовидные клетки называются микса-амебам и, а их движение называется амебонидным. Микса-амебы при движении выпускают из наружного, лишнего зернистости слоя длинные слизистые выросты — псевдоподии (ложные ножки). Размножаясь и скопляясь, микса-амебы образуют

слизистые плазмодии, которые обнаруживают движение всей своей массы, реагируя на влажность, свет, температуру.

Но и плазме, находящейся в замкнутой клетке, также свойственно движение. Различают два вида движения плазмы: вращательное и струйчатое. В движении не принимает участия самый наружный прозрачный слой цитоплазмы, т. е. плазмалемма и самый внутренний, вакуолярный, т. е. тонопласт. При вращательном движении зернистый слой цитоплазмы обычно вместе с зернами хлорофилла поднимается по боковой стенке клеточной оболочки и опускается по противоположной. Движением зернистого слоя цитоплазмы увлекается и ядро, но оно передвигается более замедленно. Вращательное движение хорошо наблюдается в клетках у водных растений, как валлиснерия, элодея. Под микроскопом они рассматриваются в воде, т. е. в сходной для них среде. Во всех клетках растения цитоплазма движется в определенном направлении. Скорость ее движения равна скорости передвижения часовой стрелки. В зависимости от условий, за одну минуту зернышки цитоплазмы проходят расстояние от 0,3, 1,2 мм до 10 мм. Струйчатое движение наблюдается в клетках волосков, тычиночных нитей традесканции и жгучих волосков крапивы, когда сама протоплазма расположена не только вдоль стенок клетки, но и образует тяжи, идущие в различных направлениях, пересекающих полость клетки, заполненной клеточным соком. Ядро клетки находится тогда в цитоплазме в центре клетки, как бы в подвешенном состоянии среди пересекающихся здесь нитей. При струйчатом движении потоки зернистого слоя цитоплазмы могут иметь различное направление даже в одном ее тяже. При этом может медленно изменяться и самое расположение цитоплазмы вплоть до исчезновения или образования новых нитей, новых вакуолей. При струйчатом движении самый внешний слой плазмы (плазмалемма) остается относительно неподвижным (рис. 7).

Движение протоплазмы в замкнутой клетке может видоизменяться, и двумя типами вращательного и струйчатого движения не исчерпываются его формы. Движение плазмы, повидимому, способствует ускорению и облегчению процесса обмена веществ в клетке. Для проявления движения необходимы соответствующие условия: наличие кислорода в окружающей атмосфере или в воде, температурный оптимум, лежащий между 0 и 38 градусами и др.

Движение свойственно живой плазме, находящейся в состоянии вязкой жидкости.

Вообще, для процесса жизнедеятельности протоплазмы необходимы определенные условия, но для разных растений они могут быть далеко не сходными. Одни и те же условия в разные моменты жизни растения могут влиять на него не в одинаковой степени. Так, иглы (листья) хвойных зимой выдерживают морозы до 30—40 градусов, а летом гибнут при искусственном охлаждении

в — 8 градусов. Зародыши семян, где протоплазма сильно обезвожена, мало чувствительны к морозу и могут выносить температуру жидкого воздуха, а проросшие семена гибнут при — 8 — 10 градусах. Сухие семена выдерживают нагревание до 100 градусов, а для прорастающих семян, где протоплазма находится в жидком состоянии, нагревание до 50—60 градусов становится

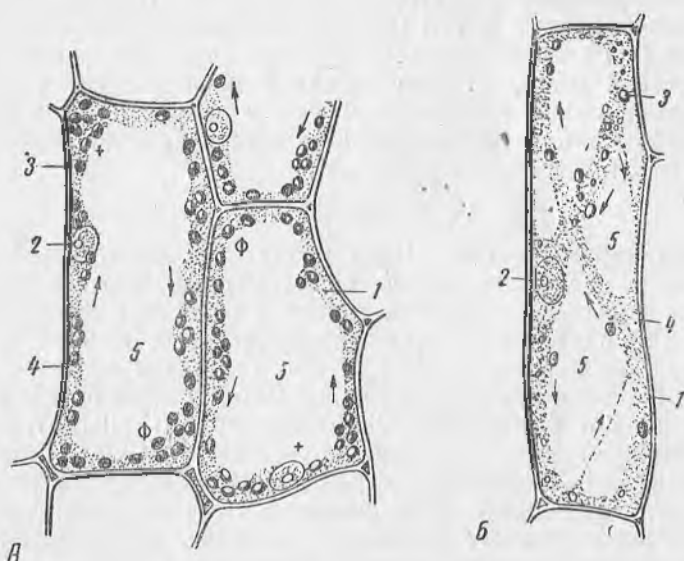


Рис. 7. Движение протоплазмы. А — вращательное движение протоплазмы в клетках листа валлиснерии (*Vallisneria spiralis*); Б — струйчатое движение протоплазмы в клетке традесканции (*Tradescantia virginica*).

1 — протоплазма, 2 — ядро с ядрышком, 3 — хлоропласт, 4 — клеточная оболочка, 5 — вакуоля.

гибельным. Живая плазма плазмолизируется, что не свойственно мертвой протоплазме. Живая протоплазма не пропускает через себя различные красящие вещества, находящиеся в растворе. Так, красящее вещество клеточного сока свёклы не проходит сквозь живую плазму, когда кусочек свёклы находится в воде при температуре ниже 60 градусов, но при температуре 60 градусов и выше плазма кусочка свёклы теряет свои жизненные свойства. Она более неспособна задержать раствор клеточного сока, он легко проникает сквозь нее и окрашивает воду в красный цвет. Живая плазма не проницаема для сахара, селитры и др. солей.

Мертвая плазма легко окрашивается различными анилиновыми красителями — кармином, эозином в водном растворе или спиртовом, фуксином, гематоксилином. Иод в 5—10%-ном спиртовом растворе или водном растворе иодистого калия окрашивает протоплазму в желтый или бурый цвет.

Этими реактивами и пользуются для обнаружения протоплазмы в клетках анализируемого растения.

Протоплазма представляет собой основу живого вещества, а основными веществами, ее составляющими, являются белки.

Как указал Энгельс, из обмена веществ и свойственной белкам пластичности «...вытекают все прочие простейшие факторы жизни: *раздражимость*, которая заключается уже во взаимодействии между белком и его пищей; *сокращаемость*, обнаруживающаяся уже на очень низкой ступени при поглощении пищи; *способность к росту*, которая на самой низшей ступени включает размножение путем деления; *внутреннее движение*, без которого невозможно ни поглощение, ни ассимилирование пищи»¹ (курсив наш — М. К.)

ЯДРО

Общая характеристика. Ядро входит в состав живой клетки, как одна из основных частей ее структуры, как ее органоид. Огромное большинство клеток растений содержит одно ядро, они одноядерные; но клетки тела некоторых низших растений содержат большое число ядер, и они относятся к многоядерным клеткам. Многоядерные клетки встречаются у водорослей: вошерия (*Vaucheria*), ботридиум (*Botrydium*), каулерпа (*Caulerpa*), кладофора (*Cladophora*), а также у грибов: сапролегния (*Saprolegnia*) и др.

Наличие оформленного ядра некоторыми исследователями отрицается для бактерий и синезеленых водорослей, а другие исследователи признают у бактерий наличие одного или нескольких ядер, занимающих незначительную часть клетки.

Имеются утверждения также о том, что ядро бактерий находится в плазме клетки в особом рассеянном (диффузном) состоянии. Во всяком случае за последнее время получены неоспоримые доказательства наличия ядерного вещества в значительном количестве в клетках бактерий, и вопрос о наличии в том или ином виде ядра у бактерий и синезеленых водорослей решается в положительном смысле. Эти данные получены советскими учеными: А. Имшенецким (теория диффузного ядра) и М. Пешковым.

Во всяком случае, ядро как форменное образование и пластиды возникли в процессе эволюционного развития клеточной структуры из протоплазмы, что доказывается работами О. Б. Лепешинской «О клеткообразовании из живого вещества» (см. об этом дальше).

Ядра не одинаковы у разных растений как по своей величине, так и по форме. У низших растений ядра очень мелки (1—2 микрона в диаметре) и поэтому очень трудны для исследования, а у высших растений они более крупны (4—8 микрон), достигая 500—600 микрон в диаметре в яйцеклетках саговников (род голосемных растений).

¹ Ф. Энгельс, Анти-Дюринг, Госполитиздат, 1948, стр. 78.

Форма ядра очень различна, но по большей части ядра округлы или чечевицеобразны, или принимают более вытянутую веретенообразную форму, если клетки удлинены. Форма ядра и его величина иногда разнятся даже у одного и того же растения в различных его органах.

Ядро всегда включено в плазматическую массу клетки, но оно обычно находится в ней как форменное образование и явственно

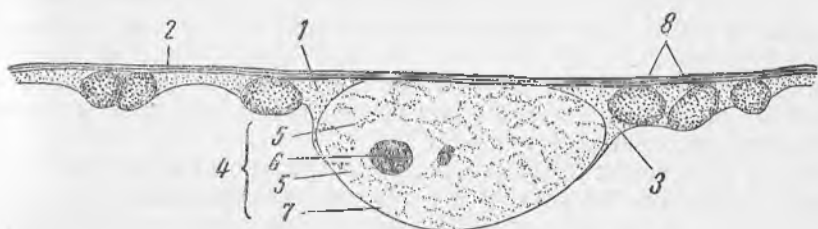


Рис. 8. Часть клетки листа элодеи с ядром после фиксации и окрашивания.

1 — зернистый слой цитоплазмы, 2 — плазмалемма (первичный мешочек), 3 — тонопласт, 4 — ядро, в нем: 5 — карноплазма, 6 — ядрышко, 7 — ядерная оболочка; 8 — хлоропласты.

отделяется от плазмы. Некоторые исследователи считают, что оно одето тончайшей ядерной белковой оболочкой (рис. 8).

Ядро обладает большей лучепреломляемостью, нежели плазма. Поэтому у некоторых растений оно легко обнаруживается в живой клетке, без применения фиксаций, например, в пленке лука. Обычно же ядро бесцветно и при малых своих размерах с трудом обнаруживается в клетке без фиксации и окрашивания.

В клетках, где цитоплазма пронизывает своими нитями центральную вакуолю (клетки волоска тычиночной нити традесканции), ядро находится в центре клетки, в месте пересечения тяжей плазмы. Здесь цитоплазма окружает его со всех сторон и носит название ядерного кармашка (см. рис. 1).

Вообще ядро всегда окружено цитоплазмой и никогда не находится непосредственно в клеточном соке. Находясь в цитоплазме, ядро подвержено вместе с ней движению, но иногда оно остается неподвижным и цитоплазма обтекает вокруг него. Есть указания на то, что ядро может активно передвигаться наподобие амёб. Надо признать ошибочными представления о живчиках (мужских гаметах) некоторых растений, как об измененном ядре без цитоплазмы. Только реснички их признавались плазменным образованием. Исследование В. И. Беляева показали, что живчики представляют собой голую клетку с ядром и цитоплазмой, т. е. живчики являются протопластом. Исследованиями С. Г. Навашина и его ученицы К. Ю. Кострюковой подтверждается и для цветковых, что спермии всегда являются хорошо сформированными

клетками, т. е. что и у них имеется ядро, окруженное цитоплазмой.

Ядро играет существенную роль в процессах жизнедеятельности растения, в процессах его роста и развития.

Ядро не может жить вне цитоплазмы. Оно является необходимой частью всякой полноценной жизнеспособной клетки.

Структура ядра. Выяснение ядерной структуры имеет большое значение для правильного понимания жизненных процессов, совершающихся в ядре, особенно при делении клеток, когда в нем происходят настолько сильные изменения, что оно теряет свою индивидуальность.

Выяснение структуры ядра имеет решающее значение для правильного понимания теоретических основ наследственности и изменчивости растительных организмов.

Еще в 80-х годах прошлого века в структуре ядра Флеммингом усматривалась особая сеть, или остов, из хроматинового вещества. Этому остову затем начали придавать особое значение. Утверждалось, что он всегда имеется в ядре и в нем сосредоточено вещество наследственности. Вместе с остовом ядра это вещество наследственности без изменений переходит при делении клеток от одной клетки в другую, из одного организма во все последующие.

Новые исследования О. Б. Лепешинской о клеткообразовании из живого вещества, не имеющего клеточной структуры, и данные о физических свойствах ядра, полученные цитологом П. В. Макаровым, опровергают положение Флемминга и утверждения морганистов о веществе наследственности.

Исследования Макарова показали, что ядерный материал обладает тягуче-жидкой консистенцией, более плотной и вязкой, нежели цитоплазма. Поэтому ядра при соприкосновении могут сливаться в одну общую массу. Жидкая консистенция ядра доказывается тем, что в них наблюдается броуновское движение частиц. Оно было отмечено еще Гайдуковым в 1910 г.

При жизни ядра обычно состоят из совершенно однородной по своей структуре плазматической массы — *кариоплазмы* — и имеют вид бесструктурных пузырьков, в которых заметны ядрышки. Ядерный материал находится в коллоидно-дисперсном состоянии в виде двух комплексов: ядерного сока (кариолимфы) и равномерно распределенного по всему пространству ядра ядерного вещества — *хроматина*, для которого кариолимфа является дисперсионной средой. Кариоплазма является гидрофильным золем. Ядро само по себе нерастворимо в цитоплазме и не смешивается с ней. В силу этого ядро представляет собой морфологически обособленную часть клетки, и наличие ядерной оболочки не является необходимостью.

Постоянная микроскопическая структура в ядре отсутствует, хотя в состав его плазмы входит бесчисленное количество нитевидных молекул или мицелл нуклеопротеидов. Распределяясь в ядерном материале, они могут придавать ему структуру типичную

для геля, который может перейти в состояние золя и обратно. В ядре может изменяться вязкость в зависимости от степени связей мицелл друг с другом.

Ядро имеет непосредственную и непрерывную взаимосвязь с цитоплазмой, через которую из внешней среды поступают различные вещества в ядро, где они перерабатываются, ассимилируются или переходят переработанные вновь в цитоплазму. В ядре происходят и окислительные, и восстановительные процессы.

Химический состав. В химическом отношении кариоплазма ядра сходна с цитоплазмой, и основа ядра мало чем отличается от белковых веществ плазмы. Хроматин ядра также образован белковыми веществами, но содержащими фосфор. Эти белковые вещества называются нуклеопротеидами. Они представляют собой сложное соединение белков с нуклеиновой кислотой, обладающее свойством не растворяться нацело в желудочном соке. У нуклеопротеидов пепсин отщепляет белковую группу, оставляя неперевариваемый нуклеин. Нуклеопротеиды в небольшом количестве встречаются и в цитоплазме. Ядро имеет кислотные свойства вследствие нахождения в нем нуклеиновой кислоты.

Роль ядра в жизнедеятельности клетки. Ядро, как постоянный элемент протопласта, играет важную роль в жизнедеятельности клетки. И. И. Герасимов получил клетки водоросли спирогиры, лишенные ядер. Эти клетки были способны к обмену и накоплению питательных веществ. Но правильность обмена у них была нарушена, и они вскоре погибли. И. И. Герасимов в своих исследованиях над ростом клеток в связи с увеличением ядерной массы при нарушении хода деления ядра установил, что у полученных двуядерных клеток спирогиры наблюдался более энергичный рост клетки. Герасимов произвел целый ряд других экспериментов и наблюдений над жизненными процессами, происходящими в клетке. Своей работой «К физиологии клетки» (1904) И. И. Герасимов заложил основу для исследования в этой чрезвычайно важной области ботаники.

Ядру приписывается роль регулятора процесса обмена. Оно участвует в процессах роста и формирования клеток и, в частности, в образовании клеточной оболочки.

Так, при плазмоллизе одноядерных удлинённых клеток, когда содержимое клетки делится на два шара, оболочкой покрывается лишь шар, содержащий ядро. Это говорит о какой-то особой роли ядра при образовании клеточной оболочки.

Для изучения структуры ядра прибегают к фиксации его действием ядовитых веществ на живую клетку (водный раствор сулемы, крепкого спирта, формалина, хромовой, осмиевой, уксусной кислоты и др.), а затем — окрашиванию гематоксилином и анилиновыми красителями. Ядро скорее и сильнее окрашивается ими нежели цитоплазма. Лучшим реактивом для фиксации прижизненных клеточных структур является четырехокись осмия (OsO_4), не вызывающая свертывания белков.

Ядрышки. Ядрышки, одно или несколько, находятся внутри ядра в виде очень небольшого шаровидного тельца, состоящего из полужидкой, более вязкой, нежели карิโอплазма, массы. Это тельце способно сильнее преломлять свет, чем карิโอплазма.

В меристематических клетках, т. е. молодых клетках, которые дают начало многообразию всех клеток организма, величина ядрышек более значительна. Они имеют в большинстве случаев шаровидную форму, реже палочковидную или какую-либо иную. Ядрышки могут перемещаться в жидкой среде ядра. Иногда они прорывают ядерную оболочку и перемещаются из ядра в цитоплазму. Ядрышко обладает высокой вязкостью, так что иглой микроманипулятора его можно разрезать на части (рис. 9).

В состав ядрышка входят белки, протеиды, липоиды, сахара. Роль ядрышка для ядра и самой клетки остается еще неясной.

ПЛАСТИДЫ

Пластиды находятся в плазме клеток зеленых растений. Незеленые растения, как слизевки, бактерии, грибы, а также синезеленые водоросли, большинство жгутиковых и некоторые паразитические цветковые растения, пластид не имеют. Пластиды имеют вид зерен разной формы или палочек, то окрашенных, то бесцветных. Они погружены в цитоплазму клетки. Пластиды состоят из белково-липидной основы, которая носит название стромы. С ней связаны пигменты, придающие окраску пластидам. Пластиды — это плазматические внутренние вспомогательные органоиды клетки. Они играют большую роль в процессах питания растений, образования органических веществ, так называемых пластических запасных веществ. Пластиды составляют характерное образование растительной клетки и являются одним из отличий ее от животной клетки.

У растений пластиды можно видеть во всех живых клетках. В избытке они находятся в клетках, выполняющих работу по фотосинтезу, и в клетках запасных органов.

Пластиды обнаруживаются в молодых клетках первичной образовательной ткани. Пластиды образуются из хондриосом плазмы. У более зрелых клеток они становятся заметными и имеют вид круглоовальных или неправильной формы зерен.

Во взрослом состоянии пластиды размножаются делением, путем простой перетяжки, благодаря чему они во множестве встречаются в некоторых живых клетках растения. В клетках одно-клеточных растений обычно развиваются одиночные пластиды.

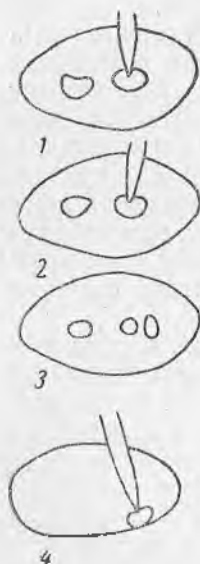


Рис. 9. Опыты микроманипуляции над ядрышками, иллюстрирующие их высокую плотность. 1—3—разрезание ядра на две части, 4—перемещение ядрышка в ядерной мембране.

Разнообразные по функциям и по окраске пластиды подразделяются на три основные группы:

1) лейкопласты — («лейкос» — белый) бесцветные пластиды, не имеющие пигмента;

2) хлоропласты — («хлорос» — зеленый), имеющие зеленую окраску;

3) хромопласты — («хромо» — цвет, краска), имеющие окраску другого, не зеленого, цвета (желтую, оранжевую или красную). Они обладают способностью переходить одни в другие. Так, зеленая окраска незрелых плодов помидор сменяется при созревании на красную, так как хлоропласты здесь переходят в хромопласты. Наоборот, выступившая из земли верхушка корнеплода моркови зеленеет, так как хромопласты переходят здесь в хлоропласты. Вырытый и оставленный на свету картофель зеленеет — лейкопласты его переходят в хлоропласты.

Лейкопласты (рис. 10) имеют форму мелких зернышек шарообразной или веретенообразной формы и находятся обычно в значительном количестве рассеянными в плазме, более концентрируясь вокруг ядра, что можно видеть в клетках кожицы традесканции. Не все лейкопласты одинаковы по своим отправлениям и значению в жизни растения. Среди них выделяются своей важной ролью крахмалообразователи, или амилопласты, находящиеся в подземных запасных органах растения (корневищах, клубнях и в корнях). Они образуют запасный крахмал за счет сахара, притекающего из листьев в запасяющие органы.

Назначение другой группы лейкопластов, находящихся в клетках кожицы, в цитоплазме женских половых клеток, спор, остается невыясненным.

Хлоропласты имеют зеленую окраску, отчего зависит зеленый цвет растений и в первую очередь его листа. Они играют важнейшую роль в образовании клеткой живого вещества. У высших растений они имеют форму зерен округлого или овального, или угловатого очертания, поэтому их называют хлорофилловыми зернами. У водорослей хлоропласты, называемые хроматофорами, принимают форму звезд, диска, неправильной сети, спирально изогнутой ленты и т. п. Хлорофилловые зерна во взрослых клетках обычно равны 4—6 микронам, но у некоторых растений они крупнее и достигают в диаметре до 24 микронов. Число их в одной клетке листа растения колеблется от 20 до 36.

Хлорофилловые зерна размещаются в цитоплазме в ее зернистом слое и перемещаются вместе с ее током в клетке, увлеченные ее движением. Но хлоропласты способны и к активному передвижению со скоростью 0,12 микронов в секунду в соответствии с освещением листа, с силой и направлением света.

Активно передвигаясь, хлорофилловые зерна на ярком солнечном свете занимают место у боковых клеточных стенок, освещаемых скользящими вдоль них лучами солнца, т. е. получающих минимум освещения.

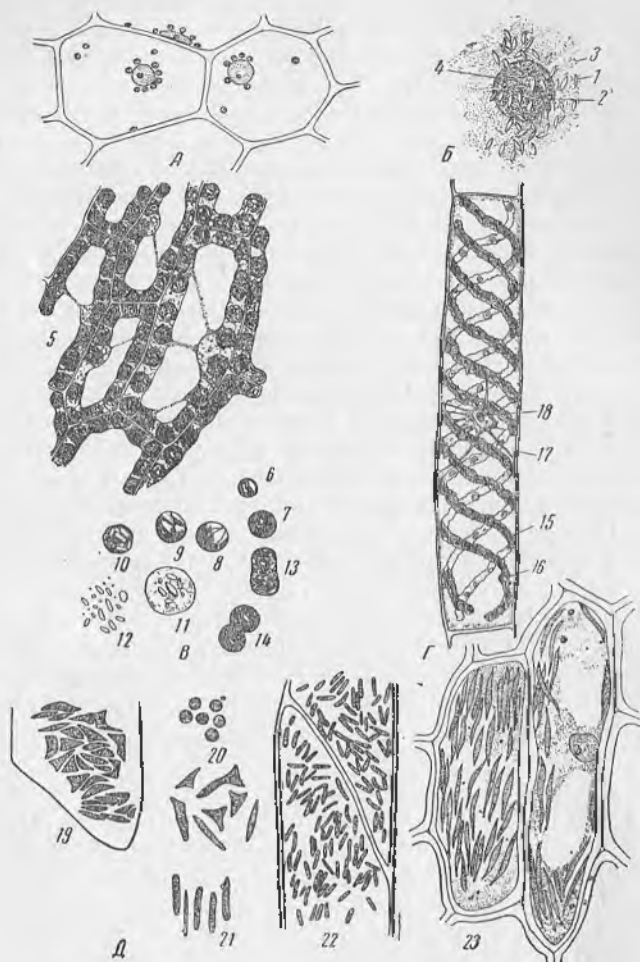


Рис. 10. Пластиды. А, Б — лейкопласты: А — лейкопласты с ядрами в клетках кожицы традесканции; Б — веретенообразные лейкопласты из корня орхидного растения (*Phajus*); В — хлоропласты; Г — хроматофор; клетка из нити водоросли спирогиры (*Spirogyra*); Д — хромопласты. Различные формы хромопластов.

1 — лейкопласты, 2 — ядро, 3 — протоплазма, 4 — ядрышко, 5 — часть листа мха (*Funaria*); в плазму погружены хлоропласты, заключающие крахмальные крупинки, 6—14 — отдельные хлорофилловые зерна, 6—7 — с крупинками образовавшегося крахмала, 8—10 — хлорофилловое зерно после растворения крахмальных крупинок, 11 — хлорофилловое зерно с содержащимися в нем крупинками крахмала, набухшее в воде, 12 — крахмальные крупинки, оставшиеся после того, как расплылась в воде строма хлорофиллового зерна, 13—14 — деление хлорофилловых зерен, 15 — ленточно-спиральные хроматофоры, 16 — пиреноиды, 17 — протоплазма, 18 — ядро, подвешенное на нитях протоплазмы в середине клетки, 19 — хромопласты в венчике настурции (*Nasturtium*), 20 — в плоде шиповника, 21 — в корнях моркови, 22 — в клетках тюльпана, 23 — в клетках чашечки цветка стрелиции (*Strelitzia*) из банановых.

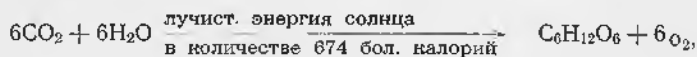
При рассеянном освещении они переползают на стенки перпендикулярные к первым, т. е. на получающие максимум света при этом освещении (рис. 11).

Расположение зерен зависит не только от освещения. Удавалось наблюдать передвижение хлорофилловых зерен к участкам клетки, ближе расположенным к межклетникам, так как по ним поступает углекислота, необходимая в процессе ассимиляции.

Основа пластиды, т. е. строма, бесцветна и состоит из белков и липондов, соединенных между собой в более или менее прочные комплексы. В строме хлоропластов содержится довольно значительное количество железа. Строма имеет оболочку — перистромию, являющуюся плазмменным образованием.

Зеленый цвет хлорофиллового зерна зависит от находящегося в строме зеленого пигмента, который называется хлорофиллом. Блестящими исследованиями К. А. Тимирязева выявлены свойства хлорофилла и вскрыта его роль в синтезе органического вещества.

Хлорофиллом улавливается световая энергия, необходимая для процессов фотосинтеза, т. е. образования на свету органического вещества из неорганических: углекислого газа (CO_2) и воды (H_2O). Процесс этот сложен. В упрощенном виде процесс фотосинтеза можно представить в виде следующей реакции:



т. е. образуется сахар (глюкоза) и выделяется кислород.

Ранее полагали, что кислород при этом процессе отщепляется от углекислого газа и поступает в атмосферу, а углерод остается в листе, где, соединяясь с водой, дает глюкозу.

Но еще в прошлом столетии К. А. Тимирязев и А. Н. Бах высказывали предположение о возможности разложения воды в зеленом листе на свету, т. е. восстановления водорода воды. Советский ученый А. П. Виноградов подтвердил эту точку зрения и доказал, что восстановленный водород соединяется через ряд процессов с углекислым газом, в результате чего образуется сахар (глюкоза), а кислород воды выделяется в воздух.

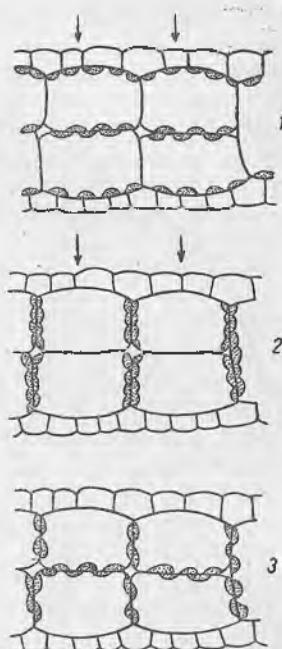


Рис. 11. Положение хлорофилловых зерен в клетках явски (Lemna). При различном освещении.

1 — при рассеянном дневном свете, 2 — при прямом солнечном свете, 3 — ночью. Стрелки указывают направление падающего света.

В образовании глюкозы из углекислого газа и воды принимают участие, кроме хлорофилла, и другие части хлоропласта. Строма своей плазматической основой способствует ходу этого процесса, а кроме того, в строме вырабатывается первичный крахмал ($C_6H_{10}O_5$)¹ из сахара, образующегося в процессе фотосинтеза. Крупинки крахмала могут быть очень малы, едва заметны. Они как бы погружены в строму, а иногда так разрастаются, что занимают почти весь объем хлоропласта (рис. 12). Кроме крахмала, в хлоро-

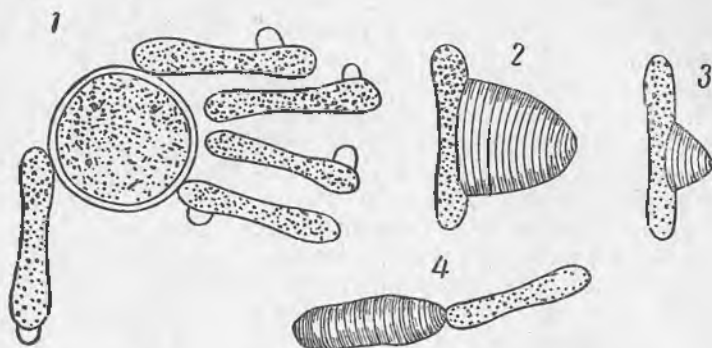


Рис. 12. Рост крахмальных зерен на хлорофилловых зернах в шишках фэйюса (*Phajus maculata*, из орхидных).

1 — клеточное ядро и пять хлорофилловых зерен с выростами крахмальных зерен в виде бородавочек, 2—4 — рост крахмального зерна.

пластах часто обнаруживаются капельки масла, а иногда белковые кристаллы.

Исследования М. С. Цвета показали, что зеленый цвет хлорофилла обусловлен смесью двух компонентов: синезеленого хлорофиллина (хлорофилл *a*) и желтозеленого хлорофиллина (хлорофилл *b*). Химический состав их выражается сложной формулой:



Как видно, хлорофилл *b* отличается наличием шести атомов кислорода вместо пяти и недостатком двух атомов водорода.

Зеленые пластиды листа, кроме хлорофилла *a* и *b*, содержат еще два пигмента желтого цвета: каротин и ксантофилл¹, обозначаемые общим названием каротиноиды. Пигменты, находящиеся в хлорофилле, легко извлекаются спиртом. Строма при этом обесцвечивается, но сохраняет свою величину и форму. Осенью хлорофилл в листе разрушается, а желтые пигменты со-

¹ Химическая формула каротина $C_{40}H_{56}$, а ксантофилла — $C_{40}H_{56}O_2$.

храняются, чем в значительной мере объясняется пожелтение листьев осенью.

У водорослей в состав красящих веществ пластид прибавляются еще новые типы разнообразных пигментов, а потому эти пластиды выделяются в особую группу — хроматофоров (носителей окраски).

В клетках низших растений, не имеющих пластид, пигменты содержатся в протоплазме: бактериохлорин, бактериопурпурин — у бактерий, а хлорофилл, каротин, фикоциан (синий), фикоэритрин (красный) — у синезеленых водорослей и особенно у красных, или багряных водорослей.

Пока еще не известно, как образуется хлорофилл. Для образования его у цветковых растений необходим свет. Развивающиеся в темноте растения обычно имеют слабую желтую или даже белую окраску. Такие этиолированные растения на свету быстро зеленеют. Но пигменты хлоропластов у водорослей, мхов, папоротникообразных, голосеменных способны образовываться в темноте. При уменьшении света, при ухудшении питания (недостаток железа) количество хлорофилла уменьшается, растение бледнеет. Это явление называют хлорозом. При прибавлении солей железа в почву вновь происходит позеленение растения, так как железо является катализатором в процессе образования хлорофилла.

Хлорофилловые зерна могут размножаться делением. Зерно при этом несколько вытягивается, а затем посредине его появляется кольцообразный перехват. Зерно принимает форму бисквита, а затем перехват все более утончается, пока не произойдет деление (см. рис. 10).

Представление о строении хлоропласта сложилось на основе исследований К. А. Тимирязева, произведенных еще в 1903 г. В хлоропластах клеток молодых листьев хлорофилл распределен равномерно в поверхностном слое белков пластиды, а затем он собирается в комочки-гранулы, число которых в одной пластиде доходит до 40—60 и даже 100.

Образование хлоропластов в протопласте и гранул в самом хлоропласте увеличивает окрашенную поверхность в листе, которая в силу этого превышает площадь поверхности листа более чем в 200 раз. Если суммарная площадь листьев посева пшеницы на гектаре составляет 17,5 га, овса — 21 га, картофеля — 40 га, а люцерны — 85 га, то поверхность хлоропластов соответственно возрастает в 200 раз, т. е. площадь их поверхностей в посеве гектара люцерны, например, составляет 17000 га. Образование белковых гранул с хлорофиллом еще в более сильной степени увеличивает эту поверхность и доводит ее до сотен тысяч гектаров на площади посева в один га.

Как показали исследования, хлорофилл высших растений имеет одинаковый химический состав и строение. Но у разных видов растений он соединяется в пластидах с различными свойственны-

ми данному виду белками, от чего зависит качественное различие хлоропластов.

Хромопласты отличаются своей желтой, оранжевой или красноватой окраской. Окраска хромопласта зависит от наличия пигмента, главным образом, каротина и ксантофилла. Каротин в изобилии содержится в корнях моркови, в мякоти арбуза и кожце яблока, в плодах шиповника, рябины, абрикоса. В плодах томата содержится ликопин — пигмент близкий к каротину. Ксантофилл встречается в лепестках цветков различных растений, например, у бальзамина.

По форме хромопласты могут быть шаровидными, трехгранными, иметь вид игл или ромба. Каротин часто образует игольчатые кристаллы и растягивает перистромий, прорывает его и придает пластиде угловатую форму. Наличием хромопластов в цветках и плодах привлекаются насекомые, птицы и другие животные.

Как уже указывалось выше, хромопласты могут образоваться из хлоропласта, например при покраснении плодов, при их созревании или прямо из лейкопластов (в лепестках цветков однодольных растений). Возможно и обратное: превращение хромопластов в хлоропласты, как, например, при позеленении верхушки корня моркови.

Кроме лейкопластов, хромопластов и хлоропластов, в клетках известны еще и другие протоплазмные образования, состоящие из белковых веществ. Сюда относятся пиреноиды, элайопласты (или олеопласты, элеопласты). Пиреноиды известны только у водорослей (зеленых, бурых), у некоторых печеночных мхов (*Anthoceros*). Они содержатся в виде округлых или угловатых телец в хроматофорах. Их нахождение обнаруживается благодаря расположению вокруг них венца крахмальных крупинок.

Элайопласты — образователи масла — встречаются у лилейных и орхидных, по одному в клетке как бесцветные тельца, пропитанные маслом и имеющие шаровидную или гроздевидную форму. Они расположены близ ядра.

Хондриосомы. Хондриосомы встречаются постоянно в протоплазме клеток растений (за исключением бактерий и синезеленых водорослей) и животных и играют какую-то важную роль в жизни клетки. Их роль, однако, до сих пор точно не выяснена. Хондриосомы имеют вид мелких, трудноразличимых в микроскоп зернышек, палочек, нитей. Они возникают в протоплазме. Их рассматривают как зачатки пластид, но большинство хондриосом остается в протоплазме клетки, не подвергаясь никакому превращению. Хондриосомы принимают участие в окислительно-восстановительных процессах клетки. Они вырабатывают различные пигменты, секреты, жир, крахмал. Всю совокупность хондриосом в клетке называют хондрионом.

Химический анализ показывает, что в состав хондриосом входят белковые вещества в сочетании с липоидами (в виде фосфатидов), так что с химической стороны они являются липидо-протеидами.

Таким образом, активные элементы клетки представляют сложный комплекс органоидов в сочетании с цитоплазмой и ядром с ядрышками: пластиды, пиреноиды, элайопласты, хондриосомы. Комплекс органоидов составляет основу жизнедеятельности клетки и обмена веществ, происходящего в ней. Он носит название **эргастоплазмы** (*ergaster* — работник, *plasma* — создание), или **параплазмы**. Цитоплазма и ядро — это главные органоиды клетки.

ОБОЛОЧКА РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ.

Образование и свойства. Все содержимое клетки у растений (кроме некоторых низших растений) облекается клеточной оболочкой, которая сама является продуктом жизнедеятельности протопласта клетки, в чем убеждает нас появление оболочки на протоплазме при длительном плазмолизе. Клеточная оболочка образуется на поверхности протоплазмы после объединения мужских и женских половых клеток у растений. Так же образуется клеточная оболочка и при размножении клеток, когда содержимое материнской клетки делится на две части и между ними возникает перегородка, отделяющая друг от друга полость с протопластом вновь образовавшейся дочерней клетки. По наблюдениям С. Г. Навашина образованию оболочки предшествует скопление хондриосом на поверхности протоплазмы.

Клеточная оболочка является жизненно необходимым образованием, благодаря которому содержимое клетки — протопласт — получает защиту от неблагоприятных внешних условий (от высыхания, повреждений, заражения и нападения вредоносных растительных и животных организмов). Благодаря крепости оболочки клетке придается прочность, что обуславливает устойчивость и структурность самого тела растения. Клеточная оболочка особенностями своего строения часто определяет структуру того или иного органа растения, соответствуя его функциям. Все это указывает на важное значение для растения клеточной оболочки. Образование оболочки обуславливает многие приспособительные черты растения, поэтому ее можно рассматривать как органоид клетки. Благодаря своей устойчивости клеточная оболочка способна долго сохраняться в течение жизни растения (иногда тысячелетия) и даже при отмирании протопласта, ее образовавшего. После смерти растения клеточная оболочка подвергается медленному разрушению при участии различных микроорганизмов.

Целлюлозная оболочка клетки состоит из микроскопических частиц — мицелл и пучков их. Промежутки между ними заполнены коллоидными веществами, способными набухать от впитывания воды. Они представляют собой пектиновые вещества сложного химического состава и строения. Пектиновое вещество находится не только в оболочке, но также в межклетном веществе, связы-

вающем (склеивающем) клетки между собой, в клеточном соке. К пектиновым веществам относятся пектин и пектоза, составляющие большую часть пектиновых веществ. Пектин растворим в воде и осаждается спиртом. Пектоза, или пропектин, нерастворим в воде и извлекается из пектинового вещества лишь при продолжительном кипячении в воде или при воздействии кислот. При воздействии ферментов он способен переходить в пектин.

Для пектиновых веществ характерно содержание галактуроновой кислоты, формулы $C_6H_{10}O_7$. Пектин при расщеплении (при гидролизе) дает галактуроновую кислоту, сахар — галактозу ($C_6H_{12}O_6$) и арабинозу ($C_5H_{10}O_5$) и метиловый спирт (CH_3OH).

Возможно, что пектиновые вещества служат исходным материалом для образования лигнина, камедей и слизи при вторичных изменениях клеточной оболочки.

Пектиновое вещество способно образовывать студень при кипячении с сахаром в присутствии органических кислот, благодаря чему широко используется в кондитерском производстве при приготовлении фруктовых желе, джемов, мармеладов, повидла и т. п.

Надо полагать, что клеточная оболочка в химическом отношении является сборным понятием. Ее образуют несколько близких между собой углеводов.

Первичная оболочка состоит из целлюлозы (кроме оболочек клеток грибов и бактерий), но в ней имеется примесь пектинового вещества, составляя вначале основу образующейся впоследствии целлюлозной оболочки.

Химический состав целлюлозы соответствует формуле $(C_6H_{10}O_5)_n$ со сложным строением молекулы. Она относится к полисахаридам.

Клетчатка, или целлюлоза, в отличие от крахмала не красится от растворов иода в синий цвет. Клетчатка не содержит азота, что ее резко отличает от протоплазмы.

Клетчатка клеточных оболочек очень характерна для растительного мира, она не обнаружена у животных (кроме, впрочем, асцидий) и является отличительной чертой растений.

Из очень чистой клетчатки состоит вата, некоторые хлопчатобумажные ткани, приготовляемые из хлопка, полотняные ткани (из лубяных волокон льна), фильтровальная бумага; из менее чистой — обычная писчая бумага.

Целлюлоза, или клетчатка — вещество очень стойкое в химическом отношении, не легко вступающее в химические соединения. Оно имеет нейтральную реакцию, т. е. не имеет ни кислых, ни щелочных реакций. Клетчатка растворима только в крепкой серной, хромовой кислотах и аммиачной окиси меди (раствор гидрата окиси меди в аммиаке). Но только в последнем реактиве клетчатка растворяется без химического изменения, т. е. в аммиачной окиси меди, которая носит название купраммония, или швейцерового реактива. Прибавлением воды или кислоты к раствору клетчатки в швейцеровом реактиве можно получить чистую клетчатку в осадке, а если густой раствор клетчатки в швейцеровом реактиве

выдавливает через мелкое сито в подкисленную воду, то клетчатка образует тонкие нити, пригодные для изготовления искусственного шелка.

В практике производства из клетчатки действием на нее едкого натра и сероуглерода получают вискозу, а из нее готовят нити искусственного шелка.

Серная кислота растворяет клетчатку и производит глубокие изменения в ней, особенно при нагревании, превращая клетчатку в другие углеводы: амилоид и сахар. Амилоид имеет тот же состав, что клетчатка и крахмал ($C_6H_{10}O_5$) $_n$, а сахар — $C_6H_{12}O_6$ (глюкоза, виноградный сахар). Амилоид — вещество студенистого клейстерообразного вида. Он синее от растворов иода. На превращении клетчатки в амилоид основано изготовление пергаментной бумаги. При кратковременном действии крепкой серной кислоты на поверхность бумаги, при последующем промывании водой, на ней образуется слой амилоида. Он склеивает волокна клетчатки, благодаря чему пергаментная бумага приобретает сходство по своим свойствам с животным пузырем. Такая бумага не пропускает сквозь себя масло.

Чистая клетчатка красится в синий или фиолетовый цвет при действии реактива, называемого хлор-цинк-иодом. Этот реактив представляет собой насыщенный водный раствор хлористого цинка, в котором растворен иод, а для растворения последнего к раствору хлористого цинка прибавляется иодистый калий. При промывке водой окраска исчезает. Такое же действие оказывает вода при промывке амилоида, окрашенного раствором иода.

Но не всякая клетчатка дает указанные реакции со швейцеровым реактивом и хлор-цинк-иодом. Это зависит от различий состава самой клетчатки, так как в ней содержатся и другие органические безазотистые вещества. Так, у одних растений, прежде чем растворить клетчатку, необходимо сделать предварительную ее обработку (водой, кислотами, щелочами). То же и для получения реакции посинения от раствора иода.

У некоторых растений клеточная оболочка легко переходит в сахар от действия слабой соляной кислоты при нагревании. Она по своим химическим свойствам отличается от настоящей клетчатки меньшей стойкостью, и ее называют полуклетчаткой (или гемицеллюлозой). Это углевод, близкий по своему строению к целлюлозе и крахмалу. Биологическое значение таких оболочек иное — они служат запасными питательными веществами, это запасающая клетчатка. Она отлагается в оболочках клеток семян и используется как питательное вещество прорастающим зародышем (например, при прорастании семян финиковой пальмы).

Следует обратить внимание на исключительную прочность клеточной оболочки, что является одним из основных и практически важных свойств клетчатки, в чем мы легко убеждаемся повседневно на практике. Хлопчатобумажные и льняные ткани, из которых приготовлена наша одежда, подвергаются разнообразным

воздействиям: кипячению, глажению горячим утюгом, натяжению, излому. Клетчатка обладает свойством упругости и эластичности, выдерживает эти воздействия, сохраняя свою прочность в течение долгого времени.

Целлюлоза, добываемая из растительного сырья, используется для приготовления писчей, фильтровальной бумаги, искусственного шелка, киноплёнок, целлулоида, коллодиума (раствор клетчатки в смеси спирта и эфира), целлофана, пластической массы и т. д.

Клетчатка легко воспламеняется и сгорает, на чем основано использование ее при приготовлении взрывчатых веществ (пироксилина). С этой целью обрабатывают клетчатку, замещая в ее составе часть водородных атомов группой NO_2 .

Рост оболочки. Образовавшаяся клеточная оболочка затем растет как в плоскости, так и в толщину, что связано с увеличением объема клетки.

В росте отдельных клеток тканей и органов и сопровождающих их процессов преобразования различаются три стадии: эмбриональная, растяжения и внутренней дифференцировки.

В эмбриональной стадии роста происходит увеличение массы живого вещества и числа клеток. Размеры клеток не претерпевают больших изменений, так как по мере увеличения они приступают к новому делению. Процессы эмбриональной стадии роста происходят в местах сосредоточия эмбриональной ткани.

В дальнейшем клетки переходят в своем росте в стадию растяжения, что сопровождается увеличением тела и объема вакуолей и увеличением массы клеточной оболочки путем отложения клетчатки. Затем растяжимость оболочки падает и увеличение объема клетки прекращается. На этом заканчивается стадия растяжения.

После прекращения роста объема клетки наступает стадия внутренней дифференцировки, во время которой клеточная оболочка дополняется за счет отложения внутренних слоев со стороны протоплазмы. Клеточная оболочка растет неравномерно по всем направлениям, вследствие чего получаются клетки разной формы. Они иногда сильно разрастаются в длину, и тогда при росте прилегающих частей клеток в противоположных направлениях происходит взаимное их внедрение — это так называемый скользящий рост клеток (рис. 13). Процесс роста оболочки в толщину осуществляется путем наложения (аппозиции) новых слоев на старые, а процесс поверхностного роста оболочки происходит путем внедрения (интуссусцепции) между старыми частями оболочки новых, образуемых протоплазмой.

При утолщении оболочки путем наложения образуется несколько ее слоев, из которых самым молодым (последним по времени образования) является внутренний слой, а самым старым — наружный, который называется первичным слоем, или первичной оболочкой. Затем внутрь от первичной оболочки следует слой клеточной оболочки — вторичная оболочка — иного состава

ва нежели первичная оболочка. Разрастающаяся вторичная оболочка составляет основу клеточной оболочки. При ее сильном росте клеточная оболочка утолщается, а внутренняя полость клетки поэтому значительно сокращается. При своем нарастании она не образует сплошного и равномерного утолщения клеточной

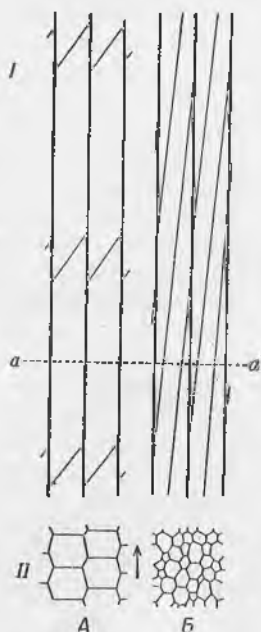


Рис. 13. Схема скользящего роста клеток древесных волокон. В схеме взяты лишь очертания клеток.

I — продольный тангентальный разрез. II — поперечный разрез по линии *a—a*, обозначенной пунктиром. Слева (A) — группа волокон в молодом состоянии; справа (B) — во взрослом состоянии.

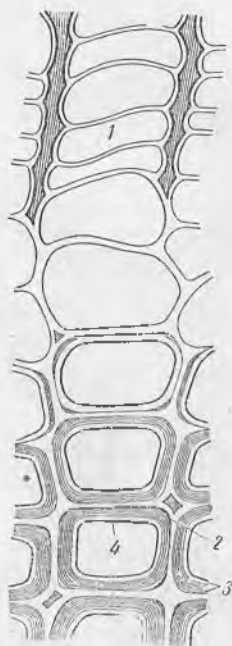


Рис. 14. Развитие древесины из камбия. Часть поперечного среза ствола сосны.

1 — клетки камбия, ниже молодая древесина, 2 — склеенные первичные оболочки смежных клеток, 3 — вторичная оболочка, 4 — третичная оболочка.

оболочки, что стоит в тесной связи с отправлениями протопласта. В ней остаются места совсем без утолщения. Это влечет за собой образование поровых каналов (рис. 14).

Вторичная оболочка иногда не одревесневает. Первичная оболочка обычно подвергается одревеснению, но за исключением тех мест, что расположены против поровых каналов.

Самую внутреннюю часть клеточной оболочки составляет

сплошная третичная оболочка, как бы выстилающая совнутри клеточную оболочку. Она не одревесневает и является сплошной, как и первичная оболочка. Таким образом, вторичная оболочка заключена между сплошными оболочками — первичной и третичной. Оставшиеся в виде пленок неутолщенные места первичной оболочки, находящиеся против

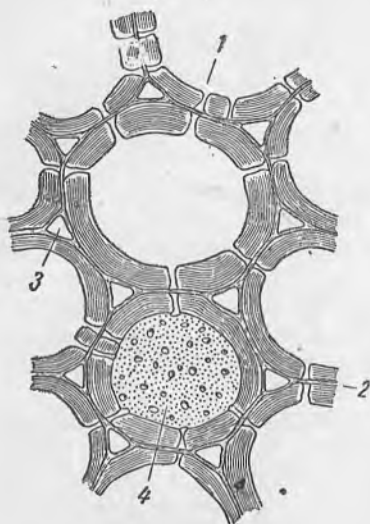


Рис. 15. Утолщенные стенки клеток более старой части сердцевины ствола ломоноса (*Clematis*).

1 — поры и замыкающая пленка в поровом канале, 2 — срединная пластинка, 3 — межклетники, 4 — нижняя стенка оболочки одной из клеток, на ней видны отверстия поровых каналов.

поровых каналов, образуют замыкающие пленки. Поровые каналы с замыкающими пленками называются порами, через которые проходят растворы, газы и т. д., и осуществляется таким образом сообщение клеток между собой (рис. 15).

Через мельчайшие отверстия пор и поровых каналов, образующихся в оболочках клеток между протопластами живых клеток, происходит посредством тончайших нитей плазмы, проходящих через отверстия пор. Эти нити называются плазмодесмами (рис. 16). Плазмодесмы впервые были исследованы русскими ботаниками Э. Руссовым и И. Н. Горожанкиным и описаны в 1879 г.

Таким образом, даже при наличии крепких оболочек протопласты и вообще содержимое отдельных клеток не изолируется, и через поры осуществляется физиологическая связь между ними, чем обуславливается и поддерживается физиологи-

ческое единство тела растения как организма. Через плазмодесмы идет фильтрация растворов под давлением из одной клетки в другую, а избирательная непроницаемость поверхностного слоя плазмы — плазмодесм — препятствует беспорядочной диффузии органических веществ во все стороны.

Плазмодесмы лучше наблюдаются в толстостенных живых клетках, когда их протоплазма находится в состоянии плазмолиза, при котором плазмодесмы растягиваются и становятся видимыми при окрашивании раствором иода. Особенно многочисленны плазмодесмы у клеток деятельных тканей растений.

Следовательно, оболочка клетки состоит из трех слоев: первичной, вторичной и третичной оболочек. Первичные оболочки прилегающих соседних клеток склеиваются между собой посредством межклетного вещества, состоящего из пектиновых веществ, образуемых цитоплазмой. Слой межклетного вещества с двумя по его сторонам первичными оболочками соседних клеток составляют

вместе срединную пластинку. Далее следует с каждой стороны от первичной оболочки слой вторичной и слой третичной оболочки. Общим слоем у двух соседних клеток будет являться лишь слой межклетного вещества, склеивающего оболочки соседних клеток. Он состоит из пектинового вещества и не растворяется при действии на срединную пластинку крепкой серной

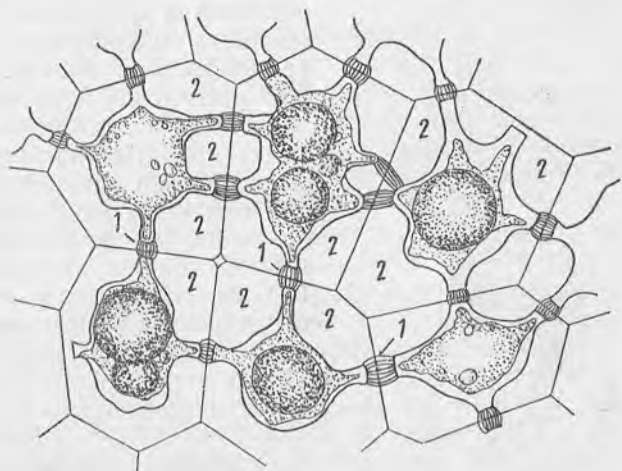


Рис. 16. Поперечный срез через белок (эндосперм) семени пальмы (*Agave oleagosa*). Видны плазмодесмы, с помощью которых протопласты смежных клеток сообщаются между собой; плазмодесмы (1) проходят сквозь поровые каналы оболочки (2).

кислотой. Но межклетное вещество растворяется в хромовой кислоте или в смеси Шульца (некрепкая азотная кислота + кристаллическая бертолетова соль), благодаря чему происходит разъединение клеток, или мацерация. Разъединение клеток происходит также от действия горячей воды и при гниении (рис. 17).

Кроме слоистости, в клеточной оболочке заметна полосатость от спирального и параллельного друг другу расположения в ней мельчайших фибрилл (ниточек), различаемых с помощью микроскопа. Волокна различных растений имеют определенное направление в расположении фибрилл, что дает возможность пользоваться этой закономерностью для распознавания волокон в ткацком деле (рис. 18).

Остов клеточной оболочки образует решетчатая целлюлозная структура. Поры ее составляют вязную систему микрокапилляров, которые могут быть заполнены различными веществами — водой, пектиновыми веществами, лигнином, гемиллюлозами, кутином, суберином, а иногда другими органическими и минеральными

соединениями. Межмилллярные пространства очень молодых первичных оболочек могут быть заняты протоплазмой.

Вторичные изменения клеточной оболочки. С возрастом растения в его теле происходит все большая специализация отдельных клеток, что стоит в связи с выполнением этими клетками разнообразных функций. Эта специализация в значительной степени отражается на строении клеточной оболочки и настолько, что по химическим изменениям оболочки и ее морфологическим чертам можно судить о выполняемой клеткой функции. Так, с возрастом происходит пропитывание всей клеточной оболочки или только ее части тем или иным веществом, что существенно меняет ее физико-химические свойства и стоит в связи с биологической ролью в жизни и отправлениях организма. Это и есть вторичные изменения

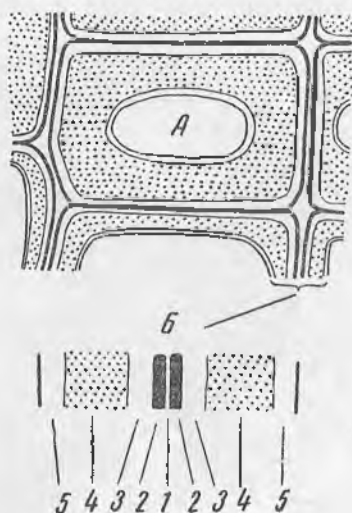


Рис. 17. Схема строения оболочек одревесневших клеток. А — поперечный разрез клетки с полостью в середине и с частями примыкающих к ней клеток; Б — общая стенка двух смежных клеток.

1 — межклеточное вещество (средняя пластинка), 2 — первичная оболочка, 3, 4, 5 — наружный, промежуточный и внутренний слои вторичной оболочки.

разных функций. Эта специализация в значительной степени отражается на строении клеточной оболочки и настолько, что по химическим изменениям оболочки и ее морфологическим чертам можно судить о выполняемой клеткой функции. Так, с возрастом происходит пропитывание всей клеточной оболочки или только ее части тем или иным веществом, что существенно меняет ее физико-химические свойства и стоит в связи с биологической ролью в жизни и отправлениях организма. Это и есть вторичные изменения

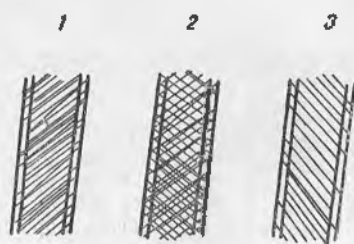


Рис. 18. Схема появления и исчезновения двух систем полос оболочки, рассматриваемой при передвижении трубки микроскопа.

клеточной оболочки. К ним относятся одревеснение, опробковение, кутикуляризация (кутинизация), ослизнение, гуммоз, минерализация и хитинизация. Такого рода изменения наблюдаются не у отдельных клеток, а у целых групп, входящих в состав тех или иных органов растений или тканей. Самым обычным изменением в строении клеточной оболочки является ее одревеснение.

Одревеснение (или деревенение, одеревенение) клеточной оболочки происходит при образовании и пропитывании клеточной оболочки лигнином или древесинным веществом. Благодаря такому пропитыванию увеличивается твердость и хрупкость клеточной оболочки. Она теряет свою эластичность, и одревесневшие части

растений становятся хрупкими, ломкими, благодаря чему, например, легко ломается щепка древесины, раскалывается скорлупа орехов, косточек, плодов, древесина деревьев легко строгаются, пилится, раскалывается и т. д. Одревесневшая клеточная оболочка менее способна разбухать от воды и сжиматься при высыхании. Все эти свойства древесины чрезвычайно важны в практическом отношении. Особенно ценно и то, что лигнин сообщает устойчивость клеточной оболочке против разрушения бактериями, грибами. Поэтому древесина долговечна и не подвергается разрушениям иногда в течение нескольких тысячелетий.

Одревеснение очень распространено у растений и играет большую роль в их жизни. Часто большие участки ткани оказываются одревесневшими. Одревеснение способствует механическому укреплению тела растения организмов, устойчивости против воздействия микроорганизмов, прекращению роста и изменению формы клеток, увеличению сопротивляемости клеток против сжатия, что важно для нормального выполнения функций проведения воды сосудами и трахеидами. В древесине большинство клеток являются мертвыми, но наблюдались случаи деления одревесневших старых клеток, например, сердцевины ломоноса (*Clematis*). Самое одревеснение происходит в живых клетках, но и одревесневшие клетки, утратившие живое содержимое, не являются отжившими и ненужными организму. Через одревесневшие стенки свободно происходит обмен веществ, хотя прекращается их плоскостной рост; из одревесневших клеток состоят ткани, выполняющие важную функцию проведения воды и почвенных растворов. Некоторые одревесневшие клетки древесины периодически набиваются крахмалом и выполняют функцию запасующей ткани. Протопласт, при одревеснении стенок клетки, весьма долгое время не разрушается, клетки способны периодически накапливать различные пластические вещества, например крахмал, масло, сахар. Все это говорит о важном биологическом значении одревеснения клеточных оболочек у растений, и одревеснение нельзя рассматривать как результат простого омертвления клеток. Лигнин, пропитывающий одревесневшие стенки клетки, в отличие от клетчатки не обладает способностью двойного лучепреломления, что говорит о нем, как о веществе аморфном.

Очень распространено другое изменение клеточной оболочки — опробковение, характерное для покровных тканей. При опробковении в клеточной оболочке появляется особое вещество **суберин** («субер» — пробка). Опробковевшая оболочка становится непроницаемой для воды и для газов, что предохраняет растение от высыхания, когда клетки с опробковевшими стенками образуют покровную ткань на поверхности растения (пробка).

За сплошным опробковением клеточной оболочки следует омертвление клетки. Плазма ее отмирает. Из таких омертвевших клеток с оболочкой, пропитанных суберином, состоит бутылочная пробка, изготавливаемая из корки пробкового дуба. Пробковое вещество — суберин — хорошо окрашивается красным красите-

лем суданом III в розовый цвет. Но этот же реактив окрашивает и жиры, эфирные масла, смолы и каучук. Если тонкий разрез пробки поместить в крепкий раствор едкого калия и нагреть, то оболочка от этого желтеет и при действии на нее хлор-цинк-иода после кипячения в таком растворе она красится в фиолетовый цвет. Можно думать, что это окрасилась клетчатка оболочки по извлечении из нее суберина, на самом деле окраска в данном случае вызывается не клетчаткой, а феллоновой кислотой, находящейся в оболочке.

Химическая природа суберина не изучена с достаточной полнотой. Повидимому суберин является смесью нескольких безазотистых жироподобных веществ, преимущественно омыливающих кипящим раствором едкого калия.

Таким образом при опробковении происходит не механическое включение суберина в клетчатку, наподобие включения лигнина при одревеснении, а химические изменения самой клетчатки клеточной оболочки.

При *кутинизации*, или *кутикуляризации*, происходит отложение сходных с суберином веществ на поверхности клеточной оболочки. Оно связано иногда с образованием прослоек кутина в клеточной оболочке. Это так называемые *кутикулярные слои*. Кутин (что значит кожа) является воскообразным веществом. Кутинизированная оболочка не пропускает ни газа, ни воды. Кутин откладывается на наружной части оболочки поверхностного слоя клеток кожицы растения. Благодаря этому образуется поверхностная пленка на коже всех наземных органов растения, носящая название *кутикулы* (рис. 19).

Хотя кутикулярная пленка непроницаема для воды и газов, однако, клетки эпидермиса остаются живыми, так как кутинизации подвергаются лишь наружные части оболочек его клеток.

Все эти изменения клеточной оболочки, как одревеснение, опробковение и кутикуляризация, свойственны почти всем группам высших растений и особенно цветковым. Покровной ткани древесных стволов свойственно опробковение, а их внутренние ткани состоят из клеток с одревесневшей оболочкой. Эти изменения клеточной оболочки имеют большое значение в жизни растения и относятся к нормальным (т. е. не болезненным) изменениям, необходимым для растения как организма. К нормальным изменениям клеточной оболочки, имеющим важное значение для жизни растения, надо отнести ее *ослизнение*.

Это изменение является результатом превращения клетчатки в слизистое вещество без особых изменений в ее химическом составе. Оно происходит благодаря перегруппировке молекул клетчатки, что сильно изменяет ее физические свойства. Ослизненная оболочка способна набухать в воде, сильно увеличивая свой объем (иногда в несколько тысяч раз).

Ослизнению подвергаются наружные слои оболочки клеток многих водорослей. В семенах многих растений происходит ослиз-

нение клетчатки наружных слоев оболочек клеток, лежащих под кутикулой. Ослизненная оболочка, благодаря способности слизистого вещества к набуханию, воспринимает воду и образует массу слизи, обволакивающую семена. Слизь, набухая от воды, служит задержанию воды около зародыша, что не только защищает его от

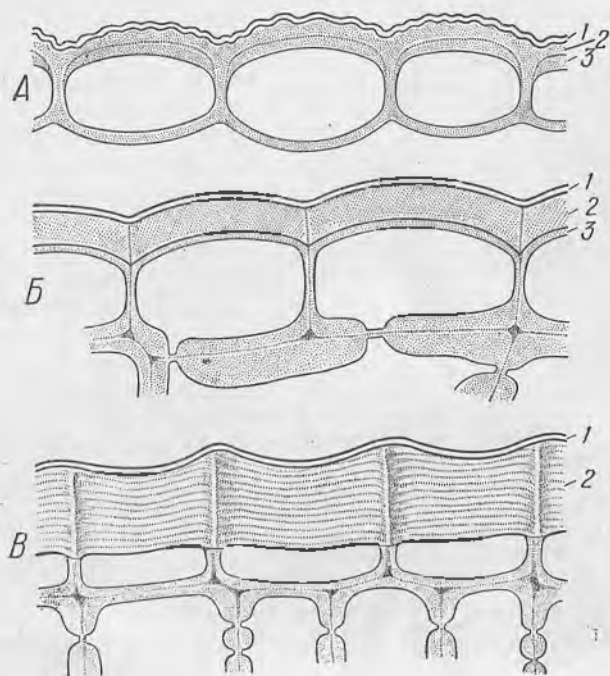


Рис. 19. Часть поперечного разреза через кожу. А — лист гвоздики (*Dianthus plumarius*); Б — стебель кактуса (*Cereus triangularis*); В — стебель клеинии (*Kleinia perifolia*) из сложноцветных.

1 — кутикула, 2 — слой с кутикулярными прослойками, 3 — целлюлозный слой наружных стенок.

высыхания, но и способствует снабжению зародыша водой, особенно при высыхании верхних слоев почвы. Семена благодаря слизистому веществу, обволакивающему их, прилипают плотно к поверхности почвы, что способствует нормальному росту и развитию всходов и их укоренению в почве. Семена льна, белой горчицы, айвы, ослизняющихся при намачивании, применяются в медицине как обволакивающие средства или для припарок (льняное семя).

Благодаря ослизнению в части стенки клетки может образоваться отверстие, как, например, у водорослей, для выхода зооспор (из зооспорангия). Благодаря ослизнению поперечных стенок в вертикальных рядах клеток высших растений образуются проводящие трубки, т. е. сосуды. К слизям очень близки камеди.

Камеди, как и слизи, являются углеводами, но слизи синеют от раствора иода, тогда как камеди не синеют от растворов иода и серной кислоты.

В клеточной оболочке могут происходить и болезненные изменения, как, например, гуммоз, или гуммозис, которому особенно подвержены виды рода вишен. При пораниении ствола растений здесь происходит превращение целых участков тканей в камедь (вишневый клей).

Это же явление можно наблюдать у тропических акаций (аравийская камедь) и у трагантовых астрагалов, распространенных в СССР (южная Туркмения). Они дают камедь трагант, употребляемый в текстильном производстве, в медицине и в кондитерском деле.

Клеточная оболочка в большей или меньшей степени, но часто бывает пропитана минеральными солями, преимущественно углекислым кальцием, кремнеземом. Степень содержания минеральных солей, т. е. минерализация клеточной оболочки, увеличивается с возрастом. Оболочки, пропитанные минеральными веществами, приобретают

большую твердость и прочность. У злаков, осок и особенно у хвощей оболочка клеток в сильной степени пропитывается кремнеземом и настолько, что при осторожном сжигании тканей остается кремниевый скелет. Стебли хвоща из-за этой особенности используются как заменитель наждака. Кремнеземом пропитаны оболочки диатомовых водорослей, в силу чего у них образуется наружный панцирь. Он сохраняется миллионы лет в геологических отложениях и образует так называемый трепел (рис. 20).

В клеточных оболочках некоторых растений, например, сложноцветных, бурачниковых отлагается углекислая известь, но в таких незначительных количествах, что ее можно обнаружить только микрохимическими реакциями. Так, если рассматривать клеточные оболочки волосков упомянутых растений под микроскопом, то после прибавления кислоты начнется сильное выделение пузырьков углекислого газа.

Внутри некоторых клеток кожицы листа каучукового дерева (*Ficus elastica*) и некоторых других растений встречаются выросты клеточной оболочки, пропитанные углекислой известью и кремне-

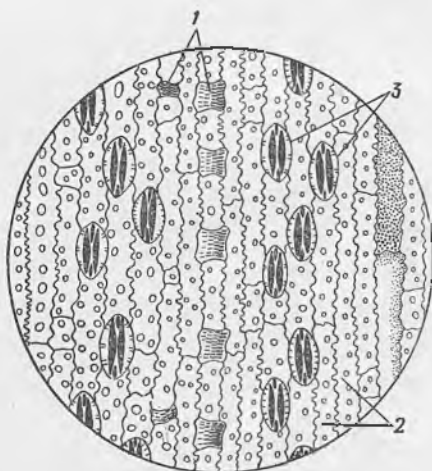


Рис. 20. Кремниевый скелет кожицы бамбука, полученный после обработки золи кожицы соляной кислотой.

1 — короткие клетки, заполненные кремнеземом, 2 — длинные клетки кожицы 3 — устьица.

земом — цистолиты. Они имеют вид больших гроздеобразных выростов, висящих в особых разрастающихся клетках (рис. 21).

Клеточная оболочка грибов подвергается особому видоизменению — хитинизации. Хитин — азотсодержащее вещество, близкое по своему составу к веществу, содержащемуся в покровах

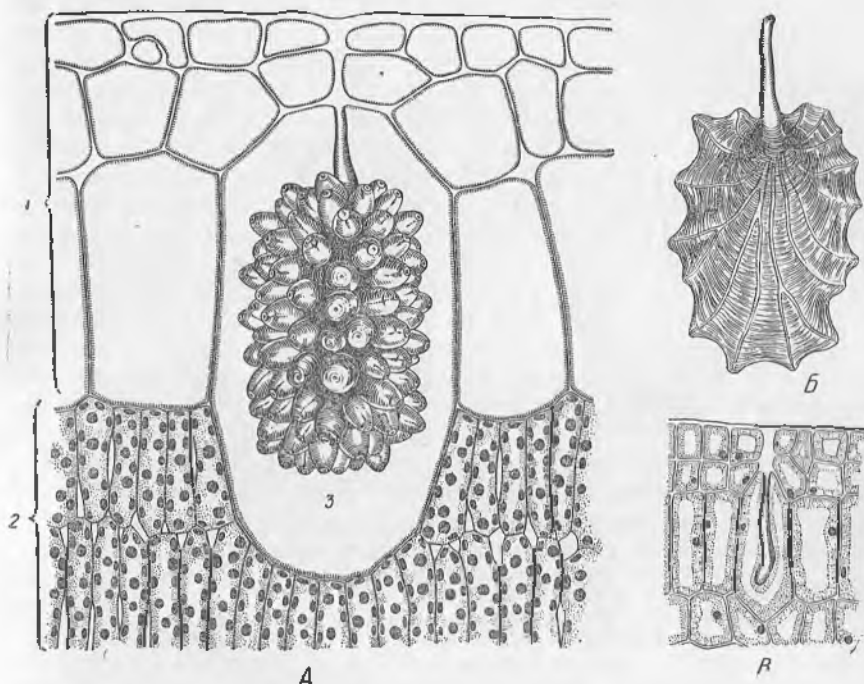


Рис. 21. Цистолит в листе фикуса. А — часть поперечного разреза листа фикуса (*Ficus elastica*); Б — целлюлозный скелет цистолита после обработки уксусной кислотой, в оптическом разрезе; Б' — часть поперечного разреза молодого листа фикуса с цистолитом в начальной стадии развития.

1 — трехслойная кожица, 2 — палисадная паренхима, 3 — клетка с цистолитом.

тела раков, насекомых, пауков. Он обладает значительной твердостью и стойкостью по отношению к действию кислот и щелочей. Растворяется в крепкой соляной кислоте.

Клеточные оболочки могут претерпевать те или иные изменения благодаря пропитыванию их и отложению в них красящих веществ, дубильных веществ, смол.

Все эти изменения связаны с жизнедеятельностью растения и играют большую роль в жизни растительного организма.

Рост клеток. Форма и величина клеток. У многоклеточных организмов форма клеток, их величина очень разнообразны, что опре-

деляется функцией клетки. Одни клетки при росте преимущественно в одном направлении принимают вытянутую форму. Они часто заострены с противоположных концов. Такие удлиненной формы клетки носят название *прозенхимных*. Длина их превосходит ширину иногда в несколько сот и даже тысяч раз. У льна длина волокон доходит до 20—40 мм, у обыкновенной крапивы (*Urtica dioica*) до 70 мм, а у китайской крапивы (*Boehmeria nivea*) до

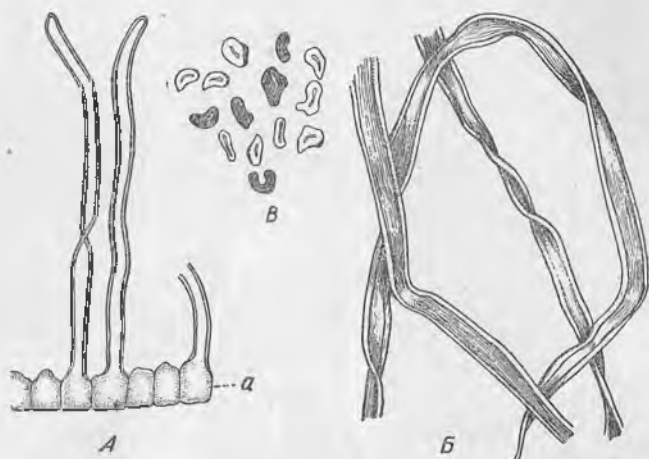


Рис. 22. Поперечный разрез через эпидермис семени хлопчатника (*Gossypium*). А — клетки эпидермиса (а) с волосками, представляющими собой выросты наружной стенки клетки; Б — волоски ваты, или так называемые «хлопчатобумажные волокна» (волоски оболочки семени хлопчатника), внешний вид и в разрезе (В).

220 мм. У других клеток разрастание идет равномерно по всем направлениям. Тогда клетки принимают более или менее округлую форму и носят название *паренхимных*.

Некоторые клетки благодаря сильному разрастанию становятся *трубчатыми*, как, например, у некоторых растений, обладающих млечным соком. Они пронизывают разные части растения.

При росте оболочки клетки отдельными участками получают сложные очертания клетки. Они становятся извилистыми по краю, оставаясь плоскими, принимают ветвистую или правильную звездчатую форму. Выросты оболочки внутри клетки придают скульптурность ее внутренней поверхности.

Обычно клетки очень малы и видны лишь в микроскоп, но иногда они настолько увеличиваются в размере, что становятся видными невооруженным глазом. Так, при образовании корневых волосков клетки вытягиваются и удлиняются до 8 мм, а одноклеточные волоски на семенах хлопчатника, дающие хлопок, достигают длины до 60 мм и выше (рис. 22).

ОБРАЗОВАНИЕ НОВЫХ КЛЕТОК

Образование клеток происходит из живого вещества, что доказано работами О. Б. Лепешинской.

Новые клетки разрастаются и развиваются в соответствии с выполняемыми ими функциями.

Образующаяся клетка может быть сходной и по форме, и по функциям с материнской, когда происходит рост многоклеточного растения, увеличение его веса и объема. Но дочерние клетки могут в той или иной степени отличаться от материнских как по форме, так и выполняемым функциям, что связано с процессом развития растения, изменением характера обмена веществ, выполнением клетками иных функций и часто образованием новых органов.

При наиболее простой форме образования новых клеток содержимое материнской клетки делится надвое без видимых изменений ее структуры. Такой способ деления клеток получил название амитоза, или прямого деления. При прямом делении наблюдается разделение ядрышка, затем ядра и, наконец, всего клеточного тела путем перетяжки надвое. Такой процесс мы наблюдаем, например, у харовых водорослей и некоторых высших растений. Иногда вслед за делением ядра не происходит деления всего содержимого клетки. Тогда возникают многоядерные клетки, или неклеточные структуры.

Некоторые исследователи считали, что образование новых клеток путем амитоза наблюдается лишь в редких случаях, имеющих место при ненормальном, болезненном состоянии клеток.

Однако, по исследованиям советских ученых, прямое деление наблюдается часто и не носит характера какого-либо патологического процесса.

Х. М. Каролинская (1951) наблюдала прямое деление клеток чешуи лука, участков донца луковички клеток в эмбриональном корне, а также в тканях образующихся вновь органов у тюльпанов. Вероятно, что амитоз преобладает у растения в период его интенсивного роста и представляет собой обычный способ увеличения количества клеток растения.

Кроме описанного способа, существует еще и другой способ образования клеток путем почкования, при котором весь процесс идет иначе.

Клетка, например у дрожжей, образует постепенно разрастающийся выпуклый вырост на том месте оболочки, близ которого лежит ядро. Этот вырост заполняется протоплазмой, поступающей в него из материнской клетки. Ядро в то же время делится перетяжкой на два. Внутри ядра в это время происходит некоторая перегруппировка хроматина, но обособления хромосом и ахроматиновых нитей не наблюдается. Одно из образовавшихся ядер переходит в разросшийся вырост. В дальнейшем вырост достигает размера материнской клетки и отделяется от нее перетяжкой у своего основания, благодаря чему превращается в самостоятель-

ную клетку. Такой способ образования клетки носит название почкования (рис. 23).

Иногда отпочковывающаяся таким образом клетка еще до отделения от материнской клетки начинает вновь почковаться. А эта следующая также начинает почковаться, в результате чего образуются «четки» почкующихся клеток.

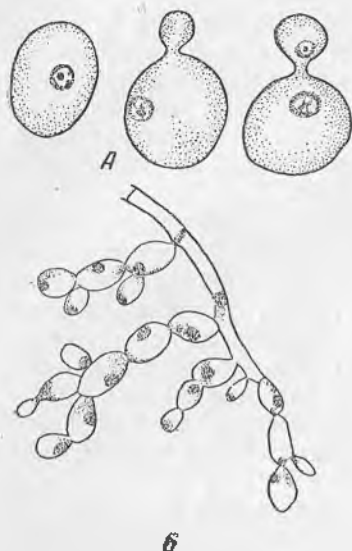


Рис. 23. Размножение клеток почкованием. А — почкование клетки хлебных дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae*); Б — цепочки клеток, образуемые путем почкования клетками мицелия сумчатого гриба (*Endomyces fibuliger*).

При образовании клетки путем кариокинеза, или митоза, — происходит ряд изменений и преобразований клеточного ядра и протоплазмы, что указывает на глубокую морфологическую и физиологическую перестройку клетки. Процессы, происходящие при этом, впервые были описаны русскими ботаниками.

Особенно большое значение имеют работы пионеров в этой области — Ивана Дороевича Чистякова (1843—1877), опубликованные в 1874 и 1875 гг., и работы Владимира Ивановича Беляева (1855—1911).

При митозе изменения в клетке в целом и в ядре проходят следующие четыре фазы: профаза, метафаза, анафаза и телофаза (рис. 24). Между фазами нет резкой границы. Они постепенно переходят одна в другую.

В профазе происходит подготовка к образованию новой (дочерней) клетки. Подготовка начинается с появлением

в однородной кариоплазме мельчайших зернышек, которые представляют собой сгустки тимонуклеиновой кислоты. Зернышки увеличиваются в количестве и сливаются в каплеподобные образования. Капли, располагаясь четкообразно, объединяются между собой в палочковидные тяжи с неровным контуром. Затем контур тяжей выравнивается, и они превращаются в форменные образования — хромосомы (рис. 25).

Тимонуклеиновая кислота, распределенная сначала равномерно по всему пространству ядра, по мере формирования хромосом, концентрируется в хромосомах.

Однородная ранее кариоплазма ядра расслаивается теперь на две фазы. За счет одной, богатой тимонуклеиновой кислотой, формируются хромосомы. Другая фаза — кариолимфа (ядерный сок), лишена ее. Хромосомы сохраняют нерастворимость в цитоплазме, свойственную кариоплазме. Они однородны по своей структуре и обладают вязкостью студня.

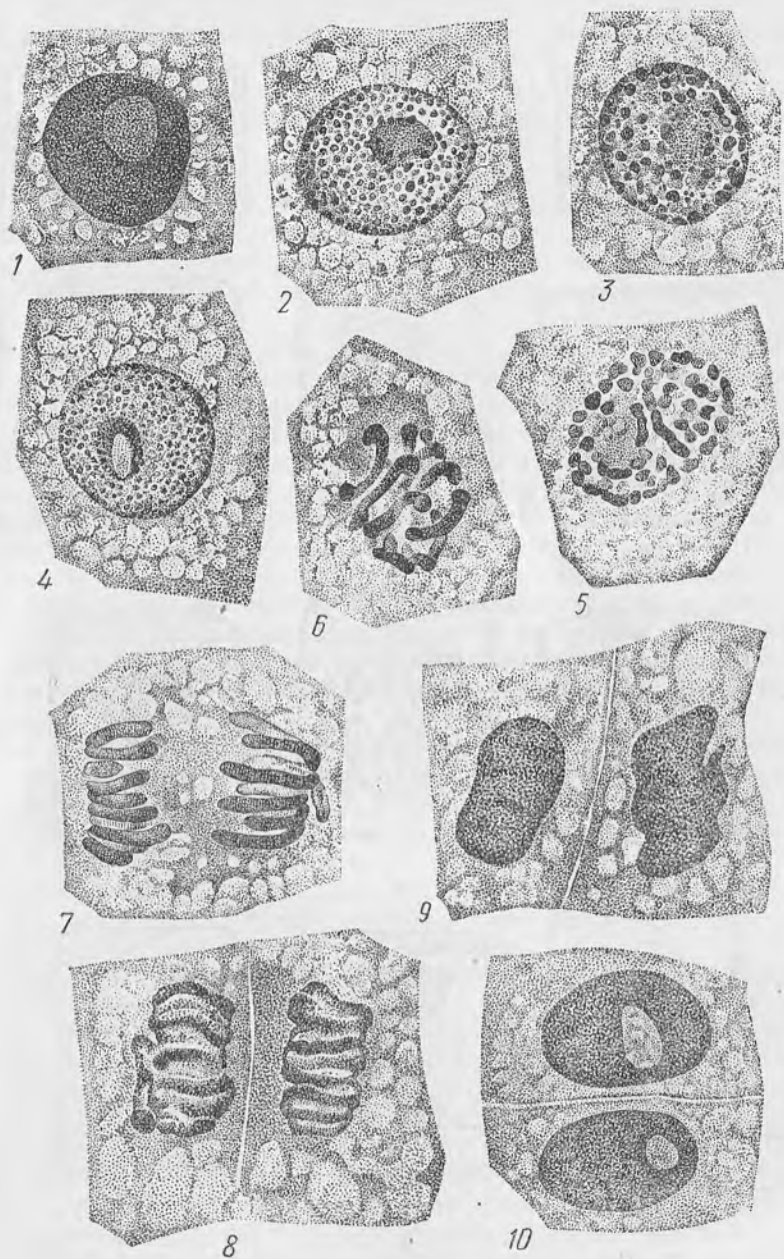


Рис. 24. Митоз (по Макарову), превращение веществ хромосом на разных этапах образования клеток в кончике корня лука.

1 — покоящееся ядро, 2—6 — последовательные этапы профазы, 7 — анафаза, 8—9 — телофаза, 10 — две клетки.

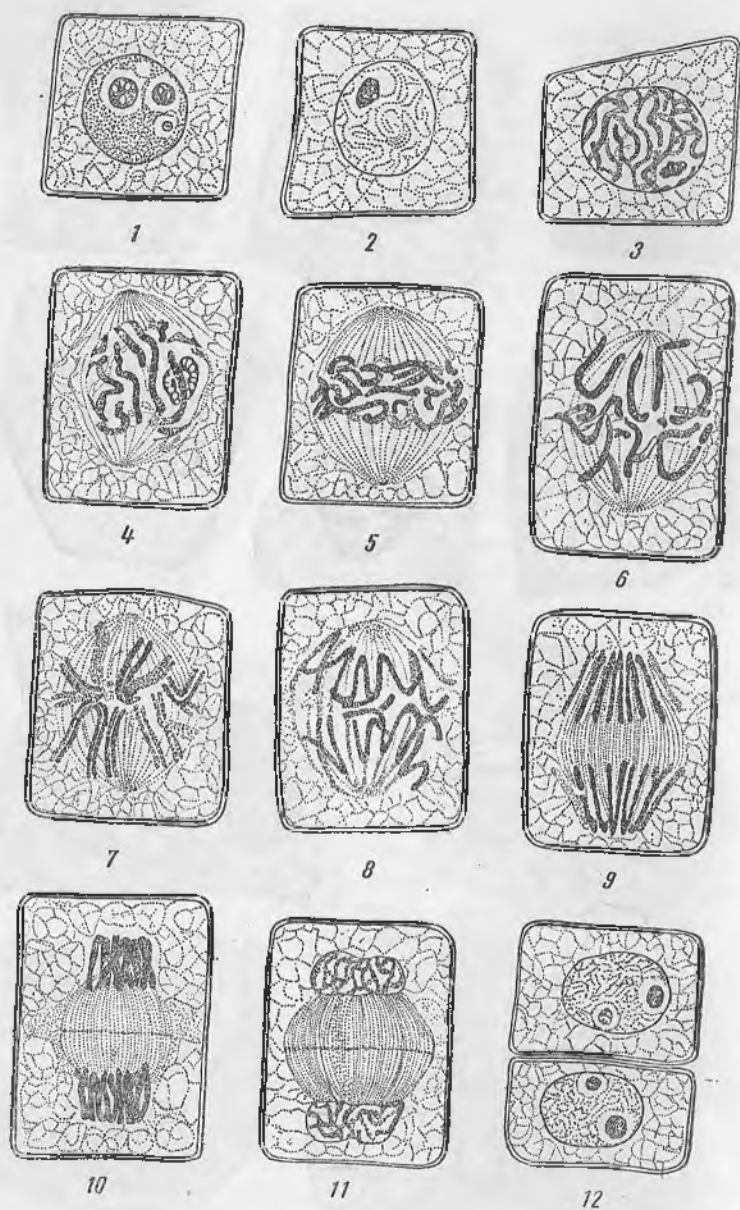


Рис. 25. Схематические изображения структуры ядра при митозе.

1—4 — стадия профазы, 5—7 — стадия метафазы (или экваториальной пластинки), 8—10 — стадия анафазы, 11, 12 — стадия телофазы.

Ядро утрачивает свое прежнее состояние. Из ядерного материала образовались хромосомы и ядерный сок. К концу профазы происходит растворение и исчезновение ядрышек. Ядро в новом своем состоянии удлинняется и на его полюсах появляются полярные колпачки.

Образовавшиеся хромосомы не имеют одинаковой формы. Число хромосом в ядре делящейся вегетативной клетки всегда четное, так как одной определенной по форме хромосоме соответствует такая же другая. Получается двойной набор различных по форме хромосом. Такой двойной набор хромосом называется диплоидным.

В дальнейшем процессе происходит расщепление каждой из хромосом в продольном направлении. Каждая из образовавшихся дочерних хромосом остается расположенной рядом с материнской.

Во второй фазе — метафазе — контуры ядра исчезают, ядерный сок смешивается с цитоплазмой, образуя миксоплазму. Хромосомы, принявшие форму петель, располагаются в одной плоскости в середине клетки, образуя так называемую экваториальную пластинку. От колпачков отходят тончайшие ахроматиновые нити. Они доходят до вершин петель хромосом, образуя так называемое веретено. Нити веретена образуются из миксоплазмы и обладают более высокой плотностью, нежели окружающая их плазма. Кроме нитей, прикрепленных к хромосомам, в состав веретена входят свободные нити, которые тянутся непосредственно от одного полюса веретена к другому.

В метафазе очень хорошо различается число и форма хромосом благодаря их расположению в центре веретена в виде экваториальной пластинки.

В экваториальной пластинке в этот момент можно видеть вместо начального одного двойного набора (по форме) — два двойных набора хромосом. Это удвоение произошло благодаря делению вдоль каждой из хромосом с образованием при этом дочерней хромосомы, сходной по форме с материнской.

В третьей фазе — анафазе — происходит расхождение продольных половин хромосом (хроматид), одна из которых подтягивается нитью веретена к одному полюсу и другая противоположной нитью к другому полюсу (рис. 26). На каждый из полюсов отходит по одному двойному набору хромосом, так как при расхождении от каждой из хромосом отделилась и отошла к полюсу ей подобная.

В четвертой, последней, фазе митоза — в телофазе — по экватору клетки, начиная от центра, на свободных нитях веретена образуются утолщения в виде узелков, которые, сливаясь, дают начало новой клеточной перегородке. В то же время происходит потеря собравшимися у полюсов хромосомами их индивидуальности. В клеточном соке появляется тимонуклеиновая кислота, образуется кариоплазма. Ядра обособляются от цитоплазмы, округляются, в них появляются ядрышки. В результате этих процессов

образуется два ядра, структура которых приобретает такой же однородный характер, как и ядра клетки до начала ее деления.

В то же время заканчивается образование клеточной перегородки. В начале этого процесса во время телофазы ахроматиновые



Рис. 26. Расхождение отдельных хромосом.

1, 2, 3—хромосомы в стадии метафазы, 4, 5, 6—хромосомы в стадии анафазы. Видна связь хромосом с ахроматиновыми нитями.

нити увеличивают свой изгиб по направлению к клеточным стенкам, так что изгиб крайних нитей становится более крутым. Они занимают постепенно всю ширину середины клетки, образуя так называемый фрагмопласт, в котором постепенно от центра к периферии идет образование клеточной перегородки (рис. 27).

Срединные нити веретена постепенно исчезают, а клеточная пластинка нарастает до тех пор, пока не сомкнется со стенками оболочки материнской клетки.

При делении клеток у низших растений, например, у водорослей, новая перегородка образуется путем врастания внутрь клетки кольцеобразного выроста, отходящего от клеточной оболочки материнской клетки. Затем, разрастаясь, этот кольцеобразный вырост совершенно смыкается в центре и таким образом возникает перегородка между клетками (рис. 28).

При образовании клеточной перегородки происходит разделение цитоплазмы между двумя клетками—материнской и дочерней. Этот процесс называется цитокинезом. Однако полного разделения протоплазмы при этом не происходит. Между узелками вновь образовавшейся оболочки остаются плазматические нити, или плазмодесмы, соединяющие плазму обеих клеток.

Деление ядра, которое сопровождается вышеописанными изменениями, носит название митоза («митос» — нить), непрямого, соматического деления, или эквационного (aequus — равный, одинаковый).

Помимо описанных явлений, которые наблюдаются при митозе, происходят и другие существенные изменения в плазме и органоидах клетки. Изменяется вязкость плазмы, а, следовательно, и показатель преломления, внутриклеточная реакция, быстро появляются и исчезают вакуоли. Хондриосомы при делении клетки сначала концентрируются в области экваториальной пластинки, а затем распределяются между содержимым делящихся клеток.

Как в строении ядра, так и особенно в процессе его деления вейсманисты-морганисты пытались найти подтверждение своим «теориям» о наличии в хромосомах ядра особых наследственных частиц, или генов, как неизменного вещества наследственности. Вейсман и его последователи считали, что в «зародышевой плазме» (хромосомах и генах) сосредоточено свойство наследственности и что хромосомы представляют собой такое «наследственное вещество», которое независимо от развития особи передается неизменно от поколения к поколению при делении ядра.

По Вейсману, хромосомы пребывают в ядре неизменными, питаются за счет тела организма, а при делении клетки происходит деление хромосом и наследственное вещество, таким образом, переходит от материнской клетки к дочерним.

Советские ученые своими работами внесли большой вклад в биологическую науку. Они показали, что процесс деления ядра вейсманисты-морганисты представляют сугубо неправильно, а значит неправильны и основанные на этих представлениях выводы.

Установлению правильных представлений о процессах деления ядра особенно способствовали работы П. В. Макарова и К. Ю. Кострюковой. Убедительность установленных Макаровым фактов

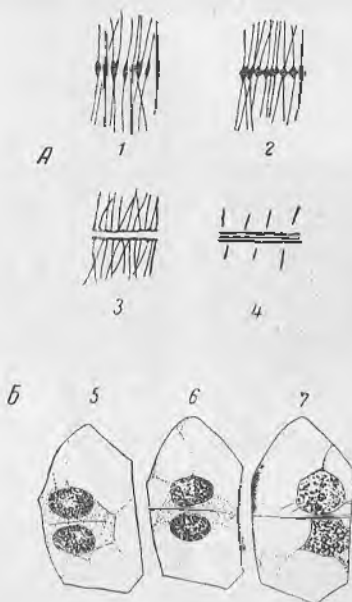


Рис. 27. Деление клетки у высших растений. А — заложение новой перегородки в фрагмoplaste; Б — образование и разрастание перегородки в клетке при ее делении у дремлика болотного (*Eriopistis palustris*)

1 — появление утолщений на нитях, 2 — утолщения соединяются в виде сплошной пластинки, 3 — разъединение вдоль клеточной пластинки, 4 — образование клеточной стенки между новыми клетками, 5 — начало образования перегородки, 6, 7 — разрастание ее и образование двух дочерних клеток.

определяется тем, что примененная им методика фиксации клеток четырехокисью осмия (OsO_4) не вызывает в ядре искусственных структур (артефактов) под влиянием фиксации.

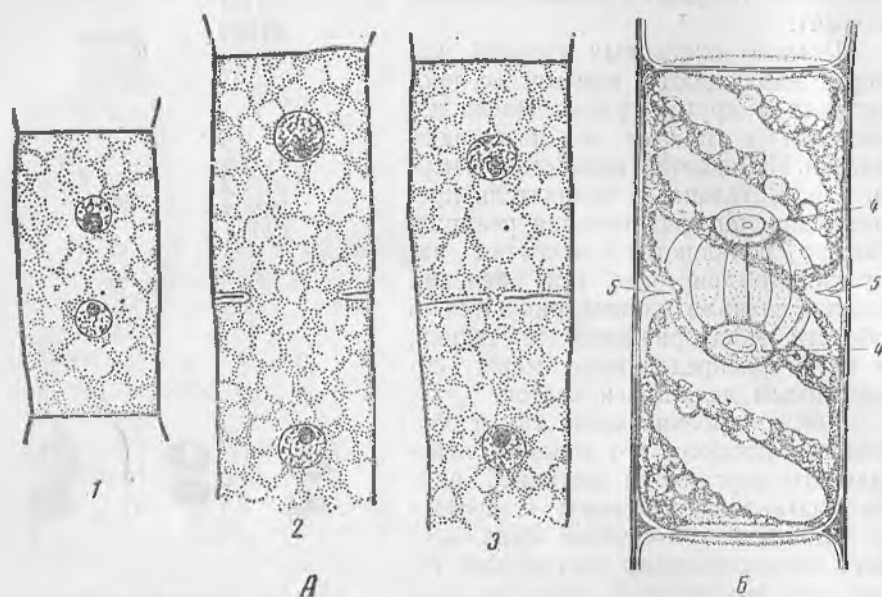


Рис. 28. Деление клетки у низших растений путем врастания внутрь новой перегородки. А — у грибов; Б — у водоросли спирогиры (*Spirogyra*).

1 — полное деление ядра, 2 — круговой вырост новой стенки между клетками, 3 — почти полное разделение клетки благодаря разрастанию перегородки внутрь, 4 — вновь образовавшиеся ядра делящейся клетки, соединенные между собой протоплазматическими нитями, 5 — целлюлозная перегородка, врастающая внутрь клетки.

Особенно это важно для исследования процесса становления и возникновения хромосом из хроматинового вещества.

П. В. Макаровым были прослежены этапы формирования хромосом в ядрах клеток образовательной ткани корней различных растений (лук, чеснок, бобы и др.). Применение в качестве фиксатора четырехокиси осмия дало возможность проследить те этапы формирования хромосом, которые до сих пор были недоступны исследователям, и показать, что при делении ядер каждый раз происходит заново образование хромосом из однородного ядерного вещества, что видно при прослеживании изменения ядра при непрерывном делении.

Таким образом, советские ученые обосновали новый взгляд на деление ядра. Их исследованиями устанавливается, что хромосомы не являются постоянно существующими в ядре, а заново каждый раз образуются при делении ядра, т. е. подчиняются всеобщей закономерности развития.

Как и другие морфологические признаки растения, число и форма хромосом более или менее определены для данного вида. Так, для разных видов пшениц указывается следующее число хромосом:

пшеница однозернянка	14
пшеница твердая	28
пшеница мягкая	42

Такая определенность числа и формы хромосом обуславливается историческими причинами и представляет собой наследуемый наряду с другими признаками данного вида растения, а не является определяющей наследственную природу организма. Как и все признаки и свойства организма, хромосомы также изменчивы и *«изменяются условиями внешней среды»*, — как указывает Т. Д. Лысенко, — *«могут изменять процесс построения тела, в том числе и построение хромосом...»*¹.

ТЕОРИЯ О. Б. ЛЕПЕШИНСКОЙ ПРОИСХОЖДЕНИЯ КЛЕТОК ИЗ ЖИВОГО ВЕЩЕСТВА

Клеточная теория строения организмов являлась основой для систематического изучения их строения. Она приобретала все более сильное революционизирующее влияние не только на биологию, но и на мировоззрение своего времени.

Но в дальнейшем немецкий патолог Рудольф Вирхов (1821—1902), ярый антидарвинист, подменил идею развития, как основу клеточной теории, метафизическими и идеалистическими положениями. Вирхов считал, что клетки, составляющие организм, представляют собой самостоятельно живущие существа, что организм это есть федерация клеток, клеточное государство. Он утверждал также, что клетки рождаются только от клеток: «всякая клетка — из клетки» (*«omnis cellula e cellula»*).

По теории Вирхова, никаким другим путем клетка произойти не может. Поэтому вне клетки нет и не может быть, по Вирхову, ничего живого.

Идеалистические вирховианские взгляды исключали возможность постановки вопроса о неклеточных формах жизни, о возможности превращения неживой материи в живую, о причинах развития клетки.

Сокрушительный удар вирховианской идеалистической теории был нанесен исследованиями проф. О. Б. Лепешинской.

В своих работах О. Б. Лепешинская исходит из того основного положения, что клетку возможно и необходимо изучать в историческом и индивидуальном развитии. Она показала, что образование клеток происходит из живого вещества.

¹ Т. Д. Лысенко, Агробиология, изд. 4-е, 1948, стр. 568.

«...живое вещество — это протоплазматическая масса,... содержащая в себе в той или иной форме ядерное вещество, но не имеющее формы ядра, а находящееся в протоплазме или в диффузном или в распыленном состоянии... Живое вещество обязательно должно обладать способностью к такому обмену веществ, которое является необходимым условием их существования»¹.

Протоплазма является основой живого вещества, но живое вещество сложнее протоплазмы.

Живое вещество обладает способностью развития и может дать клетку или по меньшей мере предклеточную форму (протоцит).

Наука еще не нашла путей для создания живого вещества из неорганической материи, а потому единственным пока источником живого вещества могут быть организмы, где оно находится в клетках и вне их.

В опытах Лепешинской исследовалось живое вещество куриного яйца, разрушенных клеток гидры и др.

Желток оплодотворенного яйца птиц состоит из желточных зерен, т. е. из комочков протоплазмы (окруженных оболочкой), содержащей в своем составе ядерное вещество. Они хорошо видны в микроскоп.

Желточные зерна желтка рассеяны в протоплазме. Попадая из желточной массы в подзародышевую полость, они при соприкосновении с жидкостью подзародышевой полости образуют «желточные шары». Желточный шар вначале не имеет никаких признаков оформленного ядра и весь состоит из основного протоплазматического вещества желточных зерен. Затем желточные зерна начинают изменяться и развиваться, образуя в конечном счете клетку обычной структуры, которая дальше делится и дает дочерние клетки (рис. 29).

О. Б. Лепешинская показала далее, что в случае разрушения клеток, например гидры, получается живое вещество, не имеющее клеточной структуры, из которого вновь могут образоваться клетки со всеми присущими им свойствами.

Эти исследования Лепешинской доказывают, что клетки в организме образуются не только из живого вещества клеток рассмотренными выше способами но и из живого вещества, не имеющего клеточной структуры.

Исследования О. Б. Лепешинской доказали эволюцию живого вещества в доклеточном периоде, что дополняет учение Дарвина. Эти исследования подтверждают теоретические положения Энгельса о том, что белок «...самый существенный носитель (Vehikel) образования клеток...»².

Исследования О. Б. Лепешинской являются ценным вкладом

¹ О. Б. Лепешинская, Происхождение клеток из живого вещества в роле живого вещества в организме, изд. АН СССР, 1945, стр. 85.

² Ф. Энгельс, Диалектика природы, 1948, стр. 241.

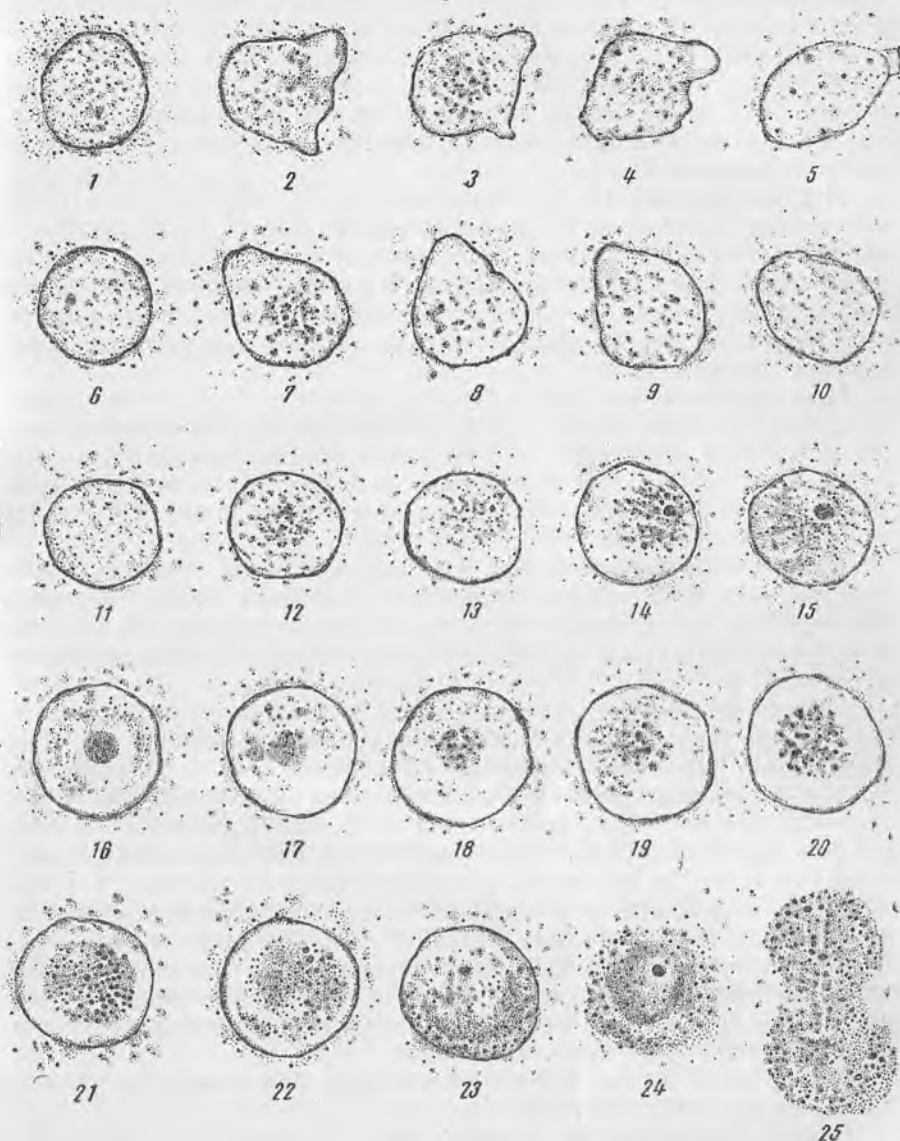


Рис. 29. Происхождение клеток из желточного шара (по О. Б. Лепешинской)

1—11 — амебOIDные движения в желточных шарах, 12 — конденсация зернистости в центре шара или несколько эксцентрично, 13 — образование маленького блестящего пузырька — будущего «лининового остова», 14—17 — рост лининового остова и заполнение зернистостью из протоплазмы, 18—21 — лининовый остов переходит в лининовую сеть и заполняется зернистостью, зернистость собирается на одной стороне ядра, 21—24 — ядерная зернистость выходит из ядра снова в протоплазму, образование молодой клетки с ядерной зернистостью в протоплазме и с ядром почти без хроматина, 25 — шар-клетка в стадии деления (телофаза).

в мичуринскую биологию. Они обосновали материалистическое представление об образовании клеток и подчинили его всеобщей теории развития, освободив его от метафизических взглядов Вирхова, провозглашавших, что клетка может произойти только от клетки. Этот тезис лишал клеточную теорию идеи развития и ставил ее вне всеобщности закона развития на основах диалектического материализма.

Исследованиями И. Е. Глущенко, Я. Е. Элленгорна (1951) установлен факт образования растительных клеток из неклеточного живого вещества в зачатке формирующегося корешка (у картофеля, плюща, инжира, хлопчатника). В начале процесса образуются безъядерные клетки, а затем возникают зачатки ядер — протокарионы, из которых образуются ядра. Этим завершается образование клетки.

При использовании листа бегонии для вегетативного размножения, как показали опыты К. М. Завадского, на месте заложения новых побегов из неклеточного вещества предварительно образуются молодые клетки. Новые клетки образуются также внутри существующих, т. е. из живого вещества этих клеток, при участии пластических веществ, поступающих в них.

Неклеточные формы жизни. На вирховианских представлениях «клетки только от клетки» зиждилась порочная теория бессмертия одноклеточных живых существ, а взгляды Вирхова на клеточную форму жизни, как на единственно возможную, господствовали в биологии.

Однако, еще в 1892 г. замечательный русский ботаник Д. И. Ивановский, изучая мозаичную болезнь табака, установил, что она вызывается заразным началом, находящимся в соке растения. Здоровое растение может быть заражено мозаичной болезнью, если на него перенести каплю сока от больного растения. Возбудители этой болезни настолько малы, что в обычный микроскоп их видеть нельзя. Их морфологические особенности изучаются с помощью электронного микроскопа. Они не задерживаются бактериальным фильтром, а потому названы «фильтрующимся вирусом». Благодаря различным способам измерения были получены цифры приблизительных размеров вирусов, что видно из приведенной таблицы. Для сравнения в таблице приводятся размеры некоторых органических и неорганических частиц.

В настоящее время насчитывается уже более двухсот заболеваний, вызываемых вирусами.

Вирусы при известных условиях могут развиваться и на искусственных питательных средах. Для этого необходимо лишь присутствие в этих питательных средах белков в виде нуклеопротеидов. Таким образом для развития и размножения вирусов наличие живых клеток не обязательно.

Самовоспроизведение вирусных частиц в определенных условиях указывает на их способность к ассимиляции, т. е. на качество, принципиально отличающее их от тел неживой природы.

Таблица 1

Название	Размеры в миллимикронах (миллимикрон = 1:1.000.000 миллиметра)
Молекула водорода	0,16
„ крахмала	0,5
„ альбумина	4,10
Вирус мозачной болезни	30.0
Возбудитель сыпного тифа	205—500
Длина волны видимого света	400—700

Вирусы могут рассматриваться как простейшее живое вещество, занимающее промежуточное положение между живой и неживой материей. Способность к кристаллизации сближает их с простыми белковыми веществами. Д. И. Ивановский считал, что вирусы ведут свое происхождение от бактерий, являясь их фильтрующей формой. На основе этой идеи академик Н. Ф. Гамалея объяснил происхождение открытых им в 1899 г. бактериофагов¹. Бактериофаги обладают свойством растворять бактерии, причем растворяющее начало не тратится, а размножается, что говорит о бактериофаге как о живом веществе в особой неклеточной форме жизни.

Исследования Д. И. Ивановского и Н. Ф. Гамалея показали, что имеются особые неклеточные формы жизни в виде бактериофагов и вирусов. Вирусы способны размножаться путем новообразования белковых частиц, а потому они должны иметь обмен веществ и не могут не быть живыми. То же относится и к бактериофагам.

Открытия Ивановского, Гамалея, Лепешинской доказали, что организованные клетки не являются единственной формой жизни. Жизнь существует и вне клетки, чем подтверждается основное положение Энгельса в представлениях о жизни, что «жизнь есть способ существования белковых тел...»². Благодаря этим открытиям русских ученых получены новые факты о происхождении и развитии жизни. Клеточное строение организмов и органов возникло в процессе исторического развития живого вещества, а возникновение жизни и образование живого вещества на Земле есть результат процесса исторического развития материи. Нет оснований категорически утверждать, что процесс образования живого вещества из неживого более не происходит. Ряд положений Энгельса на-

¹ Происхождение вирусов от паразитических микробов в результате их регресса вызывает возражение. Такого рода гипотеза закрывает путь к поискам низших форм жизни.

² Ф. Энгельс, Анти-Дюринг, Госполитиздат, 1948, стр. 77.

правлен против теории вечности белка: «Если живой белок вечен в том смысле, в каком вечны остальные соединения углерода, то он не только должен постоянно разлагаться на свои элементы, что, как известно, и происходит фактически, но должен также постоянно порождать себя из этих элементов заново и без содействия уже готового белка...»¹. И дальше: «—Допущение бесчисленных непрерывных рядов от века происходящих друг от друга живых белковых тел, причем при всех обстоятельствах всегда остается подлежащий ассортимент их, есть головоломнейшее из всех возможных допущений»².

Этим Энгельс утверждает положение о постоянных возможностях новообразования белка без участия в этом процессе существующих живых тел. Вместе с тем существующие организмы, строя себя из веществ неживой природы, постоянно превращают неживое в живое.

Все это показывает, что наука в СССР достигла больших успехов в решении вопросов о переходе неживого в живое и открыла новые пути для дальнейшего изучения проблемы происхождения жизни, образования живого вещества и следующего шага вперед — образования клетки.

ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КЛЕТОК И ОБМЕН ВЕЩЕСТВ

В результате деятельности живых элементов клетки, ее органоидов, в ней возникают различные форменные неактивные образования — эргастические включения, как конечные продукты обмена веществ. Большая их часть или используется в качестве запасных питательных веществ как источники энергии при росте и развитии организма или это отбросы жизненных отпавлений организма.

Обмен веществ состоит в единстве и взаимопроникновении противоположных процессов превращения материи: питания и выделения, синтеза и распада. Процесс питания, синтеза, усвоения веществ из окружающей внешней природы и переработка их организмом в живое вещество составляет процесс ассимиляции, а распад и выделение — процесс диссимиляции.

В процессе ассимиляции в организме зеленого растения перерабатываются вода и минеральные соли, поступающие из почвы, углекислота, поступающая из воздуха; они превращаются в органические вещества.

У растений процесс переработки поступающих извне неорганических соединений совершает длинный путь до протоплазмы. Первым звеном этого процесса надо считать образование углеводов. Углеводы, помимо использования в энергетических процессах растения, идут на образование белков. Необходимый для образования белков азот растение поглощает из почвы, главным образом в форме нитратов, которые через ряд превращений дают белки. Энергичный синтез белков, крахмала, клетчатки, жиров, за счет

¹ Ф. Энгельс, Диалектика природы, 1948, Госполитиздат, стр. 245.

² Там же.

притекающих из листьев пластических материалов, происходит, например, при созревании семян.

Эти вещества идут на построение живых элементов клетки, новых тканей и органов. Они же окисляются во время дыхания, превращаются в продукты, имеющие для организма характер отбросов, а живое вещество при этом распадается.

Процессы диссимиляции, т. е. процессы распада сложных органических соединений, происходят с выделением свободной энергии. У взрослого растения процессы диссимиляции сводятся к различным окислениям, следствием которых является полный распад органического вещества до углекислоты и воды. В распаде органического вещества помимо окисления играют большую роль гидролитические реакции, ведущие к распаду белков, сложных углеводов, жиров, фосфатидов, например при прорастании семян, лукавиц, клубней путем присоединения одной или нескольких частиц воды. При гидролитических реакциях органические вещества превращаются в легко подвижные продукты и используются для построения новых органов и тканей растения и для дыхания. Белки при этом расщепляются до аминокислот, жиры — до жирных кислот, а крахмал — до сахаров.

Совокупность и единство процессов ассимиляции и диссимиляции представляет собой необходимое условие существования живых тел: «Жизнь — это способ существования белковых тел, существенным моментом которого является *постоянный обмен веществ с окружающей их внешней природой*, причем с прекращением этого обмена веществ прекращается и жизнь, что приводит к разложению белка»¹. Хотя, как указывает Энгельс, — «и у неорганических тел может происходить подобный обмен веществ, который и происходит с течением времени повсюду, так как повсюду происходят, хотя бы и очень медленно, химические действия. Но разница заключается в том, что в случае неорганических тел обмен веществ разрушает их, в случае же органических тел он является необходимым условием их существования»². На значение обмена веществ как единства и взаимопроникновения двух противоположных процессов указывал в своих работах К. А. Тимирязев. «Основное свойство, характеризующее организмы, отличающее их от неорганизованных, — говорит он, — заключается в постоянном деятельном обмене между их веществом и веществом окружающей среды. Организм постоянно воспринимает вещество, превращает его в себе подобное (усваивает, ассимилирует), вновь изменяет и выделяет. Жизнь простейшей клеточки, комка протоплазмы, существование организма складывается из этих двух превращений: принятия и накопления — выделения и траты вещества»³.

На исключительно важную роль обмена веществ в изменчивости и наследственности организмов указывает Т. Д. Лысенко, отмечая, что

¹ Ф. Энгельс, *Диалектика природы*, Госполитиздат, 1948, стр. 246.

² Там же. *Примечание Энгельса*.

³ К. А. Тимирязев, *Соч.*, т. V, Сельхозгиз, стр. 146.

причиной изменения природы живого тела является изменение типа ассимиляции, типа обмена веществ.

Внешняя и внутренняя сторона обмена веществ. Восприятие растениями веществ неживой природы при определенных условиях, а также выделение продуктов его жизнедеятельности, составляет внешнюю сторону обмена веществ. Сложные процессы разнообразных химических превращений перехода веществ неживой природы в вещества живого тела и наоборот — составляют внутреннюю сторону обмена веществ. Эта внутренняя сторона обмена носит название промежуточного обмена.

Ход промежуточного обмена веществ, его направленность и интенсивность определяется в основном ферментами, как специализированными катализаторами, т. е. веществами сильно ускоряющими течение реакции, не затрачиваясь в них. С их помощью происходят различные биохимические процессы в организме. Ферменты составляют неотъемлемую часть живой материи и представляют собой вещества белковой природы. В ходе обмена веществ они, изменяясь сами, направляют обмен веществ, ускоряя одни реакции и задерживая, замедляя другие. Все ферменты объединяются в две группы: 1) гидролазы и 2) десмолазы, — каждая из которых состоит из подгрупп.

Гидролиз и синтез. Ферменты, принадлежащие к группе гидролаз, т. е. гидролитические ферменты, переводят нерастворимые запасные вещества в растворимые. Ферменты амилазы, инулазы, мальтазы, сахаразы переводят в растворимое состояние запасные углеводы; фермент липаза — жиры, протеаза — белки, т. е. вызывают гидролиз, состоящий в том, что эти запасные вещества присоединяют воду и распадаются на ряд веществ.

При других условиях те же ферменты могут способствовать и обратному процессу, т. е. синтезу. Следовательно, в организме возможна обратимость действия ферментов.

В клетке могут происходить оба эти процесса одновременно. Так в процессе фотосинтеза образуются углеводы: крахмал и сахар. Ассимиляционный крахмал под действием амилазы расщепляется до мальтозы, а затем ферментом мальтазой до глюкозы. Глюкоза доносится по ситовидным трубкам по телу растения, где используется на процессы роста и образования различных частей и органов растения или откладывается в запас в виде запасного крахмала.

Из углеводов в виде вторичных продуктов фотосинтеза в дальнейшем образуются жиры, состоящие из глицерина и жирных кислот. Этот процесс связан с процессами брожения (спиртового).

При прорастании семян запасные углеводы и жиры распадаются на их составные части. Крахмал растворяется (гидролизирован) под влиянием фермента диастаза, или амилазы, и благодаря этому идет накопление глюкозы.

Белковые вещества возникают в зеленом листе вследствие взаимодействия углеводов и минерального азота, в результате ко-

торого возникают различные аминокислоты, из которых в дальнейшем образуются белки. Белки и аминокислоты, возникшие в результате фотосинтеза, являются первичными.

Первичный синтез белков представляет особенность растений, животные к нему не приспособлены. Под влиянием ферментов происходит расщепление белков до аминокислот, как аминокислот вторичного образования. Такой процесс происходит при перемещении белков из листьев в другие части и органы растения, где они могут использоваться на процессы роста или отлагаться в запас. Запасные белковые вещества, например, семян при их прорастании подвергаются гидролитическому распаду под действием особых ферментов—протеаз, или протеолитических ферментов. Одновременно происходит и синтез белков в соответствии с новообразованием и жизнедеятельностью молодых органов. Эти белковые вещества получили название конституционных белков плазмы. Эти сложные процессы распада белков и их синтеза сопряжены с выделением аммиака, который, как вредный продукт, связывается растением в виде аспарагина, биологически аналогичного мочеvine животных. Но аспарагин растений вновь используется в теле растения. Он служит исходным материалом для синтеза белка благодаря наличию в нем связанного аммиака, который при этом отщепляется.

Все эти процессы гидролиза и синтеза обусловлены действием ферментов группы — гидролаз.

Дыхание и брожение. Ферменты, принадлежащие к группе десмолаз, или десмолитические ферменты, обуславливают более сложные процессы распада запасных веществ, связанные с дыханием и брожением. Распад при этом происходит глубокий, с расщеплением связей между атомами углерода, благодаря чему освобождается тепловая энергия. Поэтому в ходе этих процессов растения получают необходимую энергию для своего роста, развития и размножения при освобождении ее при дыхании и брожении.

Как всякого рода химические изменения вещества, так и все реакции обмена веществ связаны с изменением его энергетических запасов. При реакции биохимических синтезов происходит образование из простых более сложных веществ. В связи с этим потенциальная энергия этих веществ повышается. При распаде сложного вещества на простые происходит обратный процесс, т. е. понижение энергетических запасов вещества, что влечет за собой освобождение энергии. Такого рода реакции представляют собой источник энергии живой клетки.

Дыхание представляет собой сложный физиологический процесс окислительного распада сложных органических соединений, и прежде всего углеводов, до углекислоты и воды. Химическая энергия, выделяющаяся при дыхании, используется растением на процессы его жизнедеятельности. Часть ее выделяется в виде тепла и не используется растением. Окислительный распад может быть выражен формулой в схематическом виде:

$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O$ с выделением 674 бол. кал.

В основном процесс дыхания происходит обратнo процессу фотосинтеза. Ход этого процесса идет с образованием сложных промежуточных продуктов.

Интенсивность дыхания проявляется в различной степени у разных организмов и сильно зависит от окружающих условий. Большая интенсивность дыхания свойственна низшим растениям.

Дыхание является в основном окислительным процессом, при котором выделяется необходимая энергия для жизнедеятельности организма. В этих процессах участвуют разнообразные ферменты.

Для некоторых организмов процесс дыхания не является источником энергии, как, например, для ряда бактериальных организмов. Это—анаэробные организмы, не нуждающиеся для своих процессов жизнедеятельности в кислороде. Для анаэробных организмов источником энергии служит процесс брожения.

Брожение, как и дыхание, происходит при наличии катализатора, каковыми являются различные ферменты, или энзимы—десмолазы. В результате брожения происходит глубокий распад органического вещества, но скрытая энергия освобождается не до конца.

Биологическую сущность процесса брожения определил Л. Пастер, как жизнь без кислорода.

Существует несколько типов брожения: спиртовое брожение, вызываемое дрожжевыми грибами, маслянокислое брожение, вызываемое бактериями, широко распространенными в природе (они встречаются в почве, навозе, молоке, сыре, загрязненной воде), молочнокислое брожение, вызываемое палочковидными бактериями, или стрептококками (происходит при квашении овощей, скисании молока при получении кумыса, кефира, при силосовании кормов), уксуснокислое брожение, вызываемое особыми уксуснокислыми бактериями (*Bacterium aceti* и др.), брожение пектиновое (мочка льна) под влиянием особой формы бактерии (*Granulobacter pectinivorum* и главным образом *Bacterium felsineus*), целлюлозное (при разложении клетчатки) под влиянием двух видов целлюлозных бактерий, аммиачное брожение мочевины (при котором происходит минерализация мочевины под влиянием так называемых уробактерий) и т. д.

Процесс брожения сопровождается более пониженным освобождением энергии, нежели процесс дыхания. Если в ходе реакции дыхания выделяется 674 бол. калорий, то в процессах брожения выделяется лишь 15—115 бол. калорий. В результате брожения образуются вещества, содержащие все еще значительное количество энергии, что доказывается, например, горением крепкого этилового спирта, получающееся в процессе дрожжевого брожения сахаристых растворов:



Но дыхание и брожение нельзя рассматривать как только процессы освобождения нужной для растений энергии. Это понимание хотя и справедливо, но односторонне, недостаточно, а поэтому и неправильно. Советский ученый, биохимик В. А. Энгельгардт указывает, что брожение и дыхание мы должны рассматривать не только как источник энергии для потребностей клетки, но в равной мере и как источник химического материала для ее функций, в первую очередь для важнейших из этих функций — для синтеза живого вещества, для процессов обновления и роста живой массы.

С помощью ферментов растения перерабатывают и ассимилируют условия внешней среды, т. е. питаются, изменяясь под влиянием этих условий. Поэтому участвующие в брожении и дыхании ферменты играют роль не только катализаторов химических процессов, но и выполняют ряд процессов, связанных с синтезом живого вещества.

Внутриклеточные запасные вещества и отбросы. Различные продукты, возникающие в результате обмена веществ, накапливаются в клетках, образуя различные форменные включения в виде жировых и эфирно-масляных капель, вакуолей с растворами солей, сахаров, кристаллов белковых веществ (глобулоидов, алейроновых зерен), крупинок крахмала, кристаллов минеральных солей, цистолитов и т. д. Они образуются органоидами клетки и носят название эргастических веществ. Одни из них идут на питание растений, особенно при его росте и развитии, как запасные вещества, другие скопляются как продукты отбросов. Запасные вещества, откладываемые растением, разнообразны по химической природе, но среди них преобладают три группы: углеводы, жиры и белки.

Самыми характерными продуктами обмена веществ растительной клетки являются различные углеводы (особенно сахар, крахмал и жиры). Молекулы их состоят из трех элементов: углерода, водорода и кислорода. Это безазотистые соединения.

Жиры (жирные масла) содержатся в семенах растений. Маслянистые семена преобладают в природе. Они свойственны до 90 процентам всех видов семенных растений. Жиры обладают высокой теплообразующей способностью. Они содержат меньше кислорода, чем углеводы, и при процессах дыхания легко подвергаются окислению.

Жиры при процессах окисления дают больше энергии, чем углеводы. Так один грамм жира при сгорании дает 9,3 вместо 4,2 больших калорий, получающихся от сгорания грамма углеводов.

Жирные масла находятся в протоплазме в виде тонкой эмульсии или в виде капель, сильно преломляющих свет. В последнем случае они хорошо видны под микроскопом. Они обнаруживаются и цветными реакциями. Раствор алканны окрашивает на свежем срезе в свой розовый цвет масло, распыленное по всей протоплазме в виде мелких капель, например, у клешевины. При смачивании водой масло как бы выжимается из протоплазмы и выступает

в виде капелек. При действии 1%-ным раствором осмиевой кислоты жирные масла окрашиваются в черный цвет. Масла растворяются в эфире, в петролейном эфире и бензине, но не растворяются в спирте (за исключением касторового масла) и в воде. От едких щелочей жиры омыливаются; происходит расщепление их на глицерин и жирные кислоты, образующие со щелочами соли, т. е. мыла. Масла находятся в непрочном соединении с плазмой. При легком надавливании эта связь нарушается и масла выступают в виде капелек.

Масла применяются в технике при производстве олиф, лаков, масляных красок, используются для смазки моторов и пр.

Жироподобные вещества объединяют под названием липоиды.

Они не растворимы, как и жиры, в воде, но растворимы в спирте, эфире, хлороформе, бензоле и т. д. Липоиды, находясь, как составная часть в поверхностных слоях плазмы клеток, определяют ее избирательную способность в проницаемости веществ в клетку и способствуют проникновению ряда веществ, не растворимых в воде, но растворимых в липоидах.

В качестве запасных питательных веществ почти у всех растений, за исключением грибов и некоторых водорослей, встречается не растворимый в воде крахмал в виде крахмальных зерен. Способность к образованию крахмала и отложению запаса его у растений не одинакова. Лилейные и орхидные совсем не образуют крахмала. Поэтому растения, имеющие листья, можно подразделить на образующие крахмал и на образующие только сахар. У других растений, например у некоторых сложноцветных, наряду с крахмалом, образуется близкий к нему продукт инулин, растворимый в воде.

Крахмал возникает в результате фотосинтеза, который осуществляется хлоропластами в листе или в коровой части стебля. Это ассимиляционный, или первичный крахмал. Он, не накапливаясь в местах своего образования, расходуется в ночное время или непосредственно на дыхание и другие процессы, или переводится под влиянием фермента диастаза, или амилазы (гидролизируется) в сахар через присоединение частицы воды, превращаясь сначала в солодовый сахар — мальтозу ($C_{12}H_{22}O_{11}$), а затем (при действии фермента мальтазы) в глюкозу — виноградный сахар — ($C_6H_{12}O_6$). В виде продукта гидролиза крахмал поступает в другие части растений. Сам же крахмал не растворим в воде и имеет формулу ($C_6H_{10}O_5$)_n. При благоприятных условиях весь образовавшийся в течение дня крахмал, за ночь, превратившись в сахар, переходит в растворимое состояние и оттекает из листа. Лейкопласты, находящиеся в различных тканях растения, встречая поток раствора глюкозы, превращают ее во вторичный крахмал. Вторичный крахмал, отложенный в виде зерен в тканях стебля, т. е. на путях его передвижения (транзита) носит название транзитного крахмала.

Вторичный крахмал, откладывающийся в виде зерен с помощью лейкопластов и накапливающийся в больших количествах в запасных тканях, главным образом подземных органов — в клубнях, корневищах и других органах — и отчасти наземных, например в семенах, сердцевине саговой пальмы, носит название **запасного крахмала**. Зерна запасного крахмала имеют округлую, оваль-

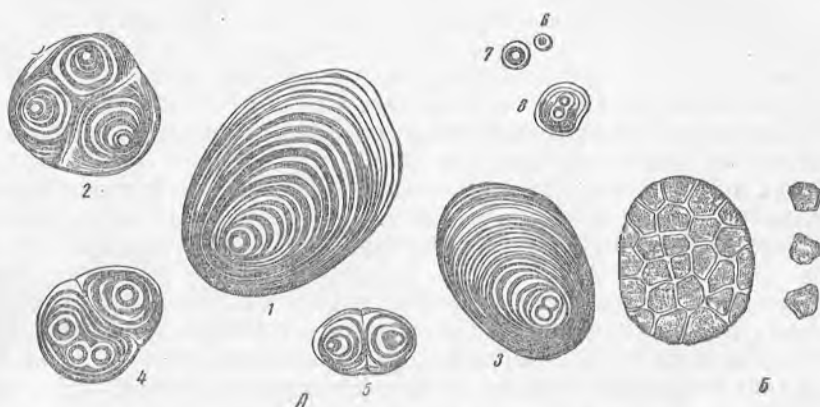


Рис. 30. Различная форма крахмальных зерен. *А* — крахмальные зерна из картофельного клубня; *Б* — крахмальное зерно овса (*Avena sativa*); сложное зерно и составляющие его мелкие зерна.

1 — простое зерно, 2—3 — полусложное, 4—5 — сложное, 6, 7, 8 — очень мелкие зерна.

ную многогранную форму, но постоянную и определенную для разных родов растений. У пшеницы они округлые правильные, у картофеля — овальные у маиса — полигональные, а у молочайных принимают вид палочки и т. д. По форме больших, достаточно разросшихся крахмальных зерен можно определить, к какому растению оно относится. Микроскопический анализ крахмальных зерен дает возможность выяснить и определить состав растений, плоды и семена которых были использованы при приготовлении муки (рис. 30).

Крахмальное зерно возникает внутри или сбоку лейкопласта в виде маленького зернышка. Вокруг образовавшегося центра идет дальнейшее нарастание крахмального зерна путем наложения все новых и новых слоев. Нарастание может происходить равномерно во всех направлениях, и тогда крахмальное зерно получается **правильное**, как, например, у пшеницы, а если нарастание идет преимущественно в одном направлении, то слои смещаются в своем расположении по отношению к центру, т. е. зерно становится **неправильным, эксцентричным**. Слоистость при образовании зерна получается в силу того, что отлагающийся крахмал содержит ночью большее, а днем меньшее количество воды. При неравномерном напряжении и при разрастании зерна в нем образуются трещины.

Крахмальные зерна с образованием их слоев вокруг одного центра носят название простых. В том случае, если образование крахмальных зерен происходит вокруг 2—3 центров и они, склеиваясь, как бы соединяются между собою, образуются сложные крахмальные зерна. Иногда такие объединения сложных зерен получаются из очень большого количества (до нескольких тысяч) мелких простых зерен. При давлении они распадаются на отдельные многогранные зернышки. Они бывают очень мелки, например, у риса, что используется при приготовлении рисовой пудры.

Крахмальные зерна называются полусложными, если сложные зерна охватываются общими для них слоями, внутри которых лежит замкнутым сложное зерно.

Как показал опыт, число слоев в образующихся крахмальных зернах находится в соответствии с числом суток их образования. За каждые сутки образуется по два слоя: один узкий и один широкий.

Величина крахмальных зерен колеблется в очень больших пределах: от 2 до 100 микрон у картофеля, до 180 у канны и до 275 у петрова креста. Образовавшийся крахмал заполняет запасающий орган, составляя, например, 25% веса свежего клубня картофеля, до 75% и даже до 85% веса зерна риса.

Крахмал относится к сложным углеводам (полисахаридам), которые получают в растении через соединение нескольких молекул простых углеводов (моносахаридов), как то: глюкоза с формулой $C_6H_{12}O_6$, причем происходит отнятие воды. Отсюда химическая формула крахмала получает выражение $(C_6H_{10}O_5)_n$. Полагают, что крахмал состоит из двух компонентов: амилозы, образующей всю внутреннюю массу крахмального зерна, и амилопектина, образующего наружный слой. Он более устойчив при нагревании с водой.

Способность крахмала клейстеризоваться обусловлена наличием амилопектина. От раствора иода в иодистом калии окрашивается в темносиний цвет только амилоза, а амилопектин принимает красноватую окраску.

Крахмальное зерно состоит из плотно прилегающих друг к другу кристаллических иголочек. Он является сферокристаллом. В поляризационном микроскопе при перекрещенных николях на темном фоне крахмальные зерна будут светлыми с черным крестом. Его полосы пересекаются в центре, от которого происходили наслоения крахмала при образовании зерна.

Удельный вес крахмала 1,5, т. е. он тяжелее воды и потому его можно выделять из размельченных частей растений путем отмучивания, так как крахмал не растворяется в воде. При нагревании с водой до 68—75 градусов зерно крахмала легко набухает, из него выделяется амилопектин почему и получается клейкая, тягучая жидкость — клейстер.

В качестве лучшей реакции для обнаружения крахмала поль-

зуются раствором иода в водном растворе иодистого калия. От его действия крахмал синее.

При действии разбавленных кислот происходит гидролиз крахмала, т. е. присоединение частицы воды, конечным продуктом которого получается глюкоза и промежуточный дисахарид мальтоза, или солодовый сахар:



Этой реакцией пользуются на заводах при производстве из крахмала патоки.

При прорастании семян также происходит гидролиз крахмала. Под действием фермента диастаза крахмальные зерна постепенно теряют свою форму, разъединяются и вместо крахмала в прорастающем семени накапливаются сахара. Поэтому проросшие зерна ячменя становятся сладкими на вкус. Такие высушенные проросшие зерна получили название солода.

Жизненно важный процесс гидролиза крахмала, т. е. образование глюкозы, постоянно происходит в растении, так же как и обратное, т. е. синтез крахмала из глюкозы при потере ею воды. Обратный процесс, т. е. синтез крахмала из глюкозы происходит с помощью лейкопластов. В клеточном соке вакуолей концентрируются отложения различных веществ (в том числе и запасных), имеющих важное значение для жизни растений. Во многих отношениях для нас ценность того или иного растения обусловлена содержанием клеточного сока.

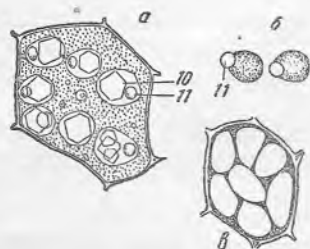
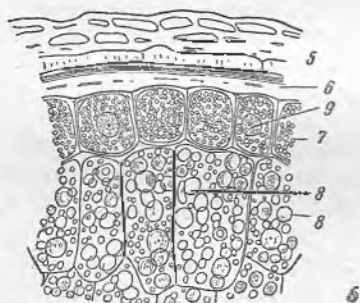
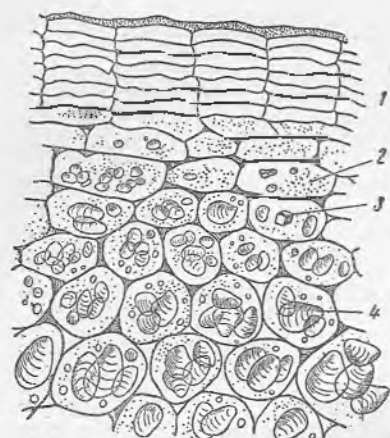
Клеточный сок. Под клеточным соком понимается лишь то жидкое содержимое, что находится в вакуолях. Вода составляет основу клеточного сока и ее содержание в нем доходит до 70 и даже 95%. В ней растворены различные вещества клеточного сока как запасные, так и различные продукты обмена и отбросы. Эти вещества можно непосредственно наблюдать при рассматривании под микроскопом, если они окрашены или находятся в твердом виде. Другие же вещества обнаруживают благодаря применению различных химических реакций.

Из азотистых веществ в клеточном соке могут находиться белки, растворимые в воде — альбумины — и белки, растворимые в нейтральных солях — глобулины.

В клеточном соке белки находятся также и в виде кристаллов. В кристаллах они могут находиться также в протоплазме, в ядре и в пластидах. Эти кристаллы называют кристаллоидами. Их легко можно видеть в клеточном соке клубня картофеля, в слое клеток, близко расположенных под кожей клубня картофеля. Белки чаще всего содержатся в семенах в виде алейроновых, или протеиновых, зерен (рис. 31).

Алейроновые зерна образуются при созревании семян, при подсыхании созревающих семян и обезвоживании клеток.

Вакуоли подсыхают, и находящиеся в них белки принимают



б — отдельные алейроновые зерна (в прованском масле) с глобинами (11);
в — сеть протоплазмы клетки белка клешевины после разрушения алейроновых зерен серной кислотой.

1 — пробковый слой, 2 — клетки с мелкими крахмальными зёрнами, 3 — белковые кристаллы, 4 — крахмальные зёрна, 5 — оболочка плода, 6 — кожура семени, 7 — алейроновый слой клеток с алейроновыми зёрнами в них, 8 — крахмалоносная ткань клеток с крахмальными зёрнами в них, 9 — клеточное ядро, 10 — белковые кристаллы, 11 — глобиды.

форму алейроновых зерен. Величина их колеблется от 1 до 55 микрон. Они могут иметь различную величину в одной клетке, но по форме и строению алейронового зерна можно определить принадлежность анализируемого образца к тому или иному виду растения.

В зерновках злаков алейроновые зерна располагаются в клетках белкового слоя, находящегося под оболочкой плода. Они имеют вид небольших, но многочисленных комочков белкового вещества. В семенах клешевины алейроновые зерна лежат среди протоплазмы и имеют яйцевидную форму, заключающую в себе кристаллоид и один или несколько глобидов в виде шариков, состоящих из фитина. Для других растений характерно включение в зерна кристаллов щавелевокислой извести.

При впитывании воды прорастающими семенами алейроновые зерна растворяются, и в клетке восстанавливаются вакуоли со всеми свойственными им и важными для жизни растения функциями.

Углеводы, как запасные вещества, находятся в клеточном соке в виде моносахаридов

Рис. 31. Белковые вещества и крахмал в клетках. А — разрез клубня картофеля; Б — поперечный разрез через наружную часть зерна пшеницы; В — клетки белка клешевины: а — алейроновые зерна в клетке (при рассмотрении в воде) с белковыми кристаллами и глобидами, б — отдельные алейроновые зерна (в прованском масле) с глобинами (11); в — сеть протоплазмы клетки белка клешевины после разрушения алейроновых зерен серной кислотой.

($C_6H_{12}O_6$), в форме глюкозы, или виноградного сахара, как непосредственного продукта фотосинтеза, и в форме фруктозы, или плодового сахара, что обуславливает сладкий вкус плодов плодовых растений.

В клеточном соке свёклы и сахарного тростника содержится дисахарид ($C_{12}H_{22}O_{11}$), в форме сахарозы, или тростникового саха-

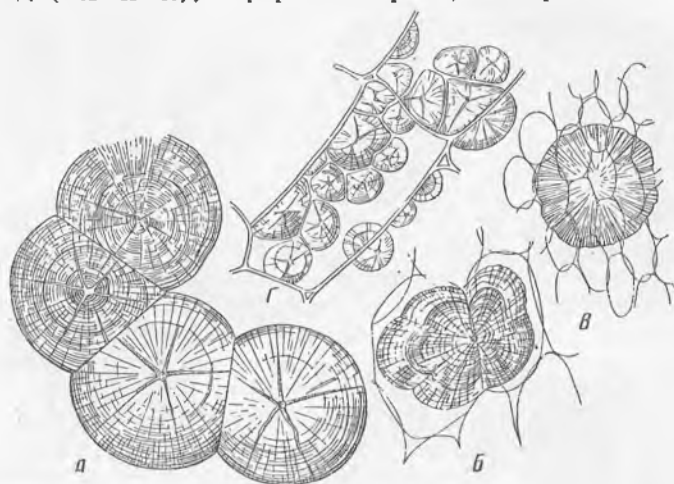
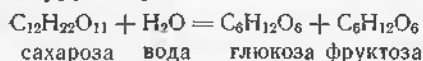


Рис. 32. Инулин в форме сферокристаллов в корнеклубне георгина. А — при медленном осаждении из водного раствора; Б, Б', Б'' — в клетках клубня георгина при действии крепкого спирта.

ра. С присоединением частицы воды, т. е. при гидролизе, сахароза образует глюкозу и фруктозу:



К полисахаридам ($C_6H_{10}O_5$)_n относится клетчатка (целлюлоза) и встречающийся в клеточном соке некоторых сложноцветных растений запасное вещество — и н у л и н. Он содержится в значительных количествах в корнеклубнях георгина, земляной груши, в корнях цикория и других растений. Инулин растворяется в воде, особенно в горячей. Его легко можно обнаружить в растении. Для этого срез анализируемой ткани растения кладется в крепкий спирт. В таких условиях происходит медленная кристаллизация инулина и образуются крупные сферокристаллы, при своем образовании часто выходящие за пределы одной клетки (рис. 32).

Вещества, находящиеся в клеточном соке, но не имеющие значения запасных веществ, очень разнообразны, обуславливая часто вкус растения, его ядовитые или лекарственные свойства, или его техническую ценность. Они имеют вместе с тем существенное значение для жизни клеток и растения в целом.

Так, органические кислоты, находящиеся в клеточном соке, обуславливают его кислую реакцию и имеют большое значение для поддержания клетки в состоянии тургора.

Из органических кислот часто встречается щавелевая кислота, например, у щавеля, кислицы, кисличника (*Oxuria*) и

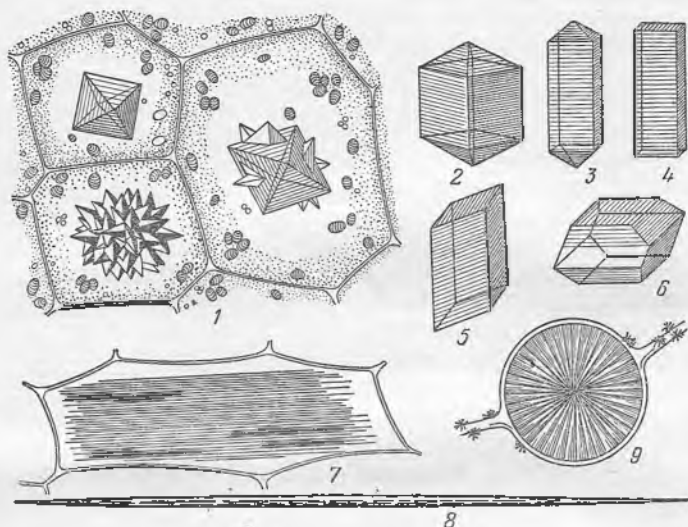


Рис. 33. Щавелевокальциевая соль в клетках в кристаллической форме.

1 — друзы в клетках черешка бегонии, 2—6 — разные формы одиночных кристаллов, 7, 8 — рафиды в клетке ряски, 9 — сферокристаллы из гриба (*Phanerochaete*).

других растений. При соединении с кальцием получаются кристаллы малорастворимого щавелевокислого кальция. Он образует в клетках сrostки кристаллов — друзы (кристаллы квадратной системы с присоединением трех частей воды) и рафиды в виде пучка игл (кристаллы моноклинической системы с присоединением одной частицы воды) (рис. 33). Кристаллизация освобождает клеточный сок от избытка кислоты, нейтрализует его. Кроме щавелевой кислоты, чаще встречается яблочная кислота, в яблоках сорта антоновки и других; винная кислота — в винограде, малине и лимонная кислота — в лимоне, клюкве, в листьях табака. Некоторые другие кислоты обладают консервирующими свойствами, что способствует, например, сохранению брусники в моченом виде.

Много кислот содержат еще незрелые плоды. При созревании плодов кислоты преобразовываются и дают вещества, определяющие вкус и аромат плодов. Образование кислот связано с процессом дыхания растений.

К числу ядовитых веществ, содержащихся в растениях, относятся

глюкозиды и алкалоиды. Значение их для растений неясно. Глюкозиды — это безазотистые соединения и, может быть, они являются особым родом запасными веществами. Растение, содержащее глюкозиды, используется в медицине и технике. Так, например, цветки ландыша (*Convallaria*), побеги горицвета (*Adonis*), листья наперстянки (*Digitalis*) применяются для лечения болей сердца, другие растения для возбуждения аппетита (полынь), а некоторые, содержащие сапонин, например, сенег, применяются как отхаркивающие. В технике используются корни некоторых растений из семейства гвоздичных, содержащих сапонин, для очистки тканей, которые портятся от применения мыла. При разрушении некоторых глюкозидов освобождаются эфирные масла, придающие характерный запах растительным продуктам, как чай, какао, ваниль, горчица, кофе и другие.

Алкалоиды — соединения, содержащие азот, являются конечными продуктами обмена веществ. Сюда относятся вещества многих растений, применяемых в медицине, как атропин (получаемый из растений семейства пасленовых), папаверин, морфин, кодеин (получаемый из опиума — застывшего млечного сока коробочек мака), хинин (из коры хинного дерева), кофеин (из листьев чая и семян кофейного дерева) и пр. Некоторые алкалоиды используются для борьбы с вредителями в сельском хозяйстве, как анабазин (получаемый из итцегека — *Anabasis aphylla*), никотин (из листьев табака) и др.

Алкалоидные соединения свойственны далеко не всем растениям. Наиболее богаты ими маковые, лютиковые, пасленовые, некоторые бобовые, лилейные, наоборот, среди, например, розанных, злаковых, губоцветных алкалоидных соединений не встречается или они редки. Алкалоиды и глюкозиды могут играть защитную роль для растений, нередко предохраняя их от поедания животными и от нападения вредоносных насекомых.

Большое практическое значение имеет содержание дубильных веществ, или таннидов, в растениях, применяемых в кожевенной промышленности для выделки кожи. Они находятся в растворенном виде в клеточном соке, часто в соединении с белками и слизями, а затем по отмирании клетки ими пропитывается клеточная оболочка. Дубильные вещества имеют вяжущий вкус, который свойствен многим незрелым плодам плодово-ягодных растений. Они обнаруживаются с помощью различных солей железа: 1—10%-ный раствор хлорного железа или сернокислого двуххромовокислого калия и разведенной хромовой кислоты¹.

Дубильные вещества могут находиться в различных частях растений: в коре, древесине, в листе, плодах, в тканях корня и т. д. Из растений дубителей большое практическое значение имеет древесина и кора дуба (откуда и произошло слово «дубитель», «ду-

¹ С солями железа дубильные вещества дают чернила. С двуххромовокислым калием или с хромовой кислотой они образуют бурый осадок.

бильные вещества»), кора ивы (до 18—20% танинов), кора ели (до 10% танинов), корни травянистых растений, как бадан (*Bergenia crassifolia*), ревеня (*Rheum*), таран (*Polygonum alpinum*), кермек (*Statice Gmelini*) и др. Многие дубильные растения являются вместе с тем и красильными растениями.

Растения, содержащие таниды, используются в медицине.

Значение дубильных веществ для растения еще требует изучения.

В клеточном соке некоторых растений содержится значительное количество коллоидов. Так, в вакуолях хвойных обнаружены таниды, смолы, камеди. Они имеют важное значение для водного режима клетки.

В клеточном соке растений находятся красящие вещества — пигменты, от которых зависит окраска плодов, лепестков цветков, лиловая окраска стебля, листьев. Пигменты, относящиеся к группе антоцианов, окрашивают лепестки в розовый, красный, лиловый, синий, голубой цвета, окрашивают побеги и листья ранней весной, листья краснокочанной капусты, корни свеклы и т. д.

Пигмент антохлор (флавоны) окрашивает в желтый и оранжевый цвета лепестки цветков многих растений.

Растения, содержащие указанные пигменты, являются часто хорошими красителями.

В клеточном соке многих растений содержатся различные растворимые в воде витамины, имеющие большое значение и необходимые для нормального состояния и отправления организма человека и животных.

Млечный сок. Многие растения при поранении, надрезах или изломах выделяют довольно густую жидкость белого, кремового, желтозеленого, желтого или оранжевого и красного цвета, который называется млечным соком, как, например, у сложноцветных, маковых, молочайных, колокольчиковых и др.

Млечный сок содержится в особыхместилищах — млечниках, пронизывающих все растение в виде сети ветвистых, сообщающихся между собой трубок. Они образуются или от слияния ряда клеточек через исчезновение их перегородок (членистые млечные сосуды) или через разрастание, начиная с ранней молодости растения, и разветвление некоторых клеток зародыша, достигающих гигантских размеров и пронизывающих все растение (нечленистые млечные сосуды). В млечных сосудах всегда находится тонкий слой протоплазмы, выстилающий трубки с внутренней стороны. В ней лежат многочисленные ядра. Млечный сок имеет характер эмульсии благодаря включению в него мелких телец, например, зерен крахмала в виде шариков, частиц каучука. Каучук является, повидимому, отбросом в результате жизнедеятельности растения, а крахмал, несомненно, питательное вещество.

Некоторые растения из-за содержания в их млечном соке частиц каучука и гутты имеют промадное техническое значение. При технической обработке из них получают резину и гуттаперчу.

Во флоре СССР обнаружено несколько видов каучуконосных растений: одуванчик кок-сагыз (*Taraxacum kok-saghyz*), одуванчик крым-сагыз (*Taraxacum hybernium*), скорзонера тау-сагыз (*Scorzonera tau-saghyz*) — также растение из сложноцветных.

Содержание каучука в корнях кок-сагыза в среднем около 16% (от 10—27% от сухого веса корня), а в корнях тау-сагыза около 25% (от 12—43%).

В тропических странах хорошей млечной системой обладает дерево из молочайных — бразильская гевея (*Hevea brasiliensis*), разводимое и в Южной Азии. Это растение, из млечного сока которого добывается каучук. Каучук — это углеводород формулы (C_5H_8).

Из млечного сока других растений добывают близкую по химическому составу к углеводороду [так же углеводород формулы (C_5H_8) $_n$] гутту. Она добывается у нас из коры корней известного кустарника наших лесов бересклета (*Evonymus*) и листьев разводимого на Кавказе дерева японо-китайской флоры зукомии (*Euscammia*). Она ценна своей способностью к сильному сопротивлению прохождения электрического тока и воздействия соленой воды.

Витамины и ауксины. В обмене веществ человека и животных важную роль играют витамины, на что указывал Лунин еще в 1881 г. Витамины по своему действию близки к ферментам. Ауксины отличаются от витаминов тем, что они стимулируют рост клеток отдельных органов, а витамины участвуют в общем процессе питания всего организма. Для жизнедеятельности растений необходимо небольшое количество витаминов.

Всего известно до 20 различных витаминов. Они довольно хорошо изучены. Наши заводы производят витамины в больших количествах. Витамины обозначаются латинскими буквами. Витамин А возникает в печени животных из провитамина А, содержащегося в растениях в виде каротина (плоды даурского шиповника, рябины, в листьях крапивы, клевера, салата, корнях моркови, плодах томата, смородины и прочих растений). Способствует сохранению остроты зрения, заживлению ран.

Витамины группы В (B_1 , B_2 , B_3 и др. витамины) содержатся в виде витамина B_1 в коже и зародышах семян, в пивных дрожжах, в рисовых отрубях, в проростках хлебных злаков. Способствует укреплению нервной системы. В жизнедеятельности растений необходим для поддержания процессов роста. Витамин B_2 играет значительную роль в процессах дыхания растений.

Витамин С — аскорбиновая кислота — необходим растению при прохождении окислительно-восстановительных реакций. Предохраняет организм человека от заболевания цингой (скорбутом) и от кровоточивости. Витамин С содержится в плодах шиповника, листьях первоцвета лекарственного (*Primula officinalis*), плодах смородины (сорта Лия), капусты (особенно Кольраби), хвое, ели, сосны, в корне хрена, плодах лимона, клюкве, в луке, чесноке.

Провитамин D (эргостерин) содержится в растительных маслах

(также в животных жирах), в пекарских дрожжах. Под действием ультрафиолетовых лучей провитамин D превращается в витамин D.

Другие витамины имеют также большое значение в поддержании здоровья человека.

Растения, содержащие витамины, называются витаминными растениями.

Ауксины — ростовые вещества, вырабатываемые клетками растений и обладающие высокой физиологической активностью. Ауксины усиливают приток питательных веществ к меристематическим тканям, что и способствует усилению ростовых процессов.

Антибиотики и фитонциды. Антибиотиками называются жидкие или летучие химические вещества, образуемые микроорганизмами и обладающие способностью подавлять рост и даже убивать бактерии и другие микробы. Антибиотические вещества обладают избирательной способностью. Одни из них, подавляя рост определенных видов микробов, не действуют или слабо действуют на другие виды микробов. Благодаря этому возможно применение антибиотиков для лечения различных инфекционных болезней, при условии выбора для этого тех из них, которые подавляют рост болезнетворных микроорганизмов, но не повреждают клеток человеческого тела. Обладающие такой способностью антибиотики нашли применение в медицине, как то: пенициллин, советский грамицидин, стрептомицин, тиротрицин и некоторые другие.

Выделяющие антибиотические вещества микроорганизмы представляют собой антагонистов по отношению к другим видам микроорганизмов, являющихся их конкурентами. Вероятно, что такая способность к образованию антибиотических веществ выработалась у организмов в историческом развитии как один из способов борьбы за свое существование.

Русский ученый И. И. Мечников был первым, кто высказал мысль об использовании явления антагонизма среди микроорганизмов для подавления болезнетворных микробов, как, например, молочнокислых бактерий, обитающих в простокваше, для подавления вредных гнилостных бактерий, живущих в кишечнике человека.

Приоритет в открытии лечебных свойств плесени пеницилла (относящегося к сумчатым грибам), выделяющей пенициллин, принадлежит русским ученым В. А. Мапассену и А. Г. Полотебнову (1868—1871).

Вслед за тем русский ветеринарный врач М. Г. Тартаковский в 1904 г. опубликовал сообщение о том, что вещество, образуемое зеленой плесенью, убивает возбудителя куриной чумы. Советские ученые открыли наличие способности к образованию антибиотических веществ лучистых грибов-актиномицетов, а советским микробиологом Н. А. Красильниковым в 1941 г. было впервые установлено антибиотическое действие одного из этих грибов (*Actinomyces griseus*), из культуры которого затем стало возможным получение антибиотика стрептомицина, применяемого при лечении туберкулеза, чумы, дизентерии.

Из культур различных микроорганизмов получено свыше 100 различных антибиотиков. Некоторые из этого числа вошли в лечебную практику, как, например, упомянутые выше.

Вещества, подобные антибиотикам, образуемым микробами, выделяются высшими цветковыми растениями, на что впервые указал русский биолог Б. П. Токин. Оказалось, что вещества, выделяемые тканями луковиц лука, чеснока и ряда других растений — черемухи, березы, хрена, редьки, красного перца, горчицы и др. — действуют подавляюще на ряд микроорганизмов. Большинство этих веществ действуют на расстоянии благодаря их летучести. Они получили название фитонцидов.

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

ОСНОВНЫЕ СТРУКТУРНЫЕ ОБЛАСТИ РАСТЕНИЯ

Развитие формы тела растения обусловлено способом питания и необходимостью тесной связи со средой, которая содержит в себе источник пищи для растения. Поэтому в процессе исторического развития происходило расчленение формы растения, что увеличивало поверхность соприкосновения со средой, а, следовательно, улучшало возможности поглощения элементов пищи из окружающей среды.

Степень дифференциации тела растения позволяет объединить их по этому признаку в группы, среди которых наиболее простую форму имеют растения одноклеточные с одним ядром, а затем одноклеточные с несколькими ядрами, называемые «неклеточными» растениями.

Необходимость большей дифференциации в связи с условиями питания вызвала развитие формы многоклеточных организмов, что дало возможность выработки специализации функций и разделения их между отдельными клетками. Эти специализированные по своей функции и объединенные между собой клетки дают начало дифференциации тела на части, выполняющие определенную функцию, т. е. на органы растения. Благодаря этому тело многоклеточного растения у высших растений достигает высокой степени дифференциации и расчленения, что явилось результатом взаимодействия растения, как организма, со средой. Это взаимодействие организма и среды определило направление и развитие формы растения и его органов.

Дифференцировка тела многоклеточного растения, образование органов вызваны необходимостью отправления им различных функций, как целостным организмом. В этом заключается биологический смысл многоклеточного строения растения. Многоклеточность дает возможность развития различных клеток и тканей в теле растения как приспособительных структур к разнообразным условиям жизни растительного организма.

Уже у многоклеточных водорослей структура тела растения достигает значительной сложности.

Большого усложнения достигает строение растений в их приспособлении к почвенно-воздушной среде. Эти приспособительные структуры более просты у мхов по сравнению с папоротниками и голосеменными растениями. Но наибольшей структурной сложности и дифференциации достигает тело цветкового растения, соответственно разнообразию условий существования, с которыми неразрывно связана его жизнь. В его основных органах (корне, стебле, листе) часто можно различить три главные структурные области: наружную, среднюю и внутреннюю. Наружная область это — покровная ткань, или кожа (иначе эпидермис), или пробка, которые отграничивают тело растения (и его органы) от окружающей среды и защищают растение от неблагоприятных случайных изменений этой среды. Вместе с тем мы видим здесь ряд приспособлений (например, хлорофиллоносные клетки, устьица и др.), с помощью которых растение использует различные звенья окружающей среды как источник для своего питания, т. е. как источник энергии.

Среднюю область в стебле составляет кора растения, имеющая функции механической поддержки или содержащая клетки с хлорофильными зернами и запасными веществами. Наибольшей сложностью обладает внутренняя область растения с проводящими тканями. Проводящие ткани состоят из трубок, по которым движется от листьев по стеблю нисходящий ток органических веществ, вырабатываемых листьями, и трубчатых сосудов и клеток, по которым движется обратный нисходящий ток воды и растворов почвенных солей.

Часть проводящей ткани, включающая трубки, по которым движется от листьев нисходящий ток органических веществ, называется флоэмой, а часть, включающая сосуды и клетки, по которым движется восходящий ток воды и солевых растворов от корней к листьям, называется ксилемой. Проводящие ткани составляют в стебле центральный цилиндр (тяж, или стела).

Каждая из трех этих областей растения в свою очередь достигает большого разнообразия в процессе развития и выработки приспособительных структур (рис. 34).

Понятие о тканях. В процессе роста и развития растения как организма происходит все большее и большее обогащение и усложнение его функций. Зачаточные органы зародыша, например, у цветковых растений, как первичный корешок, зачаточный стебелек, почечка из зачаточных листьев, в процессе роста растения развиваются сами и производят ряд новых жизненно необходимых растению органов. Тело растения все более и более структурно дифференцируется, образуются новые по своей форме клетки, выполняющие различные функции развивающегося организма. Возникающие клетки, объединяемые общностью функций, могут иметь сходное строение. Такие однородные по своему происхож-

дению комплексы клеток, объединяемые общностью функций, имеющих более или менее сходное строение, называют т к а н я м и. Настоящие ткани развиваются у высших растений, как то: папоротники, голосеменные и цветковые растения, но у мхов они не развиты или развиты в слабой степени.

Плодовое тело шляпочных грибов состоит из плотно переплетенных между собой наподобие войлока нитей гриба, или гиф.

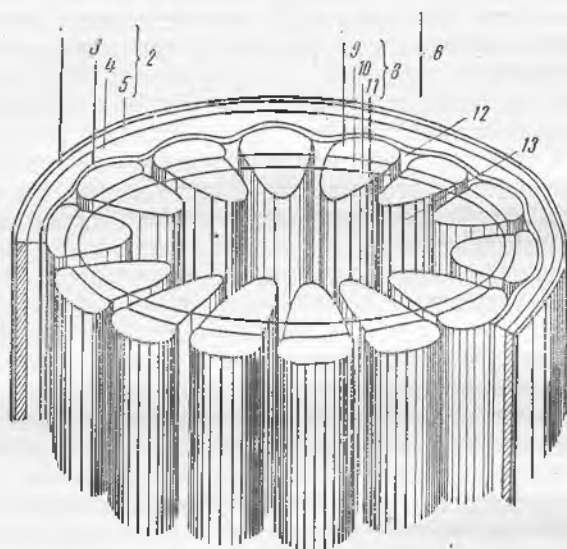


Рис. 34. Объемная диаграмма строения стебля цветкового двудольного растения.

1 — эпидермис, 2 — кора, 3 — эндодерма, 4 — паренхима, 5 — механическая ткань, 6 — центральный цилиндр, 7 — толстостенный перидерм, 8 — сосудистый пучок, 9 — флоэма, 10 — камбий, 11 — ксилема, 12 — сердцевинный луч, 13 — сердцевина.

Это хорошо видно на продольном срезе через грибной пенек. Гифы представляют собой разросшуюся и ветвящуюся нить. Такие нити состоят или из одной клетки, или делятся на отдельные клетки. Эти нити не объединены между собой, как клетки других многоклеточных растений, хотя поперечный разрез через грибной пенек внешне напоминает ткань многоклеточного растения. В силу этих особенностей ткань, из которой состоит тело многоклеточных грибов, стоит особняком среди тканей прочих многоклеточных растений и носит название л о ж н о й т к а н и, в которой гифы гриба (или нити мицелия) расположены в беспорядочном сплетении и не срастаются друг с другом (рис. 35).

По форме клеток различаются ткани п а р е н х и м н ы е, состоящие из более или менее округлых клеток, и п р о з е н х и м н ы е, состоящие из вытянутых в длину клеток. При сомкнутости клеток

между собой ткань может быть плотной или при развитии межклетников — рыхлой. При химических изменениях оболочек клеток различаются ткани соответственно роду этих изменений: опробковевшая ткань, одревесневшая и др. Ткань может быть толстостенной при утолщенных стенках ее клеток или тонкостенной, когда они не утолщены. Клетки, составляющие ткань, могут

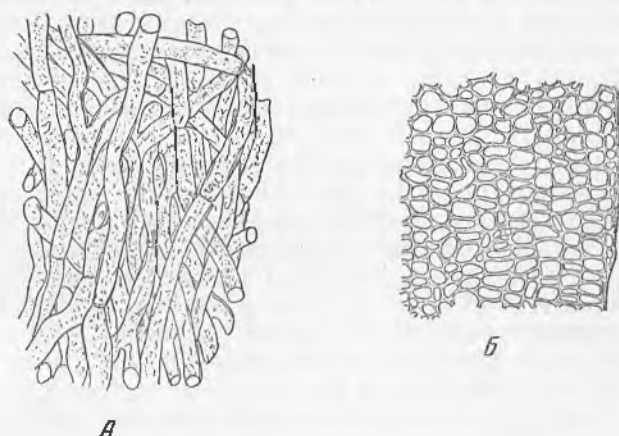


Рис. 35. Сплетение гиф грибов. *А* — рыхлое сплетение гиф на продольном разрезе плодового тела боро-
вика (белого гриба — *Boletus edulis*); *Б* — плотное
сплетение гиф на продольном разрезе спорыньи
(склеротий гриба *Claviceps purpurea*).

быть мертвыми или живыми. По этому признаку могут различаться и ткани. Сформировавшиеся ткани, не подвергающиеся дальнейшему изменению, называются постоянными, а молодые ткани, еще не прошедшие дифференциацию и не закончившие свое развитие, называются эмбриональными, или образовательными, или меристематическими. Они обладают наибольшей однородностью и состоят из молодых обычно плотно сомкнутых клеток, способных к делению и к преобразованию.

В участках расположения образовательных тканей происходит рост растения. Эти участки представляют собой точки роста и зоны роста растения. При развитии клеток образовательных тканей возникают различные по своей форме, взаиморасположению и функциям клетки, составляющие ткани, отличающиеся как по форме составляющих их клеток, так и по функции. Но ткани отличаются не только по форме и функции, но и своими природными качествами. Одна и та же ткань определенного органа проявляет различную наследственную основу, что носит название генотипической неоднородности тканей. В работе над картофелем И. Е. Глущенко установил, что растения, выращенные из добавоч-

ных почек, образующихся из более глубоко лежащих тканей клубней (при удалении имеющихся на них глазков), отличаются от материнского растения не только по признаку окраски клубня, но и по форме строения листа, проценту крахмала, по форме клеток и их ядер, числу хромосом и т. д. Работы И. Е. Глушенко подтвердили положение Т. Д. Лысенко о том, что «...нет двух клеток в одном и том же организме, у которых абсолютно одинаковыми были бы все свойства или хотя бы основное свойство наследственность. И кому как не садоводам и плодоводам наиболее известно, что у тех растений, которые размножаются вегетативно, допустим, черенками, глазками,— не все равно, с какой ветви брать черенок или глазок для окулировки или укоренения. Кому не известно, что если с одного и того же дерева яблони взять волчок, затем глазок нормального ростового побега и глазок с плодушей ветви и заокулировать их на три одинаковые подвоя, то получаются три разные дерева. Получается это потому, что двух клеток в организме нет с абсолютно одинаковой наследственностью, двух клеток нет в организме, которые бы абсолютно одинаково питались, и т. д., и т. д.»¹

Классификация тканей. Важнейшую основу научной классификации тканей составляет анализ их происхождения и формирования в связи с их функциями в растительном организме. Наиболее разработана классификация тканей, основанная на анатомо-физиологических признаках, т. е. на структурно-морфологических признаках в связи с физиологическим отпращиванием ткани. Среди других классификаций тканей анатомо-физиологическая классификация заслуживает наибольшего признания.

Первую группу тканей в этой системе составляют образовательные ткани, или меристемы. Вторую группу составляют покровные ткани, под которыми понимаются комплексы клеток, расположенные снаружи всех надземных и подземных органов растений.

Различные по своему физиологическому значению и по своим структурным особенностям ткани объединяются в более общие группы. Сюда относится соединение различных проводящих элементов в проводящие пучки, которые проводят воду, минеральные растворы и пластический материал. Проводящие пучки обычно сопровождаются примыкающими к ним тяжами механической ткани, в силу чего они называются сосудисто-волоконистыми пучками. Млечные сосуды всегда проходят отдельно от проводящих пучков и не объединяются с ними.

Так же различна по своему физиологическому значению основная ткань, или основная паренхима, или мякоть, в которую погружены сосудисто-волоконистые пучки в растениях.

Основная паренхима играет большую и разнообразную роль

¹ Т. Д. Лысенко, О советском дарвинизме, «Агробиология», № 1, 1946, стр. 15.

в жизни растения. Она может представлять собой ассимиляционную ткань, запасающую, выделительную и др. В зависимости от выполнения той или иной функции, а также от положения в том или ином органе, паренхимная ткань имеет то или иное строение. Содержимое паренхимных клеток основной ткани также весьма разнообразно. В них содержится хлорофилл, крахмал, кристаллы, дубильные вещества, каучук и различные алкалоиды. Оболочка паренхимных клеток или остается целлюлозной, или одревесневает. Существенную по своему значению группу составляют механические ткани, способствующие сопротивлению растения в целом или его органов, излому или разрыву.

Перейдем к рассмотрению каждой из вышеназванных тканей.

ОБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ, ИЛИ МЕРИСТЕМЫ

Меристемы свойственны растениям со специализированными тканями, у которых образование новых клеток локализуется в определенных областях.

Такую ткань можно увидеть на срезах не только зародыша, но и развивающегося растения, там где происходит его рост в длину или толщину, в точках роста осевых органов растения, стебля и корня.

Она состоит из однородных мелких паренхимных клеток с очень тонкими и гладкими оболочками из чистой клетчатки. Содержимое ее составляют основные элементы протопласта: плазма с едва заметными вакуолями, ядро и трудно различаемые зачатки пластид. Клетки образовательной ткани способны к энергичному размножению. Они плотно прилегают друг к другу. Самые молодые клетки в точках роста растения составляют промеристему. Она представляет собой очень раннее состояние в развитии ткани. Из промеристем возникают первичные меристемы, формирующие основные структурные элементы растения. Они представляют собой более позднюю стадию развития промеристемы. Иногда вся область верхушечного роста растения обозначается, как первичная меристема, без выделения промеристемы.

Развитие первичной меристемы происходит путем последовательного образования клеток в процессе деления инициальной (первоначальной) клетки, занимающей самую конечную, верхушечную часть конуса нарастания, как у папоротникообразных и большинства однодольных, или группы мелких первоначальных клеток, как у голосеменных и двудольных растений. И в том и другом случае размножение клеток сопровождается определенной последовательностью появления перегородки (рис. 36).

В конусе нарастания сосудистых растений из стебля или корня образуется верхушечная меристема, или апикальная меристема (рис. 37).

Первичная меристема находится также у основания междоуз-

лия стебля злаков. Благодаря этому стебель, закончивший свой рост в длину, может удлиняться вставочным ростом. Такого рода первичная меристема называется вставочной меристемой, или интеркалярной меристемой (рис. 38).

Из первичной меристемы возникают группы, или тяжи, узких вытянутых клеток с густой протоплазмой. Они отчетливо выделяются среди остальной меристемы и проявляют способность делиться по различным направлениям. Эта вновь возникающая ткань, представляющая тяжи, пластинки или цилиндрические кольца клеток, носит название прокамбия. Из прокамбия затем образуются постоянные клетки проводящей и механической систем, т. е. первичная ксилема и флоэма проводящего пучка.

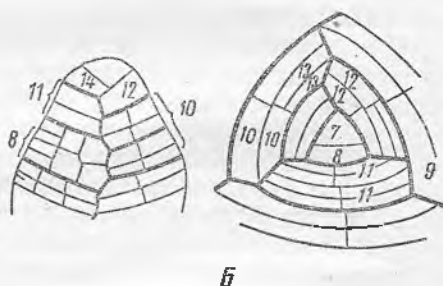
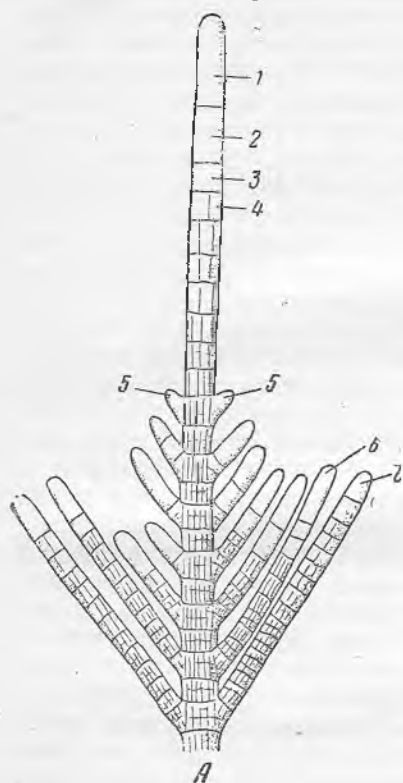


Рис. 36. А — верхушка слоевища бурой водоросли (*Sphacelaria plumigera*); Б — верхушки стебля хвоща (*Equisetum arvense*): слева — продольный разрез; справа — схема поперечного сечения.

1 — верхушечная (инициальная) клетка, 2 — только что образовавшийся сегмент, 3 — полусегмент, еще неразделившийся и 4 — второй полусегмент, разделившийся вертикальной перегородкой, 5 — начальные (инициальные) клетки боковых ответвлений таллома, 6 — верхушечные клетки боковых ответвлений, 7 — верхушечная клетка треугольно-пирамидальной формы с выпуклой верхней стенкой и тремя плоскими боковыми стенками, сходящимися острой верхушкой вниз; 8, 9, 10... 14 — сегменты в последовательном порядке их образования. (Увел. 200 раз.)

У папоротникообразных и у большинства однодольных все клетки прокамбия полностью расходятся на образование первичных проводящих тканей флоэмы и ксилемы.

У голосеменных и двудольных растений часть прокамбиальных клеток между флоэмой и ксилемой, имеющая на поперечном срезе вид пластинки, не дифференцируется до конца и сохраняет свой меристематический характер. В дальнейшем образование новых клеток идет по преимуществу в двух направлениях: к периферии —

новой флоэмы, к центру — новой ксилемы. Эта прослойка меристематических клеток носит название камбия. Флоэма и ксилема, отложенные камбием, носят название вторичной флоэмы и ксилемы.

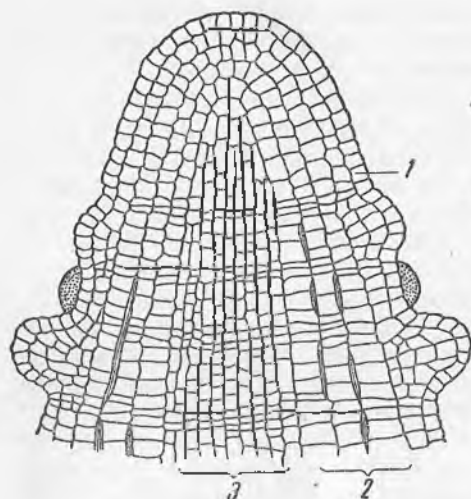


Рис. 37. Продольный разрез конуса нарастания стебля водяной «сосенки» (*Hippuris vulgaris*). Верхушечная клетка не выделяется, так как вегетационная верхушка образована несколькими одинаковыми клетками.

1, 2 — периферический слой клеток, образующих «туннику», клетки которого делятся только в антиклинальном направлении, 3 — слой клеток, образующих «корпус»; они делятся в различных направлениях.

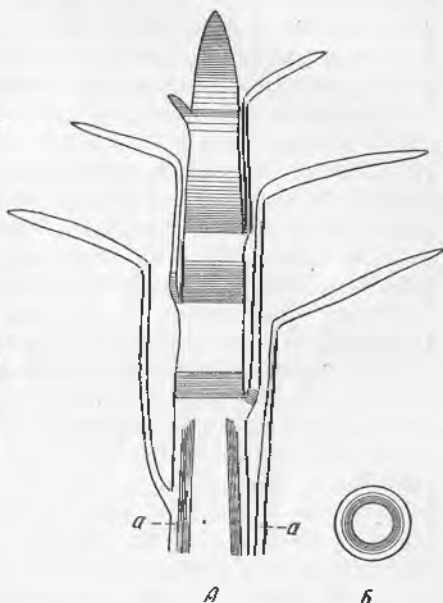


Рис. 38. Диаграмма расположения меристем. В густо заштрихованных местах — клетки самые молодые, в незаштрихованных — достигли полного развития или медленно растут. А — продольный разрез; Б — поперечное сечение А на уровне а-а.

Камбий относится ко вторичным (производным) меристемам. Ко вторичным же меристемам относится пробковый камбий, образующий пробку. Они расположены сбоку того или иного органа, а потому называются боковыми меристемами. Вторичные меристемы возникают в тех случаях, когда некоторые ткани, уже специализированные, входящие в состав того или иного органа, возвращаются в меристематическое состояние и начинают образовывать новые клетки с параллельными перегородками в продольно-тангентальном направлении. Из вторичной меристемы возникают новые группы тканей — вторичных тканей.

За счет деятельности камбия с возрастом растения происходит вторичное утолщение стебля, например, деревьев и кустарников. При вторичном утолщении новые слои ткани возникают в соответствии с увеличением корневой системы и листовой поверхности. Вообще постоянные ткани, возникшие из первичных меристем,

носят название первичных, а ткани, образующиеся в результате деятельности вторичных меристем, носят название вторичных тканей.

Ролью образовательных тканей оправдывается их название. Все органы и их ткани образуются из образовательной ткани. В жизни растения образовательная ткань имеет исключительно большое значение. Без нее не может происходить рост растений и их развитие через новообразование органов и тканей.

Образовательная ткань может возникать из живых клеток различных постоянных тканей и при повреждениях тела растения, способствуя или заживлению благодаря формированию покровных тканей, или возобновлению утраченных органов. Этой способностью растений пользуются в практике при искусственном вегетативном размножении, когда из взятой для размножения части растения получают новое полноценное растение со всеми его жизненными функциями. Такое воспроизведение новой особи может происходить и происходит лишь благодаря возникновению в ткани взятой для размножения части растения новой образовательной (вторичной) ткани. Из нее в дальнейшем, путем последующей дифференциации, образуются все органы нового растения.

В теле многоклеточных водорослей, мхов и большинства папоротникообразных нет никаких других тканей, кроме первичных, т. е. происшедших из первичной образовательной ткани. Строение их тела остается на всю жизнь состоящим из первично образовавшихся органов и тканей. Наличие вторичной образовательной ткани и вторичных происшедших из нее тканей — свойство более организованных растений, как голосеменные и покрытосеменные.

ПОКРОВНЫЕ ТКАНИ ПЕРВИЧНЫЕ И ВТОРИЧНЫЕ

Покровная ткань играет главным образом защитную роль для тела растения от неблагоприятных условий внешней среды. Она возникает с первых этапов формирования тела растения, и в том или ином виде мы ее находим не только у высокоорганизованных многоклеточных высших растений, но и у некоторых высокоорганизованных водорослей.

У наземных растений первичная покровная ткань играет важную роль, так как она, одевая растения наподобие чехла, защищает его от высыхания, температурных колебаний, от всякого рода повреждений, поражения болезнями, вредителями и т. д.

Первичная покровная ткань, или эпидермис, возникает из первичной образовательной ткани при формировании зародыша семени, и, развиваясь во время дальнейшего роста растения, сохраняется иногда в течение нескольких лет. Но затем ее сменяет более прочная защитная покровная ткань, развивающаяся из вторичной образовательной ткани, т. е. вторичная покровная ткань, пробка и корка. Пробка покрывает стебли и корни растений к концу первого года или на второй год, сменяя первичную по-

кровную ткань, или эпидермис. Ветви и стволы старых деревьев покрываются постепенно из года в год нарастающей вторичной покровной тканью, коркой, образующейся из вторичной образовательной ткани.

Эпидермис, или кожа (первичная покровная ткань). Эпидермисом, или кожей, покрыты все молодые части и органы растений. Обычно он состоит из одного слоя клеток. Реже эпидермис бывает двуслойным или многослойным благодаря делению клеток перегородками, параллельными поверхности, например, у фикуса и бегонии. Тогда возникает двуслойный или многослойный эпидермис, нижние слои которого служат для содержания запасов воды. Вообще же клетки эпидермиса делятся перпендикулярными к поверхности перегородками и долго сохраняют эту способность. Она жизненно необходима, так как благодаря этой способности эпидермис увеличивает свою поверхность в соответствии с ростом молодых частей и органов растения.

Клетки эпидермиса плоские (таблитчатые) и плотно прилегают друг к другу. Стенки клеток кожицы у многих однодольных растений прямые, а у большинства растений извилистые и петлистые, чем обуславливается их способность выдерживать значительное растяжение при состоянии тургора органов растения и допускается возможность спадения извилист стенок при увядании. Кроме того, извилистость придает прочность спайке клеток между собою. Заметна неровность стенки клеток из-за неодинаковой ее толщины, образующейся благодаря порам и слабым утолщениям клеточной стенки между ними. Соединение клеток кожицы с клетками, лежащими под ней, слабое, и поэтому кожа легко сдвигается с растения в виде тонкой пленки, например, с листа. Клетки кожицы живые, что доказывается их способностью делиться, а также и тем, что в них имеется протоплазма, расположенная тонким постенным слоем, или пересекающая клетку в виде тонких нитей, в которых заметно даже движение протоплазмы. В протоплазме хорошо заметно ядро с лежащими вокруг него лейкопластами. Вся же центральная часть клетки занята большой вакуолью. Клетки кожицы поэтому обычно бесцветны. Но у некоторых водных растений, растений, живущих в тени и некоторых других, а также у папоротников, в протоплазме клеток кожицы имеются мелкие хлорофильные зерна. Тогда кожа окрашена в зеленый цвет. У некоторых растений кожа окрашена в синий или фиолетовый цвет, как, например, у краснокочанной капусты, что зависит от окраски клеточного сока клеток эпидермиса (рис. 39).

Особенность строения клеток эпидермиса (или кожицы) составляет утолщение поверхностной, т. е. обращенной к внешней среде их клеточной оболочки, лишенной пор. В то же время она кутикулизуется. Благодаря этому наружная часть стенки клеток кожицы представляет бесструктурную бесцветную жироподобную пленку — кутикулу, или надкожицу, что является важной особенностью кожицы, имеющей существенное биологическое

значение: она непроницаема для воды и для газов. Под кутикулой часто образуется еще несколько так называемых кутикулярных слоев, в которых обнаруживается основа из клетчатки. Из клетчатки же состоит самый внутренний слой поверхностной стенки оболочки клеток кожицы, непосредственно прилегающий к протоплазме. Эти образования делают еще более совершен-

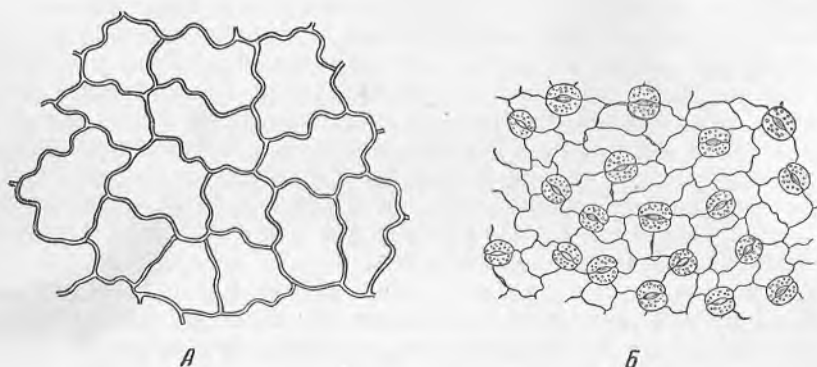


Рис. 39. Эпидермис листа при рассмотрении сверху. А — вид эпидермиса верхней поверхности листа пролески (*Mercurialis perennis*); Б — вид эпидермиса с устьицами на нижней поверхности листа морозника (*Helleborus niger*).

ной защиту молодых частей тела от испарения. В связи с этим интересно отметить, что кутикула у водных растений не развивается именно на тех частях тела, которые погружены в воду.

Внутренние стенки клетки кожицы (обращенные внутрь растения) остаются тонкими и имеют поры. Благодаря этой важной структурной особенности клетки кожицы находятся в общении с живыми клетками тела растения и участвуют в общем процессе обмена веществ (рис. 40).

В клетках кожицы иногда встречаются выделения в виде мелких кристаллов щавелевокислого кальция, а иногда дубильных веществ, кремнезема, цистолиты из кремнезема или из углекислой извести (CaCO_3). Кремнезем и кристаллы щавелевокислого кальция обнаруживаются иногда и в самой толще стенки клеток кожицы (см. стр. 76).

Часто кожаца снаружи покрыта восковым налетом. У некоторых растений восковой налет образует очень тоненькую корочку (например, на листьях туи, заячьей капусты, садовой гвоздики), а у других он достигает до 5 мм толщины и может быть использован для его добычи (например, на листьях и стволах южно-американских восковых пальм из рода *Ceroxylon*). Восковые налеты способствуют уменьшению испарения воды растением и предохраняют органы растения от поражения грибами (рис. 41).

Как приспособления, способствующие уменьшению испарения растением, защищающие растение от влияния резких смен темпе-

ратур, от перегрева на коже, развиваются выросты, или волоски, которые называются **трихомами** (от греческого «трихома» — волосы). Они различны по своему строению и форме, но типичны иногда для некоторых групп растений и могут служить на-

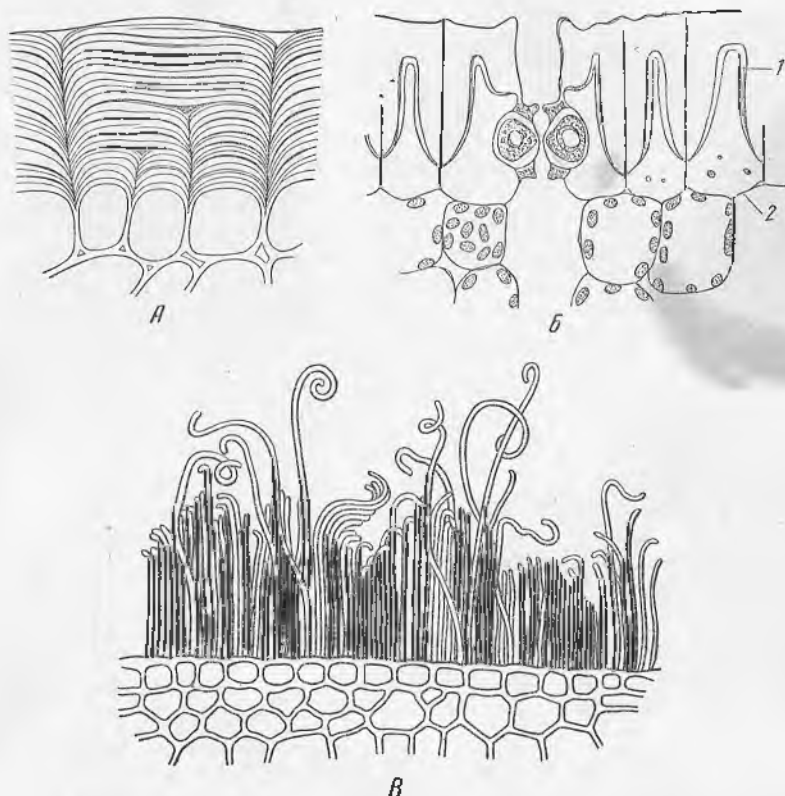


Рис. 40. Поперечный разрез эпидермиса листа: А — многолетнего стебля (*Viscum album*) с сильно развитыми кутикулярными слоями; Б — листа алоэ (*Aloe nigricans*); В — кожица узла стебля сахарного тростника (*Saccharum*) с палочками воска.

1 — внутренний некутикуляризованный слой утолщения, 2 — внутренняя тонкая стенка клетки эпидермиса.

дежным признаком для установления систематического родства.

Волоски развиваются из клеток кожицы. Волоски могут очень густо (наподобие войлока) и равномерно покрывать растение или же опушение развивается только на какой-либо части растения. Они могут быть одноклеточными и многоклеточными. Форма волосков различна. Они бывают простыми или ветвистыми (двулучевыми, многолучевыми), имеют вид звездчатой чешуйки (как у лоха) или щетинок, иногда наверху крючковидно загнутых (цепкие волоски) как, например, у плодов репешка, или могут иметь форму якоря, как, например, на стебле хмеля и подмаренника. Это

способствует тому, что растения легко цепляются и удерживаются на опоре. Клетка волосков некоторых растений (крапива) содержит ядовитое вещество. Такой волосок имеет наверху вздутие в виде небольшой круглой головки, которая легко обламывается.

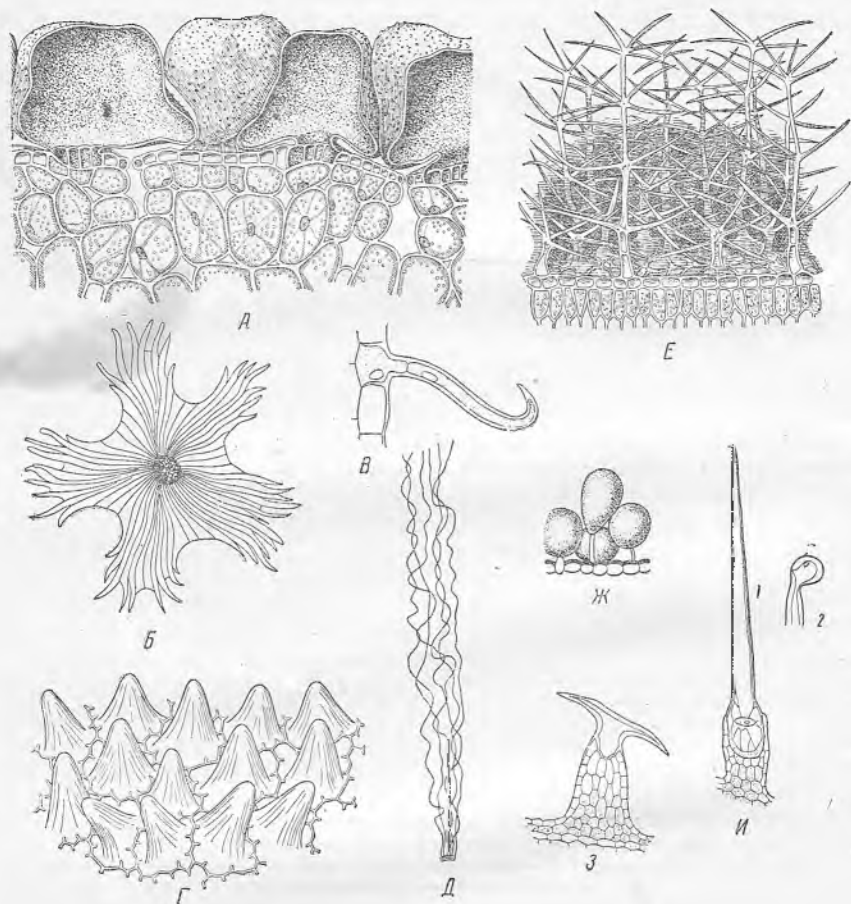


Рис. 41. Выросты и волоски из клеток кожицы и прилежащих к ней тканей. А — поперечный разрез поверхности листа южно-африканского растения из толстянковых (*Roechea falcata*); развивается кремнистый панцырь из пузырчатых клеток, как защита от испарения; Б — чешуйчатый волосок с эпидермиса верхней поверхности листа облепихи (*Hipporhaë rhamnoides*); В — волосок со стебля фасоли (*Phaseolus multiflorus*); Г — сосочки на коже лепестков цветка фиалки (*Viola tricolor*); Д — волоски семени хлопчатника (*Gossypium herbaceum*) с частью семени (увел. в 3 раза); Е — ветвистые волоски кожицы коровяка (*Verbascum*); Ж — пузырьки эпидермиса листа лебеды (*Atriplex leucocladum*) с пузырями, запасующими воду; З — цепляющиеся волоски хмеля (*Humulus lupulus*); И — жгучий волосок крапивы двудольной (*Urtica dioica*).

1 — целый волосок. 2 — головчатая верхняя его часть.

Благодаря этому вскрывается полость клетки, содержащей протоплазму с вакуолями, а острие волоска легко вонзается в кожу человека или животного. От ядовитого содержимого, попадающего в ранку, происходит воспалительный процесс. Такие волоски называются *жгучими*.

Одноклеточные волоски семян хлопчатника представляют собой выросты клеток эпидермиса. Они достигают большой длины и называются в технике «волоконцами». Оболочка клетки волоска покрыта очень тонкой кутикулой, а содержимое включает остатки протопласта. Клеточная стенка состоит из чистой целлюлозы. Волоски семени хлопчатника используются в текстильном производстве, а также для получения ряда продуктов производства, в состав которых, как основа, входит целлюлоза. Волоски сдирают с семени хлопчатника на хлопкоочистительных машинах и получают хлопок — волокно, идущее на изготовление ткани. Чем длиннее волосок, тем он более ценен для практических целей. Длина его достигает 60 мм и более, а ширина 0,012 мм (т. е. 12—20 микрон).

На коже шиповника, малины, ежевики развиваются очень колючие крепкие одревесневшие волоски, называемые *шипами*. Они представляют собой выросты клеток кожицы, так называемые эмергенцы и легко сдираются вместе с кожей. Этим они отличаются от колючек, которые являются видоизмененными частями побега.

На коже лепестков цветка развиваются выросты наподобие *сосочков*, придавая бархатистость поверхности лепестка. Они также относятся к трихомам.

У некоторых растений (губоцветные, пасленовые, некоторые сложноцветные и др.) развиваются многоклеточные железистые волоски (рис. 42), выделяющие эфирные масла, смолы или слезы.

Волоски могут не только предохранять растение от излишнего испарения воды или перегрева, но и могут всасывать воду. Таковыми являются *корневые волоски*, всасывающие необходимую для жизни растения воду и питательные растворы из почвы. В силу этой особенности их обычно относят к всасывающим тканям, хотя они возникают из покровной ткани. У многих пустынных растений в основании многоклеточных волосков находятся живые клетки, притягивающие воду, которая проходит через тонкую кутикулу, покрывающую основание волоска. Растения, живущие на ветвях других растений и лишенные корней, как, например, бромелиевые, используют воду дождя и росы путем всасывания с помощью многоклеточных чешуйчатых волосков. Насекомоядные растения всасывают с помощью железистых волосков воду вместе с органическими веществами из тела насекомых.

У других растений, наоборот, волоски служат для выделения воды, вместе с растворенными в ней солями, как, например, у кермек. Волоски, выделяющие воду, многоклеточны. Выделение

производится всеми клетками волоска или клетками, находящимися у его основания. Возможно, что клетки таких волосков не только способны выделять воду, но и всасывать ее.

Устьица. Кожица с кутикулой, покрывающая все надземные части и органы растений, непроницаема ни для воды, ни для газов. Но для питания растений необходим углекислый газ и кислород. Если растение не будет испарять воду со своей поверхности, то прекратится ток воды с растворенными минеральными солями, всасываемыми корнем. Испарение необходимо растению и как предохранение от перегрева солнцем. Таким образом для обмена веществ, для нормального процесса питания растению необходим газовый обмен, приток растворов солей и испарение воды. Кожица с кутикулой этого не допускает.

Но эти необходимые жизненные процессы все же совершаются в растении. Это происходит с помощью особых органов — устьиц, представляющих собой щель между двумя видоизмененными клетками кожицы растения. Через эту щель происходят газообмен растения с воздушной средой и испарение воды (транспирация). Система воздухоносных межклетников, пронизывающих тело растения, способствует сообщению с наружной атмосферой внутренней атмосферы растения, поэтому

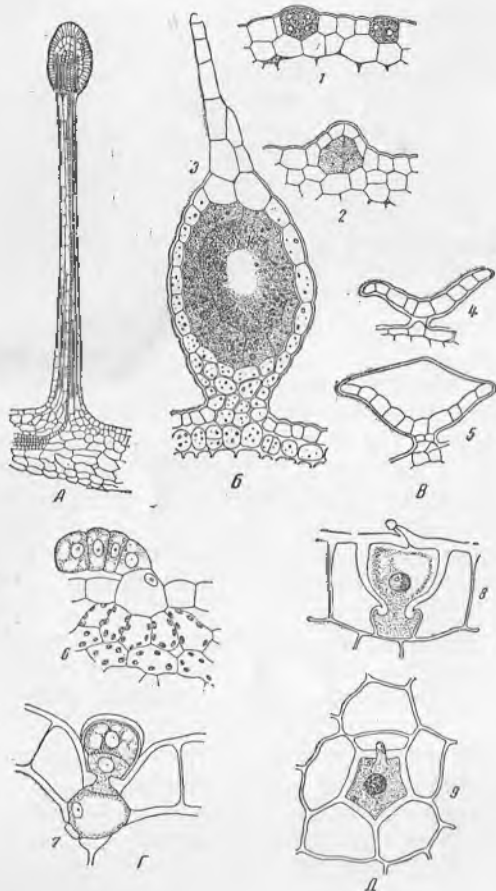


Рис. 42. Железистые волоски. А — пищеварительная железка росняки (*Drosera rotundifolia*); В — железистый волосок яснца (*Dictamnus rotundifolia*); В — железистая чешуйка женского цветка хмеля (*Humulus lupulus*) в вертикальном разрезе; Г, Д — волоски тропического растения гонокариум, выделяющие воду (*Gonosagum*).

1 — возникновение железки, 2 — ее дальнейшее развитие, 3 — вполне развитая железка, 4 — до начала образования выделения, 5 — кутикула приподнята при выделении (содержимое железки удалено алкоголем), 6 — фасоль (*Phaseolus multiflorus*), 7 — перца черного (*Rubus nigra*), 8 — в разрезе, 9 — с поверхности.

систему межклетников называют системой газообмена.

Клетки устьица могут регулировать степень отверстности щели и могут совсем закрыть ее, почему эти две клетки устьица называются замыкающими. З а м ы к а ю щ и е клетки имеют особенное устройство по сравнению с прочими клетками кожицы. Среди прочих клеток кожицы они выделяются бобовидной формой, наличием хлорофилловых зерен. Своими концами клетки соединены друг с другом, а посредине они свободны, благодаря чему между ними и образуется щель. При рассматривании сверху (например, кожицы традесканции) видно, что устьице состоит: 1) из двух замыкающих клеток, 2) щели между ними, 3) двух узких клеток кожицы, расположенных вдоль замыкающих клеток и двух широких и коротких клеток кожицы, примыкающих сверху и снизу к замыкающим клеткам (рис. 43). Эти последние четыре клетки называются околоустьичными клетками. На поперечном срезе видно углубление в кутикуле над щелью устьица. Это так называемый передний дворик. Углубление, лежащее между замыкающими клетками в их нижней части, где они отстоят несколько друг от друга, носит название заднего дворика. Под устьищем в мякоти листа располагается воздухоносная полость. Она находится в общении с межклетниками тканей органа, который одет кожицей. Через передний дворик растение сообщается с наружной воздушной средой, через задний дворик с воздушной подустьичной полостью и через нее с межклетниками тканей растения.

У замыкающих клеток на поперечном разрезе видно неравномерное утолщение их стенок. Верхняя и нижняя стенки сильно утолщены, а боковая стенка, обращенная к щели устьица, имеет в средней выпуклой части слабое утолщение. Боковая стенка внутренней стороны клетки остается тонкой. Верхняя стенка замыкающей клетки при переходе к утолщенной наружной стенке кожицы становится утонченной. Это утонченное место называется сочленовным коленом. Благодаря ему возможно некоторое изменение положения замыкающих клеток по отношению к околоустьичным клеткам, что имеет важное значение при раскрытии и закрывании устьиц, т. е. при регулировании газообмена и транспирации (т. е. испарения воды растением).

Устьице является саморегулирующимся аппаратом, что основано на состоянии напряжения замыкающих клеток при тургоре или отсутствии его при ослаблении тургора. При наполнении водой замыкающих клеток, т. е. при их напряжении, растягивается их тонкая оболочка, примыкающая к соседней клетке кожицы. Благодаря этому выступ, направленный в сторону щелевидного отверстия, уменьшается, а щель увеличивается — устьице открывается. При завядании получают обратные движения и устьице замыкается. Открывание и закрывание устьиц может зависеть от состояния тургора всего листа.

У разных растений строение устьиц несколько различно, но принцип их действия один и тот же (рис. 44).

Приток воды в замыкающие клетки обусловлен тем, что при

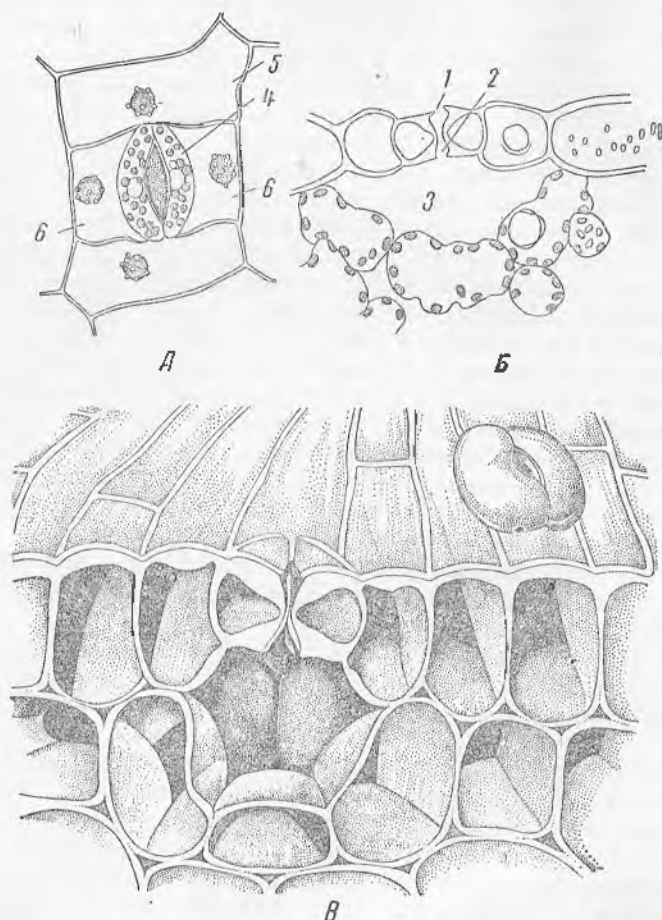


Рис. 43. Устьице эпидермиса нижней стороны листа традесканции (*Tradescantia virginica*). А — с поверхности листа; Б — в поперечном разрезе; В — модель поперечного разреза через эпидермис листа с устьищем. (Соответствует поперечному срезу, изображенному на рис. Б).

1 — передний дворик, 2 — задний дворик, 3 — воздушная полость, 4 — замыкающие клетки, 5, 6 — околостоматные клетки, 5 — узкие клетки кожицы, 6 — широкие клетки кожицы.

благоприятных условиях света, водоснабжения, снабжения углекислотой, при наличии хлорофилловых зерен происходит образование сахара. В силу притока воды в замыкающие клетки (даже из соседних клеток) увеличивается объем вакуолей, и клетки ста-

новятся напряженными. Ночью, когда прекращается работа хлорофилловых зерен, а сахар или переходит в крахмал, или расходуется растением на дыхание, тургор ослабевает, напряженность замыкающих клеток спадает, происходит выпячивание выпуклости замыкающих клеток в сторону щели, и щель устьица закрывается.

Устьица распределены неравномерно на теле растения. На подземных частях растений их совсем нет. Больше всего устьиц имеется на листьях. Но и на них они распределены неравномерно.

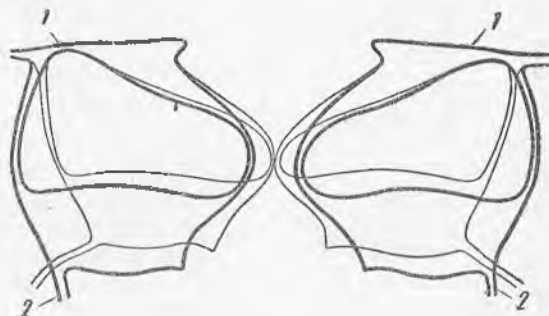


Рис. 44. Устьичное отверстие зимовника (*Hellebodus*) в открытом и закрытом состоянии.

1 — внешнее сочленовное колено, 2 — внутреннее сочленовное колено.

Их часто совсем не бывает на верхней стороне листа. Обычно они сосредоточены на нижней его поверхности. Число устьиц неодинаково и колеблется в широких пределах. Обычно число их на квадратном миллиметре от 100 до 300. Но иногда число устьиц на квадратном миллиметре возрастает до 800 и более (свыше тысячи). У водных растений в подводных частях их тела устьица совсем не развиваются. Низшие растения их не имеют. Они получают развитие у высших растений в процессе приспособления к наземному существованию. Отсутствие устьиц у водных цветковых растений надо считать за потерю их в приспособлении к водной среде обитания. Части и органы водных растений, например, листья, несут устьица, если они растут в воздушной среде, а подводные листья того же растения устьиц не имеют.

Образование устьиц происходит из клеток кожицы растений (рис. 45, 46). У злаков образовательная клетка, вытягиваясь в длину, образует три клетки с двумя продольными перегородками. Из средней клетки образуются две клетки. Образовавшаяся между ними перегородка расщепляется. Таким образом, получается щель устьица между двумя замыкающими клетками, а две ранее образовавшиеся клетки (из трех) становятся побочными клетками устьица. У других однодольных образование устьица начинается с появления поперечной перегородки, перпендикулярной к поверхности листа, разделяющей клетку на две: большую и меньшую. Из меньшей

клетки путем деления продольной перегородкой, образуются две замыкающие клетки, а между ними в результате расхождения перегородок возникает щель устьица. Но устьице может образоваться сразу из клеток кожицы без предварительного образования побочных клеток (например, у лютиковых и некоторых лилейных). В других случаях, как, например, у многих

двудольных, возникновению устьица предшествует образование многих клеток кожицы и в том числе клетки, производящей устьице (т. е. две замыкающие клетки).

Устьица у однодольных вытянуты в одном направлении, параллельно друг к другу, а у двудольных сами устьица не имеют такой ориентировки и их щели расположены в разных направлениях.

Так как клетки устьица образуются всегда из клеток кожицы, то они меньше клеток кожицы и поэтому выделяются своим меньшим размером среди клеток кожицы. Кроме того, замыкающие клетки выделяются своей изогнутой формой и зеленым цветом благодаря наличию хлорофилловых зерен. Клетки устьица способны к продолжительному существованию. Известны растения, у которых клетки устьица сохраняют жизнеспособность более 100 лет.

Помимо воздушных устьиц, имеются еще устьица, полость и отверстие которых наполняются водой. У таких устьиц не происходит изменений в положении замыкающих клеток по отношению к другим клеткам кожицы, и замыкающие клетки устьиц остаются все время в

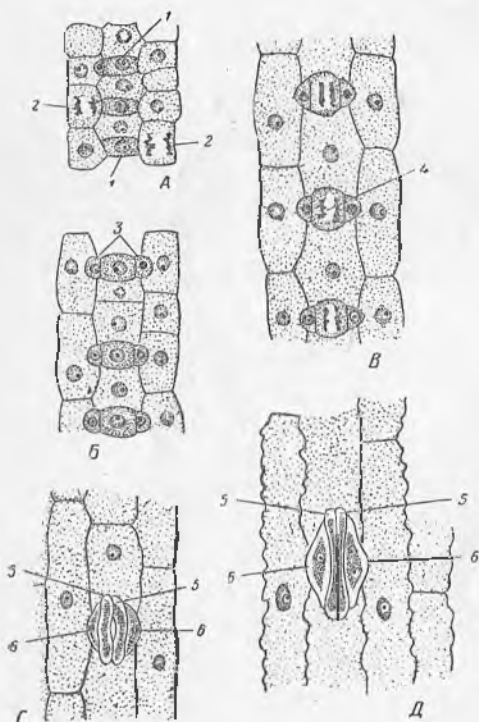


Рис. 45. Развитие устьиц у однодольных (в листе кукурузы). А — три производящие клетки устьиц (1,1) уже отделились перегородками от инициальных клеток; в соседней клетке происходит деление ядра (2), предшествующее образованию побочной клетки; Б — при каждой из производящих клеток трех устьиц образовались две побочные клетки (3); В — в трех производящих клетках устьиц происходит деление ядра (4), предшествующее образованию замыкающих клеток; Г — из производящей клетки образовалась пара замыкающих клеток устьица с устьичной щелью между ними; Д — устьичный аппарат, состоящий из пары замыкающих клеток (5,5) и двух побочных клеток (6,6). (По В. Ф. Раздорскому).

тургорном состоянии, а щель открытой. Они служат для выделения воды и слабых растворов солей, поступающих из почвенных растворов. Это так называемые водные устьица, или гидатоды. Они помещаются на концах жилок поодиночке или группами. Капельножидкая вода, выделяемая ими, принимается обычно за росу. Клетки, выделяющие воду, действуют как железки. Они распола-

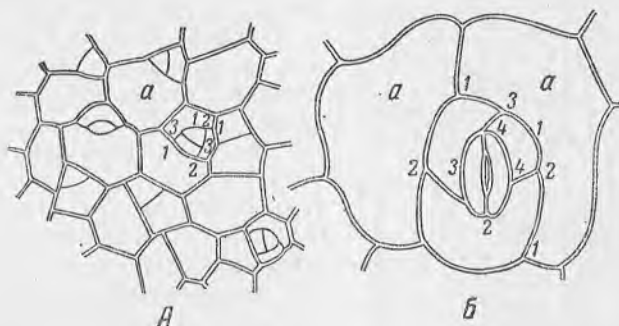


Рис. 46. Развитие устьиц у двудольных растений. А — поверхность кожицы молодого листа очитка пурпурового (*Sedum purpurascens*) с начинающимся образованием производящих и побочных клеток; Б — то же, взрослого листа с двумя клетками эпидермиса (а), тремя побочными клетками и двумя замыкающими клетками устьища. (Цифры обозначают порядок появления перегородок).

гаются у окончаний сосудов, подводящих воду, непосредственно под воздушной полостью устьища (рис. 47).

У низших растений (водоросли, грибы) обмен с окружающей средой происходит всей поверхностью тела растения без специальных на то приспособлений в виде устьиц. Это водные обитатели, или живущие во влажных условиях среды, или паразиты, или растения, цикл развития которых своей периодичностью связан с наличием свободной воды или избыточно влажного субстрата. У ныне живущих высших растений настоящие устьица появляются впервые у листовых мхов (в стенке их спораносной коробочки). У папоротников устьица по своему строению сходны вполне с устьицами семенных растений (у некоторых папоротников, впрочем, устьище может образоваться в центре клетки кожицы, без побочных клеток, не входя в соприкосновение со стенками материнской клетки кожицы). У печеночных мхов, стоящих ниже по своему развитию, нежели листовые мхи, имеются образования, соответствующие устьицам, но с иным строением. Они называются дыхальцами.

Дыхальца находятся на верхней стороне таллома печеночника среди клеток кожицы, покрывающей таллом. Они состоят из нескольких рядов кольцевидно расположенных друг над другом кле-

ток, наподобие обручей, в несколько ярусов по четыре клетки в каждом ярусе. Благодаря такому расположению образуется округлый, бочковидной формы канал, через который регулируется газообмен и транспирация. Дыхальца находятся над воздушной

полостью, на дне которой расположены хлорофиллоносные клетки, собранные в вертикально ветвистые четки (рис. 48).

Пробка. Кожича, или эпидермис, защищают орган, не изменяясь в течение его, часто непродолжительной жизни (год или два, редко больше, как, например, у омелы до конца жизни растения, т. е. около пятнадцати лет). Органы растения, сохраняющие свою жизнедеятельность в течение ряда лет, покрываются более прочной защитной тканью, которая функционально сменяет кожу, или эпидермис. Появляется новая ткань, состоящая из плотно прилегающих друг к другу без межклетных пространств клеток, с пробковеющими стенками, так называемая пробка. Образование пробки начинается с возникновения образовательной (или меристематической) ткани. Этот вновь возникший деятельный образовательный слой клеток, называется

пробкообразовательным камбием, или феллогеном («феллос» — пробка и «генос» — происхождение).

Иногда феллоген образуется из клеток эпидермиса, но это

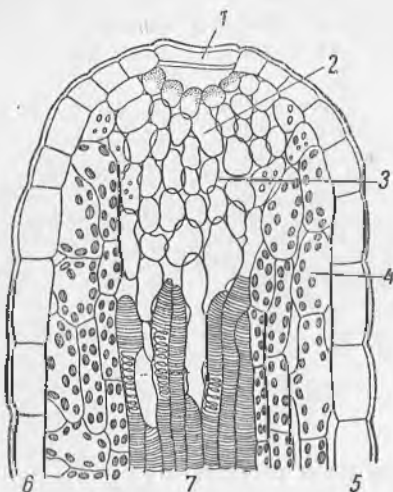


Рис. 47. Гидатода зубчика листа примулы (*Primula sinensis*) в продольном разрезе.

1 — одна из двух замыкающих клеток устьища, 2 — клетки эпитемы, 3 — межклетники, 4 — паренхимные клетки с хлоропластами, 5 — кожица нижней поверхности листа, 6 — кожица верхней поверхности листа, 7 — пучок трахеид, подводящих воду.

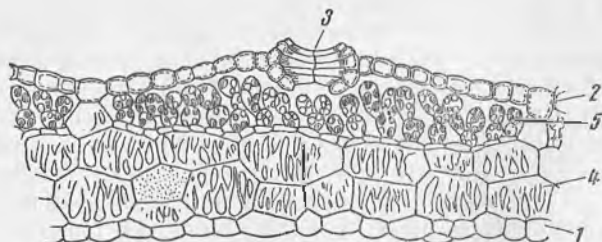


Рис. 48. Устьица («дыхальце») на поперечном разрезе слоевища маршанции (*Marchantia polymorpha*).

1 — кожица нижней, 2 — кожица верхней поверхности слоевища, 3 — устьице, 4 — бесцветная паренхима, 5 — хлорофиллоносная паренхима.

бывает редко. Чаще всего он образуется из клеток коры, т. е. клеток паренхимной ткани стебля, лежащей под эпидермисом.

Каждая клетка этого деятельного слоя делится тангентальной перегородкой на две. Одна из образовавшихся клеток—внутренняя—делится снова такой же параллельной перегородкой. Из получившихся трех клеток средняя клетка становится пробкообразовательной клеткой, камбиальной. Эта средняя клетка подобна первоначальной и отчленяет сначала кнаружи, а затем конутри новые клетки, оставаясь сама образовательной клеткой и не сдвигаясь с места своего возникновения. В результате последовательных образований клеток возникает кольцо меристемы, состоящее из клеток, расположенных радиальными и вместе с тем концентрическими слоями. Это кольцо меристемы разделено образовательным слоем (пробкообразовательным камбием, или феллогеном) на две части: наружную и внутреннюю (рис. 49).

Из наружного слоя кольца меристемы образуется пробка путем опробковения стенок клеток, начиная с периферических и по направлению конутри, а из клеток внутреннего слоя меристемы образуются более округлые

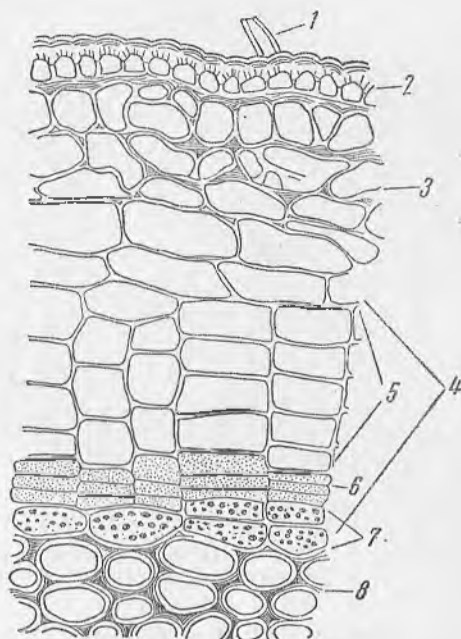


Рис. 49. Развитие пробки. Поперечный разрез ветки смородины.

1 — волосок, 2 — эпидермис, 3 — первичная кора, 4 — перидерма, 5 — пробка, 6 — пробковый камбий (феллоген), 7 — феллодерма, 8 — луб.

клетки, стенки которых остаются клетчатковыми (рис. 49). В них возникает хлорофилл и образуется крахмал. Это живые клетки. Они составляют хлорофиллоносную, или крахмалистую паренхиму, называемую феллодермой («феллос» — пробка и «дерма» — кожа). Таким образом, пробкообразовательный камбий, или феллоген, образует кнаружи клетки пробки, конутри — клетки феллодермы. Обычно пробки образуются гораздо больше, чем феллодермы. Все эти три элемента ткани — пробка, феллоген и феллодерма — вместе составляют перидерму. В клетках пробки содержится хлорофилл. Они становятся неживыми клетками, выполняя свою защитную роль. Часть клеток образующейся пробковой ткани может одревеснеть. Защитная роль пробки хорошо видна из опыта с картофелем. Свежесобранный картофель за 24 часа испарил

0,0397 грамма воды на 100 граммов сырого веса клубня. Клубень, очищенный от пробки, за то же время испарил 2,5548 граммов на 100 граммов сырого веса, т. е. в 64 раза больше.

Толщина ежегодно развивающейся пробки очень различна для разных видов растений. Она незначительна у ивы, дуба, граба, пла-

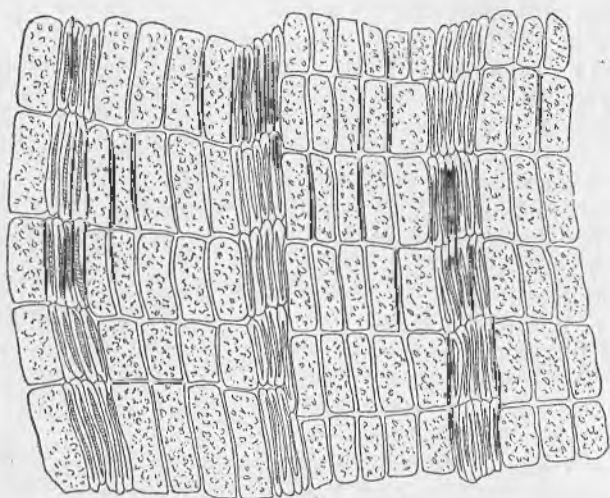


Рис. 50. Перидерма березы на поперечном разрезе с чередующимися слоями из узких и широких клеток.

тана, смородины. У березы после 5 лет пробка состоит из чередующихся слоев тонкостенных и толстостенных клеток (рис. 50). Она способна шелушиться, так как тонкостенные слои легко разрываются. У некоторых растений пробка нарастает в несколько миллиметров. Наибольшей толщины она достигает у пробкового дуба.

В образовавшейся пробке клетки плотно прилегают друг к другу, а для обеспечения газообмена в перидерме возникают чечевички. Они имеют форму небольших сероватых бородавочек или продолговатых выпуклых бугорков. Чечевички возникают под местом нахождения устьица, но они образуются не под каждым устьищем, поэтому число их значительно меньше числа устьищ, которые они сменяют в функции газообмена. В месте появления чечевичек пробкообразовательный слой начинает усиленно делиться и образует более толстую меристему. Благодаря этому возникают бугорки (рис. 51). Образующиеся из этой меристемы клетки пробки (называемые выполняющими клетками) и феллодермы более округлы. Между ними остаются промежутки, наполненные воздухом. В иных случаях (у сливы, яблони, березы и др.) они настолько округляются и обособляются друг от друга, что образуют рассыпчатую массу и облегчают возможность газообмена между внутрен-

ними частями тела растений и наружной средой. Это легко доказывается простым опытом. Надо взять отрезок ветки дерева 5—7-летнего возраста в 15—20 см и залепить воском один из срезов и мест прикрепления листьев. Если погрузить этот отрезок ветки в воду и в свободный от воска конец начать нагнетать воздух, то в месте расположения чечевичек начнут появляться пузырьки воздуха, выходящего из чечевичек. Это доказывает связь чечевичек с внутренними частями тела растения.

В конце вегетационного периода в месте расположения чечевичек обычно появляется тонкий замыкающий слой пробки без межклеточных пространств, который закупоривает чечевичку. С весны он разрывается, и чечевички восстанавливают свою функцию.

Корка. С течением времени у многолетних растений (деревьев и кустарников) за счет работы камбия происходит утолщение коры. Благодаря образованию и деятельности феллогена в коре возникают структурные изменения.

У некоторых растений, например, у бука пробкового дуба, феллоген, раз образовавшись, выполняет работу в течение всей жизни растения. В большинстве же случаев через некоторое время его деятельность прекращается, а по мере нарастания коры, в ее толще, в более глубоких слоях возникают новые слои пробкового камбия (феллогена). В результате работы вновь образовавшегося пробкового камбия возникает новый слой пробки. Этот новый слой пробки изолирует находящиеся снаружы от него слои коры. Затем деятельность этого слоя феллогена замирает, а глубже в коре возникает новый. Так повторяется много раз. Изолированные слои коры омертвывают, подсыхают, уплотняются и плотно прижимаются к прослойкам пробки. Так образуется новый тип покровной ткани очень разнообразного строения, который носит название корки.

Чаще всего пробковый камбий, а за ним и пробка, возникает

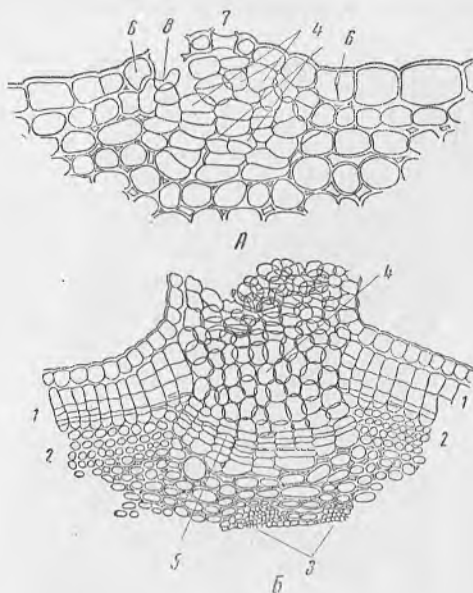


Рис. 51. Чечевички на поперечном разрезе стебля бузины. А — ранняя стадия; Б — вполне развитая чечевичка.

1 — пробковая ткань, 2 — первичная кора, 3 — механические волокна, 4 — выполняющая ткань чечевички, богатая межклетниками, 5 — феллоген, 6 — эпидермис, 7 — устьице, 8 — место разрыва кожицы.

в коре сравнительно небольшими участками. Пробковые прослойки соединяются в виде изогнутых слоев с ранее образовавшимися прослойками пробки. Этот процесс с возрастом дерева распространяется все глубже и глубже в толще коры. Благодаря этому изолируются отдельные участки коры. Молодые внутренние слои коры, лежащие снаружки от пробковых слоев, начинают разрываться на

части. Образуются трещины, и отдельные участки коры принимают вид чешуй. Возникает чешуйчатая корка. Отдельные ее участки спадают со временем, поэтому вся толща коры ствола дерева не может достигнуть большого утолщения, хотя внутренние слои коры все время нарастают (рис. 52).

У некоторых деревьев, например, у платана, феллоген закладывается не отдельными участками, а сразу на больших участках окружности ствола, вслед за ним и пробка. Пробка отделяет корку одновременно с больших участков ствола платана. Осенью корка предыдущего года отпадает, и поверхность ствола остается покрытой вновь образовавшейся пробкой и коркой.

У виноградной лозы феллоген закладывается вокруг всего ствола, а значит и пробка образуется сразу по всей окружности ствола, в силу чего получается сплошное кольцо корки, так называемая кольцевая корка.

Таким образом различаются три типа покровных тканей: кожица, или эпидермис, пробка, которая входит в состав перидермы, и корка. Перидерма сменяет кожицу развившегося надземного органа растения уже в конце

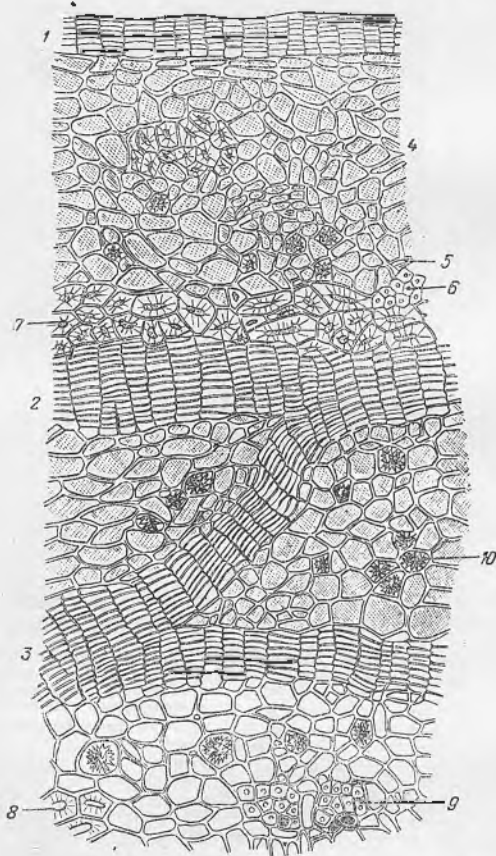


Рис. 52. Поперечный разрез наружной части ствола дуба (*Quercus sessiliflora*).

1, 2 и 3—образованные друг за другом слои пробки; внутренний слой еще светлый, наружные побурели, 4—первичная корка, измененная последующими процессами роста. Начиная от 5—перидерм, 6—склеренхимные волокна лопнувшего склеренхимного кольца перидермы, 7—образованные впоследствии каменные клетки, 8—каменные клетки во вторичном приросте, 9—лубяные волокна, сопровождаемые кристаллоносными клетками, 10—клетки с друзами. Вся ткань за пределами самого внутреннего слоя пробки отмерла, побурела и превратилась в корку. (Увел. 225).

первого года, а лет через 5—10 или даже 30 к перидерме в качестве защитной ткани прибавляется корка.

Нежная образовательная ткань конуса нарастания корня защищена от повреждения при углублении его в почву особым колпачком, прикрывающим точку роста корня, который называется корневым чехликом. У двудольных растений он возникает

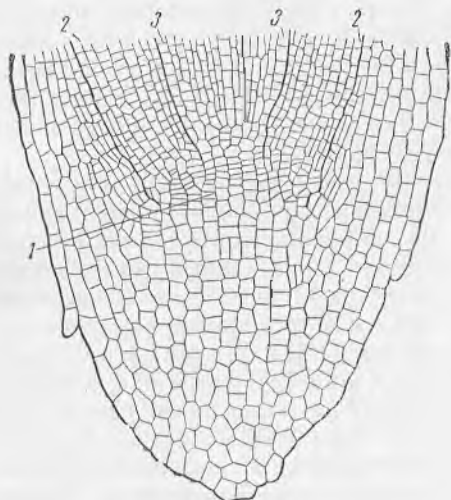


Рис. 53. Продольный разрез через кончик корня гороха.

1 — общая меристема, производящая клетки чехлика и самого корня, 2 — кора, 3 — центральный цилиндр корня.

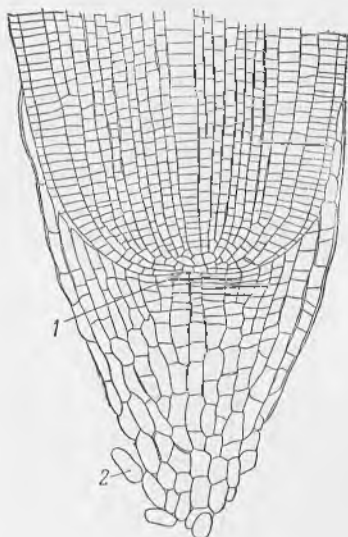


Рис. 54. Продольный разрез верхушки корня ячменя (*Hordeum vulgare*).

1 — калиптроген, 2 — отпадающие клетки корневого чехлика.

из внешних слоев образовательной ткани — точки роста корня (рис. 53). У однодольных корневой чехлик — калиптра (рис. 54) в своем развитии не связан с деятельностью образовательной ткани точки роста корня, а вполне отделен от нее и возникает из образовательной ткани, присущей только ему. Эта специальная ткань называется калиптрогеном.

Наружные клетки корневого чехлика постепенно округляются, расчлениаются, стенки их подвергаются ослизнению и отпадают от трения растущего корня о почву. Клетки корневого чехлика, расположенные ковшутри от вершины корня, содержат крахмальные зерна, которым придается роль органа, воспринимающего действие силы тяжести. Перед отпаданием клеток чехлика, крахмал, содержащийся в них, пропадает.

Особое видоизменение и функциональное значение имеет покровная ткань молодой части корней. Она лишена кутикулы, и ее оболочки легко проницаемы для воды. Нет у нее и устьиц, чем она

отличается от покровной ткани надземных частей растения. Роль этой ткани состоит во всасывании воды и растворов минеральных веществ из почвы. В силу этого она называется **в с а с ы в а ю щ е й** **т к а н ь ю**.

Настоящая всасывающая ткань развивается у более высокоорганизованных растений. Впрочем, еще даже у мхов вода всасывается всем телом растения, но вместе с тем, в подземной части его развиваются особые простые

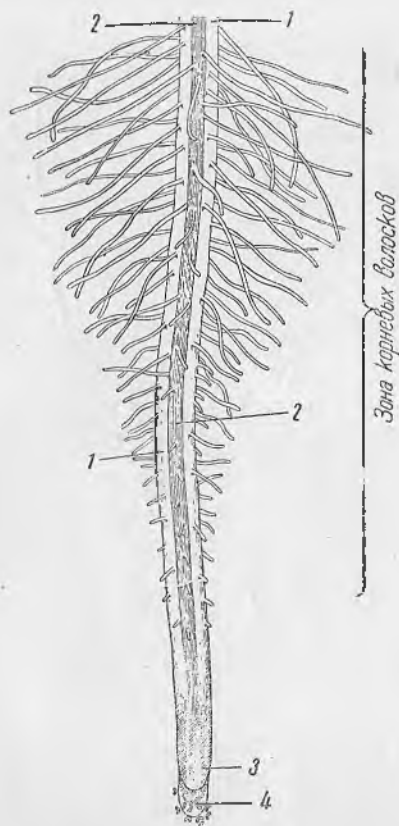


Рис. 55. Кончик молодого корня с зоной всасывания.

1 — кора корня, 2 — осевой цилиндр, 3 — меристема (конус нарастания корня), 4 — чехлик с шелушащимися клетками.

одно- или многоклеточные нитевидные выросты — **р и з о и д ы**, — с помощью которых и происходит всасывание воды и минеральных растворов.

У других высших растений, начиная с папоротникообразных, на корневых окончаниях развиваются специальные образования, приспособленные для всасывания воды и минеральных растворов — **корневые волоски** (рис. 56). Они образуются из клеток кожицы на некотором расстоянии от точки роста молодого корешка. Собственно, в корневой волосок превращается вся клетка, сильно вытягиваясь, так как при развитии корневой волоска перегородки не образуются, и он остается одноклеточным, а клетка остается живой. Выrost в виде корневой волоска происходит в той части внешней поверхности клетки, которая ближе расположена к точке роста (клетки кожицы корешка вытянуты по его длине). Клеточные стенки волосков — тонкие и состоят из чистой клетчатки со слабым ослизнением на поверхности.

Клетки корневых окончаний, так называемых **корневых мочек**, обладая **корневыми волосками**,

способны высасывать воду, содержащуюся в почвенных капиллярах, куда проникают волоски. Всасывание происходит в силу постоянной потери воды растением через испарение. Но корневая система обладает, кроме того, способностью направлять воду вверх по проводящей системе. Это активное выдавливание воды корневыми клетками идет в определенном направлении. Вода направляется через клетки

корня и его ксилемной части центрального цилиндра. Силу давления, поднимающую воду вверх по водопроводящей системе, называют корневым давлением.

Всасывание может происходить всей поверхностью волоска.

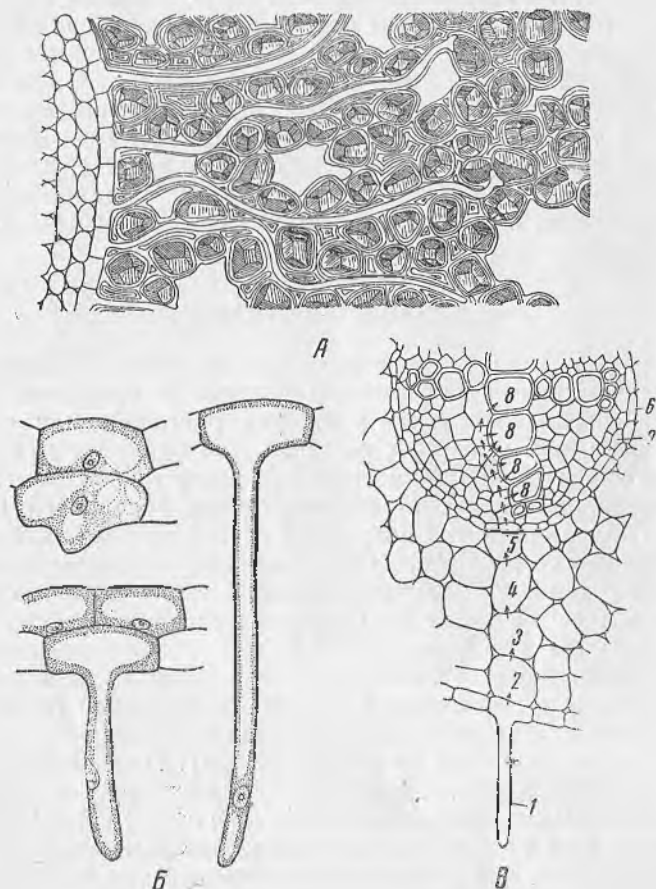


Рис. 56. Корневые волоски. А — распространение корневых волосков в почве; Б — образование корневых волосков; В — продвижение воды из почвы в корень; вода входит внутрь корневого волоска (1), а затем через клетки паренхимы первичной коры (2—5), кольцо эндодермы (6), перикарпа (7) и паренхимные клетки, облегающие проводящие пучки, проходит внутрь клеток элементов ксилемы (8).

Корневой волосок достигает длины от 0,15 до 8 и даже 10 мм. На участке корня маиса в один миллиметр длиной насчитывается до 1925 корневых волосков. Благодаря образованию большого количества корневых волосков сильно увеличивается всасывающая поверхность корня. Корневые волоски расположены в определенной зоне

корешка, называемой зоной корневых волосков (рис. 55, 56). Поверхностный слой коры корня вместе с корневыми волосками составляет волосконосный слой (или эпibleму). У водных растений корневые волоски не образуются, и поглощение воды происходит клетками кожицы непосредственно.

Низшие растения не имеют особой всасывающей ткани. Процесс всасывания производится большей частью всем телом растения. У грибов, например, для этой цели служит мицелий, или гриба, представляющая собой разросшуюся разветвленную в субстрате клетку в виде тонкой нити (пифы гриба). Благодаря такому строению поверхность мицеллия сильно увеличивается, что обеспечивает всасывание воды и питательных веществ. Чаше мицелий делится перегородками, и тогда образуется многоклеточный, или членистый мицелий.

ПРОВОДЯЩИЕ ТКАНИ

Проводящие ткани обеспечивают перемещение и обмен веществ между надземными и подземными частями и органами растения. Они почти совсем не развиты у низших растений, или развиты в меньшей мере, чем у высших растений, так как у низших растений нет ни корней, ни листьев, ни стебля. В примитивном виде проводящая ткань впервые появляется у некоторых водорослей и мхов, а наиболее сильное развитие получает у папоротникообразных и особенно семенных растений (голосеменных и покрытосеменных). Поэтому последние три группы растений часто называют сосудистыми растениями¹. Функции проводящей ткани в основном заключаются в том, что по ней проходят два раздельных тока: 1) воды и водных растворов минеральных солей, поднимающихся от корней к листьям (восходящий ток) и 2) растворов органических, или пластических веществ, образовавшихся в листьях и расходящихся по всему растению (нисходящий ток). Передвижение происходит по удлинненным в направлении тока клеткам. Ток воды и растворов минеральных солей передвигается по сосудам, или трахеям и трахеидам, а ток пластических веществ от листьев через стебель по направлению к корню передвигается по ситовидным трубкам. Они и являются элементами проводящей ткани.

При самом процессе формирования сосудов членики будущего сосуда, представляющие собой живые тонкостенные клетки, постепенно увеличиваются в размере, а в их продольных и поперечных стенках происходит вторичное утолщение. Утолщение происходит

¹ К сосудистым растениям относятся обычно три группы растений — папоротникообразные, голосеменные и покрытосеменные, т. е. все высшие растения (кроме мхов), хотя в проводящих лучках папоротникообразных и голосеменных не имеется сосудов, а развиты только трахеиды. Поэтому собственно сосудистыми растениями из этих трех групп являются только покрытосеменные растения, у которых в проводящих пучках развиты, кроме трахенд, настоящие сосуды, или трахен.

неравномерно, так что утолщенные участки чередуются с неутолщенными разнообразной формы. Плазма при этом сильно вакуолируется и принимает постенное расположение.

Поперечная перегородка, набухая в центре, ослизняется и принимает линзовидную форму, а затем ослизненный участок раство-

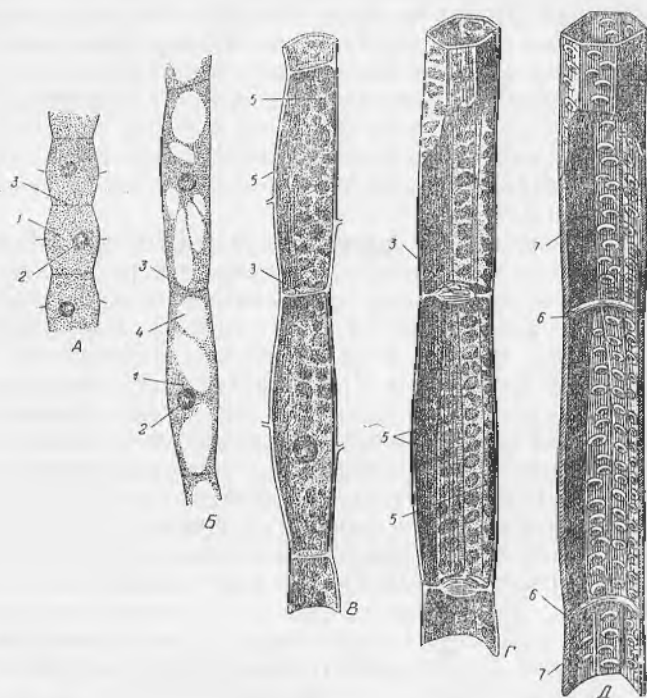


Рис. 57. Последовательное изменение меристемы при образовании пористого, или точечного сосуда. А — клетки меристемы; Б — выросшие клетки с вакуолями; В — постенная протоплазма в виде зернистых скоплений, клеточные оболочки подверглись утолщению; Г — поперечные перегородки ослизняются и набухают, за исключением их окраин; Д — оформившийся сосуд с окаймленными порами и остатками от поперечных перегородок в виде утолщенных закраин.

1 — протоплазма, 2 — клеточное ядро, 3 — поперечные перегородки, 4 — вакуоли, 5 — зернистые скопления, 6 — остатки от поперечных перегородок в виде утолщенных закраин, 7 — окаймленные поры.

ряется, благодаря чему между члениками возникает сообщение и они образуют таким образом сплошную трубку. Сообщение между члениками может устанавливаться также и путем разрыва поперечных перегородок. К моменту формирования трубок стенки клеток обычно одревесневают, а протопласт разрушается. Одревеснение обычно не охватывает равномерно всей толщи стенок клеток, а происходит лишь в утолщенных местах стенок (рис. 57).

При образовании сообщений между члениками сосудов в поперечных перегородках чаще разрушается лишь центральная часть перегородки, а ее окрестность остается. Эту окрестность называют перфорационным ободком.

Таким образом, сосуды, или трахеи, представляют собой полые трубки вследствие исчезновения перегородок в продольном ряде клеток — ее члеников. Но сосуд редко является сквозным в своем прохождении от корня до листа, как у некоторых травянистых растений. Через некоторое расстояние он прерывается поперечной, обычно наклонной, перегородкой, примыкая к членику следующей трубки сосуда.

Длина трубки сосуда от перегородки до перегородки различна для разных растений и колеблется в пределах от 10 см до 3—5 м для лиан или 2 м для дуба.

Наклонная поперечная стенка между двумя клетками трубок сосуда мало препятствует продвижению воды и растворов. Она бывает продырявлена одним или несколькими отверстиями и носит название перфорационной пластинки. В ней могут находиться также поры простые и окаймленные. В остальном членики сосудов сходны с трахедами. Но у трахеид не бывает свободного сообщения между соседними клетками. Они сохраняют свою отдельность, представляя собой прозенхимные клетки. Сообщение между ними осуществляется с помощью пор, часто окаймленных. Места соприкосновения между клетками трахеид сильно скошены, благодаря чему получается большая плоскость соприкосновения, что облегчает передвижение воды и растворов в обход перегородок.

У некоторых растений, например у сосны, водопроводящая сосудистая система состоит только из трахеид. У других растений встречаются и трахеиды и сосуды. Между трахеидами и сосудами имеются переходы, и те и другие имеют много общего в своем строении, но главное отличие трахеид состоит в том, что у них не имеется сквозного сообщения и их конечная стенка, сильно наклоненная, всегда остается. Трахеиды, как отдельные клетки, не теряют своей обособленности.

Длина трахеид в среднем равна 1 мм, у сосны 4 мм, но у других растений она достигает значительной величины (у камыша 1 см, а у лотоса до 12 см).

Клеточные стенки сосудов и трахеид сильно одревесневают. У них происходят утолщения, нарастающие с внутренней стороны, благодаря чему внутренняя поверхность стенки клеток становится неровной. Но эти утолщения носят закономерный, а не беспорядочный характер. Поэтому возможно различать по характеру утолщений несколько типов проводящих сосудов. В зависимости от характера утолщений различают сосуды кольчатые, спиральные, сетчатые, точечные, лестничные.

Неравномерность утолщения создает большую прочность сосудов и трахеид против сжатия, что придает прочность стеблю. Таким образом, проводящая ткань выполняет и механические функции.

Вместе с тем, в стенке клеток остаются неутолщенные места из клетчатки, благодаря которым происходит обмен веществ между соседними клетками на ранних стадиях развития сосудов.

Утолщения могут происходить таким образом, что площадь утолщения будет меньше площади, незатронутой утолщениями. Утолщение принимает тогда форму валиков в виде колец или спиралей (одной, двух или трех), или форму сети.

Кольчатое утолщение может переходить в спиральное. Спиральное утолщение непрерывно продолжается из одного членика сосуда в другой, что можно легко наблюдать при изломе листа пиццинта или ириса, когда спираль, раскручиваясь и вытягиваясь в виде тонкой ниточки, разрывает оставшиеся неутолщенными стенки из первичной оболочки и, высвобождаясь, образует эту нить. Спиральные и кольчатые утолщения редки у трахейд, но они часто встречаются в сосудах.

При сетчатом утолщении, утолщенные и неутолщенные места неравномерно сменяются в стенке клетки. При рассмотрении с внутренней стороны клетки, эти утолщения представляются в виде сетки. Утолщенные места могут преобладать над неутолщенными, и тогда эти последние разбросаны в стенке клетки в виде кружков или щелочек, открывающихся внутрь полости клетки, но замыкающихся первичной оболочкой со стороны соседних клеток. При сильном утолщении стенки клетки, остающиеся неутолщенные места образуют каналы (два или несколько), идущие от первичной оболочки внутрь клетки. В толще стенки клетки они сливаются друг с другом и открываются одним общим отверстием. Поэтому, если рассмотреть стенку клетки с такими утолщениями с поверхности, то будут видны эти отверстия каналов в виде точек или небольших кружочков. Если же сделать разрез стенки клетки, то видны будут ходы каналов в ее толще. Такую клетку называют точечной. Но как бы то ни было на взгляд беспорядочно рассеяны в клетке утолщенные и неутолщенные места в ее стенке, все же они всегда расположены соответственно с утолщенными и неутолщенными местами соседней клетки. Против канала одной клетки находится канал другой, а на стыке двух клеток их разделяет первичная оболочка в виде тонкой перепонки, или замыкающей пленки, образовавшейся от слияния первичных оболочек двух соседних клеток. Тонкие места оболочки вместе с каналами называют порами, а каналы — поровыми каналами. Они хорошо видны у клеток с сильно утолщенными стенками, например, в волокнах. Они могут возникать и в паренхимных клетках, т. е. не относящихся ни к сосудам, ни к трахеидам, например, в толстостенных клетках мякоти груши. Имеются поры и в клетках с менее утолщенными стенками (рис. 58). Но служат они для той же цели — проведения и обмена веществ между клетками. Поры в паренхимных клетках круглые, а в прозенхимных они принимают щелевидную форму благодаря вытягиванию клетки при ее росте.

Связи между клетками осуществляется не только с по-

мощью простых пор, имеющих округлую или щелевидную форму, но и с помощью сложноустроенных окаймленных пор, особенно характерных для трахейд. Простые поры отличаются тем, что их канал имеет цилиндрическую форму и замыкающая пленка не имеет утолщения. В окаймленных порах канал в стенке клетки равномерно расширяется от внутренней поверхности кнаружи по направлению к замыкающей пленке. То же и со стороны

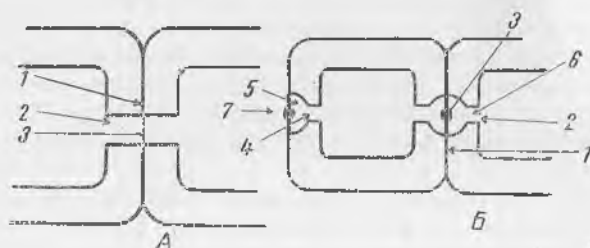


Рис. 58. Поры простые и окаймленные (схема). А — пара простых пор; Б — пара окаймленных пор.

1 — срединная пластинка, 2 — внутреннее отверстие канала поры, 3, 7 — торус, 4 — внешнее отверстие канала, 5 — камера поры, 6 — канал поры. (По В. Ф. Раздорскому).

соседней клетки. Расширенные стороны каналов смежных клеток совершенно совпадают друг с другом. В расширенной части канала поперек его проходит замыкающая пленка. Замыкающая пленка может иметь по середине дисковидное утолщение — торус, где пленка слегка кутикуляризована, как, например, у сосны (рис. 59).

Для того, чтобы разобраться в устройстве окаймленной поры, представим себе, что мы зажали между двумя блюдцами, приставленными друг к другу своими краями, лист бумаги. Бумага будет соответствовать замыкающей пленке. Форма блюдца соответствует форме клеточных стенок в месте образования канала. Если мы вырежем дно у обоих блюдцев, то образовавшиеся два отверстия друг против друга и будут соответствовать входам в чечевицеобразную полость между соседними клетками, разделенную в расширенной части замыкающей пленкой, вместо которой в нашей простой модели находится лист бумаги. Если далее представим себе, что лист бумаги имеет в средней своей части, зажатой между блюдцами, округлое утолщение, диаметр которого несколько превосходит диаметр вырезанного нами дна блюдца, то такое утолщение, называемое торусом, мы и видим на замыкающей пленке окаймленных пор сосны. Замыкающая пленка канала пронизана многочисленными отверстиями наподобие ситечек. Эти отверстия являются местами, через которые сообщались протоплазмы смежных молодых клеток в виде нитей — плазмодесм.

Замыкающая пленка под действием напора воды может прижи-

маться к отверстию канала и закроев его, что будет препятствовать сообщению между клетками. Таким образом, замыкающая пленка является аппаратом, который саморегулирует сообщение смежных клеток друг с другом.

В некоторых сосудах окаймленные поры сильно вытягиваются поперек длины клетки, а утолщенная часть стенки сильно выступает внутрь клетки в виде ступеней лестницы. Такие трахеиды и сосуды носят название *лестничных* (как, например, сосуды у некоторых древесных форм: калина, кизильник, рододендрон, у папоротника орляка) (рис. 60).

Окаймленные поры располагаются преимущественно на радиальных стенках клеток. Иногда окаймленные поры имеют щелевидную форму.

Если окаймление поры, прилегающей к паренхимной клетке, происходит лишь со стороны сосуда или трахеиды, тогда такая пора называется *полуюкаймленной*.

Наибольшего диаметра сосуды достигают у вьющихся растений и особенно у лиан. У водных растений, погруженных в воду, где нет транспирации, притока растворов и воды от корней к листьям, сосуды отсутствуют. Клетки сосудов и трахеид одревесневают, и по мере одревеснения в них исчезают протоплазма и ядро.

По мере старения сосуды выключаются из проводящей системы, заполняются воздухом или закупориваются. Закупорка сосудов происходит благодаря втягиванию через поры в полость сосудов паренхимных клеток, окружающих сосуд. Эти выросты закрывают сообщение по сосуду. Они называются *тиллами* (рис. 61).

Рассмотренное нами строение относится к сосудам и трахеидам. Они обеспечивают прохождение тока воды

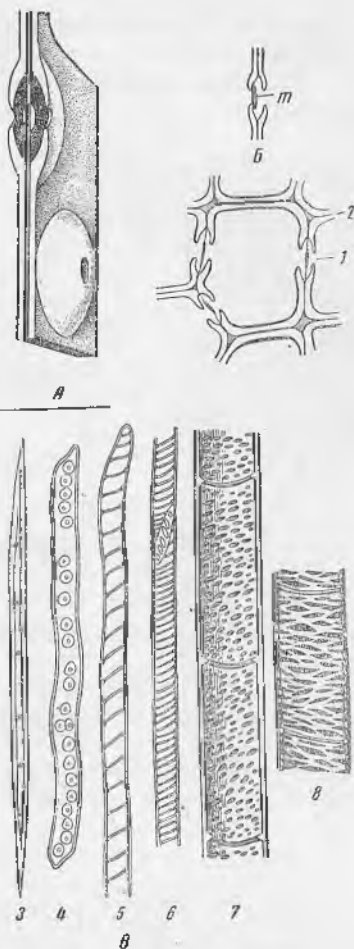


Рис. 59. Окаймленные поры трахеид древесины сосны (*Pinus silvestris*). А — вид окаймленной поры в плане (с поверхности); Б — на поперечном разрезе трахеиды; В — элементы проводящей ткани (схематически).

1 — торус, 2 — срединная пластинка, 3, 4, 5 — клетки трахеиды: 3 — волокнистые с щелевидными мелкими порами, 4 — с окаймленными порами, 5 — с винтовыми утолщениями, 6 — узкопросветный трахеидальный сосуд, 7 — пористый сосуд, 8 — сетчатый сосуд.

и растворов минеральных солей от корня к листьям и входят в состав ксилемы.

Трахеиды примыкают друг к другу и располагаются большей частью, как и сосуды, параллельно длине органа. Сообщение между ними происходит через промежутки между утолщениями (диффузно) или только через поры. Передвижение воды по трахеидам совершается медленнее, нежели по сосудам.

Трахеиды, благодаря прочности стенок, выполняют не только водопроводящие функции, но и механические, особенно, например, у хвойных, где специальная механическая ткань отсутствует.

Членики сосудов развились в процессе эволюции у растений из трахеид при усилении функции проведения воды с растворенными в ней веществами. Наиболее древними и примитивными проводящими элементами надо считать лестничные трахеиды. Они представляют собой исходный тип структуры в процессе

возникновения сосудов. Формирование сосудов в процессе эволюции шло в сторону повышения их водопропускной способности, чему соответствовало укорочение члеников, расширение их диаметра; в силу этого они принимали цилиндрическую и даже бочкообразную форму. Этому способствовало развитие простой перфорации с одним круглым отверстием в поперечной перегородке, а также отсутствие окаймления в порах сообщения сосуда с паренхимой.

Сосуды характерны для покрытосеменных растений. Хотя и еще здесь у более примитивных групп, как, например, у магнолиевых, древесина строится из длинных трахеид с толстыми стенками с окаймленными порами. С другой стороны сосуды имеются наряду

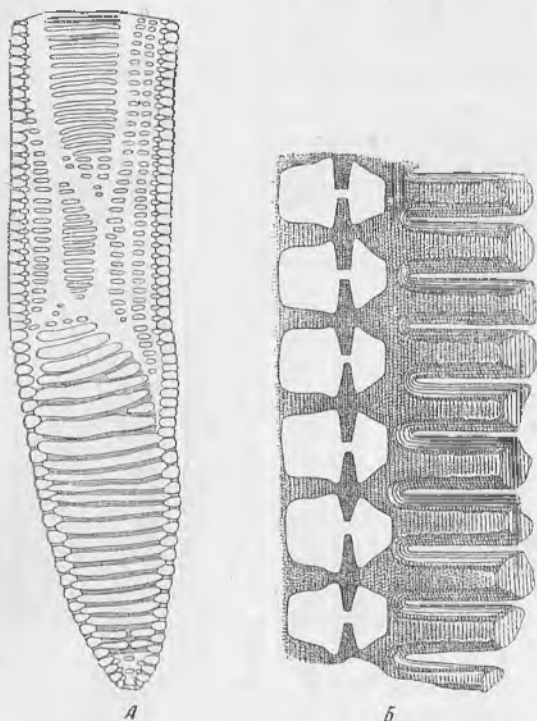


Рис. 60. Лестничное утолщение в сосудах папоротника орляка (*Pteridium aquilinum*). А — отрезок сосуда из корневища папоротника; Б — утолщение в разрезе в виде светлых контуров; между ними поры.

с трахеидами у растений, стоящих на более низкой ступени эволюции, нежели цветковые (некоторые плауновые); сосуды отмечены нашим ученым Руссовым в 1873 г. у некоторых папоротников.

Членики сосудов у селлагинеллы и папоротника орляка на боковых стенках имеют длинные и узкие окаймленные поры с лестничным утолщением. Диаметр сосудов не превышает диаметра трахеид.

Прохождение растворов пластических веществ от листьев к корню и другим частям растения, т. е. обратный нисходящий ток, обеспечивается наличием (большой частью в коре) трубчатых элементов, называемых ситовидными, или решетчатыми трубками¹.

Ситовидные трубки тянутся подиночке и состоят из вертикального ряда живых вытянутых клеток, с оболочкой из чистой клетчатки. Они легко узнаются по групповому расположению отверстий, которые являются сквозными каналами, сообщающими полости соседних клеток. Они расположены по преимуществу на поперечных стенках, которые напоминают этим сито, или решето, откуда и называются ситовидной пластинкой. Через сквозные каналы происходит сообщение плазматического содержимого смежных клеток. Клетки ситовидных трубок имеют протоплазму и ядро, которые затем разрушаются и становятся незаметными. Ситовидная пластинка имеет не клетчатковый характер, а состоит из амлоидного вещества. Иногда ситовидная пластинка утолщается благодаря отложению на обеих сторонах перегородки особой бесцветной массы в виде бугров. Это так называемые мозолистые утолщения (каллёза).

Поперечная перегородка ситовидных сосудов может иметь горизонтальное положение и тогда занята одной ситовидной пластинкой, или она может быть наклонной, и тогда на такой пластинке развивается несколько пластинок с сеткой из таких пор (рис. 62).

Ситовидные пластинки могут возникать и на боковой стенке, если решетчатая трубка прилегает к другой такой же трубке или к сопровождающей ее клетке. На продольных стенках ситовидных трубок ситовидные пластинки располагаются группами, называемы-

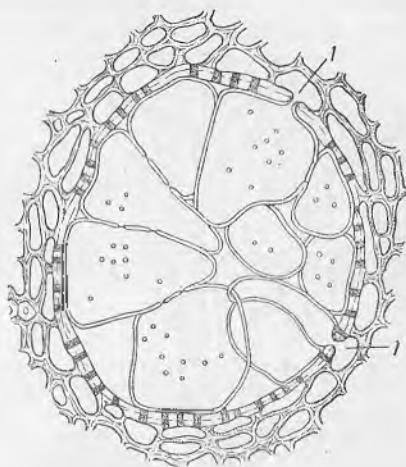


Рис. 61. Сосуд древесины белой акации (*Robinia pseudacacia*), наполненный выстилающими клетками.

1 — воспроизводящее выполение клетки.

¹ У некоторых растений ситовидные трубки расположены не только в коре, но и в глубине стебля, например, у тыквы и у олеандра между древесиной и сердцевинной.

ми ситовидными полями. Такие поля могут образовываться и на поперечных перегородках в случае косого их расположения.

Ситовидные трубки возникают вследствие вытягивания в длину клеток, их образующих. В силу этого получается ряд клеток, вытя-

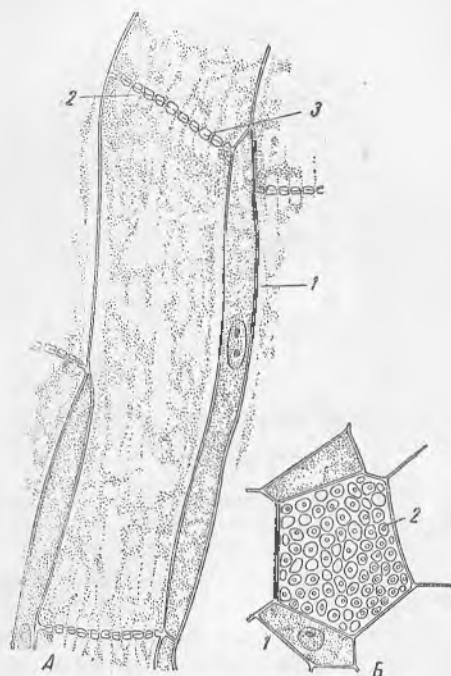


Рис. 62. Ситовидные трубки. А — продольное сечение через сегмент ситовидной трубки и сопровождающей клетки; Б — поперечная перегородка (пластинка) между сегментами ситовидной трубки.

1 — сопровождающие клетки, 2 — поперечная перегородка (пластинка) ситовидной трубки, 3 — поры.

нутых по длине органа и соприкасающихся друг с другом ситечками. Путем продольного деления исходной клетки при образовании ситовидной (или решетчатой) трубки возникают располагающиеся рядом с ними (по одной или по несколько) сопровождающие клетки, или клетки-спутницы, имеющие на поперечном разрезе очертание треугольника или четырехугольника.

Стенки клеток-спутниц целлюлозные, тонкие. В клетках содержится густая зернистая протоплазма с крупным ядром и с мелкими вакуолями. В клетках не содержится крахмала.

Ситовидные трубки, однажды образовавшись, у однодольных остаются деятельными в течение многих лет, а у двудольных прекращают свою деятельность через год-два. Тогда они закупориваются тиллами наподобие тилл сосудов или стенки их спадаются под давлением окружающих клеток, они, как говорят, облитерируются.

Настоящие ситовидные трубки встречаются лишь у более высокоорганизованных расте-

ний (начиная с папоротников), хотя элементы, сходные с ними, имеются уже у некоторых водорослей. Поры ситовидных трубок у голосеменных растений расположены на радиальных стенках. Сопровождающих клеток у них не имеется. Ситовидные трубки размещены здесь поодиночке или группами (пучками), располагаясь по длине органа, и входят в состав флоэмы.

Проводящие пучки. У высших растений¹, особенно у цветковых, проводящая ткань объединяется в комплексы с другими тканями и образует проводящие пучки, а вместе с примыкающими к ним

¹ За исключением мхов.

тяжами механической ткани они называются **сосудисто-волокнистыми пучками**.

Они возникают из первичной образовательной ткани. Это можно видеть в верхней части стебля в так называемом конусе нарастания или точке роста. Вначале здесь все клетки образовательной ткани одинаковы. Но если сделать срез несколько ниже, то увидим группы мелких клеток среди более крупных клеток образовательной ткани.

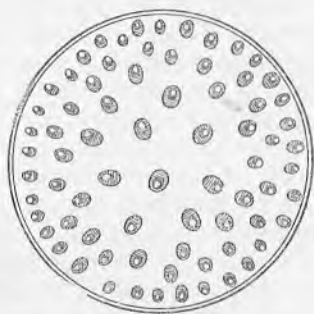


Рис. 63. Поперечный разрез стебля кукурузы с разбросанными пучками (схема).

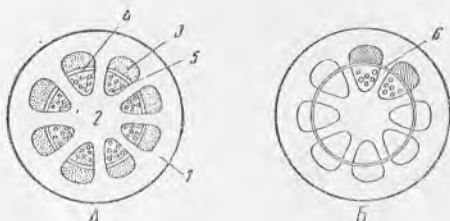


Рис. 64. Центральный цилиндр в поперечном разрезе через стебель двудольного (схема) с кольцевым расположением сосудов. А — первичное строение; Б — появление межпучкового камбия.

1 — кора, 2 — сердцевина, 3 — первичная флоэма, 4 — пучковый камбий, 5 — первичная ксилема, 6 — межпучковый камбий.

На продольном разрезе они оказываются несколько вытянутыми, т. е. сходны с прозенхимными клетками, выделяясь тем самым среди прочих паренхимных клеток первичной образовательной ткани. Ткань из этих образовавшихся мелких клеток представляет собой **прокамбий**. Он развивается или в виде замкнутого кольца, как у большинства травянистых растений, или в виде отдельных скоплений прокамбиальных клеток в стебле, называемых **прокамбиальными пучками**. Прокамбиальные пучки, развиваясь далее, становятся основным элементом центрального цилиндра, проводящими пучками. При своем развитии проводящий пучок чаще всего составляется из проводящих элементов, происшедших из наружной и внутренней части прокамбиального пучка. Внутренняя часть образовавшегося пучка носит название **древесины**, или **ксилемы**, а наружная часть называется **лубом**, или **флоэмой**. Они служат для проведения по растению воды и растворов питательных веществ, почему их и называют **проводящими пучками**. В каждом пучке в древесинной его части поднимаются к листьям вода и растворенные в ней, воспринятые корневыми волосками, минеральные соли почвы (восходящий ток), а по флоэмной части пучка спускаются соки пластических веществ, выработанных листьями, т. е. органических веществ (нисходящий ток). Они потребляются растением при его росте и развитии, из них строится его тело. Органические вещества отлагаются растением и в запас.

Проводящие пучки у однодольных растений, видимые на поперечном срезе, располагаются рассеянно в стебле, тогда как у двудольных и голосеменных они обычно расположены правильными кругами (рис. 63, 64, 67).

У высших споровых растений (начиная с папоротникообразных) и

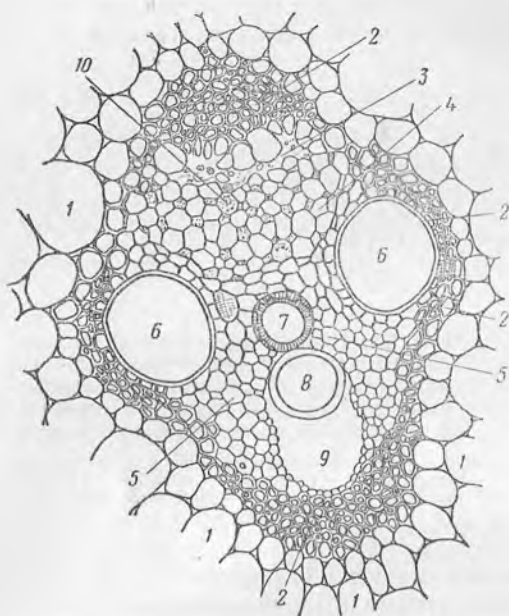


Рис. 65. Замкнутый пучок стебля кукурузы (*Zea Mays*) на поперечном разрезе.

1 — тонкостенная основная паренхима стебля вокруг пучка, 2 — склеренхимное влагалище, 3 — сдавленная, уже не функционирующая часть протофлоэмы, 4 — флоэма, 5 — ксилемная паренхима, 6 — точечные (пористые) сосуды, 7 — воздушная полость, 8 — ситовидная пластинка.

у однодольных проводящие пучки, раз образовавшись, в дальнейшем функционируют без изменения своего строения, так как весь прокамбий у них целиком превращается во флоэму и ксилему.

У двудольных растений, благодаря деятельности камбия, сосудисто-волокнистые пучки могут утолщаться, расти, производить новую проводящую ткань. Разрастаясь, пучки могут сближаться с соседними пучками, образуя сплошные кольца проводящей ткани. Если же в пучке нет камбия, как в первом случае, то он не может расти и утолщаться. Сосудисто-волокнистые пучки, в которых нет камбия, неспособны к дальнейшему росту. Они называются **закрытыми**, или **замкнутыми** (рис. 65). Проводящие пучки, у которых имеется прослойка образователь-

ной ткани между ксилемой и флоэмой, т. е. **пучковый камбий**, способный к дальнейшему росту, называются **открытыми** (рис. 66).

Самым характерным элементом древесинной части пучка являются **сосуды** (трахеи) и **трахеиды**, а характерным элементом лубяной части пучка являются **ситовидные трубки**. Полный пучок и состоит из этих двух элементов. Полный пучок состоит из одной какой-либо части — древесинной или лубяной. В состав пучков входят, кроме того, некоторые паренхимные клетки и механическая ткань в виде волокон, что увеличивает прочность пучка. В древесинную часть входят преимущественно элементы неживых тканей, а в лубяную — преимущественно живые ткани.

На срезе легко различить древесинную часть пучка от лубяной по наличию сосудов в первом случае и ситовидных трубок — во втором. При обработке хлор-цинк-иодом одревесневшие стенки сосудов и трахей красятся в желтобурый цвет, а стенки клеток ситовидных трубок и сопровождающих клеток, состоящих из целлюлозы, кра-

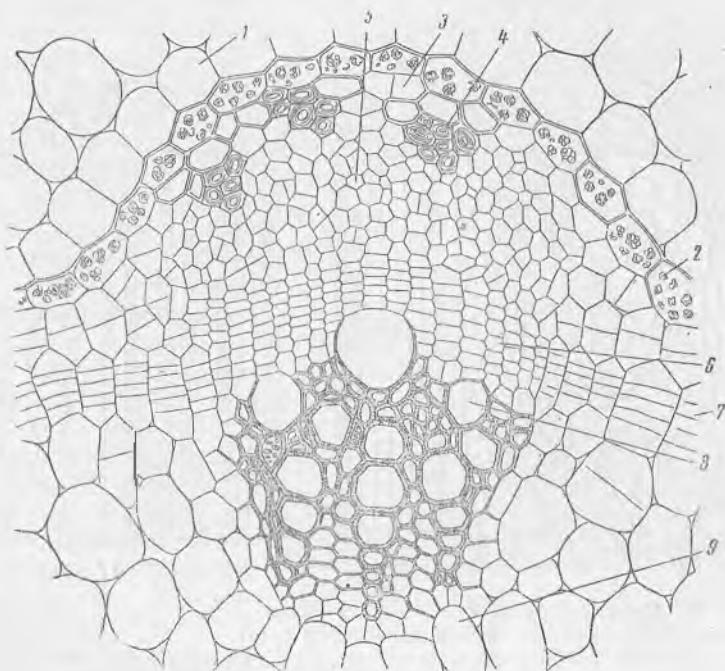


Рис. 66. Поперечный разрез через сосудисто-волокнистый пучок вполне развитого подсемядольного колена клещевины (*Ricinus communis*).

1 — паренхима первичной коры, 2 — крахмалистое алагалище, 3 — перикцикл, 4 — лубяные волокна, 5 — флоэма пучка, 6 — камбий пучковый, 7 — камбий межпучковый, образовавшийся из паренхимных клеток, 8 — ксилема пучка, 9 — клетки паренхимы сердцевинны.

сятся в фиолетовый цвет. Флороглюцин красит древесинную часть пучка в красивый красный цвет.

Проводящий пучок составляют следующие элементы тканей: проводящая ткань, которая состоит из ситовидной части и проводящей воду, механическая и запасная паренхима. Образовательная ткань в виде камбия входит в состав пучка двудольных растений и не входит в проводящие пучки однодольных.

Флоэмная, или ситовидная, часть пучка в виде первичной флоэмы образуется из прокамбия. Сначала из прокамбия возникает протоплоэма, которая представляет собой первые элементы флоэмы. Она обычно состоит исключительно из флоэмной паренхимы и реже в ее составе возникают узкие ситовидные трубки. Клет-

ки протофлоэмы имеют еще способность удлиняться и мало отличаются от клеток прокамбия. Затем из прокамбия же образуются все типичные элементы флоэмы (ситовидные трубки, клетки-спутницы у покрытосемянных растений) лубяная паренхима и даже лубяные волокна, составляющие метафлоэму. Клетки метафлоэ-

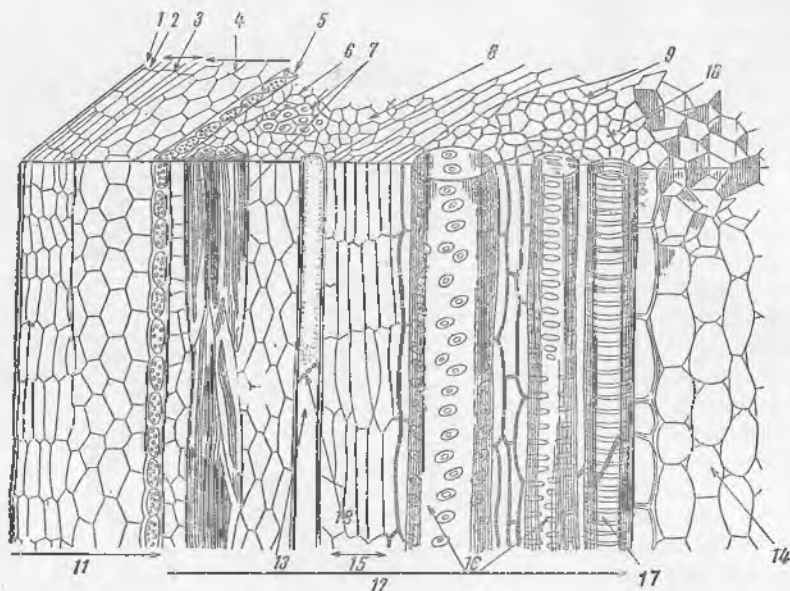


Рис. 67. Схема строения части стебля двудольного растения (продольный и поперечный срез).

1 — кутикла, 2 — эпидермис, 3 — колленхима, 4 — коровая паренхима, 5 — крахмалистое влагалище, 6 — перицикл, 7 — лубяные волокна, 8 — паренхима флоэмы, 9 — либриформ, 10 — древесинная паренхима, 11 — кора, 12 — центральный цилиндр, 13 — ситовидные трубки, 14 — сердцевина, 15 — камбий, 16 — сосуды, 17 — кольчатый сосуд, 18 — ситовидная пластинка. (По П. М. Жуковскому).

мы не вытягиваются при росте в длину органа растения. Все эти элементы протофлоэмы и метафлоэмы составляют первичную флоэму. Протофлоэма очень скоро разрушается, метафлоэма функционирует дольше, но в свою очередь разрушается по мере возникновения вторичной флоэмы. Клетки первичной флоэмы сплюсываются и раздавливаются. Вторичная флоэма образуется из камбия.

Древесная паренхима, примыкающая к сосудам, сохраняющая протоплазматическое содержимое в своих клетках, служит местом отложения запасов питательных веществ, образуя обкладку сосуда. Физиологически она заменяет спутников ситовидных трубок и находится в тесном контакте с растворами, наполняющими сосуды.

Первые клетки ксилемы, образующиеся из прокамбия, обычно узки в толку. Они способны к удлинению при росте в длину органа растения и составляют протоксилему развивающегося пучка.

Ее составляют клетки с тонкими целлюлозными оболочками с полосками одревесневшей вторичной оболочки. Эти утолщения в виде колец и спиралей предохраняют клетки с тонкими целлюлозными стенками от спадания и закрытия просвета. Эти первые проводящие клетки составляют кольчатые и спиральные сосуды ксилемы; если же поперечные полоски утолщений, пересекая стенку клетки, придают ей сходство с лестницей, то такую клетку называют лестничной. Эти проводящие воду сосуды — кольчатые, спиральные, лестничные — относятся к протоксилеме данного пучка. В дальнейшем, располагаясь ближе к флоэме, появляются клетки, неспособные к растягиванию, в оболочках которых возникают полосы утолщений, составляющие сеть вторичного утолщения. Они образуют сетчатые сосуды пучка в том случае, когда утолщения имеют форму рельефных решеток, густых сеток, в просветах которых имеются неутолщенные места. При более сильном развитии утолщений возникают точечные, или пористые сосуды и трахеиды, имеющие неутолщенные места на стенках в виде мелких пор (окаймленные поры трахеид).

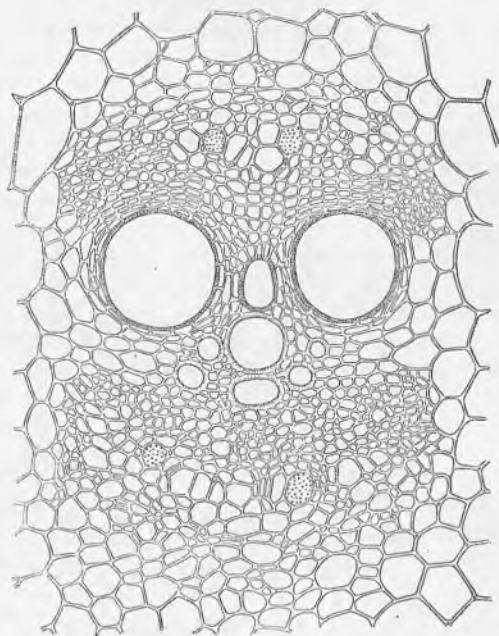


Рис. 68. Поперечный разрез через пучок в стебле тыквы. Ксилема расположена между двумя участками флоэмы.

Сетчатые и пористые клетки составляют метаксилему пучка. Протоксилема и метаксилема составляют первичную ксилему пучка.

Механическую ткань в ксилеме (древесине) составляют лежащие между сосудами древесинные волокна, или либриформ, а во флоэме, т. е. лубяной части пучка, — лубяные волокна.

Ксилема и флоэма в пучках может иметь различное взаимное расположение. В наиболее распространенном типе пучка ксилема примыкает к флоэме лишь с одной стороны, причем пучок расположен так, что ксилемная часть его обращена внутрь, а флоэмная наружу. При прохождении такого пучка в листе его ксилемная часть располагается к верхней (брюшной) стороне листа, а флоэмная к нижней (спинной). Такой пучок называется коллатеральным, или боковым.

В некоторых проводящих лучках флоэмная часть лучка с ситовидными трубками располагается не только в наружной (внешней) части пучка, но и во внутренней, как, например, у тыквы¹ (рис. 68).

В другом типе пучков ксилема окружает полностью флоэму или, наоборот, флоэма ксилему. Такие пучки носят название концен-

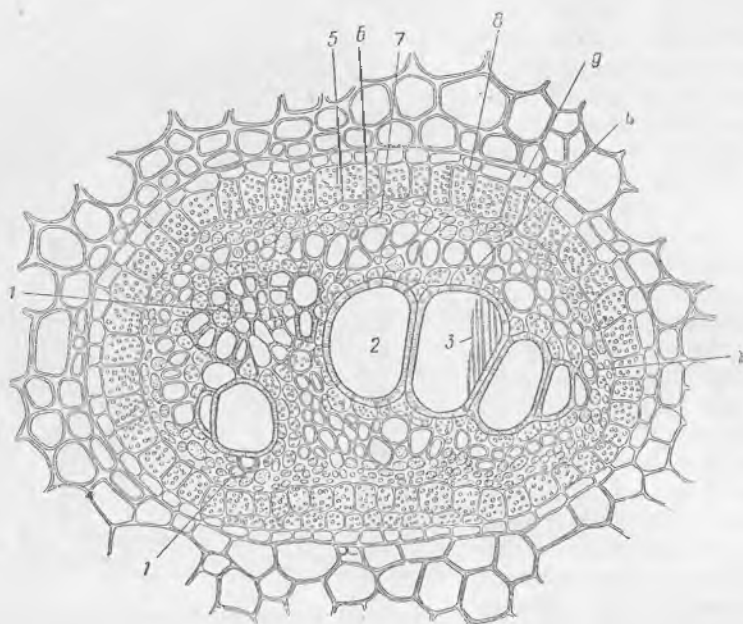


Рис. 69. Поперечный разрез концентрического проводящего пучка листового чехлика папоротника орляка (*Pteridium aquilinum*). Флоэма окружает ксилему.

1 — спиральные трахеиды (первенцы ксилемы), 2 — лестничные трахеиды, 3 — часть лестничной наклонной перегородки, 4 — ксилемная паренхима, 5 — первенцы флоэмы, 6 — решетчатые трубки, 7 — флоэмная паренхима, 8 — крахмалоносный слой клеток, 9 — обложка проводящего пучка (эндодерма). (По В. Ф. Раздорскому).

трически х. Они встречаются, например, в корневищах растений, где ксилема окружает луб. Такого же типа концентрические пучки имеются в стебле однодольных, как, например, драцены.

Сходная картина расположения элементов пучка обнаруживается на срезе черешка мужского папоротника, где флоэмная часть окружает ксилемную. Но наблюдения над развитием пучка показали, что его надо отнести к сложному пучку, а не к простому. В нем произошло слияние нескольких ксилемных и флоэмных пучков,

¹ Прежде такой пучок называли биколлатеральным пучком, или двубокобчным, считая, что в нем объединяются два пучка. Теперь этот термин оставлен, так как внутренняя флоэма считается самостоятельным лубяным пучком.

окруженных особым влагалищем из паренхимных клеток — эндодермой (рис. 69).

В корнях первичного строения пучки построены иначе. По оси корня проходит пучок, в котором лубяная и древесинная части расположены радиусами и поочередно (радиальный пучок)¹. Древесинная часть сосудов пучка расположена в виде расходящихся из центра лучей, и флоэмная часть находится между ними (рис. 70).

Различное взаиморасположение ксилемы и флоэмы пучка можно представить схематично (рис. 71). Общим для всех типов пучков двудольных растений (открытых пучков) является наличие следующих входящих в них элементов (по Комарову В. Л.):

Таблица 2

Луб, или флоэма: Ситовидные трубки, спутники их, паренхимные клетки, лежащие между ситовидными трубками, лубяные волокна (мертвые).	Все эти элементы лежат в стебле двудольных кнаружи от камбия.
Древесина, или ксилема: Сосуды, трахеиды, либриформы, или древесные волокна, т.е. механические волокна, лежащие между сосудами. Паренхимные клетки, лежащие между сосудами (живые), заменяющие волокна (клетки, сходные с либриформом, но более короткие, тонкостенные, с длительным долгое время протопластом).	Все эти элементы лежат в стебле двудольных кнутри от камбия.

Можно рассматривать пучок и его элементы со стороны выполняемой им функции. В таком случае совокупность механической ткани пучка объединяется иногда под названием — **стереом**; совокупность сосудов и трахенд, т.е. элементов, проводящих воду и растворы минеральных веществ, или иначе водоносная часть пучка, — объединяется под названием — **гадром**; совокупность элементов, проводящих пластический сок (ситовидные трубки, их спутники, паренхимные клетки), объединяются под названием **лептом**; совокупность образовательных элементов пучка составляет **камбий**; совокупность всех проводящих элементов пучка, противоположность его механическим элементам, иногда объединяют под названием **местом**.

Проводящие пучки пронизывают все органы сосудистых растений. Они слагают проводящую систему растения. Их взаиморасположение в стебле весьма различно и часто составляет характерную черту той или иной систематической группы растений. Расположение проводящих пучков в стебле достигает у растений, стоящих на более высокой ступени развития, значительной сложности.

¹ Радиальный пучок правильнее рассматривать, как систему нескольких древесинных и лубяных пучков, расположенных радиально

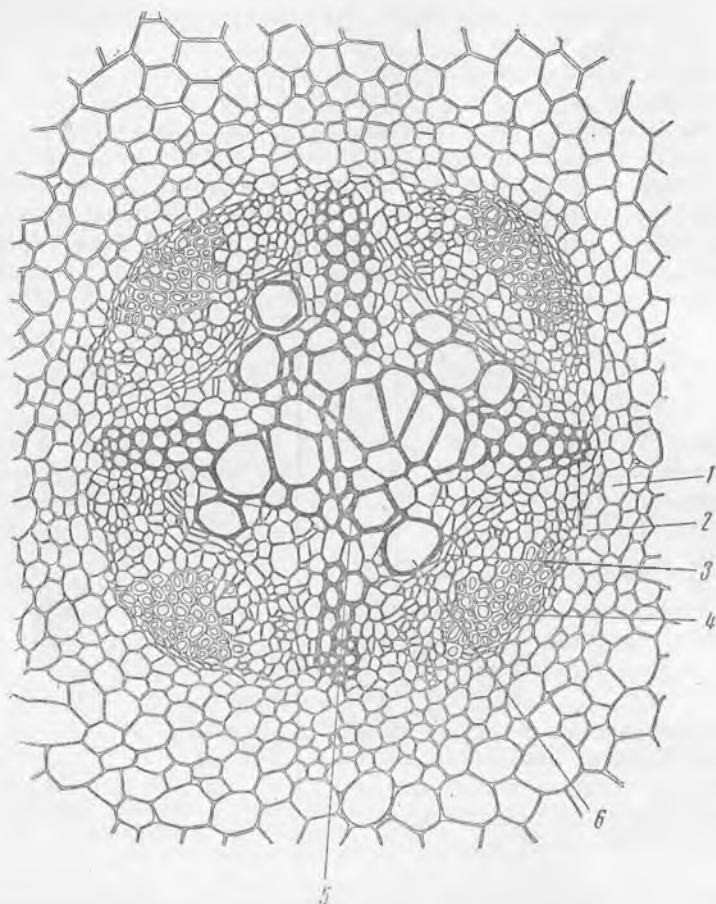


Рис. 70. Поперечный разрез корня русских бобов при переходе ко вторичному строению. Кругом мякоть коры. Сосуды (стенки их зачернены) расположены крестообразно; в промежутках четыре лубяные группы; под лубяными группами образовались полоски камбия, отложившие несколько сосудов.

1 — эндодерма, 2 — перицикл, 3 — камбий, 4 — первичная флоэма, 5 — первичная ксилема, 6 — вновь образовавшиеся сосуды ксилемы.

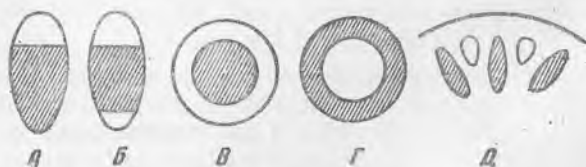


Рис. 71. Диаграммы типов расположения ксилемы и флоэмы (флоэма не заштрихована, ксилема заштрихована). А — боковой пучок; Б — пучок с внутренней флоэмой; В—Г — концентрические пучки; Д — радиальное расположение ксилемы и флоэмы.

Различно расположенные в стебле проводящие пучки составляют сосудистый скелет растения.

Проводящие пучки формируются в конусе нарастания стебля, в возникающих вблизи точки роста бугорках. Эти бугорки представляют собой зачатки листьев. Вначале они состоят из внешне сходных клеток, а затем, по мере роста бугорка, внутренние его клетки начинают удлиняться. Такие же удлиняющиеся клетки развиваются и в самом стебле, в части, непосредственно прилегающей к зачаточным листьям. Из них формируется прокамбий как в листе, так и в стебле, а затем развиваются проводящие пучки. Проводящие пучки связаны в своем развитии с листьями, а потому проводящие пучки стебля, следующие от черешка листа вниз по стеблю, называют листовыми следами (рис. 72). Их развитие зависит от развития листьев и стимулируется им. Продвигаясь ниже по стеблю, в процессе своего дальнейшего развития, листовые следы встречают на своем пути листовые следы ниже расположенных листьев. Они сливаются с ними в одну общую систему проводящих пучков осевого органа. Листовой след, начинаясь от черешка листа, может пройти несколько междоузлий, не присоединяясь к проводящим пучкам, относящимся к другим листьям.

В листовых пластинках сосудисто-волокнистые пучки образуют сеть жилок. Проводящие элементы пучков заканчиваются внедрением в паренхиму (хлорофиллоносную ткань) листа. Трахеиды являются последним элементом проводящего тяжа. Ими заканчивается в паренхиме листа проводящий пучок.

Система проводящих тканей, проходящих в стебле растений и расположенных конутри от первичной коры, составляет структурную основу осевого цилиндра (или центрального цилиндра, или стелы¹) стебля.

Млечники. Некоторые группы растений (например, из сложноцветных, маковых или даже целые семейства, например, молочайные) характеризуются особыми элементами, так называемыми млечниками, или млечными сосудами. Их содержимое — млечный сок (более или менее густая жидкость белого цвета или окрашена в желтый, зеленый, оранжевый и другие цвета). В млечном соке скопляются вещества выделений, отбросов (алкалоиды, глюкозиды, смолы, каучук). Но вместе с тем в млечном соке имеются и питательные вещества (крахмал, сахаристые и белковые вещества). По своей физической природе млечный сок представляет эмульсию. Стенки млечных сосудов не имеют пор и утолщений и состоят из чистой клетчатки. В них всегда сохраняется постенный слой протоплазмы с многочисленными ядрами. Млечные сосуды могут образовываться двояким способом: 1) через слияние рядов клеток, наподобие образования сосудов древесины и 2) через разрастание клеток зародыша, находящихся на границе семядолей и корешка. В этом случае они перестают де-

¹ От греческого слова «стела» — столб, колонна.

литься и, разрастаясь, а также разветвляясь, пронизывают ткани стебля и корня; они являются по существу единой разросшейся клеткой, а таких клеток в растении несколько. Млечные сосуды

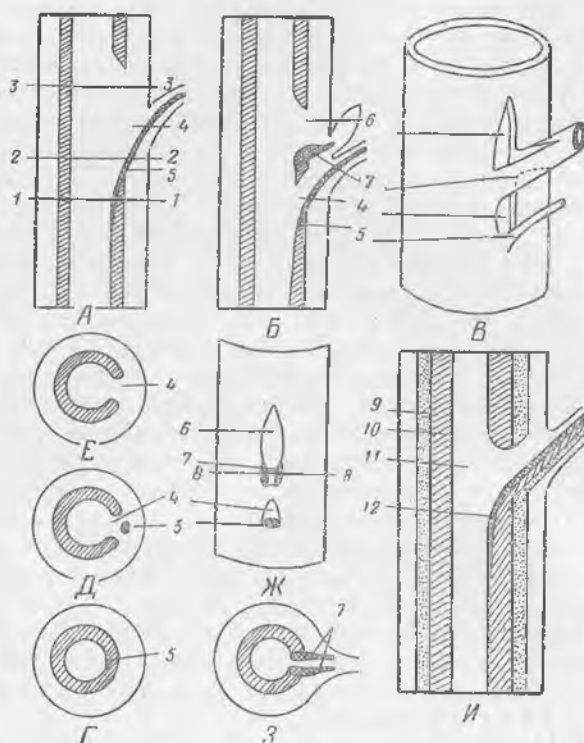


Рис. 72. Схема следов и прорывов (брешей) листьев и ветвей: А, Б — продольный разрез через стебель, с листовым следом, листовым прорывом, следом ветвления и прорывом ветвления; В — в перспективном изображении. На фиг. В — ветвь в стадии почки, на фиг. В — в развитом состоянии. Г, Д и Е — поперечные сечения стебля, изображенного на фиг. А на уровне 1—1; 2—2 и 3—3. Ж — вид наружной поверхности участка стебля (В) после отрезания на этой поверхности следов листа и ветви. З — поперечное сечение через отрезок (В) стебля на уровне 8—8, показанном на фиг. Ж. На фигурах А—З не показаны раздельно флоэма и ксилема. И — более детальная схема продольного разреза через стебель с листовым следом и листовым прорывом.

4 — листовый прорыв, 5 — листовый след, 6 — прорыв ветвления, 7 — след ветвления, 9 — луб, 10 — древесина, 11 — сердцевина, 12 — ксилема следа.

первого типа называются членистыми. Они встречаются у колокольчиковых, некоторых сложноцветных, лобелиевых, маковых (рис. 73). Млечные сосуды второго типа называются нечлени-

стыми. Они свойственны молочайным, кутровым (кендырь), ластовневым (ластовень) (рис. 74).

Млечный сок имеет важное техническое значение, вследствие содержания в нем каучука, например, у каучуконосных растений нашей флоры — кок-сагыз и крым-сагыз из рода одуванчиков, тау-сагыз из рода скорзонер семейства сложноцветных. Система нечленистых млечников развита в лубе тропических каучуконосных деревьев: бразильской гевеи (*Hevea brasiliensis*), фикуса (*Ficus elastica*) и др. Свертывающийся на воздухе млечный сок может иметь

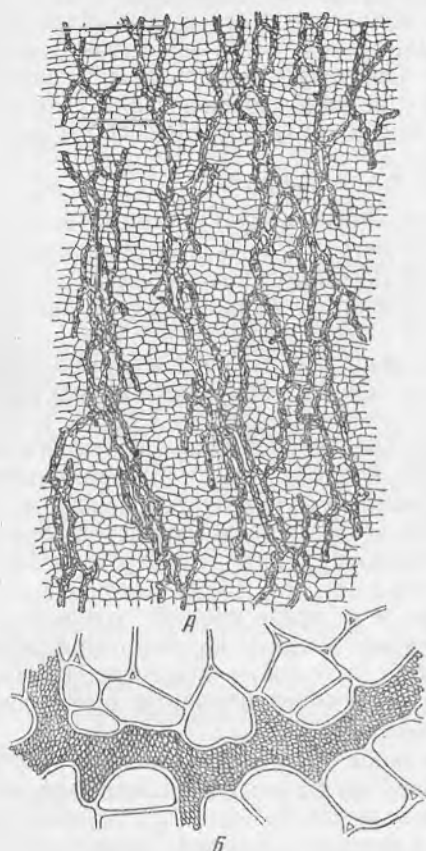


Рис. 73. Членистые млечные сосуды на продольном разрезе через кору сладкого корня (*Scorzopera hispanica*). А — в паренхиме сеть членистых млечных сосудов; Б — часть млечного сосуда при большом увеличении.

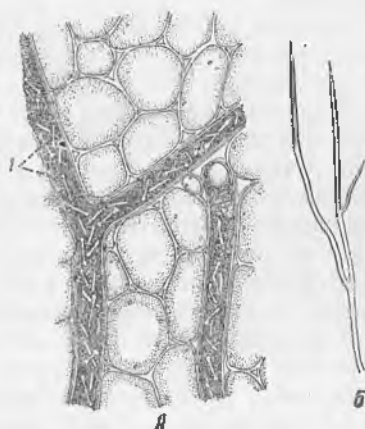


Рис. 74. Нечленистые млечные трубки (млечники). А — часть нечленистого млечника молочая (*Euphorbia splendens*); в млечном соке видны крахмальные зерна (1), похожие на берцовые кости; Б — млечные трубки молочая, отпрепарированные после гинения стебля. (По В. Л. Комарову).

значение для залечивания ран, нанесенных растению. Вообще же значение млечников для жизни растений остается неясным. Вероятно, млечники (как и смоляные ходы) являютсяместилищами отбросов, но в латексе молочаев накапливается крахмал, переходящий при голодании растения из млечной системы в соседние клетки. Считают возможным также рассматривать млечники как

хранилища запасов воды у растения. Каучук, находящийся в виде частиц (глобул) в млечном соке млечников, не вовлекается в процесс обмена у растений, а поэтому его относят к группе отбросов (экскретов). Каучук по своему химическому составу относится к группе углеводов; формула его $(C_5H_8)_n$.

По химическим и физическим свойствам к каучуку близка гуттаперча, которая содержится в млечниках луба растений нашей флоры — бересклета европейского (*Evonymus europaеа*) и б. широколистного (*E. latifolia*). Из этих растений добывается гуттаперча в количествах, полностью обеспечивающих нашу промышленность.

ОСНОВНАЯ ПАРЕНХИМА

Проводящие, или сосудисто-волокнистые, пучки осевых органов растения погружены в основную паренхиму. В состав основной паренхимы осевых органов входят: в коровой части первичная кора, а в центральном цилиндре — сердцевина и первичные сердцевинные лучи.

Основную паренхимную ткань листа называют мякотью. Она имеет особое назначение и, соответственно своему назначению, иначе построена.

Основная паренхима образуется непосредственно из первичной образовательной ткани. Клетки основной ткани — паренхимного типа. Стенки ее состоят из клетчатки, но могут одревесневать, как, например, в сердцевине ствола дерева. У отдельных клеток может так сильно утолщаться клеточная оболочка и при этом одревесневать, что они превращаются в каменные клетки. Такие клетки встречаются как в первичной коре, так и в древесине. В содержимое клеток основной ткани может входить хлорофилл, крахмал, кристаллы солей, различные алкалоиды, дубильные вещества, каучук. Строение основной ткани осложняется часто наличием вместилищ выделений, механических элементов.

Основная паренхима, составляющая массу первичной коры, сердцевины, выполняет различные функции: ассимиляционную, газообмена, запасную и выделительную.

В зависимости от выполняемой функции основная ткань становится разнообразной по своей структуре.

Первичная кора стебля состоит из более или менее хлорофиллоносной паренхимы и тогда представляет собой, вследствие выполняемой функции, ассимиляционную ткань. Она находится между эпидермисом и осевым цилиндром.

С внутренней стороны первичная кора ограничивается от центрального цилиндра слоем тесно расположенных клеток эндодермы с тонкими целлюлозными стенками и обильным живым содержимым. Клетки эндодермы паренхимны, округлы или угловаты, или несколько вытянуты по длине органа.

Часто в стеблях внутренний слой первичной коры, т. е. эндодерма, развивается как крахмальный слой, или крахмальное влагалище. Клетки его набиты крахмалом.

За эндодермой, или за крахмальным влагалищем, если оно развито, конутри стебля располагается центральный цилиндр. Он не сразу примыкает к эндодерме, а через посредство одного или нескольких слоев паренхимных клеток с целлюлозными стенками и живым содержимым. Эти слои носят название перицикла (рис. 75).

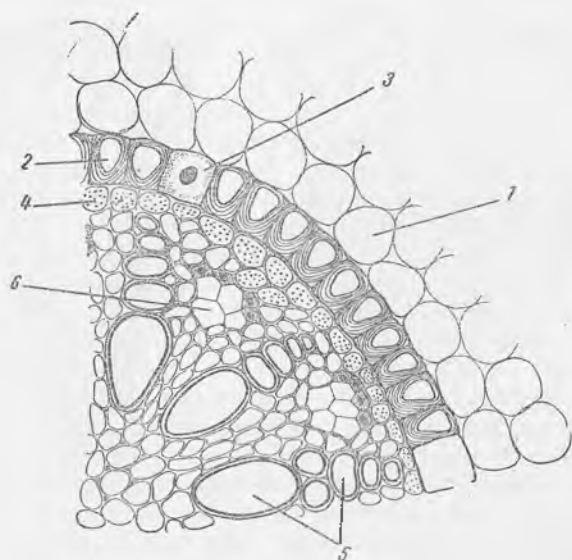


Рис. 75. Часть поперечного среза всасывающей зоны корня ириса.

1 — клетки первичной коры, 2 — эндодерма, 3 — пропускные клетки, 4 — перицикл, 5 — участки древесины, 6 — первичная флоэма.

В перицикле возникают придаточные и боковые корни, т. е. клетки перицикла способны периодически делиться и превращаться в образовательную ткань. В стебле перицикл часто развивается как механическая ткань, располагаясь сплошным цилиндром или группами, тяжами. Стенки клеток или одревесневают (у конопли), или остаются клетчатковыми (у льна), т. е. образуются так называемые первичные лубяные волокна (перициклические волокна). Иногда в перицикле могут возникнуть меристематические клетки, играющие роль феллогена, или образоваться млечные трубки, или другие элементы ткани для отложения веществ, подлежащих выделению. Вследствие этой способности перицикла к образовательной деятельности его иногда называют перикамбием.

Основная ткань сердцевинных лучей располагается между проводящими элементами и может достигать сердцевины. Сердцевинные лучи, доходящие до сердцевины, называются первичными, а не доходящие, как образовавшиеся позднее, по ме-

ре роста стебля в толщину, называются **вторичными**. Сердцевинные лучи могут быть узкими и состоять из одного ряда клеток, заметно вытянутых в радиальном направлении, или более широкими. Впоследствии они древеснеют.

Как на тангентальном разрезе, так и на радиальном хорошо видно, что сердцевинные лучи имеют незначительную высоту. Они

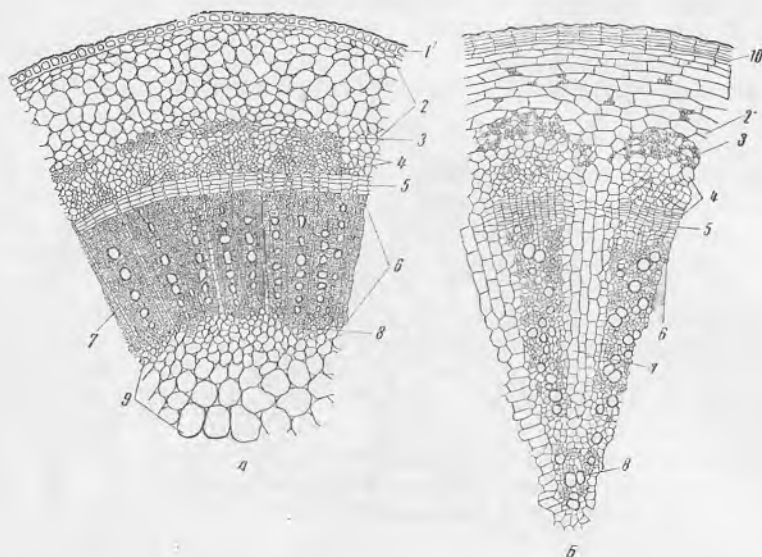


Рис. 76. Поперечный разрез через стебель (А) и корень (Б) люпина.

1 — эпидермис, 2 — паренхима первичной коры, 3 — пучки лубяных волокон, 4 — флоэма, 5 — камбий, 6 — вторичная ксилема, 7 — сердцевинный луч, 8 — первичная ксилема, 9 — сердцевина, 10 — пробковая ткань.

расположены один над другим и пронизывают стебель в радиальном направлении, проходя между сосудисто-воложнистыми пучками.

Сердцевинные лучи состоят из паренхиматических клеток с межклеточными пространствами между ними и образуют связывающие пути между сердцевиной, внутренними частями древесины и корой. Они являются средством сообщения сердцевины через ее межклетники, межклетники коры и чечевички с окружающим воздухом. Клетки сердцевинных лучей долго не отмирают и сообщаются друг с другом порами. Как и в клетках древесной паренхимы, в клетках сердцевинных лучей отлагаются на зиму запасы питательных веществ (рис. 76).

Сердцевина занимает середину центрального цилиндра и состоит из крупных паренхимных клеток с большими межклеточными промежутками. Клетки сердцевины вначале все живые и даже часто содержат хлорофилл. Некоторые из них остаются живыми очень долгое время и накапливают крахмал, тогда как другие те-

ряют содержимое. Клетки наполняются воздухом. В таком случае сердцевина разнородна. Если же все клетки сердцевины отмирают (бузина) или остаются живыми (береза, дуб), но сохраняют сходство, то такая сердцевина называется однородной. Иногда сердцевинные клетки разрушаются, пропадают и стебель становится полым или в сердцевине развиваются воздухоносные полости (как и в коре), например, у растений избыточно влажных местообитаний.

В сердцевине могут отлагаться дубильные вещества, пигменты, образуются вместилища секреторной деятельности или каналы, содержащие смолу, каучук.

Участки сердцевины, примыкающие к центральному цилиндру, т. е. ближайшие к нему, отличаются более мелкими клетками в сравнении с центральной частью сердцевины. Этот периферический участок сердцевины носит название перимедуллярной зоны. Клетки ее больше других клеток сердцевины остаются живыми и вначале содержат протоплазму, хлорофилл, накапливают крахмал, а затем теряют свои протопласты и наполняются у древеснистых растений в период покоя жировыми веществами. Оболочки клеток перимедуллярной зоны сердцевины несколько сильнее утолщены по сравнению с клетками центральной части сердцевины.

Элементы основной ткани в корне при его первичном строении можно подразделить на две группы. Периферическая часть состоит из паренхимных клеток и составляет кору корня. Она вполне соответствует коре стебля, но сильнее развита и имеет свои особенности. Самый внешний слой коры, находящийся непосредственно под слоем кожицы из корневых волосков в молодой части корешка, а затем заменяющий кожицу после утраты корневых волосков, называется экзодермой. Стенки ее клеток пробковеют, но остаются живыми. У некоторых растений в экзодерме рассеяны непробковеющие пропускные клетки для пропуска воды, скопившейся в покровах корня, например, у эпифитных орхидных. В корне, как и в стебле, паренхима первичной коры отделяется эндодермой от центрального цилиндра, а под ней располагается перичикл в виде одного слоя клеток. Основная ткань в центральном цилиндре корня заполняет также промежутки между лубяными пучками и радиально расположенными сосудами ксилемы. Она состоит из паренхимных клеток. Основная ткань в сердцевинной части развивается лишь в том случае, когда ксилема не доходит до центральной части корня (см. рис. 75).

Слой эндодермы у папоротников является слоем корнеродным. Из наружных его клеток, расположенных против сосудистых рядов ксилемы, возникают боковые корни.

У семенных растений боковые корни возникают из клеток перичикла, т. е. наружного слоя центрального цилиндра. Несколько соседних клеток перичикла, составляющих корнеродную дугу, превращаются тогда в клетки ткани образовательного слоя.

В паренхиме основной ткани всегда хорошо развиты межклетники. Они не всегда наполнены воздухом, а нередко в них обна-

руживаются продукты жизнедеятельности растения, как смолы, эфирные масла. Тогда здесь возникают вместилища выделений.

Паренхима листа, или мякоть, выполняет функцию ассимиляции и представляет собой ассимиляционную ткань, обес-

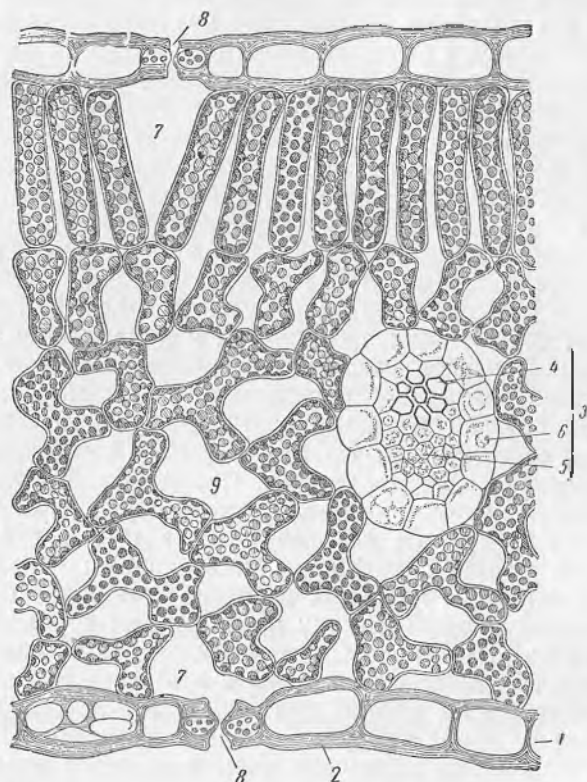


Рис. 77. Часть поперечного разреза через лист.

1 — кожица-эпидермис (с кутикулой), 2, 3 — перерезанная жилка — сосудистый пучок, состоящий из сосудов (4) и ситовидных трубок (5), окруженный слоем обкладочных клеток (6), богатых клеточным соком, но с меньшим количеством хлорофилловых зерен в них; кругом клетки ассимиляционной ткани, богатые хлорофилловыми зернами; верхний ряд хлорофиллоносных клеток — столбчатая ткань; между ними дыхательная полость (7), находящаяся под устьищем (8) и соединенная с воздухоносными межклеточными каналами (9) губчатой ткани.

печивающую синтез органических веществ на свету (фотосинтез). В листе ассимиляционная ткань, мезофилл, или мякоть, располагается непосредственно под кожицей листа, и реже она изолируется от нее несколькими рядами клеток иного строения и назначения (например, у бегонии). Мезофилл листа состоит из двойного рода живых хлорофиллоносных клеток — губча-

той и палисадной паренхимы. Клетки палисадной паренхимы (или столбчатой паренхимы) расположены тесным рядом (одним или более) под кожицей обычно верхней поверхности листа (иногда и нижней), а клетки губчатой паренхимы лежат рыхло с большими межклеточными ходами в нижней части пластинки листа (рис. 77).

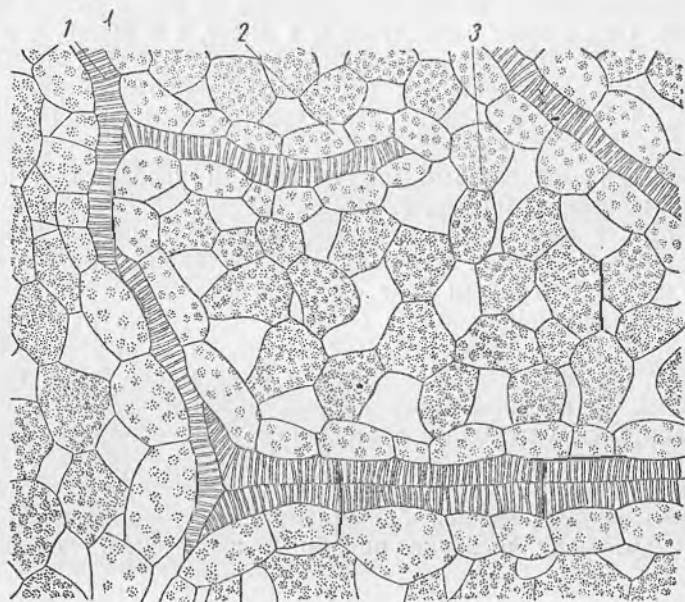


Рис. 78. Горизонтальное сечение через губчатую ткань листа подсолнечника.

1 — трахеиды, 2 — клетки, образующие футляр вокруг трахеид.
3 — губчатая ткань.

Работами К. А. Тимирязева с убедительной полнотой доказано, что хлорофилл обеспечивает синтез органического безазотистого вещества (углеводов) из углекислоты и воды при наличии света. В этом заключается самая главная функция листьев и их назначение, как органа растения. В различной форме ассимиляционной ткани можно видеть и различную ее роль. Вероятно, что столбчатая зеленая мякоть гораздо в более сильной степени, нежели губчатая, способствует восстановлению углекислоты воздуха и синтезу органического вещества. Губчатая же ткань испаряет больше воды, она способствует газообмену листа, чем объясняется ее рыхлость и расположение на нижней стороне листа, т. е. на стороне листа, кожица которой изобилует устьицами (рис. 78). За эту особенность губчатую ткань называют тканью газообмена.

ЗАПАСАЮЩИЕ ТКАНИ

Запасающие, или скопляющие, ткани образуются в связи с отложением запасов пластических веществ и накоплением воды, которые растение использует в известные периоды его жизнедеятельности.

Запасающая ткань очень разнообразна по своей форме и происхождению. Она может находиться и в листе, и в корне, и в стебле, и в семени, и в зародыше. При отложении запасов органы растения часто сильно изменяются (метаморфозируются), превращаясь в носителей приспособлений специального назначения — хранения запасов.

Запасными веществами могут быть и углеводы, и масла, и белковые вещества (сахар, крахмал, масло, алейроновые зерна семян). Масла содержатся главным образом в семенах большинства растений. Они, как углеводистые соединения, обладают наиболее концентрированным запасом энергии.

Запасающая ткань состоит большей частью из паренхиматических клеток с живым содержимым. Стенки их или тонкие без пор, когда запасное вещество находится в виде масла, или пронизанные порами (у картофельного клубня, зерен пшеницы), или толстые (например, у гороха), пронизанные также порами. Запасные вещества находятся в растворенном состоянии (в чешуях лука, корне сахарной свеклы) или в твердом состоянии в протоплазме клеток запасующих тканей большинства растений (например, в клубнях картофеля, в зерне пшеницы, в семенах, корнеклубнях и т. д.).

Запасающая ткань стебля очень разнообразна. В невидоизмененном стебле для отложения запасов служит сердцевина. Пустая весной и в начале лета, сердцевина зимующих стеблевых органов (стволов, ветвей деревьев) осенью наполняется крахмалом. Крахмалом забиваются и все сердцевинные лучи (крахмалоносные клетки луча). Крахмал здесь образуется из сахара, доставляемого по ситовидным трубкам из листьев.

Очень часто весь побег сильно изменяется, становится подземным (корневище) и превращается, главным образом, во вместительные запасных питательных веществ, развивая паренхимную ткань. Примером видоизмененного побега является клубень, например, клубень картофеля, который образуется как утолщение столона или его ответвления. Он состоит из запасующей ткани паренхимного строения, в клетках которой отлагается крахмал — основное запасное вещество.

Луковица также является видоизмененным побегом, приспособленным для отложения запасов. Запасающая ткань здесь развивается в сочных чешуях луковицы, являющихся видоизмененными листьями побега.

Запасающая ткань развивается не только в стебле и листьях,

но и в корнях. Если сделать поперечный разрез через корень черной редьки, то увидим, что главная его масса состоит из вторичной древесины и пронизывающих ее сердцевинных лучей. Сердцевинные лучи состоят из крупных паренхимных клеток, содержащих зерна крахмала.

У моркови запасная ткань сосредоточена в паренхиме сильно развитого луба. Клубневидные шишки развиваются на корнях чистяка. Здесь запасной тканью является паренхима первичной коры, клетки которой густо набиты крахмалом.

Запасная ткань в семенах может входить в состав зародыша, развиваясь в его семядолях (например, у гороха, подсолнечника, дуба и многих др.), или она может лежать вне зародыша, как специальное образование — эндосперм (у клещевины, мака, вьюнка, черного перца, плода злаков и др.).

В семенах некоторых растений эндосперм образует ткань с толстостенными клетками, состоящими из полуклетчатки (гемицеллюлозы), которая растворяется особыми ферментами при прорастании семян, например, у семян финиковой пальмы. У настурации (или капуцина) стенки клеток эндосперма также растворяются; они состоят из амиллоида, который является одним из видов гемицеллюлозы.

Таким образом запасные вещества, откладываются не только в полости самой клетки, но иногда они входят в состав самой клеточной оболочки.

Ткани, запасные воду (водоносные ткани) могут находиться в листе, стебле и корне растения. Они состоят из живых паренхимных клеток с тонкими целлюлозными оболочками, либо из неживых клеток — водоносных трахейд — с одревесневшими стенками, куда вода проходит через поры трахейд из прилегающей паренхимы или прилегающих сосудов.

Водоносные ткани развиваются у растений засушливых областей, необеспеченных постоянным наличием воды, у так называемых ксерофитов. В силу этого они часто имеют мясистые сочные листья, как у алоэ, или стебли, как у кактусов, молочаев, солероса (рис. 79).

Среди растений тропических стран часто развивается водоносная ткань у эпифитов, живущих на ветвях деревьев, например, у орхидей.

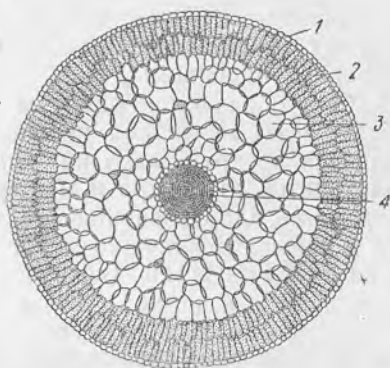


Рис. 79. Поперечный разрез стебля солероса (*Salicornia herbacea*).

1 — тонкостенный эпидермис, 2 — палисадная ткань, 3 — внутренняя водоносная ткань, 4 — центральная часть с сосудисто-волокнистыми лучами.

ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТКАНЬ И СИСТЕМА МЕЖКЛЕТНИКОВ

Выделительная ткань, обеспечивающая выделение конечных продуктов обмена веществ или их отложение в клетках ткани, развивается у растений в силу того, что они не имеют особых органов, подобных органам животных, которые бы выполняли функцию выделения и удаления отбросов. Конечные продукты обмена у растений накапливаются прямо в клетках или особых вместилищах выделения. Эти вместилища возникают в паренхимной ткани, а потому представляют собой одно из многочисленных изменений основной паренхимы.

Они образуются двояким способом. В одном случае на месте будущего вместилища первоначально находится одна клетка. Она делится крестообразно на четыре клетки. Затем эти клетки слегка расходятся от центра и между ними образуется межклетное пространство. Образовавшие его клетки вновь делятся и увеличиваются в числе. Возникшие вместилища в данном случае называются *схизогенными* («схизо» — раскалываю). В эти вместилища выделяются и здесь скапливаются, высачиваясь из окружающих клеток, различные вещества, а чаще всего эфирные масла и смолы. Такого рода вместилища иногда тянутся на большие расстояния; как, например, смоляные ходы у сосны и вообще хвойных. У сосны они не выходят наружу и лишь при перерезании их из поврежденных смоляных ходов вытекает смола, из которой получают скипидар и канифоль (рис. 80).

В другом случае вместилища выделений получают благодаря растворению групп клеток. Сначала начинается выделение этими клетками отбросов (например, смолы или эфирных масел), а затем клетки растворяются, благодаря чему и образуется вместилище. Такие вместилища называются, по их происхождению, *лизигенными* («лио» — растворяю, «генос» — происхождение).

Первого рода вместилища легко отличить от второго рода благодаря тому, что схизогенные вместилища окружены группой мелких клеток, получившихся от их деления при образовании вместилища.

Клетки, окружающие вместилища, являются выделительными и работают как железки. Развитие тканей с вместилищами того или иного рода выделений иногда характерно для целой группы растительного мира. Так, у хвойных имеются смоляные ходы, у саговников, у некоторых бобовых — камедистые и т. д.

Вместилища выделений встречаются и у некоторых низших растений, например, у морских водорослей из ламинариевых. Вместилища их наполняются слизью, но не открываются наружу.

К выделительной ткани следует отнести также: 1) нектарники, выделяющие сахаристую жидкость, привлекающую насекомых-опылителей; 2) переваривающие железки насекомоядных растений.

Растения не имеют специальных органов дыхания, поэтому газообмен у них совершается на основе диффузии. Для этого расте-

нию служит система межклетников, которая находится в связи с внешней атмосферой. Кислород и углекислота могут поступать через межклетники в определенную внутреннюю часть тела растения и там потребляться. Газообмен облегчается благодаря наличию устьиц, чечевичек и межклетных ходов, пронизывающих растения во всех направлениях.

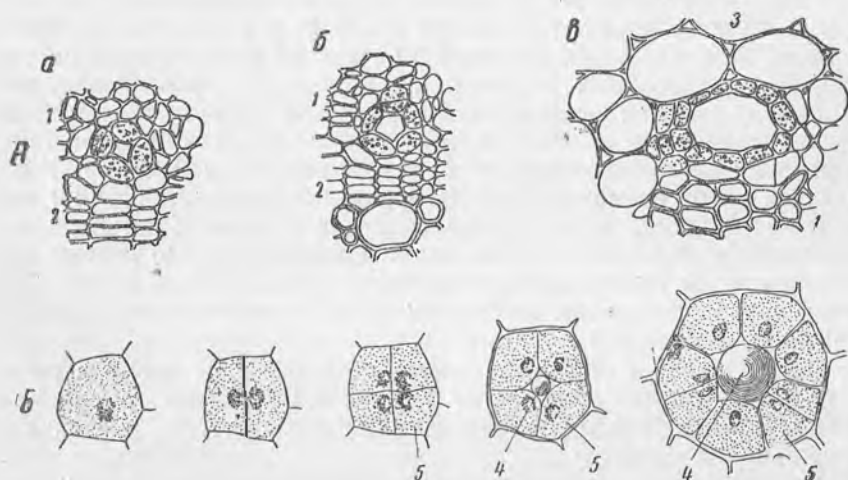


Рис. 80. Развитие схизогенного вместилища (канала) с камедями и смолами: А — в молодом стебле плюща (*Heder helix*) на поперечных срезах; у а, б, — каналы лежат на границе камбия и луба, у в — на границе луба и паренхимы коры. Б — последовательные стадии развития вместилища выделения (смоляного хода).

1 — луб, 2 — камбий, 3 — паренхима коры, 4 — капли смолы, 5 — эпителиальные клетки. Каналы окружены слоем выделительных клеток (эпителий).

Межклетники образуются или путем отхождения оболочек клеток друг от друга (например, у устьичных клеток), или путем разрыва, а затем отмирания клеток, благодаря чему, например, образуются крупные полости в междоузлиях стебля злаков, зонтичных, губоцветных растений. Межклетники возникают также вследствие растворения оболочек и частично содержимого группы клеток. В силу этих изменений в тканях образуются межклетные ходы, или к а н а л ы, которые способствуют газообмену.

МЕХАНИЧЕСКАЯ ТКАНЬ

При нормальном своем состоянии растение поддерживает части и органы своего тела в определенном положении (например, положение листьев в пространстве по отношению к свету и друг к другу, ветвей, самого стебля и т. д.), что обязательно для обеспечения жизненно необходимых отправлений растительного организма. Положение это поддерживается, главным образом, напряжен-

ным, тургорным состоянием самих клеток растения и отдельных его тканей. Эти клетки сами по себе имеют тонкие стенки и не являются элементом, способным механически поддерживать определенное положение частей или органов растения. Это доказывает-ся тем, что при завядании, т. е. при ослаблении тургора, когда напряженность клеток падает, пластинка листа, например, меняет свое положение, становится вялой. Следовательно, она поддерживалась в определенном положении, главным образом, силой самого тургора. Для наземных растений имеется не мало случайных возможностей, способных нарушить их нормальное положение, как, например, высокая испаряемость при сухом воздухе, сильный ветер, случайное воздействие животных и т. д. Поэтому у растений выработались приспособления в виде механической ткани, защищающей их от возможных неблагоприятных воздействий. Они придают устойчивость их телу (его частям и органам), позволяющую сохранить необходимое положение в пространстве. По своему происхождению и своей морфологии механическая ткань может быть очень разнородна. Этим названием объединяются ткани по их общей физиологической функции.

Таким образом под названием механической ткани в растительном организме объединяют группы специальных комплексов клеток с утолщенными стенками, которым присуще выполнение механической функции.

Различают в основном три типа механической ткани и клеток: склеренхиму, колленхиму и склереиды. Для них обычно сильное утолщение клеточных стенок, наличие пор, то мелких и щелевидных в небольшом числе, то округлых, хорошо развитых, иногда разветвленных. Клетки механической ткани обычно тесно расположены по отношению друг к другу. В клетках склеренхимы и склереидах живое содержимое быстро отмирает, и только в клетках колленхимы оно сохраняется.

Прочность структуры растения достигается не только благодаря высоким механическим качествам утолщенных клеточных стенок, но и вследствие соответствующего расположения механической ткани в органах растений, что обеспечивает и придает им прочность на растяжение, изгиб, давление и т. п.

Склеренхима. Это наиболее важный по своему значению и распространению тип механической ткани. Склеренхима состоит из плотно расположенных, удлинённых (прозенхимных) толстостенных клеток, заостренных на концах. В их стенках косо расположены немногие простые щелевидные поры. Стенки клеток склеренхимы редко остаются чисто целлюлозными. Обычно они скоро одревесневают, а живое содержимое клеток отмирает. Клетки склеренхимной ткани можно назвать волокнами. Они служат преимущественно для придания крепости органу. Полоски, вырезанные из ткани, составленной волокнами склеренхимы, площадью сечения в один миллиметр, способны выдержать груз в 15—20 кг,

не уступая в этом отношении стали или кованому железу и превосходя его по способности к растяжению в 10—15 раз.

Склеренхимные волокна, образовавшиеся из перицикла или прокамбия, или же при вторичном приросте кнаружи от камбия, т. е. в лубяной части стебля, носят название лубяных волокон.

Лубяные волокна из перицикла располагаются в периферической части кнаружи от осевых органов на границе с первичной корой.

Перициклические лубяные волокна (возникающие в перицикле) называются первичными, как, например, волокна льна, подсолнечника. Лубяные волокна, образующиеся за счет деятельности камбия, носят название вторичных лубяных волокон, как, например, в стебле конопли, кенафа, рами, кендыря, канатника и других текстильных растений.

Лубяное волокно — это крупная клетка, длина которой превышает ширину в несколько сот и даже тысяч раз. Концы клетки заострены. Клетки их вклиниваются своими концами при взаимном расположении и настолько прочно соединяются друг с другом, что при растяжении происходит разрыв самого волокна, а не места спайки. Длина волокон различна — от 1—2 мм до 200 мм и более (у китайской конопли, или рами), у льна волокно достигает длины 40 мм при незначительной толщине (десятые и сотые доли миллиметра).

Стенки лубяного волокна сильно утолщены и состоят из клетчатки или же часто одревесневают. В стенках клетки имеются щелевидные поры и заметна штриховатость оболочек и слоистость. Стенка клетки состоит как бы из пучка скрученных волоконцев (рис. 81), что придает ему прочность. У старых клеток остаются лишь следы протоплазматического содержимого. Заостренные концы лишены полости.

Для технических целей, например, для изготовления полотна, пригодны лубяное волокно из чистой клетчатки. Поэтому высоко ценится волокно льна и мало ценно волокно липы, теряющее эластичность и становящееся хрупким из-за одревеснения.

Лубяные волокна придают прочность стеблю при изгибе. Они расположены в коровой части стебля (рис. 82).

Другой тип склеренхимных волокон образуется конутри от камбия — в древесине. Это — древесные волокна (или либриформ). Они отличаются от лубяных волокон тем, что их стенки тоньше и они всегда одревесневают. Они короче лубяных волокон и находятся не в коре, а в древесинной части стебля. Их назначение — сопротивление давлению тяжести ствола дерева и его кроны сверху.

Склеренхима известна также в качестве первичной ткани у двудольных растений, но особенно у однодольных, в их стеблях, листьях и корнях, как, например, у листьев злаков (эспарто — *Stipa tenacissima*), пальм (рафия), лилейных (волокно новозеландского льна — *Phormium tenax*).

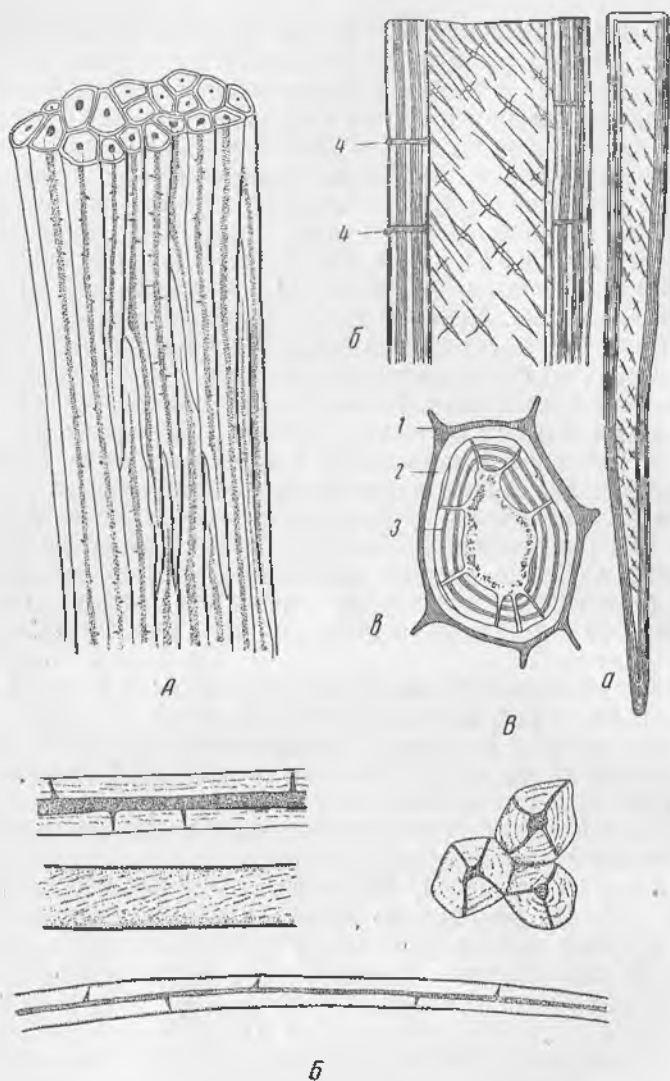


Рис. 81. Элементы механической ткани. Склеренхима: А — группа лубяных волокон стебля льна; Б — отдельные лубяные волокна из стебля льна, внизу конец волокна, вверху часть его с полостью и канальцами, в оболочке видна слоистость; в середине слева поверхность волокна со спиральной полосатостью, справа поперечный разрез трех волокон; В — склеренхимное волокно из стебля папоротника орляка (*Pteridium aquilinum*): а — половина изолированного волокна, б — часть той же клетки при большом увеличении, в — та же клетка в поперечном разрезе.

1 — межклеточное вещество, 2, 3 — слои утолщения стенок и поровые каналы в них, 4 — поровые каналы; на фигурах а и б видны крестообразные щелевидные поры.

Колленхима. Это особого рода механическая ткань, которая служит для укрепления молодых растущих органов. Колленхима образуется как первичная ткань в молодых стеблях, иногда в черешках листьев, в их средних жилках, изредка в цветоножках и плодоножках. Она находится лишь в формирующихся частях органов, ткани которых сочны и состоят из живых клеток.

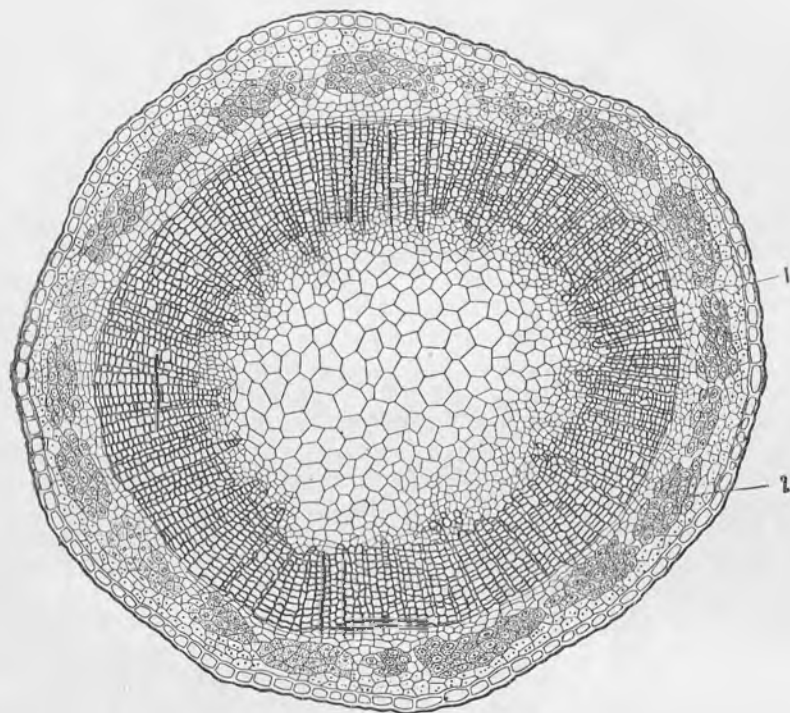


Рис. 82. Поперечный разрез через стебель льна. Вокруг крупноклеточной сердцевины расположено кольцо древесины.

1 — вокруг последнего — кольцо флоэмы с разбросанными пучками склеренхимы в виде толстостенных лубяных волокон — 2 — кнаружи от них тонкое кольцо коры с эпидермисом.

Колленхима залегает в наружной части основной ткани. Ее клетки отличаются тем, что они совершенно плотно, без образования межклетных ходов, прилегают друг к другу; в местах схождения углов соседних клеток имеют утолщенную оболочку. В местах соприкосновения оболочки двух соседних клеток утолщения не образуются. Неутолщенные места играют роль пор, а в некоторых случаях имеются настоящие поры. Таким образом, внутреннее пространство клетки на поперечном разрезе имеет округлую форму. Оболочка, несмотря на утолщение, остается клетчатковой (т. е. состоящей из клетчатки), но содержит и пек-

тиновые вещества. Стенки клеток богаты водой, что является особенностью этой ткани. Клетки ее живые, так как в них имеется протоплазмное содержимое и часто хлорофилл. Если сделать продольный разрез через колленхиму, то на нем обнаружится прозенхимная форма клеток колленхимы.

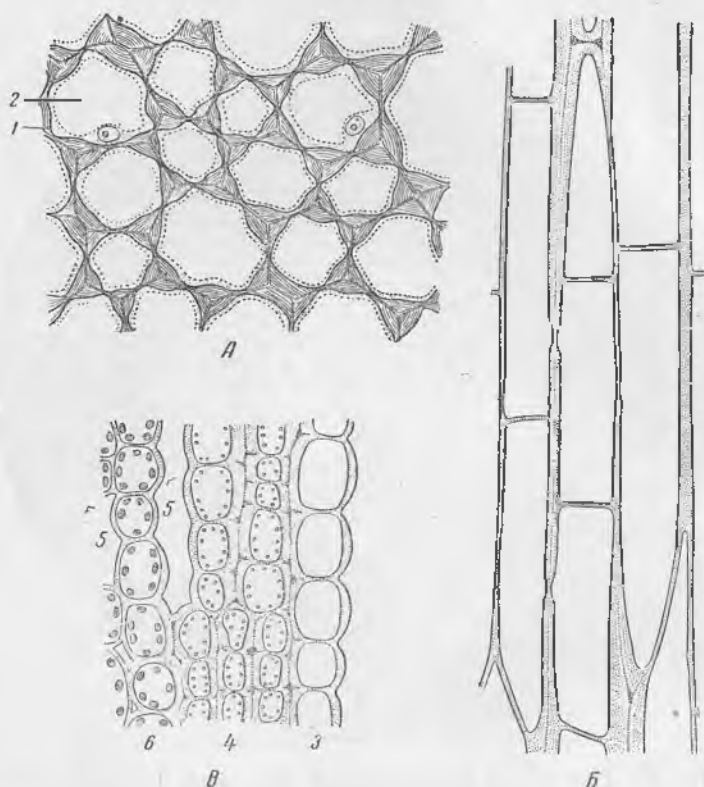


Рис. 83. Колленхима. А — участок уголкового колленхимы стебля тыквы (*Cucurbita pepo*), в поперечном разрезе; Б — продольный разрез через участок уголкового колленхимы листового черешка шалфея (*Salvia sclarea*); В — пластинчатая колленхима звездочки большой (*Astrantia major*).

1 — постенные слои протоплазмы с ядром, 2 — центральная вакуоля, 3 — кожица, 4 — колленхима с мелкими хлорофилловыми зернами, 5 — межклетники, 6 — хлорофиллоносная паренхима с крупными хлорофилловыми зернами. (По В. Ф. Раздорскому).

Колленхима, утолщения клеток которой располагаются на углах, называется уголкового колленхимой (рис. 83). Она наиболее распространена. Но встречается колленхима пластинчатая, у которой утолщены тангентальные стенки клетки. Перпендикулярно к этим утолщенным стенкам располагаются тонкие неутолщенные стенки клеток колленхимы.

Третий род колленхимы выделяется тем, что составляющие ее клетки имеют утолщенные стенки, но наряду с этим между клетками остаются межклетные ходы. Это рыхлая колленхима.

Иногда указанные типы колленхимы встречаются вместе.

Колленхима возникает как первичная ткань под кожицей стеблей и листьев. Располагается колленхима непрерывным слоем в несколько рядов непосредственно под кожицей в стебле или в листовых черешках двудольных растений (у однодольных встречается редко). Но может встречаться отдельными пучками, когда каждый такой пучок, располагаясь под кожицей, соответствует сосудисто-волокнутому пучку (пучки колленхимы развиваются, например, в ребрах стебля зонтичных и губоцветных). Сплошной цилиндр колленхимы у наших деревьев может пронизываться рыхлой паренхимной тканью первичной коры, подходящей, таким образом, непосредственно к коже против устьиц и чечевичек.

Колленхиму считают механической тканью. Ее наружное положение также говорит за это. Но, вместе с тем, она обладает признаками питающей — ассимилирующей — ткани. Особенность колленхимы заключается в этой ее двойственной природе.

Она обладает способностью следовать за ростом органа, не препятствовать этому росту, сохраняя свою механическую роль. Это — механическая ткань молодых быстро растущих органов. Клетки колленхимы не оказывают сопротивления растущему органу в толщину и длину, так как они долго сохраняют способность роста (они живые), а наличие тонких участков оболочки обеспечивает податливость.

Благодаря наличию колленхимы в виде листовых подушечек у листьев и листочков возможны движения последних.

Колленхима в узлах злаков создает возможность принимать вертикальное положение верхней части стебля при полегании.

Колленхима встречается преимущественно у двудольных растений (особенно зонтичных, губоцветных) и реже у однодольных (в стеблевых узлах злаков).

Склериды. Различают еще третий тип механической ткани под названием склерид («склероз» — твердый), под которым обычно подразумевают толстостенные одревесневшие паренхимные клетки. Сюда относятся, например, твердые оболочки плодов и семян (косточки вишни, миндаля, слив и др.), а также так называемые каменные клетки в сочной мякоти плодов груши. Они пронизаны порами. Хотя они и называются за их твердость каменными клетками, но в их стенках нет минеральных отложений, они одревесневшие, а потому их лучше называть деревянистыми клетками (как предлагает В. Л. Комаров).

Клетки склерид встречаются иногда отдельными группами в коре хвойных, дуба, в хинной корке, образуя как в стебле, так и в корне сплошное механическое кольцо.

Наиболее распространенными надо считать округлые склериды в виде каменных клеток: в лубе многих древесных пород,

в скорлупе плодов ореха лещины, жолудя дуба, в косточках плодов слив, вишни, грецкого ореха, в мякоти плодов груши, айвы, в корневищах лютиковых и т. д. Иногда они принимают удлинненно цилиндрическую форму, например, в коже семян, где они расположены перпендикулярно к поверхности семени, а потому носят название «палисадной каменистой ткани», как, например, у семян люцерны.

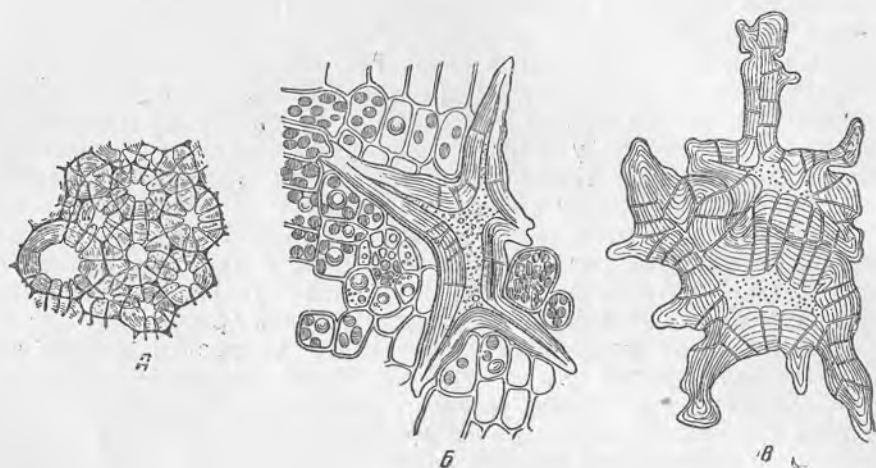


Рис. 84. Склеренды. А — каменистые клетки из мякоти груши, видны поровые каналы; Б, В — ветвистые склеренды: Б — из листа камелии, В — из луба хвойного.

Склерейды могут принимать длинноцилиндрическую форму или звездчатую. Последний тип встречается в коре пихты, лиственницы, в листьях чайного куста, камелий и др. Эти крупные склерейды встречаются только как одиночные клетки и носят название опорных клеток (рис. 84).

Расположение элементов механической ткани. Прочность элементов механической ткани, т. е. прочность вещества, из которого состоят оболочки клеток механической ткани или мощность ее, имеет большое значение для придания устойчивости телу растения. Известно, например, что для проволоки кованого железа или стали в 1 мм сечением нагрузка в 13 кг является пределом ее упругости. Для волокон новозеландского льна этот предел (при той же толщине этого волокна) наступает лишь при нагрузке 20 кг. Но для прочности и устойчивости положения тела растения и его органов имеет большое значение и расположение элементов механической ткани.

При расположении элементов механических тканей по периферии стебля увеличивается прочность стебля, или ствола, к изгибу, или перелому.

При концентрировании механической ткани в центре органа (например, в центральной части корня) увеличивается сопротивление к растяжению или разрыву, в то время, как лубяные волокна, распределенные по периферии, оказывают сопротивление на изгиб и перелом. В растении как едином организме наблюдается и одновременное сочетание расположения тканей этими двумя способами. Так лубяные, перициклические волокна, склеренхима, либриформ, расположенные в различных частях стебля, придают в целом прочность органам растения. Распределение механических элементов, их возникновение, количественные и качественные изменения происходят в соответствии с определенными моментами развития растения. У молодого быстро растущего древесного растения механические элементы располагаются по периферии, придавая устойчивость растению против сгиба и слома, а у взрослого дерева механическая ткань в сильной степени развивается в центре. Развивающаяся крона дерева при большей ее мощности может быть поддержана стволом (как колонной) с достаточным развитием механических элементов не только в периферии, но и в центре. Таким образом распределение механических элементов в растении придает ему структурную прочность. Отсюда и разнообразие в распределении механических тканей в органах растений (рис. 85).

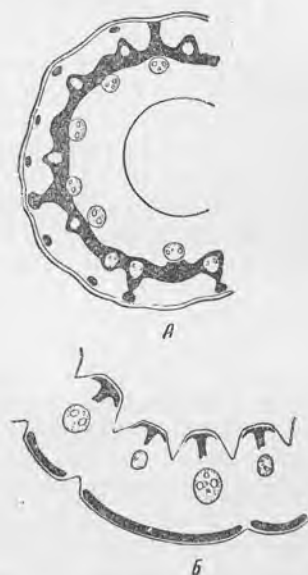


Рис. 85. Расположение механических элементов (черные места) на поперечных разрезах. А — стебля злака коостра (*Bromus*); Б — листа злака (*Glycerium argenteum*).

ОСЕВОЙ, ИЛИ ЦЕНТРАЛЬНЫЙ, ЦИЛИНДР

Учение о стеле. По мере развития, первичные тканевые образования приводят к формированию сложной структуры стебля сухопутного растения. Возникает кожица, первичная кора, осевой цилиндр, или стела. Кожица и первичная кора отделяются от осевого цилиндра эндодермой. Область осевого цилиндра отделяется от эндодермы слоем перицикла. Следовательно, осевой цилиндр снаружи одет слоем, состоящим из эндодермы, первичной коры и кожицы. Проводящие пучки в стебле отделяются друг от друга первичными сердцевинными лучами в случае кругового пучкового строения стебля, или первичные сердцевинные лучи не образуются, когда проводящие ткани сомкнуты в сплошное кольцо (см. рис. 67).

Осевой цилиндр составляют: система проводящих (или сосудисто-волокнистых) пучков, основная ткань, начиная с перицикла, вместе с сердцевинными лучами и сердцевиной.

Вначале, т. е. у растений—первенцев суши,—осевой цилиндр имел простое строение. Усложнение строения центрального цилиндра, или стелы, в историческом развитии (в филогенезе) произошло вследствие образования на стебле листьев и превращения стебля в побег. Корень возник позднее. В силу этого строение центрального цилиндра стебля претерпевает изменения и усложнения вследствие возникновения листовых следов, направляющихся из листьев, и веточных следов, отходящих от главного стебля в его ветви. Как листовые следы, так и веточные, при присоединении их к центральному цилиндру, образуют в нем прорывы, или брешы. Они не представляют собой результата действительного разрушения тканей, а заполнены основной тканью, через которую происходит непрерывное единение коры и сердцевины. Прорывы характерны для всех растений, имеющих сердцевину и развитую проводящую систему, следовательно для всех листостебельных растений.

В структуре стелы, системы проводящих тканей стебля, в их взаиморасположении отмечается довольно большое разнообразие. Стелы наиболее простой конструкции известны у древних ископаемых сосудистых растений из папоротникообразных — у псилофитов. У них вдоль осевого органа в срединной его части проходил тяж ксилемы, окруженный флоэмой. Сердцевина и сердцевинные лучи не были развиты. Такой примитивный тип стелы носит название протостелы. Из современных растений протостела свойственна папоротникам рода *Глейхения* (*Gleichenia*).

У более крупных ископаемых псилофитов, как астероксилов (звездодрев — *Asteroxylon*, из псилофитов), стела приобретает лопастную форму в виде звезды на поперечном разрезе и называется актиностелой. Дальнейшее направление эволюции стелы выразилось во все возрастающей поверхности соприкосновения элементов проводящей системы с живыми тканями. Происходит паренхиматизация стебля вследствие развития в стеле сердцевины и образования в силу этого стелы с сердцевиной, или сифоностелы (рис. 86).

В следующей ступени эволюции стелы возникает, кроме внешнего кольца флоэмы и эндодермы, внутренняя флоэма и внутренняя эндодерма возле сердцевины. Такое строение встречается у некоторых вымерших папоротников или у современного папоротника чистоуса (*Osmunda*) и у более высокостоящих папоротников. Такой тип стелы носит название соленистелы. Она не имеет строения сплошного цилиндра, а пронизана листовыми брешами и прогалами удлиненно овального очертания, независимыми от расположения листьев. Через прогалы происходит непосредственная связь сердцевины с корой.

В случае тесного расположения листьев на стебле соленистела имеет часто расположенные листовые прорывы, или брешы, и в

силу этого имеет вид сетки. Тогда она носит название диктиостелы, как, например, у папоротника щитовника мужского (*Dryopteris filix mas*).

Для наиболее высокоорганизованных голосеменных растений и большинства двудольных характерна стела, состоящая из коллатеральных проводящих пучков с флоэмой снаружки и ксилемой конутри. Тяжи проводящих пучков проходят в междоузлиях параллельно продольной оси органа, и, изгибаясь близ узлов, входят в узел, где ветвятся и присоединяются к другим тяжам.

Получает развитие живая паренхима в виде первичных сердцевинных лучей, периферии и сердцевины. Стела окружена энтодермой, как крахмалоносным влагалищем. Часто здесь наблюдаются прослойки камбия в пучке и между пучками, образующие сплошное камбиальное кольцо, обеспечивающее в дальнейшем вто-

ричное утолщение стебля. Стела такой дифференцированной структуры носит название настоящей стелы, или эустелы.

У большинства однодольных растений и некоторых двудольных слагающие стелу пучки разбросанно расположены на поперечном разрезе стебля. Они проходят изолированно по стеблю, в виде изогнутых тяжей на большей части своего следования в междоузлиях стебля. В узлах они ветвятся и объединяются в сетку в виде анастомоз. Такой тип стелы с разбросанно расположенными тяжами носит название атактостелы¹ (рис. 87).

Усложнение стелы происходит параллельно с возрастающим развитием и умножением ассимилирующих органов, а следовательно и продуцирующей способности растения.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРОДУКТОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ КЛЕТОК И ТКАНЕЙ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ПРАКТИЧЕСКИХ ПОТРЕБНОСТЕЙ ЧЕЛОВЕКА

Благодаря происходящему в клетках при их жизнедеятельности обмену веществ в них образуются и накапливаются многочисленные минеральные вещества и органические соединения. Они возникают в клеточном соке или в клеточных стенках вследствие их

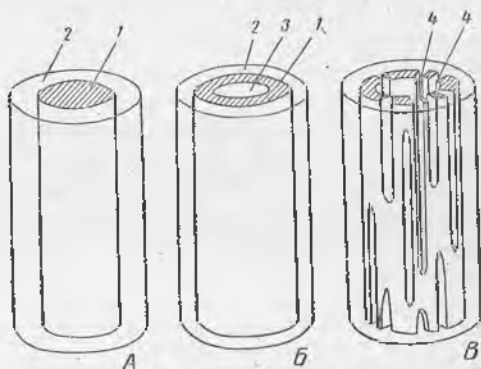


Рис. 86. Основные типы стелы. А — протостела; Б — сифоностела; В — диктиостела.

1 — ксилема, 2 — флоэма, 3 — сердцевинная, 4 — прорывы в стеле в месте вхождения листа.

¹ От греческого слова «атактос» — беспорядочный.

преобразования. Иногда они образуются в полости клеток вследствие глубоких изменений, которые претерпевает содержимое клетки в связи с выполняемой функцией, или в особых вместилищах.

Эти преобразования и накопления различных веществ происходят во всех частях растения и его органах. Они очень многообразны. Особенно это многообразие относится к группе цветко-

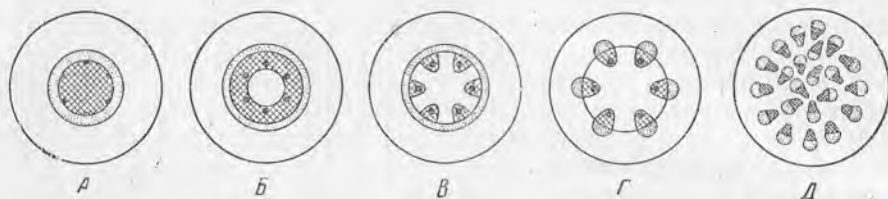


Рис. 87. Схема происхождения различного типа стелей из протостелы в процессе их исторического развития. А — протостела; Б — эктофлойная соленостела (стела с сердцевинкой, с кольцом ксилемы и с кольцом флоэмы); В — эктофлойная диктиостелическая соленостела (как Б, но с ксилемой, раздробленной на тяжи, соединенные в сетку); Г — эустела; в отличие от В раздроблено и флоэмное кольцо; ксилема и флоэма составляют коллатеральные проводящие пучки, расположенные на поперечных сечениях стебля в круг, а в пространстве соединенные в трехмерную сетку. Эустела свойственна многим современным голосеменным и двудольным; Д — атактостела отличается от эустелы рассеянным расположением проводящих пучков; свойственна однодольным.

вых растений, которые вследствие этого широко используются человеком. Они подразделяются на технические растения, дающие сырье для промышленности, пищевые растения, медоносные, кормовые, лекарственные, витаминные и пр.

Наиболее важной группой растений для человека являются пищевые растения, в клетках которых накапливаются запасные питательные вещества, используемые человеком. Эти вещества относятся преимущественно к углеводам. Так, например, крахмал накапливается в тканях клубней картофеля (до 75% веса клубня), корнях батата, в зерновках пшеницы (до 60%), риса (до 75%). Многие дикорастущие растения в своих корнях, корневищах и клубнях содержат значительный процент крахмала (от сухого веса): чистяк — до 40, стрелолист — до 55, рогоз — до 58, водяной орех — до 52 и т. д.

Сахар накапливают многие растения и в значительных количествах. Так, в корнеплодах свеклы накапливается от 10 до 24%, в стебле сахарного тростника до 12—20%, в плодах многих плодовых растений (от сухого веса): алыча — 8%, чернослив — 8%, мушмула — 10%, шелковица — 10%.

Запасные белковые питательные вещества содержатся в тка-

нях семян бобовых, например, у сои — 35—40, люпина до 45—48, у гороха — до 23, а также в плодах пшеницы до 24, у пырея — до 24, у водяного ореха до 20 (в % от сухого веса). Жирное масло некоторыми растениями накапливается в больших количествах. Из-за этого культивируются масличные растения, в плодах и семенах которых содержится жирное масло: подсолнечник (35%), земляной орех (42—59%), соя (20%), клещевина (50%). Из древесно-кустарниковых растений следует назвать грецкий орех, содержащий в ядре плода свыше 50% жирного масла, лещину — свыше 60%, некоторые пальмы — свыше 70%.

Некоторые растения представляют большую ценность благодаря содержанию в их клеточном соке различных органических кислот: лимонная кислота — в ягодах брусники, смородины, крыжовника, в плодах лимона, апельсина, мандарина, в листьях табака-махорки (от 5 до 15%, т. е. больше, чем в лимоне); яблочная кислота — в плодах яблони и других плодово-ягодных из семейства розанных, в листьях кислицы, в плодах облепихи, клюквы, рябины и др.; винная кислота — в плодах винограда; щавелевая кислота — в листьях щавеля, шпината, кислицы; в клеточном соке различных органов других видов растений содержатся кислоты: янтарная, муравьиная, коричная, салициловая и др.

Большое значение имеют растения, содержащие в своих тканях глюкозиды, применяемые в медицине: дигиталин, получаемый из листьев наперстянки, как лечебное средство при сердечных заболеваниях, слабительные средства из корней ревеня, стеблей алоэ. К глюкозидам относятся красящие вещества, как индиго, ализарин и др. Многие растения содержат алкалоиды. В млечниках мака, некоторых сложноцветных содержится алкалоид морфин и ряд других алкалоидов, применяемых в медицине.

Листья и стебли некоторых тропических пальм покрыты восковым налетом, дающим растительный воск.

В практике использования промышленности различных тканей растений исключительно велико значение тех растений, клетки которых имеют оболочку или из чистой целлюлозы, или в той или иной мере измененную благодаря пропитыванию ее лигнином и другими веществами. Сюда относятся многочисленные виды древесины, идущей на постройку жилищ, морских и речных судов, изготовление мебели, поделок и т. д. Древесина используется как сырье для изготовления бумаги. Древесину перерабатывают для получения целлюлозы (ее содержится в древесине до 55%), а целлюлозу употребляют для изготовления различных продуктов технической промышленности, как то: искусственный шелк, киноплёнка, коллодий (основа для изготовления взрывчатых веществ), лучшие сорта бумаги и т. д.

Большое применение в технике и быту имеют механические ткани растений, доставляющие волокно для ткацкой промышленности (например, льняное волокно), волокно для плетения сетей, шляп, рогож, витья веревок, канатов и др.

Из выростов клеток покровной ткани в виде волосков на семенах хлопчатника получают вату и сырье для текстильной промышленности.

Опробковевшие стенки клеток коры некоторых древесных пород дают пробковую ткань, используемую в технике как технический продукт под названием пробки.

В млечниках многих растений из сложноцветных (кок-сагыз, тау-сагыз), из молочайных (дерева гевея) и других групп растений образуется млечный сок, содержащий каучук, имеющий исключительно важное значение в промышленности (растительный каучук), из которого готовят резиновые изделия.

Перечисленные виды использования тканей растений далеко не исчерпывают многочисленного и разнообразного применения растительных тканей в промышленности.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ФОРМЫ РАСТЕНИЯ И ЕГО ОРГАНОВ

ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ, «НЕКЛЕТОЧНЫЕ», КОЛОНИАЛЬНЫЕ ОРГАНИЗМЫ СРЕДИ РАСТЕНИЙ

Тело растений, находящихся по своей организации на более низкой ступени исторического развития может состоять всего лишь из одной клетки (рис. 88).

Такие растения представляют собой целостный организм со всеми присущими ему жизненными функциями и называются **о д н о к л е т о ч н ы м и**. Жизнь одноклеточных организмов протекает в разнообразных условиях существования, в связи с чем у них выработались соответствующие приспособительные структуры как, например, у бактерий, синезеленых водорослей, многих зеленых водорослей и у некоторых грибов, например, дрожжей (рис. 89).

Тело некоторых одноклеточных растений сильно разрастается, достигает значительных размеров (ботридий, каулерпа) и имеет особое строение. У них проявляются морфологическая и биологическая дифференциация (листовидные, стеблевидные образования, корневидные выросты, подпорки), но все же такой организм не разделен на отдельные клетки, имеет единую полость с многоядерной протоплазмой, поэтому такие растения иногда называют **о д н о п о л о с т н ы м и**, или чаще **н е к л е т о ч н ы м и**.

Наиболее простой тип усложнения в строении тела растений состоит в непрочном соединении нескольких между собой биологически равнозначных клеток как, например, у зеленых водорослей (хлорелла, протококк, рафидиум, плеврококк). Возникают так называемые **к о л о н и а л ь н ы е** организмы (рис. 90).

Тело растения колониальных организмов может иметь различную форму. У водорослей оно имеет или пластинчатую (например, у гониума, педиаструма, сцендесмуса), или шаровидную (например, у пандорины, вольвокса и др.) форму (рис. 91).

При более высокой ступени организации колониальных организмов клетки их выполняют различную функцию и тогда отличаются друг от друга и морфологически. У вольвокса, например, колония которого состоит из нескольких тысяч одинаковых клеток, выде-

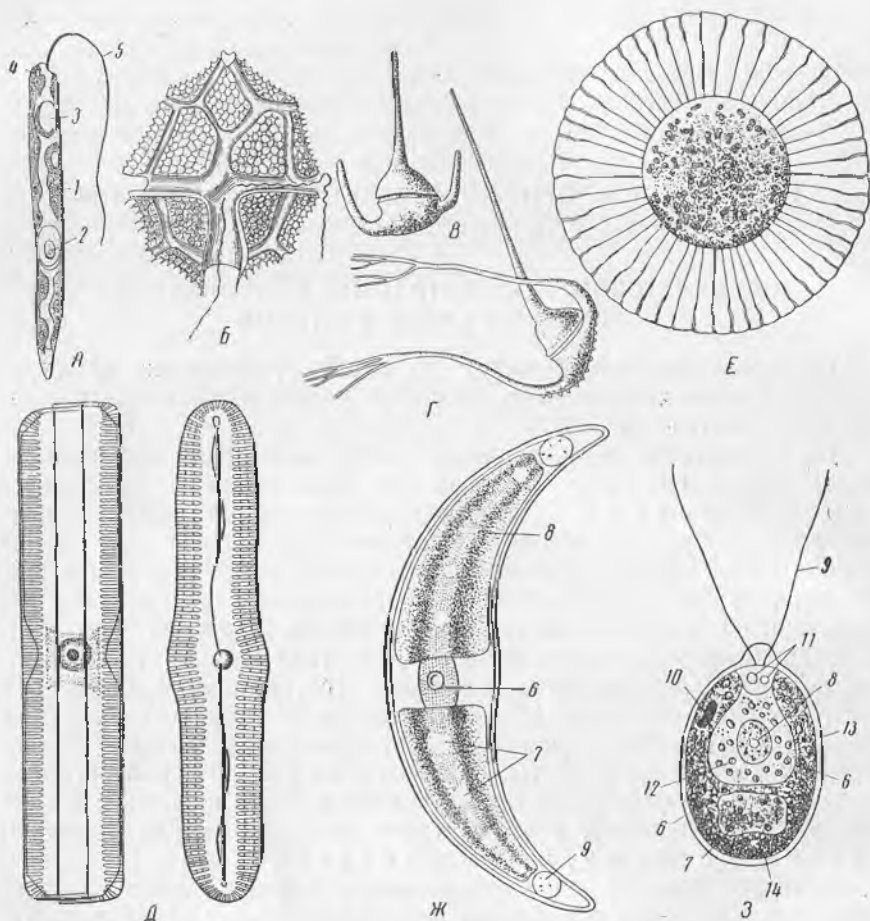


Рис. 88. Одноклеточные растительные организмы. А — эвглена (*Euglena viridis*) из жгутиковых; Б — перидиниум (*Peridinium bipes*) с двумя жгутиками и панцирем; В, Г — виды цератия (*Ceratium*) из водорослей перидиней; Д — пиннулярия (*Pinnularia*), пресноводная водоросль; Е — планктониелла (*Planktoniella*) из морских (диатомовых) водорослей с большим полым крылом, играющим роль парашюта; Ж — клостерий (*Closterium*) из десмидиевых водорослей; З — хламидомонада (*Chlamydomonas angulosa*) из разножгутиковых водорослей.

1 — зеленые хроматофоры, 2 — ядро, 3 — вакуоль, 4 — красный глазок, 5 — жгутики, 6 — зеленый хроматофор, 7 — пиреноид, 8 — ядро, 9 — жгутики, 10 — красный глазок, 11 — пульсирующие вакуоли, 12 — густая цитоплазма, 13 — клеточная оболочка, 14 — плазмалемма.

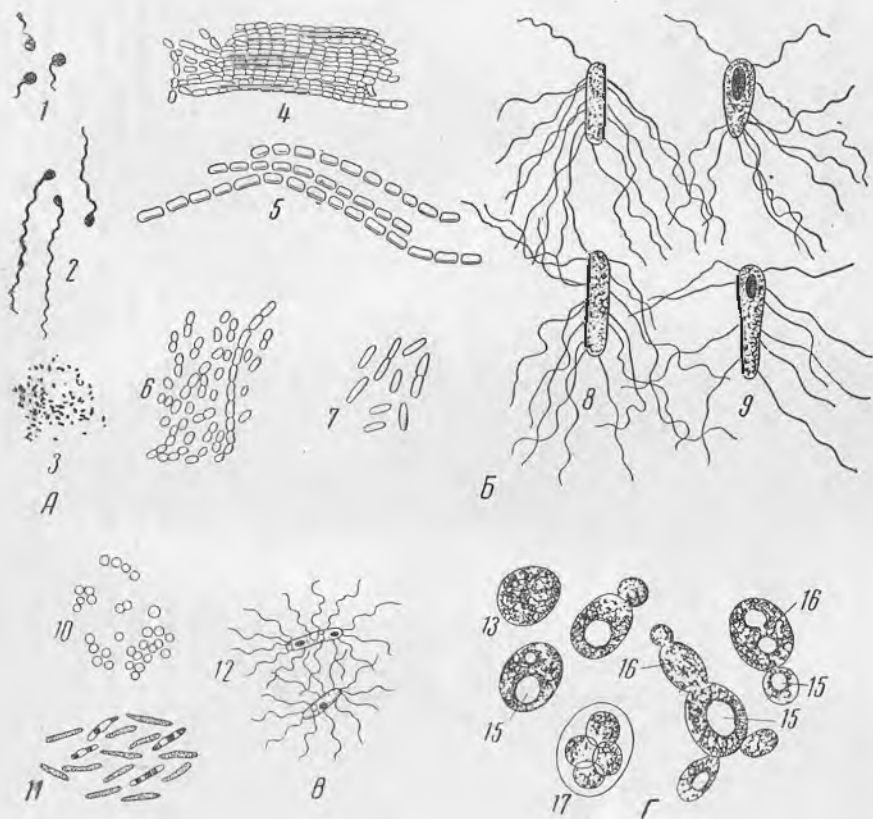


Рис. 89. А — селитряные бактерии; Б — бактерии брожения; В — патогенные бактерии; Г — клетки пивных или хлебных дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae*) из сумчатых грибов.

1, 2 — нитрозомонасы (*Nitrosomonas*), 3 — нитробактер (*Nitrobacter*), 4, 5, 6 — уксусные бактерии, 7 — палочки молочнокислого брожения (*Bacterium lactisacidii*), 8 — бактерии брожения из болота (*Pleocidium paludosum*) 9 — палочки маслянокислого брожения (*Clostridium butyricum*), (увел. 1000), 10 — кокки нагноения, 11 — бациллы туберкулеза, 12 — бациллы тифа, 13 — дрожжевые клетки, 14 — такие же клетки, размножающиеся почкованием, 15 — вакуоли, 16 — протоплазма, 17 — дрожжевая клетка с образовавшимися внутри ее спорами.

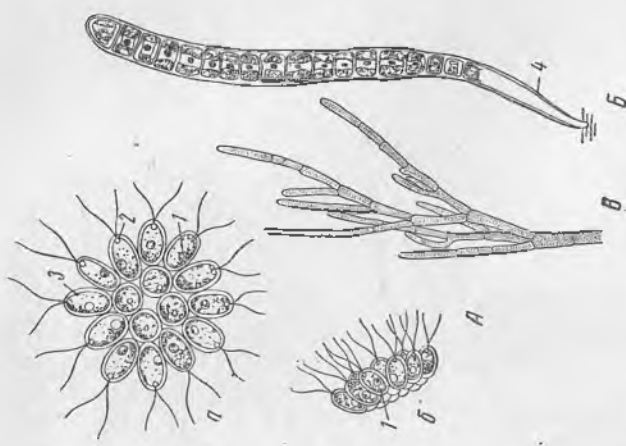


Рис. 91. Колониальные и нитчатые водоросли. А — подвигная колония гониума из вольфовых водорослей (*Goniopsis rectogale*); а — вид сверху, б — вид сбоку; Б — нитчатая водоросль улотрикс с ризонидной клеткой в основании; В — нитчатая водоросль кладофора (из сифоновых водорослей). 1 — ядро, 2 — вакуоли, 3 — пигментное пятнышко, 4 — ризонидная клетка.

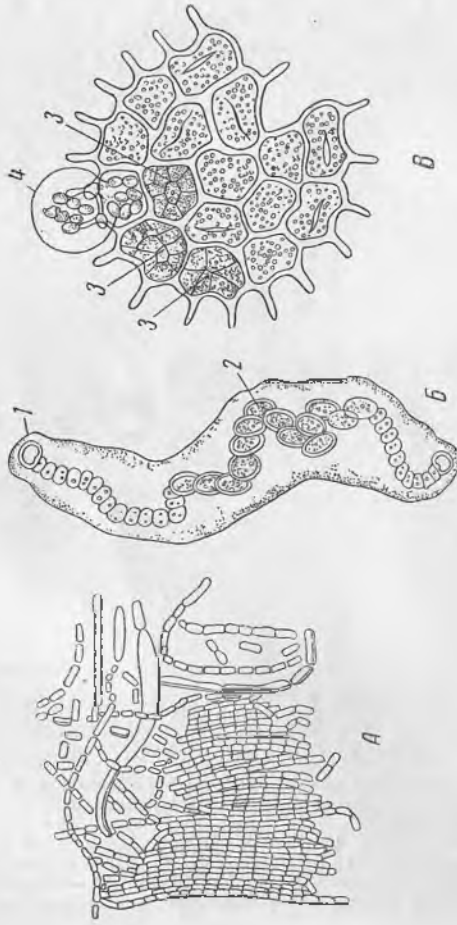


Рис. 90. Клеточные колонии у низших растений. А — пленки бактерии (*Bacterium aceti*) на пиве в виде цепочек, увел. в 1000 раз; Б — колония клеток синезеленой водоросли носток (*Nostoc*), окруженная слизью; В — пластинчатая колония водоросли пединаструм (*Pediastrum granulatium*); старая колония, большинство клеток уже пустых.

1 — видоизмененные конические клетки, 2 — споры, 3 — три клетки, в которых происходит образование зооспор, 4 — из клеток зооспоры выбегают наружу.

ляются немногие более крупные клетки, служащие для размножения (рис. 92).

Дальнейшее историческое развитие растений пошло по пути приспособительной организации многоклеточного тела растений,

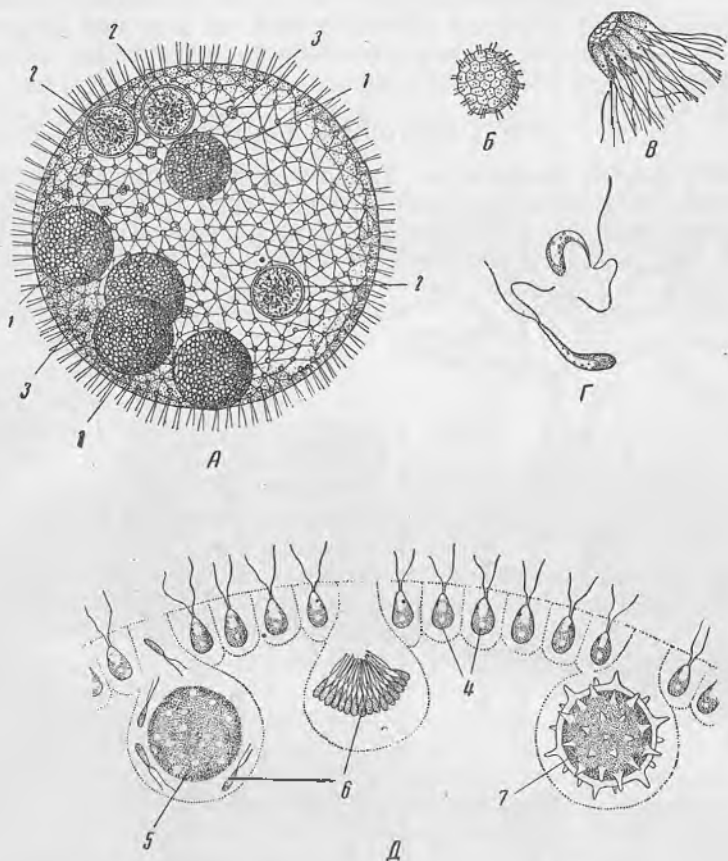


Рис. 92. Шаровидная колония вольвокса (*Volvox aureus*). А — колония с пятью дочерними колониями (1), тремя уже оплодотворенными яйцеклетками (2) и несколькими антеридиями (3), в которых образуются сперматозонды; Б — пучок сперматозондов сверху; Б' — они же сбоку; Г — сперматозонды; Д — поперечный разрез через часть колонии вольвокса, на котором видны клетки, составляющие колонию (4), яйцеклетка (5), антерозонды (6) и зигота, покрытая оболочкой (7).

когда отдельные его части приспособлены к выполнению различных функций, при прочном соединении его клеток между собой. Именно многоклеточные организмы в своем историческом развитии достигают большого разнообразия форм и сложности внутренней структуры, как приспособлений к условиям существования.

Преимущество такой организации состоит в том, что многоклеточное строение обогащает приспособительные возможности организмов. Оно открывает пути к дифференциации тела организма, к увеличению роста поверхности, к его расчленению, большей возможности сопротивления неблагоприятным условиям благодаря множественности клеток и разнообразию их реакции на внешние условия. Приспособительная способность организмов в силу их многоклеточности значительно повысилась.

МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ РАСТЕНИЯ

Точка роста. Полярность. Таллом, или слоевище. Слоевищные растения. При росте многоклеточного растения происходит образование клеток из нескольких или одной верхушечной клетки ра-

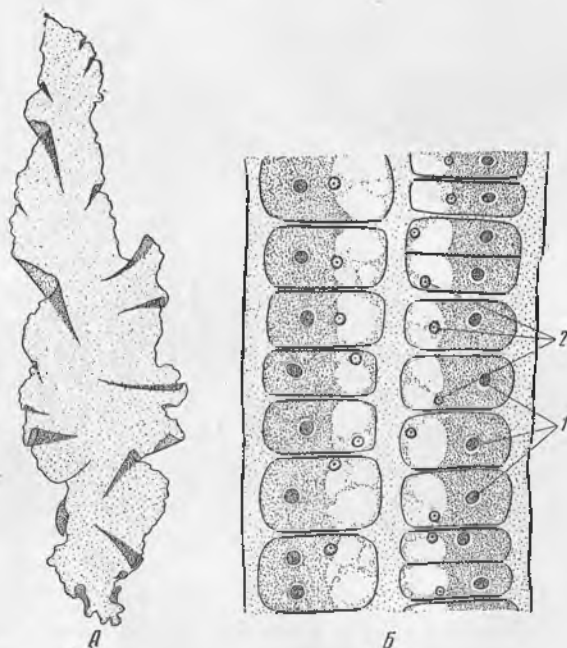


Рис. 93. Водоросль с пластинчатым талломом. А — таллом водоросли ульва (*Ulva stenophylla*) из зеленых водорослей; Б — вертикальное сечение верхней части таллома.

1 — хлоропласты, расположенные ближе к поверхности таллома, 2 — ядро.

стения. Они обычно отличаются от остальных клеток своей формой и носят название инициальных, или верхушечных, клеток. Верхушка растения, где происходит образование клеток из верхушечных, или инициальных, клеток, носит название точки роста.

Наиболее простой формой тела обладают некоторые многоклеточные растения, у которых при росте происходит деление клеток перегородками, только параллельными друг другу в поперечном направлении. Тогда растение принимает форму простой нити, как, например, у нитчатой водоросли улотрикс (см. рис. 91).

Но здесь уже заметна дифференцировка клеток по функциям и внешнему виду. Появляются различия между основанием тела растения и вершиной. Клетки основания растения перестают увеличиваться в числе, становятся малодеятельными, утрачивают хлорофилл и служат для прикрепления тела растения к субстрату.

В этом различии проявляется свойство полярности у растений. Оно выражено, впрочем, и у неклеточных растений, как, например, у водоросли ботридиум (см. рис. 2).

В том случае, когда при росте растения, образование клеток и возникновение перегородок происходит не в одном направлении, а в двух, или когда происходит боковое срастание нитей, получившихся при делении клеток перегородками в одном направлении, тело растения принимает форму однослойной пластинки. При таком росте тела растения сильно увеличивается его поверхность (рис. 93).

Наибольшая дифференциация тела и расчленение его строения отмечается у бурых водорослей. Их пластинчатое массивное тело имеет сложное анатомическое строение и формируется путем образования клеток и деления перегородками в трех направлениях. У них образуются сходные с листьями лопасти, которые называются *филлоидами*. Они расположены на стеблевидном выросте, называемом *каулоидом*. Все растение прикрепляется к субстрату корневидными образованиями — *ризоидами* (см. дальше рис. 150). Эти последние представляют собой только органы прикрепления и не обладают всасывающей функцией, а потому их называют также *гаптерами* (рис. 94).

Тело одноклеточного растения или многоклеточного со слабой дифференцировкой, как у водорослей, бактерий, грибов и лишайников, носит название *таллома*, или *слоевища*. Такие растения, у которых не выражено еще в строении дифференцирование на основные органы (стебель, лист, корень) относятся к группе *слоевидных растений*.

Многоклеточные листостебельные растения и их основные органы: лист, стебель, корень. Дальнейшее развитие формы многоклеточного растения происходило в связи с выходом растений из водной среды и приспособлением к жизни на суше.

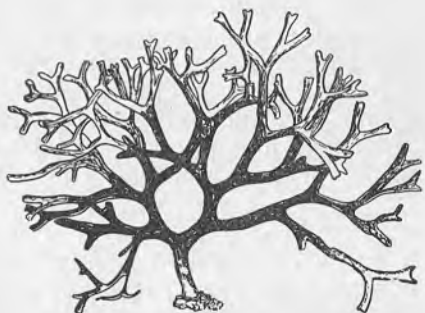


Рис. 94. Увеличение поверхности тела слоевища бурой водоросли диктиоты благодаря ветвлению ($\frac{2}{3}$ nat. вел).

В связи с этими измененными условиями жизни и необходимостью улавливания для себя пищи, рассеянной в среде обитания (свет, углекислота воздуха, вода и растворы солей в почве), изменилась структура тела растения. Эта необходимость улавливания рассеянной в среде пищи повлекла за собой увеличение поверхности тела растения для обеспечения максимального соприкосновения с внешней средой, расчлененность его структуры, дифференциацию на части, выполняющие функции питания и имеющие в связи с этим определенное строение.

Эти взаимосвязанные части тела растений, имеющие особое строение и выполняющие функцию питания или размножения, носят название **органов растений**.

Часть тела растения можно рассматривать не только в отношении выполняемой им функции, но также и со стороны происхождения и морфологической значимости. В таком случае ее называют тогда не органом растения, а **членом тела растения**.

В связи с тем, что элементы пищи растения (углекислый газ в воздухе, соли) находятся в рассеянном, распыленном состоянии в среде обитания, возникла необходимость не только увеличения поверхности тела растения, его расчленения, но и образования во множестве одноименных вегетативных органов и, в особенности, листьев. Это явление образования множественных одноименных органов растением носит название **метамерии**.

Органы растений вырабатывались в процессе исторического развития растений на основе приспособительных реакций на различные условия наземного существования.

Условия наземной жизни чрезвычайно разнообразны, а поэтому разнообразны по своему строению и органы растения. Их строение определяется выполняемой ими функцией в неразрывной связи с условиями существования.

Различают органы **вегетативные**, служащие для поддержания вегетативной жизни растения, т. е. его роста, связанного с образованием живого вещества, и органы **генеративные**, или **репродуктивные**, или органы **размножения**, служащие для увеличения числа особей, чем обеспечивается жизнь того или иного вида растения.

К основным вегетативным органам наиболее высокоорганизованных листостебельных растений относятся — **корень**, **стебель** и **лист**.

Вначале, в связи с выходом на сушу, у растений выработался вертикально стоящий надземный цилиндрический разветвленный ассимилирующий орган — **телом**, характерный для ископаемых растений псилофитов (см. рис. 161), а затем у них же появился ветвящийся стебель, на котором развились листья. Такая форма тела давала возможность лучшего использования света и углекислого газа воздушной среды.

Листья стали служить для образования органического вещества в процессе фотосинтеза, для транспирации и газообмена, а стеб-

ли и ветви для размещения листьев и проведения воды, минеральных растворов и выработанных в листьях органических веществ. Настоящих корней псилофиты не имели. Дифференциация тела растения у псилофитов была еще слабо выражена.

Из ныне живущих растений дифференциация тела наиболее слабо развита у мхов.

Мхи еще обладают способностью впитывать воду непосредственно поверхностью своего тела, а потому у них слабо развиты органы, всасывающие из почвы воду и солевые растворы. Эти органы у мхов имеют вид нитей и носят название *ризидов*¹. Стебель и листья у них развиты также слабо.

В следующем этапе эволюционного развития у растений появляются уже настоящие корни сложного строения, как органы, более отвечающие условиям наземного существования, что мы видим у папоротников, голосеменных и цветковых растений. С помощью хорошо развитой и разнообразной по своей структуре корневой системы эти растения всасывают находящиеся в почве воду и растворы минеральных солей, что обуславливает необходимость прикрепления растения к почве, внедрение в нее, для чего и служит корневая система растения.

В корневой системе различают главный корень, являющийся непосредственным продолжением стебля в почве, боковые корни как его ответвления, и придаточные корни, образующиеся на стебле и других органах, кроме корня.

Надземная часть высшего растения — стебель вместе с листьями, расположенными на нем, — называется побегом, или листостебельным побегом.

Растения, расчлененные на лист, стебель и корень, называются побеговыми, или листостебельными, растениями (*Cormophyta*) и составляют группу высших растений, куда относятся мхи, папоротникообразные, голосеменные и покрытосеменные, или цветковые, растения (рис. 95).

Стебель и корень, составляющих между собой прямую взаимосвязь, часто называют осевыми членами растения, а листья, которые никогда не развиваются на корне, а могут развиваться только на стебле и имеют с ним прямую связь, называются боковыми членами растения.

Стебли растений могут быть удлиненные или укороченные, простые и разветвленные. Те места стебля, где сидят почки и листья, часто вздуты и называются узлами. Узлы по большей части отличаются от остальной части стебля и по внутреннему своему строению. Участки стебля между узлами называются междоузлиями. Иногда стебель растения очень сильно укорочен, и растения тогда называются бесстебельными, хотя они имеют стебель, но крайне укороченный.

¹ От греческого «ридза» — корень, «эйда» — вид, или форма, т. е. образования, сходного с корнем.

На стебле и листьях образуются разнообразные выросты покровной ткани (эпидермиса) в виде чешуй, волосков, нектарников, щетинок, бородавочек. Их называют трихомами. Отмечают еще и другие выросты, когда они образуются не только за

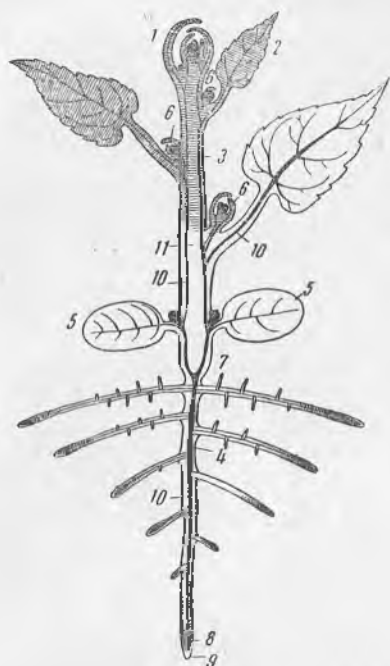


Рис. 95. Схематическое изображение листостебельного двудольного растения.

1 — верхушка растения, 2 — лист, 3 — стебель, 4 — корень главный с боковыми, 5 — семядоли (зародышевые листья), 6 — пазушные почки, 7 — подсемядольное колено (корневая шейка), 8 — кончик корня, 9 — корневой чехлик, 10 — сосудистая система, 11 — сердцевина.

счет эпидермиса, но и глубже расположенных тканей коры. Сюда относятся, например, шипы роз, ежевики, плодов конского каштана, жгучие волоски крапивы, железистые волоски на листьях рослянки и т. д. Их называют эмергенциями. Они беспорядочно расположены на стебле. От выростов следует отличать колючки, являющиеся результатом изменения самого побега.

Нельзя смешивать с выростами также образования, получившиеся от ненормального развития тканей того или иного органа растения, как, например, черишковые орешки на листьях дуба, клубеньки с бактериями на корнях мотыльковых и др. Они носят название галлов. Их возникновение является следствием повреждения паразитическими насекомыми (галлы) или же результатом симбиотических отношений с бактериями (клубеньки бактерий на корнях мотыльковых).

Долговечностью корня и побега определяется продолжительность жизни особи растения. У однолетних растений стебель и корень отмирают ежегодно и вновь возобновляются из прорастающего семени. У растений с травянистым стеблем при многолетнем корне в наших широтах умеренного клима-

та обычно ежегодно отмирает стебель целиком или кроме самой нижней части, и, затем, он возрождается из зимующей почки весной, или же зимует весь травянистый побег. Это — многолетние травянистые растения. Травянистые растения с измененным (метаморфизированным) побегом, как, например, луковича или корневище, придаточные корни которого ежегодно возобновляются, а побег зимует, также относятся к многолетним.

Кроме травянистых растений стебель и корень сохраняют свою жизнеспособность многие годы у кустарников и деревьев. Многие из них живут несколько десятков и даже сотен лет — береза около 80 лет, дуб свыше 500.

Некоторые древесные растения, например, мамонтово дерево, секвойя достигают возраста нескольких тысяч (3—6) лет.

Полукустарники отличаются от кустарника тем, что у них ежегодно отмирает и на следующий год возобновляется цветonoсная и затем плодущая часть побега (например, черника).

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ МОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Ветвление. Благодаря ветвлению растение распределяет расcеянно свои органы в воздушной среде, а также по отношению к свету. Все это определяет внешний вид растения или его облик (габитус).

Акад. В. П. Вернадский говорит, что изучение морфологии зеленых организмов показало, что весь зеленый мир организмов приспособлен прежде всего к улавливанию и к превращению солнечного луча. Свет влияет на форму зеленых растений так, что он как будто лепит их формы, как из пластического материала.

При разветвлении, давая новые боковые ветви, тело растения продолжает свой рост в длину, благодаря чему начинает обозначаться главная ось тела растения и боковые оси (ветви). Тогда возникает не одна, а несколько точек роста.

Боковые оси в свою очередь могут давать ветви. Поэтому главную ось растения называют осью первого порядка, отходящие от нее ветви — осями второго порядка, а ветви, отходящие в свою очередь от последних, — осями третьего порядка и т. д.

Возникновение боковых осей, а значит и разветвление растительного тела могут происходить следующими тремя способами:

1. Верхушка главной оси делится на две новые ветви, а эти последние снова каждая на две новые ветви и т. д. Такое ветвление носит название двойчатого, двуразвилистого, дихотомического¹. Для него характерно то, что между боковыми ветвями нет и следов верхушечной почки, как, например, у водоросли диктиота.

2. Главная ось растет в длину непрерывно и по мере удлинения дает боковые ветви. Она является основой для всех боковых ветвей. Поэтому ближе к основанию расположены самые длинные из боковых ветвей.

Такой способ ветвления называется моноподиальным² (моноподий), одностопным, как, например, у пихты, ели, сосны, осины.

3. Рост главной оси через некоторое время прекращается, а появившаяся вблизи верхушки почка и развивающаяся из нее затем ветвь смещает в бок главную ось и становится сама главной осью, продолжая рост, который затем также прекращается. Обра-

¹ От греческого «дихотомео» — делю надвое.

² От греческого «монос» — один, «поус» (предл. падеж — «подос») — нога, стопа, ветвь.

зующаяся новая боковая ветвь становится в свою очередь главной осью и т. д. Такое ветвление (путем перевершинивания) носит название сложностопного, симподиального¹ (симподий).

Оно свойственно большинству наших древесных растений: вязу, липе, лещине, иве, березе и др., а из травянистых — пасленовым,

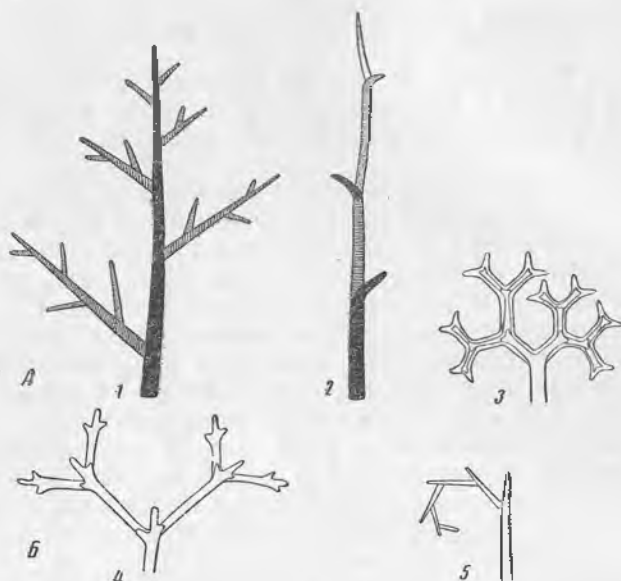


Рис. 96. Расчленение тела растения путем ветвления. А — схема основных типов ветвления; Б — схема изменений основных типов ветвления.

1 — моноподиальное ветвление, 2 — симподиальное ветвление, 3 — дихотомическое, 4 — изменение моноподия с образованием ложнодихотомического ветвления, 5 — изменение симподия с образованием завитка.

тыквенным, корневищам многих злаков. В случае симподиального ветвления под верхушечной почкой находится лист, или листовый рубец, на месте отпавшего листа, а с другой стороны слабый, едва заметный остаток неразвившейся верхушки замещенной оси (рис. 96).

В результате такого ветвления тело растения не представляет резко выраженной оси. В нем поочередно сменяются оси разных порядков, составляя вместе с тем одно целое. По внешнему виду симподий сходен с моноподием, но составлен осями различного порядка. Симподий развивается, следовательно, из моноподия, когда главная его ось прекращает свое развитие и сдвигается в сторону, а ее замещает ось второго порядка, продолжающая расти в направлении оси первого порядка.

¹ От греческого «сим» — бок о бок, «поус» — нога, ветвь.

В том случае, когда при оимподиальном ветвлении все ветви и главная ось отклонены в одну сторону, получается так называемый завиток, а если боковые ветви по отношению к главной отклоняются в разные стороны — получается извилина.

4. Если же между развилинами, боковыми ветвями, заметна прекратившая рост главная ось побега, то такой способ ветвления, в отличие от дихотомического, называется ложнодихотомическим, как, например, у омелы, сирени, конского каштана. Это измененный моноподий, у которого рост продолжают две супротивные боковые оси, а рост главной — прекратился.

Симметрия. От формы, свойственной растению, зависит его симметрия. Если по продольному направлению, через ось растения или какой-нибудь его части, можно провести несколько плоскостей, которыми тело растения или его часть делится на равные и симметричные части, то симметрия называется лучистой, или многосторонней, или радиальной (полисимметрия), например, цветок лютика, водосбора, яблони. Если же такая плоскость может быть проведена лишь в одном направлении, то симметрия называется двусторонней (моносимметрия), например, цветок гороха, акации, ятрышника. В редких случаях бывает, что через растение или его часть нельзя провести ни одной плоскости симметрии; такое строение называется несимметричным (асимметрия), например, цветок канны, пластинка листа вяза, липы.

При двусторонней симметрии бывают неодинаковы верхняя и нижняя сторона органа растения, например, листа. В таком случае верхняя сторона называется спинной, а нижняя брюшной. Растения или их органы, на которых можно различать брюшную и спинную стороны, называются дорзовентральными (спиннобрюшными) (рис. 97).

Метаморфоз, аналогия, гомология, конвергенция, рудимент. Основные питающие, или вегетативные, органы (особенно цветковых растений) — лист, стебель, корень, как морфологические члены, могут значительно уклоняться от своей типичной формы, сохраняя свое морфологическое значение, но изменяя свою функцию как орган. Такие изменения носят название метаморфоза (превращения), а измененные члены растения называются метаморфизированными.

Эти изменения зависят от воздействия окружающих условий



Рис. 97. Симметрия листа и его дорзовентральность. Схематическое изображение зеленого листа. А — вид сверху; Б — поперечный разрез; С — обозначение плоскости симметрии.

и вызываются необходимостью приспособления к ним растения как организма. Примеры этого мы находим в любой части растения в любом его органе. Да и само растение в процессе своего индивидуального развития проходит, с точки зрения морфологической, ряд превращений, метаморфозов, начиная от отдельных клеток растения и кончая сложными его органами, на что указал в свое время замечательный русский ученый, ботаник Андрей Николаевич Бекетов (1825—1902), учитель многих поколений русских ботаников.

Клетки, — говорит он, — повторяясь в данном сложном растении, беспрестанно меняют свои размеры, формы, свойства содержимого, сохраняя однако же свои существенные особенности. Этот метаморфоз совершается ради самых разнообразных приспособлений. В одном месте клетка набивается крахмалом или жиром, — она изменилась и превратилась в клетку, приспособленную для хранения питательного материала. В другом месте клетка имеет жесткую и толстую оболочку и явилась скрепляющим элементом растения (механическая роль), не потеряв своего первоначального морфологического значения и т. д. и т. д.

Яркие примеры метаморфоза можно видеть в коллочках кактуса, барбариса, являющихся видоизмененными (метаморфизированными) листьями, или в клубне картофеля, представляющего собой в действительности побег. Усики, с помощью которых растение цепляется за другие растения и тем самым удерживает свой стебель в вертикальном положении, у одних растений, как уика, горох, являются видоизмененными листьями, у других, как у винограда — видоизмененными ветвями.

Как видно, метаморфизированные органы изменяются настолько сильно, что трудно узнать их истинную природу. Так, например, трудно узнать, что части цветка (укороченного побега), его лепестки, чашелистики — являются метаморфизированными листьями; настолько далеко заходит метаморфоз. Происхождение метаморфизированного органа часто можно узнать лишь при изучении его индивидуального развития. Так, например, коллочки кактуса, коллочки барбариса, околоцветник представляют собой видоизмененные листья и, несмотря на их внешнее несходство, все же они в морфологическом отношении образуют единую по своему происхождению группу гомологичных органов. Явление это носит название гомологии.

Но может быть и обратное положение, когда органы или части их выполняют сходную функцию и даже внешне сходны между собой, но различны по своему происхождению, т. е. произошли от различных, в морфологическом значении, частей растения. Так, например, шишковые почки являются выростами эпидермиса и глубже расположенных тканей коры стебля, а коллочки барбариса и усики гороха — видоизмененными листьями, усики винограда — видоизмененными ветвями.

Такие органы или их части, которые хотя и имеют сходные при-

способления и выполняют одну и ту же функцию, но различны по своему морфологическому происхождению, и сходными являются лишь внешне, называются аналогичными, а самое явление носит название аналогии (рис. 98).

Такое аналогичное сходство может касаться всего растения, когда у далеко отстоящих друг от друга, не близких по своему

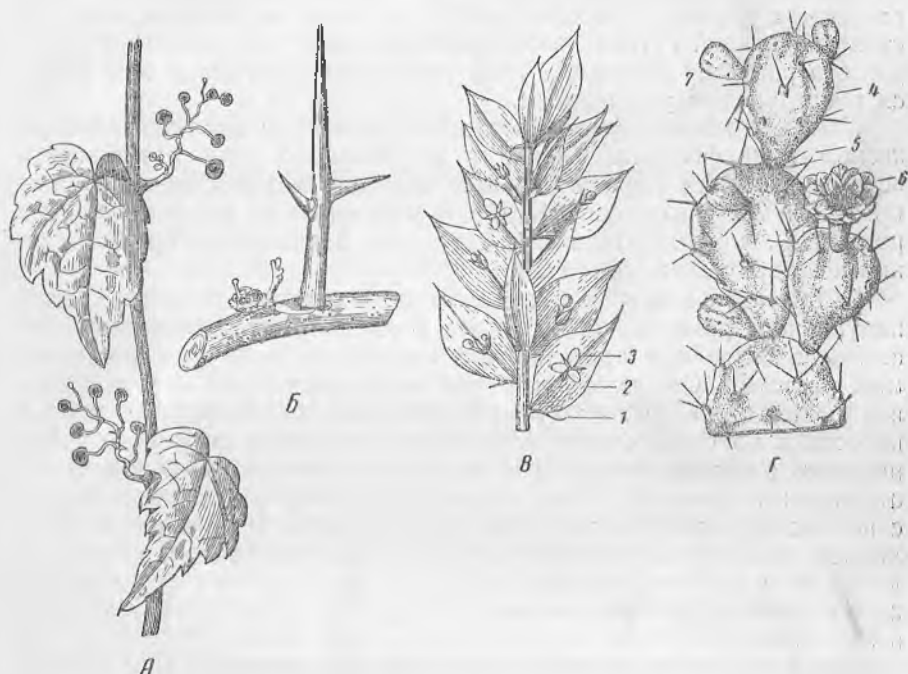


Рис. 98. Приспособительный метаморфоз органов у растений. А — превращение ветвей дикого винограда (*Ampelopsis Veitchii*) $\frac{3}{4}$ н. в. в., с стеблевыми прицепками с присосками; Б — превращение побега в шип (колючку) у гледичии (*Gleditsia triacanthos*, из бобовых); В — превращение веток в листовидные образования у рускуса (*Ruscus aculeatus*, из лилейных); Г — превращение листьев на побеге опунции (*Opuntia monacantha*) в колючки.

1 — лист, 2 — кладодий, 3 — цветок, 4 — стебель, 5 — колючки, 6 — цветок, 7 — плоды.

происхождению растений, из различных систематических групп, благодаря влиянию сходных внешних условий, вырабатываются сходные по своим внешним чертам и приспособительным свойствам группы растений, как, например, кактусы (из сем. кактусовых) и африканские молочай (из сем. молочайных) и т. д. Такое сходство называется конвергенцией (совпадением). Орган растения иногда может потерять способность выполнять свои функции, стать недоразвитым. В таком случае говорят о редукции и называют недоразвитый орган, потерявший свое функциональное

значение, рудиментарным, рудиментом, как, например, листья у растений паразитов или листья на подземном стебле (корневище), превращающиеся в чешуи, лишённые хлорофилла.

Наконец, в процессе развития тот или иной орган может быть совсем не развит, как, например, пыльники или даже тычинки у некоторых губоцветных. Это явление носит название *неразвигия*, *абортирования*. Поэтому может быть случай, когда растение с внешней стороны просто устроено и кажется, что оно стоит на низкой ступени эволюционного развития, тогда как история его развития показывает, что простота его строения объясняется последующим упрощением.

Учение о метаморфозе, гомологии и аналогии является важным звеном в морфологии. Учение о метаморфозе даёт возможность вскрыть истинное морфологическое значение метаморфизированных органов и тем самым способствовать установлению и оценке степени родства между растительными группами, а значит их происхождения и исторического развития.

Онтогенез, филогенез, биогенетический закон. В процессе индивидуального развития (онтогенеза) появляются признаки, не свойственные взрослому растению, но имевшиеся у предков исследуемых растений. Особенно часто это явление отмечается у проростков растений на ранних стадиях развития, когда первые листья проростка по своей форме отличаются от листьев взрослого материнского растения и сходны с листьями растений более или менее отдалённых предков. Так, например, у видов можжевельника с неколючими листьями во взрослом состоянии в молодости появляются листья в виде игольчатой хвои. Таким образом, в индивидуальном развитии растений, т. е. в онтогенезе, повторяются признаки предков, сформировавшиеся в историческом развитии, т. е. в филогенезе.

Эти факты показывают, что к развитию растений также применим биогенетический закон, который разработан зоологами для животных. Растения в своём индивидуальном (онтогенетическом) развитии — от семени до семени — сокращённо проходят путь эволюционного развития предков (филогенетическое развитие, филсгенез). Таким образом можно сказать, что онтогенез и филогенез находятся во взаимной связи, т. е. индивидуальное развитие организма обусловлено историческим развитием, пройденным его предками.

СПОСОБЫ РАЗМНОЖЕНИЯ И ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ РАСТЕНИЙ

Понятие о размножении. Жизнедеятельность любого организма и его органов направлена прямо или косвенно на процветание и увеличение численности особей данного вида. Увеличение численности особей осуществляется благодаря способности организма в определенных условиях к размножению.

Без размножения особей вид не может существовать. Размножением поэтому называется тот основной жизненный процесс, с помощью которого обеспечивается прежде всего увеличение численности особей данного вида.

Способы размножения. Существует три способа размножения растений — бесполое, половое и вегетативное.

При вегетативном способе размножения увеличение численности растений происходит через образование самостоятельных особей какой-либо частью растения, выполняющей функции его вегетативной жизни, т. е. служащей для поддержания жизни особи, или же новая самостоятельная особь может образоваться из части вегетативных органов растений — листа, стебля или корня и даже из отдельной клетки этих органов.

При бесполом способе размножения растения образуются споры, т. е. особого рода исходные клетки, из которых непосредственно воспроизводится новая самостоятельная особь растения, сходная с материнской. Следовательно, чем больше образуется спор, тем большее число растений воспроизводится из них. Так происходит размножение у многих низших растений, например, у многих зеленых водорослей. Этот способ размножения называется бесполом размножением, а образующиеся при этом споры спорами бесполого размножения.

Половой способ размножения начинается также с образования спор (путем редукционного деления; см. стр. 200). Но образовавшиеся споры при прорастании не способны непосредственно воспроизвести материнское растение.

Своим прорастанием они начинают цикл развития новой особи

растения. В процессе этого развития происходит образование гамет, т. е. половых клеток. Затем следует процесс оплодотворения, т. е. объединение гамет, в результате которого образуется зигота. Прорастанием зиготы цикл развития новой особи растения продолжается в новом качестве и приводит к образованию спор полового размножения, с прорастания которых начался цикл развития новой особи растения. Этими особыми свойствами, а также способом происхождения (путем редукционного деления) образовавшиеся споры отличаются от спор бесполого размножения. В отличие от последних они называются спорами полового размножения.

БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ

В процессе бесполого размножения в теле растения обособляются и образуются особые клетки — споры, или все тело растения превращается в клетки — споры, из которых непосредственно без соединения с другой клеткой развивается растение, сходное с материнским. Поэтому такие споры называются спорами бесполого размножения.

Споры бесполого размножения после своего образования отделяются от материнского растения и разносятся водой, ветром или животными. Но споры некоторых растений могут передвигаться сами по себе в воде с помощью особых органов движения — ресничек или жгутиков и тогда они носят название зооспор, за свое сходство с некоторыми одноклеточными животными. Зооспоры состоят из протоплазмы, хроматофора (у водорослей), одного или, реже, нескольких ядер. Внешним слоем тела зооспоры является протоплазматический слой или иногда пектиновая оболочка. Из других органов, присущих зооспорам водорослей, следует отметить пульсирующие вакуоли и иногда красный глазок. Зооспоры у многоклеточных растений возникают в обычных или особых клетках таллома (рис. 99).

Попавшая в условия, благоприятные для своего роста и развития, зооспора перестает передвигаться, успокаивается и через некоторое время начинает прорастать и развиваться в новую особь растения, сходную с материнской. Но иногда успокоившаяся спора начинает делиться, образует еще несколько спор, из которых, при их прорастании, развивается новая особь растения.

Бесполое размножение является обычным в растительном мире среди организмов, менее развитых в эволюционном отношении, например, водорослей, бактерий, грибов, лишайников.

Бесполое размножение имеет широкое распространение и встречается как у одноклеточных, так и многоклеточных форм.

У одноклеточных форм, как, например, у двужгутиковой хламидомонады перед размножением происходит потеря жгутиков, и она перестает двигаться. Ее содержимое делится на две части, а из образовавшихся клеток возникают 2—4, иногда восемь клеток, лежащих внутри общей оболочки. Затем каждая из этих

клеток обособляется и вырабатывает жгутики, т. е. превращается в зооспору. С помощью жгутиков они приходят в движение еще внутри материнской оболочки. После этого материнская оболочка растворяется и молодые клетки хламидомонады с помощью

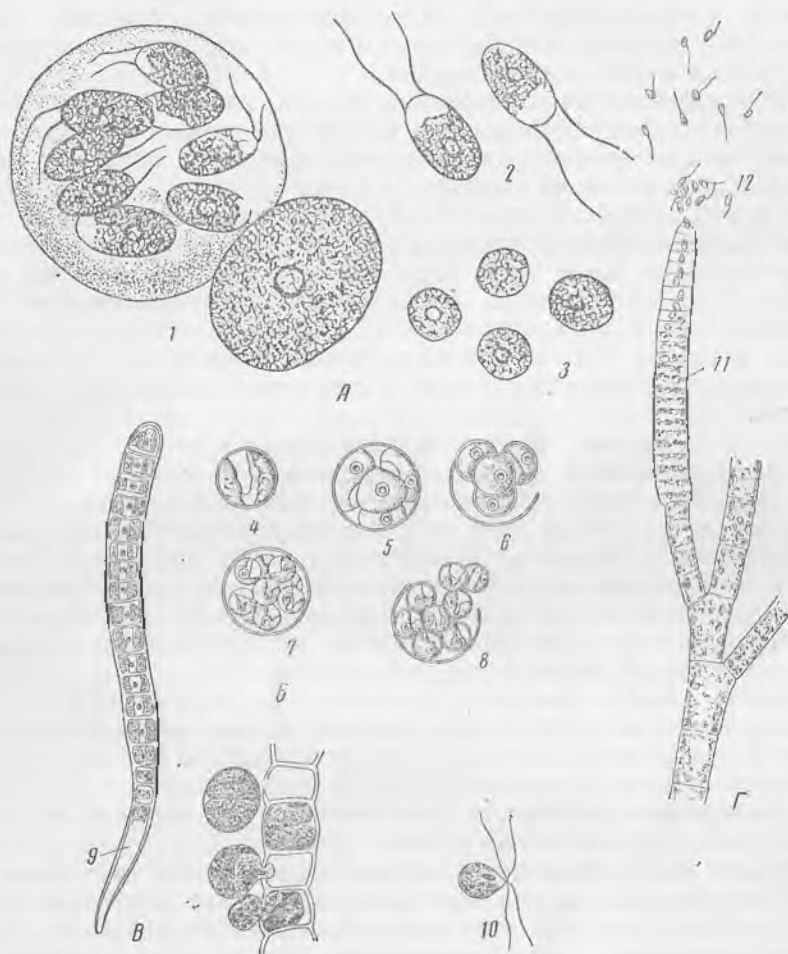


Рис. 99. Бесполое размножение растений. А — хлорококк (*Chlorococcum limicola*), из зеленых водорослей; В — хлорелла (*Chlorella vulgaris*); В — улотрикс (*Ulothrix zonata*) из зеленых водорослей: слева — нить водоросли, прикрепленная к субстрату ризоидом, справа — часть нити с выходящими зооспорами, по две в каждой клетке; Г — (*Ectocarpus siliculosus* из бурых водорослей) с выходящими из клеток многогнездного спорангия зооспорами.

1 — вегетативная клетка и образовавшиеся в ней 8 зооспор, 2 — свободные зооспоры, 3 — зооспоры, одевшиеся оболочкой, 4 — клетка, 5 — деление на 4 апланоспоры, 7 — 8 — то же, на 8 спор, 9 — ризоид, 10 — зооспора, 11 — спорангий, 12 — зооспоры.

своих ресничек разбегаются в воде в разные стороны. Молодые особи снова размножаются таким же способом.

У некоторых одноклеточных водорослей, как, например, у хлореллы — одной из самых распространенных водорослей наших пресных водоемов, — образуются неподвижные клетки, или аутоспоры (апланоспоры). Они формируются, так же как и зооспоры у хламидомонады, но отличаются отсутствием жгутов и тем, что они покрыты оболочкой.

При размножении содержимое клетки хлореллы распадается на несколько частей. Затем они растут, покрываются тонкой оболочкой, обособляются друг от друга, разрывают оболочку материнской клетки и освобождаются из нее.

У нитчатых водорослей, тело которых построено в виде простой, или ветвистой, но всегда однорядной нити, бесполое размножение происходит через образование подвижных зооспор, возникающих в зооспорангии. Любая клетка нитчатой водоросли может превратиться в зооспорангий, т. е. орган, в котором образуются зооспоры. Иногда она при этом изменяет свою форму. У некоторых нитчатых бурых водорослей образуются специальные зооспорангии.

Нитчатая зеленая водоросль улотрикс прикрепляется своей базальной бесцветной, называемой ризоидом, клеткой ко дну водоема. Весной при образовании зооспор содержимое какой-либо вегетативной клетки такой нити последовательно делится на большее или меньшее число частей (2—8, иногда до 16—32), причем предварительно делится ядро. Эти части обособляются и превращаются в четырехжгутиковые зооспоры, которые начинают двигаться внутри материнской клетки (зооспорангия) и окруженные прозрачным пузырем выходят через отверстие ее стенки в воду.

Вскоре пузырь исчезает и зооспоры разбегаются. Затем они прикрепляются к подводным предметам, теряют жгутики и прорастают в новые нити улотрикса. Меньшие размером зооспоры, получившиеся от деления клетки на 16—32, прикрепляются к субстрату передним концом, а большие, получившиеся от деления на 2—8, зооспоры прикрепляются к субстрату боком.

К бесполому размножению очень близок способ размножения одноклеточных организмов (некоторых водорослей, бактерий), который сводится к последовательному образованию из каждой клетки двух клеток. Такой способ размножения может быть отнесен к вегетативному способу размножения.

ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Образование спор полового размножения путем редукционного деления, или мейозиса. Половой процесс по своей форме весьма разнообразен в растительном мире (у некоторых групп растений, как, например, у бактерий, у некоторых водорослей он совсем отсутствует). Половому процессу в развитии растения всегда пред-

шествует образование материнским растением спор полового размножения, которое сопровождается редукционным делением ядра.

При возникновении спор полового размножения из исходной клетки материнского растения происходит образование тетрады, или четверки клеток, каждая из которых и представляет собой спору полового размножения. При этом в каждой из образовавшихся клеток, т. е. спор полового размножения, число хромосом становится вдвое меньше, чем это свойственно соматическим клеткам, т. е. клеткам вегетативного тела растения. Следовательно, двойной набор хромосом, свойственный вегетативным клеткам, в образовавшихся спорах полового размножения сокращается (редуцируется) до одного. Поэтому такой способ образования клеток, сопровождающийся уменьшением числа хромосом в клетке, получил название **редукционного деления**, или **мейозиса**.

Редукционное деление было впервые описано русским ботаником профессором В. И. Беляевым в 1894 г. при исследовании процессов образования пыльцы у лиственницы.

При образовании тетрад протопласт материнской клетки претерпевает ряд последовательных изменений, которые начинаются с того, что плазма клетки приходит в движение.

В кариоплазме ядра, так же как и при соматическом делении, появляются зернышки, сливающиеся затем в капли с последующим образованием из них хромосом.

Затем, расположенные в беспорядке в ядерном соке нити хроматина сближаются попарно между собой и можно заметить, что отдельные участки нитей состоят из двух параллельных петель, или сходных по своей форме хромосом. Эти сближенные и попарно расположенные, сходные по форме между собой, хромосомы называются **двойняшками** (биваленты, гемини). Затем хромосомы двойняшек укорачиваются, утолщаются и располагаются по всему ядру по его периферии. Этим заканчивается **профаза редукционного деления** ядра. Далее следует **метафаза деления**, когда двойняшки сходятся в центре клетки и располагаются в ядерную пластинку, а оболочка ядра и ядрышко исчезают. Появляются ахроматиновые нити. Затем наступает **анафаза**, когда происходит расхождение целых хромосом через разъединение двойняшек к полюсам, так что вместо двойного набора хромосом, как то имеет место при соматическом делении, к полюсам отходят одинарные наборы хромосом, полученные через разъединение парных хромосом двойняшек. Это расхождение из двойного набора хромосом одного набора к одному полюсу, а другого — к другому, носит название **редукционного деления** в отличие от соматического деления (митоза), когда при расщеплении каждой из хромосом вдоль, отходит к полюсам двойной набор хромосом. В этом и состоит морфологическая сущность редукционного деления. Это **первое деление**. Оно называется **гетеротипным**. Затем хромосомы тут же начинают расщепляться вдоль, а образовавшиеся

половинки хромосом расходятся к полюсам. Это анафаза второго деления. Оно называется гомеотипным. Деление теперь доходит до конца. Обособленность хромосом исчезает, хроматин вновь принимает зернистую структуру, вновь появляется кариоплазма, обособляется ядро в его первоначальной форме и ядрышко.

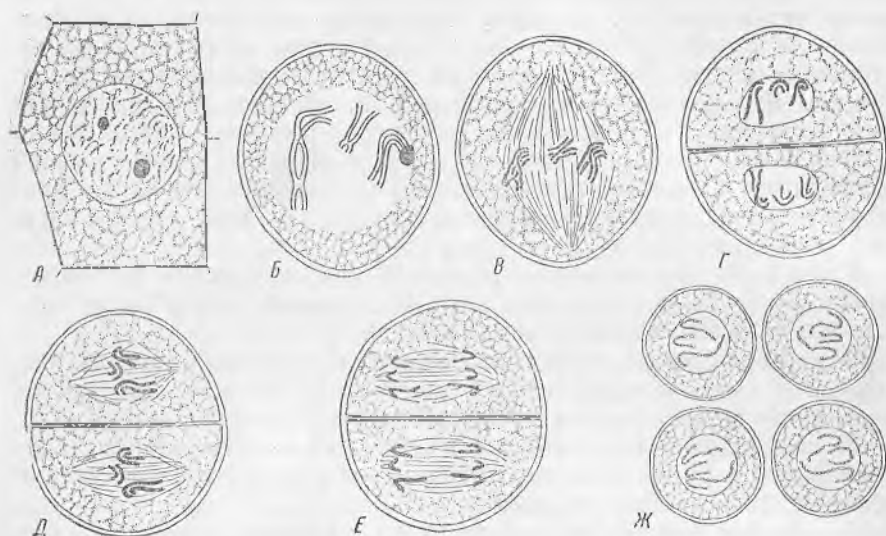


Рис. 100. Схематическое изображение редукционного деления (мейоз). А — обозначившиеся хромосомы; Б — сближение хромосом в пары; В — метафаза первого деления; Г — анафаза первого деления; Д — метафаза второго деления; Е — анафаза второго деления; Ж — тетрада клеток с редукционным числом, вначале еще обособленных, хромосом.

Получаются четыре клетки. Все четыре клетки производят оболочку и разъединяются. Они носят название тетрады и являются теперь спорами полового размножения (рис. 100).

Гаметофит и спорофит. Цикл развития новой особи растения начинается с прорастания споры полового размножения.

Начальный период этого развития завершается образованием мужских и женских половых клеток, или гамет, а потому растение в этот период своего развития называется гаметофитом.

Гаметам свойствен одинарный набор хромосом. При последующем половом процессе гаметы соединяются, образуется зигота. При взаимной ассимиляции гамет хроматиновое вещество восполняется, и у зиготы, как вегетативной клетки, при её прорастании и образовании клеток, обнаруживается двойной набор хромосом. С момента образования зиготы растение вступает в период своего развития, который завершается образованием спор полового

размножения, почему в эту фазу развития оно называется спорофитом.

Таким образом у растений число хромосом в клетках вегетативных органов превосходит вдвое число хромосом спор полового размножения и гамет.

Так, например, у разных видов пшениц число хромосом клеток вегетативных органов (первая цифра) в два раза выше числа хромосом спор полового размножения и гамет (вторая цифра):

пшеница однозернянка	14; 7
пшеница твердая	28; 14
пшеница мягкая	42; 21

Клетки, имеющие двойной набор хромосом, что обнаруживается в процессе образования клеток при их размножении, называются диплоидными, а одинарный набор хромосом — гаплоидными. Русский ученый, морфолог растений В. И. Беляев, профессор Варшавского университета, ученик профессора Московского университета И. Н. Горожанкина, установил, что в развитии мужских гамет у растений принимает участие не только ядро, но и протоплазма. Сама мужская гамета состоит из ядра и плазмы, т. е. является полноценным протопластом. Этими исследованиями В. И. Беляева опровергается мнение о том, что гамета состоит только из ядра, и только ядро поэтому является носителем и передатчиком наследственных свойств. Такое неправильное представление морфологов, вопреки исследованиям Беляева, дало повод к развитию Вейсманом учения об автономности ядерной субстанции, как носительнице наследственных свойств, о сосредоточении наследственных свойств в хромосомах и придании им этой роли вне связи с телом растения. Такие идеалистические представления об автономности хромосом, как особых носителей наследственных свойств организма, являются основой реакционного учения Вейсмана-Моргана о наследственности.

Эти идеалистические представления о наследственности полностью разоблачены учением И. В. Мичурина. Он показал, что организм и необходимые для его жизни условия представляют собой единство, что его наследственная основа изменяется не путем автономного изменения хромосом, а благодаря изменению внешних условий, необходимых для жизни растения. Под наследственностью, по определению Т. Д. Лысенко, надо понимать свойство живого тела требовать определенных условий для своей жизни, своего развития и определенно реагировать на те или иные условия.

Под воздействием направленного воспитания возможно превращение одного вида растения в другой, как, например, твердой пшеницы в мягкую. При этом превращении, меняется и число хромосом, т. е. в клетках вегетативных органов вместо 28 хромосом, свойственных ядру клеток твердой пшеницы, образуется 42 хромосомы, свойственные ядру клеток мягкой пшеницы. Число хромосом

есть следствие биологических процессов, а не что-то, определяющее наследственную природу растения (см. Т. Д. Лысенко. Доклад на августовской сессии ВАСХНИЛ в 1948 г. «О положении в биологической науке»).

Биологическое значение редукции хромосом можно видеть в устранении возможности бесконечного нарастания массы тела растения, так как без редукции зигота, образующаяся в результате полового процесса, получала бы увеличение массы ядерного вещества при оплодотворении.

Образование клеток как редукционное (мейозис), так и эквационное, или соматическое (митоз), или же кариокинез («кинезис» — движение, «карион» — ядро) сопровождается изменениями, происходящими в ядре, приводящими к его делению.

Состояние ядра между процессами его деления носит название *интеркинеза*, изучение которого так много дало для правильного понимания и оценки процессов деления ядра при размножении клеток.

Половой процесс у одноклеточных и многоклеточных водорослей. Наиболее просто процесс полового размножения происходит у одноклеточных водорослей, например, у хламидомонад. Наступает момент, когда обычная клетка хламидомонады, подобно споре, прорастает. Тогда внутри клетки образуется 32 или даже 64 одинаковые дочерние клетки. Они вырабатывают по два жгутика и остаются голыми или иногда покрываются лектиновой оболочкой. Это и есть гаметы. Затем гаметы выходят из материнской оболочки в воду, сходятся попарно, слипаются своими носиками и соединяются друг с другом (или *копулируют*). Таким образом происходит оплодотворение. Этот вид оплодотворения называется *копуляцией*. Продукт копуляции — зигота, а движущаяся зигота называется *зигоспорой*. Зигота теряет жгутики, приходит в покоящееся состояние, при наличии подходящих условий зигота прорастает. Из ее содержимого образуются четыре клетки при редукции хромосом, что сходно с образованием тетраспор, т. е. спор полового размножения. Образуются двужгутиковые зооспоры, которые превращаются тем самым в новую особь хламидомонады, ее одноклеточное слоевище, или одноклеточный таллом. Таллом хламидомонады через некоторое время (в силу своей одноклеточности, как одна из тетраспор) может выполнять функции полового размножения и давать начало развитию гамет (рис. 101, А).

У некоторых многоклеточных водорослей, например, у нитчатой зеленой водоросли улотрикса, содержимое той или иной клетки таллома, так называемого гаметагния¹ в летнее время образует половые клетки — гаметы. Они внешне похожи на зооспоры бесполого размножения, но меньшего размера, и имеют два жгутика вместо четырех. Гаметы выходят в воду и здесь копу-

¹ Он биологически соответствует клетке хламидомонады, дающей гаметы, которая может рассматриваться в таком случае как спора полового размножения и как гаметагний.

Гаметы неотличимы друг от друга. Такие гаметы, неотличимые морфологически друг от друга, называются **изогаметами**. Здесь еще не имеется морфологического различия полов. Копуляция одинаковых гамет называется **изогамией** (рис. 101, Б).

Зигота после некоторого

периода покоя прорастает, и при редукционном делении образует четыре зооспоры с четырьмя жгутиками каждая, т. е. происходит процесс, сходный с образованием тетраспор. Каждая из тетраспор воспроизводит новую нить улотрикса.

Несколько иначе выражен половой процесс у нитчатых водорослей — сепелинок. Половой процесс у этих водорослей лучше всего прослеживается у **спирогиры**. Он носит название **контюгации**. Нити водоросли располагаются при этом параллельно. Из противоположных клеток близлежащих нитей вырастают отростки, которые, соединяясь посредине между нитями, образуют канал. По этому каналу протопласты одной нити переползают в противоположные клетки. Оба протопласта соединяются, выделяют многослойную оболочку и превращаются в зиготу. Прорастающая зигота при редукционном делении образует четыре клетки. Ядра трех образовавшихся клеток дегенерируют и остается одна клетка, которая и прорастает. Проросток выходит через разрыв оболочки и образует новую нить (рис. 101, Г).

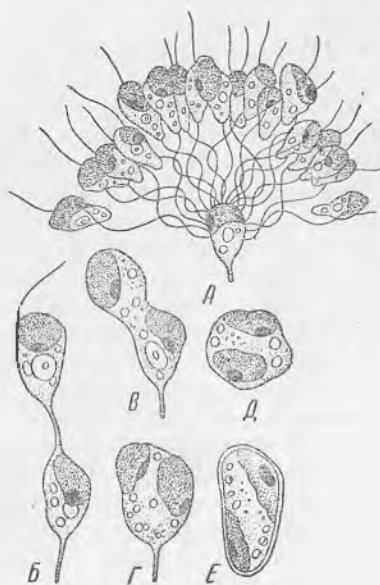


Рис. 102. Гетерогамия в процессе полового размножения бурой водоросли **эктокарпус** (*Ectocarpus siliculosus*). А — женская гамета, окруженная несколькими мужскими, сбоку; Б—Д — соединение гамет; Е — проросток через 24 часа.

У других видов и родов водорослей копулирующие подвижные гаметы неодинаковы: одна из них большей величины — женская гамета, а другая меньшей — мужская гамета. Одни из гамет скоро останавливаются (например, у **эктокарпуса**), оседают на субстрате и теряют подвижность. Это женские гаметы. Другие подвижные — мужские — окружают женскую гамету и двигаются вокруг нее, касаясь ее жгутиками. Затем одна из мужских гамет соединяется с женской. Зигота одевается оболочкой и сейчас же прорастает в новую нить. Участвующие здесь в половом процессе подвижные гаметы отличаются друг от друга (**гетерогаметы**). Копуляция подвижных, отличающихся друг от друга по величине гамет, или гетерогамет, носит название — **гетерогамии** (рис. 102).

Половой процесс у наиболее развитых в эволюционном отношении низших растений состоит в том, что женские гаметы у них

представлены в виде крупной неподвижной клетки, называемой яйцеклеткой, а мужские — маленькой подвижной клеткой — сперматозоидом (или антерозоидом). Гаметангии,

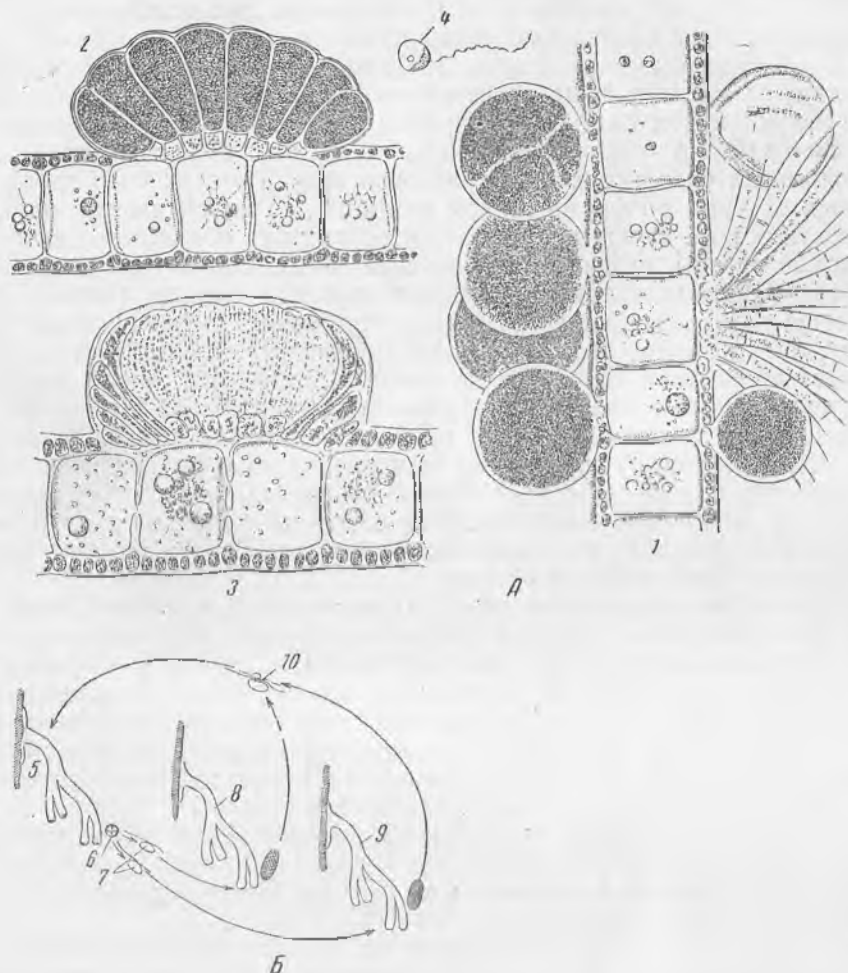


Рис. 103. Размножение, половой процесс и воспроизведение у водоросли (*Dictyota dichotoma* из бурых водорослей). А — поперечный разрез через таллом; Б — схема цикла развития диктиоты.

1 — с тетраспорангиями, 2 — с группой оогониев, 3 — с группой антеридиев, 4 — антерозонд, 5 — растение, производящее споры полового размножения (спорофит), 6 — тетраспорангий, 7 — споры полового размножения, 8 — растение, производящее женские гаметы (женский гаметофит), 9 — растение, производящее мужские гаметы (мужской гаметофит), 10 — объединение гамет (оплодотворение).

т. е. клетки таллома, в которых развиваются женские гаметы, носят название оогониев. Оогоний, т. е. женский половой орган, является крупной клеткой, в которой развивается одна или

несколько яйцеклеток. Гаметангий, т. е. клетка, в которой образуются мужские гаметы, т. е. мужской половой орган, называется антеридием; в них развиваются чаще в большом количестве мужские гаметы — сперматозоиды. Соединение при оплодотворении сперматозоида с яйцеклеткой носит название о о г а м и и.

У водоросли диктиоты (рис. 103), относящейся к бурым водорослям, на пластинчатом, рассеченном на линейные доли талломе при редукционном делении образуются неподвижные споры (а п л а н о с п о р ы), по четыре (тетраспоры) в особых вместилищах, так называемых спорангиях (в тетраспорангиях). Из этих спор развивается сходный по форме таллом диктиоты, но на его поверхности, образуя тесные кучки, вырастают антеридии или оогонии. Мужские половые органы развивают в большом числе сперматозоиды. На других особях развиваются женские половые органы (оогонии), дающие по одной яйцеклетке. Яйцеклетки выпадают из оогониев в воду, где и оплодотворяются подплывающими сперматозоидами. Зигота прорастает без периода покоя. Развивается новая особь растения, новый таллом, на котором образуются только тетраспоры. Образование их сопровождается редукционным делением. Талломы, не отличаясь друг от друга ни по величине, ни по форме, отличаются однако тем, что на одних развиваются спорангии, на других — антеридии, а на третьих — оогонии. Они составляют единый цикл развития. Из тетраспор, как спор полового размножения, развивается таллом, несущий половые органы.

Таллом, развивающийся из споры полового размножения, представляет собой г а м е т о ф и т¹ (заросток, функция которого сводится к образованию половых органов и гамет), а значит у диктиоты бесполого размножения не происходит, так как спора не воспроизводит более себе подобной особи, как при бесполом размножении (у улотрикса). Развивающиеся из споры особи отличаются от особей материнских растений, дающих споры, наличием половых органов и образованием половых органов и гамет, а не спор.

У других же водорослей талломы, производящие споры полового размножения, сильно отличаются по внешнему виду от талломов, несущих половые органы — з а р о с т к и. Примером может служить бурая водоросль — ламинария (рис. 104).

У бурой водоросли — ламинарии на талломе образуются одногнездные спорангии, в которых развиваются (при редукционном делении) зооспоры, т. е. споры полового размножения. Зооспоры прорастают в микроскопические мужские и женские заростки.

На одних из этих заростков, затем отмирающих, развиваются мелкие мужские гаметангии-антеридии, дающие по одному двужгутиковому сперматозоиду, а на других — крупные женские гаметангии-оогонии, содержащие по одной яйцеклетке. Мужские гаметы подвижны. Женские — значительно более крупны, нежели мужские. Они неподвижны, и мужские гаметы подплывают к ним. Оплодо-

¹ От греческого «гаметеон», — вступающий в брак, «фитон» — растение.

творение происходит в оогонии. Зигота тут же прорастает и из нее образуется проросток, развивающийся во взрослое растение, дающее споры полового размножения. Образование спор сопровождается редукционным делением.

Таким образом у ламинарии размножение обеспечивается спорами, а воспроизведению спорофита предшествует половой процесс.

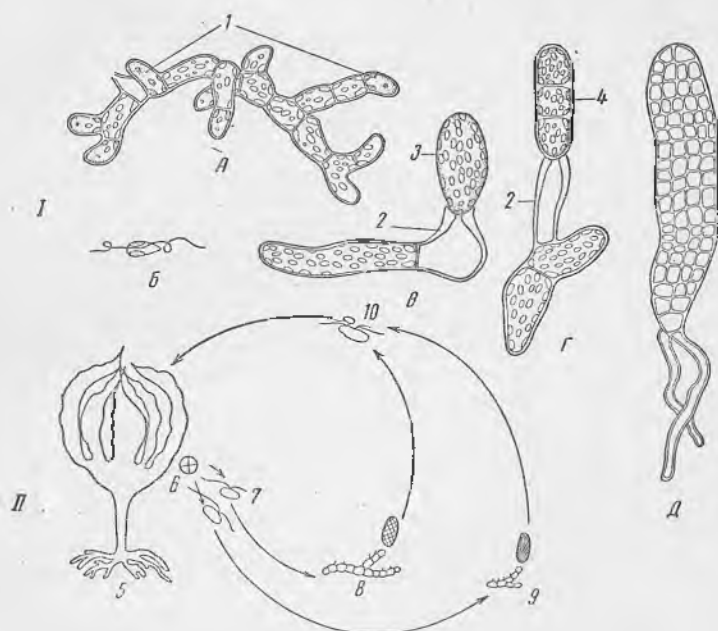


Рис. 104. Размножение ламинарии (*Laminaria* из бурых водорослей). I.— Заростки у ламинарии: А — мужской заросток; Б — антерозоид; В, Г — женский заросток; Д — развитие из зиготы спорофита. II — Схема цикла развития ламинарии, размножение, половой процесс и воспроизведение.

1 — антеридии, 2 — оогонии, 3 — яйцеклетка, 4 — прорастающая зигота, 5 — взрослое растение, 6 — спорангий, 7 — образованные им споры полового размножения, 8 — женский заросток, 9 — мужской заросток, 10 — объединение гамет (оплодотворение).

Воспроизведение начинается с прорастания зиготы и образования проростка, который затем развивается во взрослое растение.

В цикле индивидуального развития рассмотренных в качестве примеров растений при их половом размножении спора полового размножения сама по себе не развивается непосредственно во взрослое растение. Между ее образованием и развитием слоевища, например, у ламинарии, происходит развитие заростка с образующимися на нем половыми органами. В половых органах формируются гаметы. После соединения гамет из зиготы развивается растение, образующее споры полового размножения, т. е. спорофит, а заросток отмирает.

У бурых водорослей из рода фукус половое размножение происходит иначе. Гаметофит у них не получает развития. Он отсутствует в цикле полового размножения, чем фукус отличается от ламинарии (рис. 105).

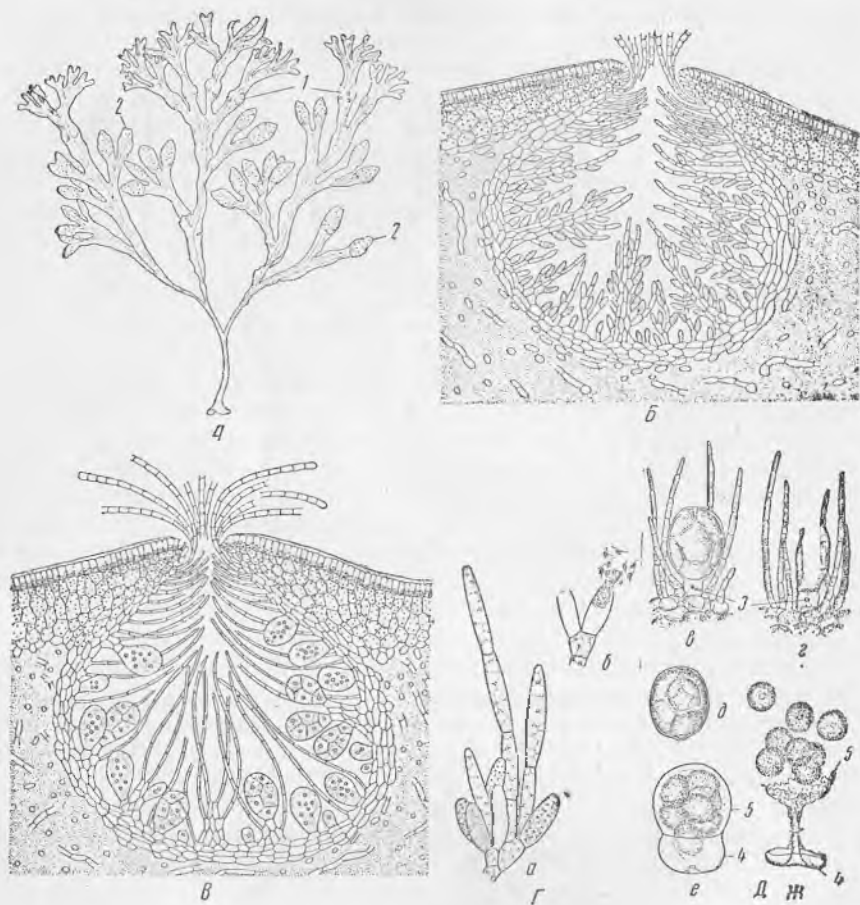


Рис. 105. Размножение водоросли фукуса (*Fucus vesiculosus*). А — таллом фукуса; Б — продольное сечение через скафидии с антеридиями; В — то же, с оогониями; Г — антеридий фукуса: а — веточка с антеридиями, б — антеридий, освобождающий антерозонды; Д — оогоний фукуса: в — оогоний с клеткой ножки среди нитей с 8 образовавшимися в нем яйцеклетками, г — оогоний, из которого выпала группа из 8 яйцеклеток через разрыв наружного слоя оболочки, д — ж — освободившаяся из оогония группа из 8 яйцеклеток, окруженная средней и внутренней оболочкой оогония; е — разрыв средней оболочки оогония, ж — разрыв внутренней оболочки оогония и выход яйцеклеток наружу в воду.

1 — вздутия, наполненные воздухом, 2 — концы ветвей таллома со скафидиями (заметны в виде небольших пружочков), 3 — клетки ножки, 4 — средняя оболочка, 5 — оогония.

На концах таллома фукуса в особых углублениях — скафидиях — из клеток корового слоя развиваются оогонии и антеридии. Оогонии сидят на одноклеточных ножках, а антеридии развиваются на концах ветвистых антеридиеносцев. В антеридиях образуются в большом числе (64) двужгутиковые антерозоиды. Оогоний начинает свое развитие с митоза, а затем следует редукционное деление и образование гамет — яйцеклеток в числе восьми в оогонии. В оогонии образуются перегородки, поэтому он напоминает многоклеточный спорангий. По созревании антерозоиды освобождаются из антеридиев, а яйцеклетки из оогониев, и выпадают наружу, в воду, где и происходит оплодотворение. Из зиготы вырастает новая особь фукуса.

Таким образом у фукуса процесс полового размножения сильно упрощен. В цикле развития фукуса образование гаметофита не получает такого ясного морфологического обособления как у ламинарии. Редукция гаметофита здесь дошла до крайности, а спорофит получает сильное развитие. Образование гамет сопровождается редукционным делением ядра, что происходит на самом спорофите.

Из рассмотренных примеров полового размножения у водорослей следует, что споры полового размножения у одних водорослей образуются при прорастании зиготы (хламидомонада, улотрикс). Из них развивается растение, образующее гаметы, т. е. гаметофит. Спорофит в цикле развития у хламидомонад и у улотрикса представлен лишь зиготой. У других более высокоорганизованных водорослей из споры полового размножения образуется заросток, т. е. гаметофит, на нем половые органы, а в них гаметы.

Спора полового размножения прорастает вне материнского растения. Половой процесс происходит также вне материнского растения при наличии свободной воды. Зародыши развиваются из зиготы во взрослое растение, т. е. спорофит, без периода покоя.

Наконец, у фукуса половые органы развиваются прямо на спорофите, а гаметофит не получает развития. Половой процесс поэтому сильно упрощается.

Из этих примеров мы видим, что половой процесс в цикле индивидуального развития той или иной водоросли получает тем большее выражение, чем выше ступень исторического развития группы водорослей, к которой она относится. В дальнейшем у более высокоразвитых групп растений, половой процесс получает все большее выражение в разнообразных его формах.

При более сложном способе полового размножения, который наблюдается у наземных растений, а именно у листостебельных, или побеговых, растений (как например, мхи, папоротники) половому процессу обязательно предшествует образование из вегетативных клеток растения в особых органах — спорангиях — через редукционное деление спор полового размножения. Растение, образующее их, является, следовательно, спорофитом. Прорастая и развиваясь, споры у некоторых растений образуют заросток, на котором возникают мужские половые органы — антеридии и

женские половые органы — архегонии или только мужские, или только женские половые органы. Заросток, питающий антеридии и архегонии, является гаметофитом, так как развивающиеся на нем половые органы образуют гаметы.

Разберем этот сложный способ полового размножения на примере размножения кукушкина льна (*Polytrichum commune*) и мужского папоротника (*Aspidium filix mas*).

Размножение и половой процесс у мхов. Кукушкин лен — довольно обычное растение наших лесов. Он растет, образуя группы или целые заросли тесно расположенных друг возле друга растений.

Стебли его крепкие, прямые с густо расположенными на них узкими, вверх направленными листьями. На верхушках стеблей под защитой верхушечных, более расширенных и тупых листьев, отличающихся, таким образом, по своей форме от обычных листьев стебля и частично налегающих друг на друга, развиваются на одних экземплярах мужские многоклеточные половые антеридии, а на других такие же многоклеточные женские — архегонии (рис. 106). Они сидят группами.

Каждый антеридий сидит на короткой ножке, имеет форму удлинненного узкого цилиндра с однослойной стенкой, суженного в основании и сверху. Внутри антеридий заполнен сперматогенной тканью, состоящей из мелких кубических клеток.

Архегоний имеет форму состоящей из одного слоя клеток колбочки с удлиненным горлышком. В расширенном округлом основании архегония — в брюшке — помещается довольно крупная яйцеклетка, над ней находится, брюшная канальцевая клетка, а в длинной шейке архегония расположены шейковые канальцевые клетки. Архегоний сидит на хорошо развитой ножке. Во время дождя или росы антеридий открывается на своей вершине и масса сперматогенных клеток выступает наружу. В воде из каждой клеточки вскоре выходит спирально закрученный двужгутиковый сперматозоид.

В это время в архегонии расплываются брюшная и шейковая канальцевые клетки, и архегоний раскрывается на своей верхушке. Сперматозонды, двигаясь с помощью жгутиков в воде, подплывают к раскрытой верхушке архегония и проникают через канал внутрь. Один из сперматозондов доходит до яйцеклетки и производит оплодотворение. Зигота здесь же начинает прорастать, в результате чего развивается спорогоний. Он состоит из коробочки, сидящей на длинной ножке, врастающей расширенной частью — «пятой» — в верхушку стебля. Коробочка вначале заполнена клетками археспория, из которых образуются споры полового размножения, что сопровождается редукционным делением ядра с образованием тетрад (четверок) спор. Спор состоит из оболочки, внутри которой находится протоплазма с ядром, хлорофилловые зерна и крахмал. По созревании спор коробочка наверху вскрывается, споры высыпаются и разносятся ветром. Попадая в подходящие ус-

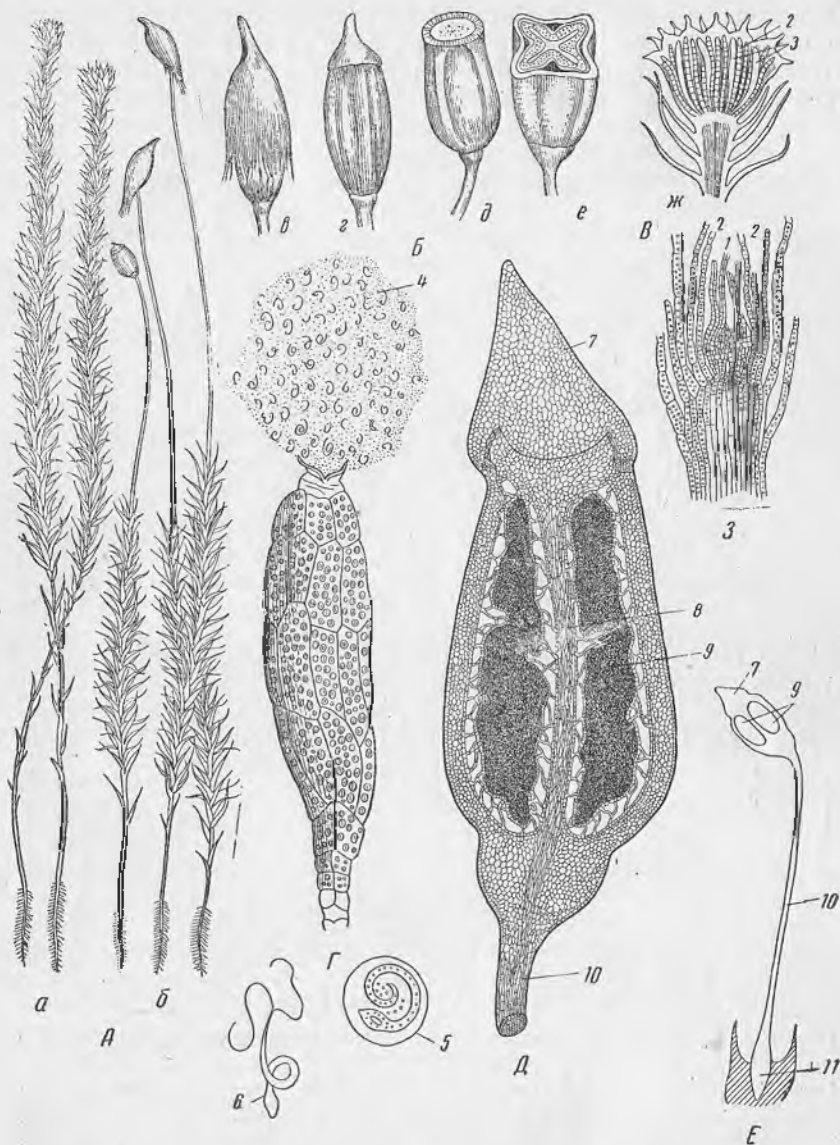


Рис. 106. Размножение кукушкина льна (*Polytrichum commune*). А — гаметофиты мужские (а), женские (б); Б — коробочка: с колпачком (в), без колпачка (г), вскрытая (д), поперек разрезанная (е); В — продольный разрез через верхушку гаметофита: мужского (ж), женского (з); Г — лопнувший антеридий мха; Д — продольный разрез через коробочку спорогония; Е — схема строения спорогония в продольном разрезе.

1 — архегонии, 2 — парафизы, 3 — антеридии, 4 — слизистое содержимое антеридия со спорами, 5 — сперматозоид внутри клетки, 6 — свободный сперматозоид, 7 — крышка, 8 — колонка, 9 — спорный мешок со спорами, 10 — ножка, 11 — стопа.

лювия, споры прорастают, образуя ветвистую зеленую многоклеточную нить — протонему, или предросток (рис. 107). На протонеме образуются почечки и ризоиды в виде многоклеточной ветвистой нити, разделенной косыми перегородками. С помощью

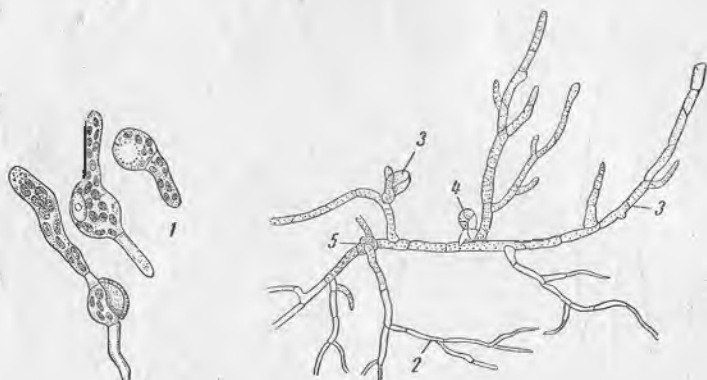


Рис. 107. Прорастание споры мха и развитие протонемы.
1 — прорастающая спора, 2 — ризоиды, 3 — протонема мха,
4 — почки, из которых формируется растение мха, 5 — спора,
из которой развилась протонема.

ризоидов протонема прикрепляется к почве и получает почвенные растворы, всасываемые ими. Из почечек развиваются облиственные стебли новых растений кукушкина льна, на них вновь образуются антеридии и архегонии, в которых развиваются гаметы — яйце-

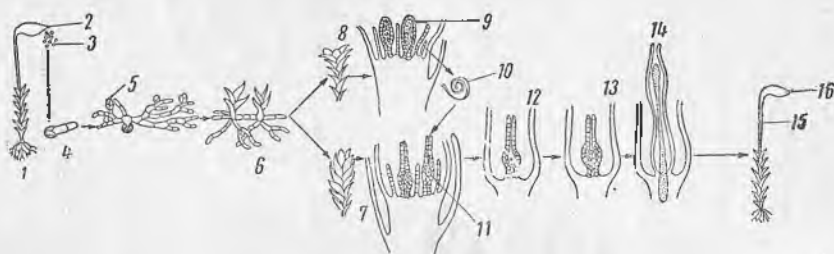


Рис. 108. Схема цикла развития мхов. Размножение, половой процесс и воспроизведение.

1 — мох со спорогонием, 2 — коробочка спорогония, 3 — споры полового размножения, 4 — прорастающая спора, 5 — предросток (протонема) и почки, образующиеся на нем, 6 — развитие гаметофитов и ризоидов на предростке (протонеме), 7 — женский гаметофит мха, 8 — мужской гаметофит мха, 9 — антеридии, 10 — сперматозонд, 11 — архегоний с яйцеклеткой, 12, 13, 14 — зигота в архегонии и образование спорогония, 15 — спорогоний, 16 — коробочка спорогония.

клетки и сперматозоиды. Листостебельный побег кукушкина льна является, таким образом, гаметофитом, а развивающийся из зиготы спорогоний является спорофитом, так как в его коробочке образуются споры полового размножения. Таков цикл развития у мха (рис. 108).

Жизнь побега мха, как и самый процесс оплодотворения, всецело зависят от наличия воды (в виде дождя или капель росы). Развивающийся после оплодотворения спорогон не нуждается в свободной воде. Он обеспечивается водой, всасываемой пятой ножки. Наоборот, споры его, находясь в коробочке, защищены от попадания дождя или росы. Они рассеиваются ветром в сухую погоду. На самом спорогоне, на его коробочке появляются устьица как признак сухопутного растения.

Этот признак, как и другие, получает сильное развитие у папоротников, этих типичных растений суши. У папоротников развиты стебли, листья и настоящие корни с хорошо выраженными проводящими пучками. Но все же, как и у мхов, в половом размножении папоротников играет большую роль свободная вода в виде капель росы и дождя.

Размножение и половой процесс у папоротников. Мужской папоротник — *Aspidium filix mas*, или *Dryopteris filix mas* — щитовник — часто встречается по тенистым местам в лиственных лесах. Его подземный короткий стебель — корневище — растет горизонтально и неглубоко от поверхности почвы. От корневища отходят нетолстые черного цвета корни. Из его вершины ежегодно выходит пучок перистосложных листьев. Молодые листья свернуты в виде улитки и покрыты коричневыми чешуйчатыми пленками. Они развиваются медленно, в течение двух лет. Листья, развивающиеся весной, остаются только питающими (трофофиллами), а на летних листьях на нижней поверхности их долек вдоль средней жилки развиваются кучки спорангиев, называемых сорусами. Листья, на которых находятся сорусы со спорангиями, носят название спорофиллов.

На разрезе через сорус виден толстый вырост. Это плацента, на которой сидят на ножках кучки спорангиев (рис. 109). Сама плацента переходит выше в ножку зонтовидного покрывальца, или индизума, прикрывающего спорангии. Спорангий имеет вид двояковыпуклой чечевицы. Его полость наполнена спорами, образующимися из клеток археспория при редукционном делении с образованием тетрад — четверок — спор. Стенка его состоит из одного слоя клеток, а по гребню развит один ряд тесно расположенных клеток с утолщенными внутренними и радиальными стенками. Это кольцо спорангия, которое окружает спорангий на $\frac{2}{3}$ его окружности. Когда вода испарится из клеток кольца, то оно закручивается в обратную сторону, а затем очень быстро занимает прежнее положение. Стенки спорангия от этого движения лопаются. Находящиеся в спорангии споры высыпаются и рассеиваются. Спорангий содержит протоплазму, ядро, капли масла, пластиды и одета тонкой внутренней и толстой наружной оболочками.

Появив в благоприятные условия, спора прорастает и образует заросток. Он представлен тонкой зеленой пластинкой (2—5 мм в диаметре), сердцевидной формы, состоящей из паренхиматических клеток, богатых хлорофилловыми зернами. Средняя

часть заростка более утолщена. От нее отходят многочисленные ризоиды, заменяющие заростку корни.

Здесь же на нижней поверхности заростка ближе к сердцевидной выемке (т. е. ближе к верхушке), в более утолщенной средней

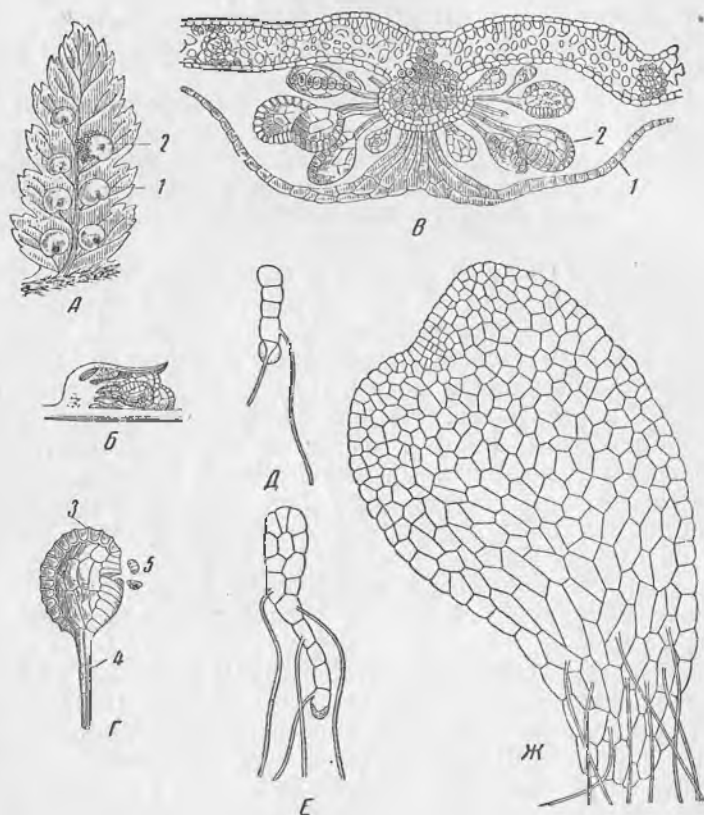


Рис. 109. Образование спор и развитие заростка у папоротника щитовника мужского (*Aspidium filix mas*). А — долька листа с сорусами; Б — сорус в продольном разрезе; В — поперечный разрез через сорус; Г — спорангий; Д, Е — первые стадии развития заростка из спор; Ж — значительно развившийся заросток.

1 — покрывало, 2 — спорангии, 3 — кольцо, 4 — ножка спорангия, 5 — споры.

его части развиваются архегонии, а в тонкой части — антеридии (рис. 110).

Архегоний папоротников сходен с архегонием мхов, но погружен расширенной своей частью (брюшком) в ткань заростка, т. е. еще более защищен от случайных неблагоприятных влияний среды, а его изогнутая шейка, направленная к основанию заростка, выдается

на поверхности заростка. На дне архегония находится яйцеклетка, выше ее брюшная канальцевая клетка. Канал шейки архегония заполнен шейковыми канальцевыми клетками.

Антеридии сидят на нижней поверхности заростка в виде округ-

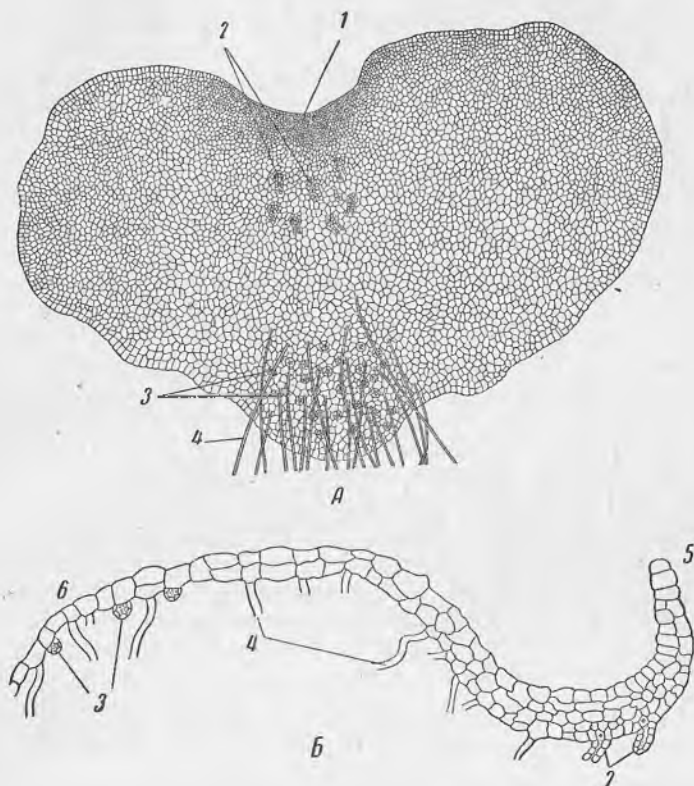


Рис. 110. Вполне развившийся заросток мужского папоротника щитовника. А — вид снизу; Б — вертикальный продольный разрез через заросток.

1 — выемки в верхушке заростка, 2 — архегонии, 3 — антеридии, 4 — ризонды, 5 — передний конец заростка, 6 — задний конец заростка.

лого тела с однослойной стенкой из немногих клеток. Внутри их находятся шестиугольные спермагенные клетки, из которых каждая дает сперматозоид — шопорообразное тельце с пучком жгутиков на переднем конце и с остатком протоплазмы спермагенной клетки на заднем (рис. 111).

Во время дождя или росы канальцевые клетки архегония поглощают воду, ослизняются, разбухают, благодаря чему часть образующейся слизи выходит наружу, а конечные клетки шейки разъединяются, чем открывается доступ во внутрь архегония. В это

же время раскрывается антеридий, и сперматозоиды выходят в воду. Привлекаемые слизью, они направляются к архегониям, проникают через шейку внутрь, и один из них соединяется с яйцеклеткой архегония и оплодотворяет его. Зигота одевается оболочкой и начинает прорастать, образуя зародыш. Уже в зародыше обозначаются зачатки корня, листа, а затем и верхушки стебля, а также

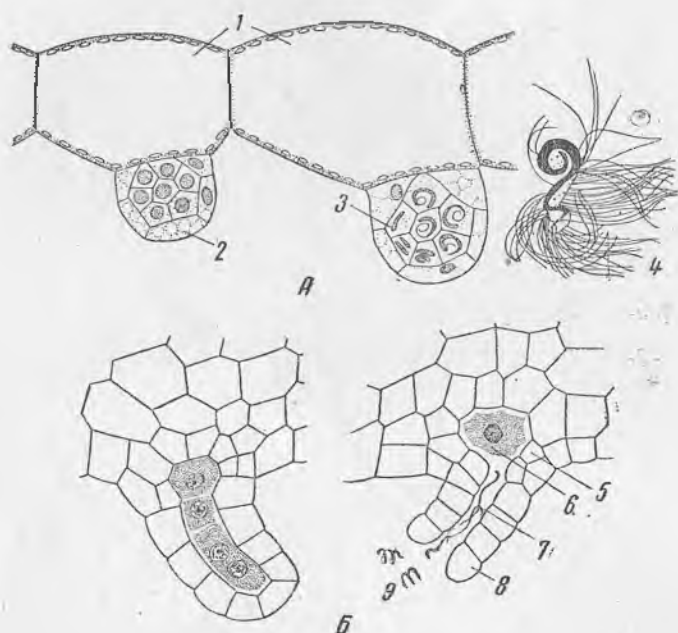


Рис. 111. Строение антеридиев и архегониев мужского папоротника щитовника. А — антеридии; Б — архегонии.
Обозначения:

1 — клетки заростка, 2 — стенки антеридиев, 3 — клетки с недоразвившимися антерозоидами, 4 — зрелый антерозоид, 5 — брюшко архегония, 6 — яйцеклетка, 7 — канал архегония, 8 — шейка, 9 — антерозоиды, проникающие в шейку архегония.

ножка, как особый орган, с помощью которого зародыш, вставая в ткань заростка, в начале своего развития питается (как и спорогон у мхов) за счет запасов заростка. Постепенно развиваясь, молодое растение переходит на самостоятельное питание, принимая облик взрослого растения спорофита, а заросток — гаметофит — отмирает.

Как видно в цикле развития папоротника, увеличение количества особей, т. е. размножение, находится в прямой зависимости от количества образовавшихся спор полового размножения. Рассеивание осуществляется также спорами. Спорофит получает сильное развитие. Он приспособлен к условиям жизни на суше. Структура листа,

его анатомическое строение, жилкование, устьица, хорошо развитая проводящая система, настоящие корни — все это характеризует мужской папоротник как сухопутное растение.

Гаметофит же с его половыми органами связан в своей жизни с условиями обильного увлажнения, а сам половой процесс происходит, как и у мхов, только при наличии свободной воды, выпадающей в виде дождя или росы. Заросток отмирает после того, как совершится процесс оплодотворения и разовьется зародыш, который растет вначале за счет запасов заростка и его ассимиляционной деятельности.

Мужской папоротник относится к равноспоровым папоротникам, у которых споры полового размножения одинаковы и из них развивается однодомный заросток, т. е. с мужскими и женскими половыми органами.

У других папоротников споры полового размножения неодинаковы. Из одних спор, более крупных по размеру, развивается заросток, дающий архегонии, а из других, более мелких, развиваются заростки с антеридиями, т. е. заростки однополы и, значит, гаметофиты двудомны. Это папоротники разноспоровые. К ним относятся водяные папоротники, как, например, сальвиния плавающая (*Salvinia natans*), встречающаяся в водоемах юга СССР (рис. 112).

Сальвиния — небольшое растение, свободно плавающее на поверхности воды в озерах речных стариц Оки, Камы, Волги, Днепра, Дона и их притоков, образуя иногда целые заросли. Тело сальвинии состоит из небольшого слабоветвистого стебля и листьев.

Листья почти сидячие и расположены мутовками по три. Два листа из мутовки, плавающие на поверхности воды, небольшие, зеленые, цельнокрайние, овально вытянутые, горизонтально отклоненные. Третий лист мутовки является органом, сосущим воду. Он направлен вниз, находится целиком в воде и состоит из тонких нитевидных долек, покрытых волосками. Внешне он сходен с корнем.

На нитевидных дольках подводных листьев образуются шарообразные сорусы, или спорокарпии, по несколько на каждом листе. Они сидят на ножках кучками в основании листа.

Спорокарпии имеют двойную оболочку из двух стенок, состоящих каждая из одного слоя клеток. Оболочка гомологична покрывальцу (индузиуму) мужского папоротника. Ножка спорокарпии входит в его полость и здесь образует булавовидное утолщение. Это утолщение является плацентой, на которой сидят спорангии.

Спорангии одних спорокарпиев образуют микроспоры — это микроспорангии и других — мегаспоры — это мегаспорангии. Хотя те и другие споры развиваются в разных спорангиях, но сорусы с теми и другими спорангиями находятся на одном растении, в одной из его мутовок водных листьев.

Микроспорангии шарообразной формы. Они сидят по несколько в спорокарпиях. В них из клеток археспория при редукционном делении образуются в большом числе микроспоры (т. е.

мужские споры полового размножения). Они сближены по четыре и погружены в пенистую массу.

Мегаспорангии развиваются в меньшем количестве в спорокарпиях. Они овально удлинненной формы и крупнее микроспорангиев. В мегаспорангии образуются при редукционном делении мегаспоры, но из них (из восьми), остается только одна, а осталь-

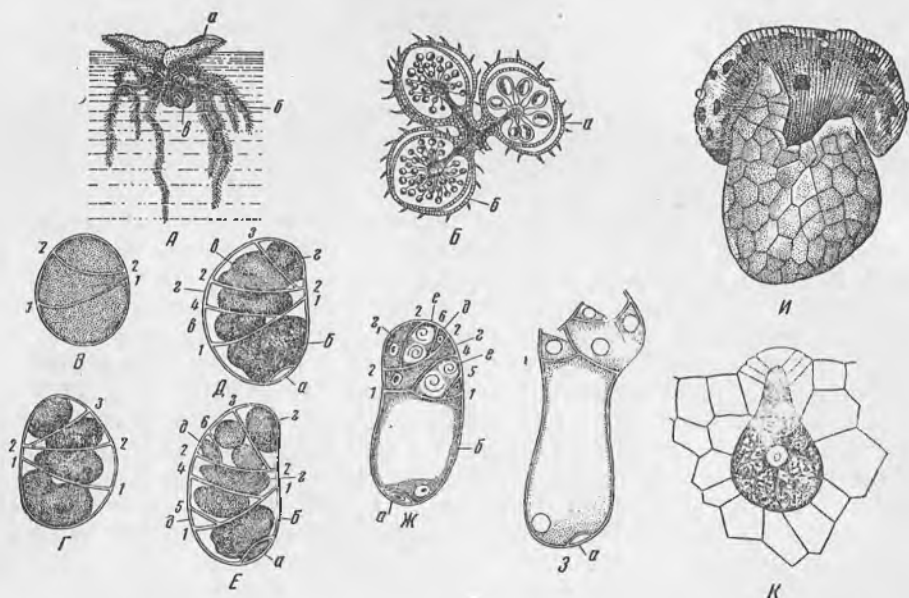


Рис. 112. Половое размножение водяного папоротника сальвиния плавающей (*Salvinia natans*). А — часть стебля с воздушными листьями (а), водяными листьями (б), спорокарпиями (в); Б — продольный разрез через спорокарпии: а — с мегаспорангиями, б — с микроспорангиями; В — 3 — последовательные стадии, прорастание микроспоры (развитие мужского заростка); а 3 — антеридии уже опорожнены; цифры 1—6 означают перегородки в порядке их появления: а — ризоидальная клетка, б — вегетативная клетка, в — антеридий, г — бесплодная поперечная клетка, г₁ — бесплодная кроющая клетка, д — полукольцевые клетки, е — антерозиды (сперматозоиды); И — прорастание мегаспоры; К — архегоний отдельно.

ные отмирают. Мегаспора (т. е. женская спора полового размножения) одета тремя оболочками.

Споры созревают к осени. Сорусы с созревшими спорами в спорангиях отделяются от материнского растения и падают на дно водоема, где и зимуют. Весной спорангии, освободившиеся от оболочки соруса, всплывают на поверхность воды и здесь микроспоры и мегаспоры прорастают, не выпадая из спорангиев.

Процесс прорастания микроспоры впервые был установлен классическими исследованиями нашего крупного морфолога В. И. Беляева.

Микроспоры, прорастая, разрывают окружающее их пенистое вещество и оболочку, и образующиеся маленькие (0,5 мм) мужские заростки высовываются из-под оболочки споры и сквозь одевающий слой микроспорангия наружу. В самой нижней части заростка находится маленькая линзообразная клетка — гомолог ризоида, а над нею расположена крупная вегетативная клетка. На ней развиваются два антеридия в виде клетки ограниченной двумя бесплодными клетками, одной крупной и одной меньшей (рис. 112). Заросток, таким образом, состоит из восьми клеток.

В нижнем антеридии развивается четыре многореснитчатых, слегка закругленных антерозоида (сперматозоида), а в верхнем — только два.

Таким образом мужской заросток у сальвинии подвергся сильной редукции. Он утратил всякую самостоятельность, оставаясь в течение всей жизни внутри микроспорангия.

Единственная мегаспора в мегаспорангии очень богата запасными веществами: маслом, крахмалом и алейроновыми зернами. В верхней ее части находится густая протоплазма и ядро. Мегаспора остается в мегаспорангии и опадает вместе с ним.

Мегаспора, прорастая в мегаспорангии, сильно растет, разрывает стенки споры на три лопасти и высовывается между ними, прорывая оболочку спорангия. Прорастание мегаспоры состоит в том, что в верхней части ее отделяется маленькая клетка, через деление которой образуется женский заросток. Нижняя большая клетка служит для питания образующегося заростка.

Образовавшийся заросток имеет вид маленькой треугольной пластинки из паренхиматических клеток с многочисленными хлорофилловыми зернами. На заростке развиваются три архегония, а затем, если не произошло оплодотворения, число архегониев увеличивается.

Архегоний по своему строению отличается от архегония мужского папоротника более укороченной шейкой. В нем находится шарообразная яйцеклетка, мелкие брюшная и шейковая канальцевые клетки.

Антерозонд проникает через шейку в архегоний и, соединяясь с яйцеклеткой, оплодотворяет ее. Зигота начинает развиваться, дает начало зародышу и новому растению.

Способность размножения определяется количеством образующихся мегаспор. Гаметы не играют никакой роли в увеличении количества особей.

По сравнению с мужским папоротником (равноспоровым) у равноспорового папоротника сальвинии, кроме равноспоровости, отличие заключается в том, что прорастание спор и развитие заростков происходит в самом же спорангии, вследствие чего гаметофит сильно редуцирован.

Мужской заросток редуцирован до двух клеток (вегетативная

и ризондальная клетки). Он бесцветен и развивается за счет запасов споры.

Женский заросток обладает способностью к фотосинтезу. Клетки его тела содержат хлорофилловые зерна, они зеленые. За счет его ассимиляционной деятельности получает свое начальное развитие зародыш салвинии.

Редукция заростков, проявляющаяся у разноспоровых папоротников, еще большее выражение получает на следующих ступенях исторического развития у семенных растений: у голосеменных и покрытосеменных.

Размножение и половой процесс у голосеменных растений. У голосеменных растений заростки развиваются на материнском растении. Зародыш после своего сформирования, прекращает на некоторое время свой дальнейший рост.

Такой сформировавшийся в мегаспорангии зародыш имеет зачаточный корешок, стебель, первичные листья и почечку. Он снабжен питательными веществами и защищен покровами мегаспорангии. Мегаспорангий здесь носит название семяпочки, а развившийся из зиготы зародыш вместе с питательными веществами и покровами семяпочки превращается в семя. Семя по созревании отделяется от материнского растения и так или иначе происходит рассевание семян. Следовательно, рассеиваются уже не споры, как это было у всех до сих пор рассматриваемых растений, а семена. Много отличительных черт имеет и форма полового процесса голосеменных растений. Как пример, возьмем из представителей **цикадовых** или **саговниковых**, живущих в тропиках и субтропиках, род **саговник** (*Cycas*) (рис. 113).

Саговники — это высокие деревья (до 6 м) с толстым неветвящимся стволом, похожие внешним обликом на пальму с перистыми листьями. На вершине ствола развивается крона из длинных жестких перистых листьев.

Между листьями, чередуясь с ними, на женских экземплярах появляются мегаспоролистнки (мегаспорофиллы). Они отличаются от вегетативных листьев значительно меньшей величиной, слабым развитием перышек и светложелтой окраской. Мегаспорангии расположены в числе 2—3 по сторонам в нижней части споролистника, верхняя часть которого остается листообразной. Они имеют особое строение и носят название **семяпочки**. Семяпочки (мегаспорангии) достигают в зрелом состоянии величины сливы. Они оранжево-красного цвета. Центральная часть семяпочки вначале занята многоклеточной тканью, называемой **нуцеллусом** (от латинского слова «нуцеллус» — орешек), которая окружена покровом, или **интегументом**, нарастающим постепенно от основания нуцеллуса (**халазы**). Покров состоит из трех слоев: сочного — внешнего, каменистого — среднего и сочного — внутреннего. Интегумент не смыкается на верхушке семяпочки, где остается узкий канал, достигающий тканей нуцеллуса. Это **пыльцевход**, или **микропил**, через который проникают микроспоры, или пыльца, попадая

в пыльцевую камеру — полость с сахаристой жидкостью, образующейся как раз против пыльцевхода из содержимого расплывающихся здесь клеток нуцеллуса (рис. 114).

В ткани нуцеллуса одна из клеток (археспорий) (при редукционном делении), образует четыре клетки мегаспоры (тетрада).



Рис. 113. Женский цветущий экземпляр саговника (*Cycas revoluta*).

т. е. женские споры полового размножения, из которых одна сильно разрастается, вытесняя три других, и занимает центральную часть нуцеллуса. При ее прорастании и разрастании развивается многоклеточный женский заросток, или эндосперм, который занимает всю центральную часть семязпочки, оттесняя к периферии нуцеллус. В верхней части эндосперма ближе к микропиле образуются два архегония с короткими шейками из двух клеток. В каждом из них находится очень крупная яйцеклетка с густой плазмой и крупным ядром. Брюшная канальцевая клетка не развивается вполне и скоро отмирает.

Микроспоролисттики цикаса (микроспорофиллы, мужские споролисттики) сильно отличаются от вегетативных листьев (рис. 115). Они собраны в шишку и имеют форму суженной книзу чешуи, на нижней поверхности которой находятся многочисленные группы

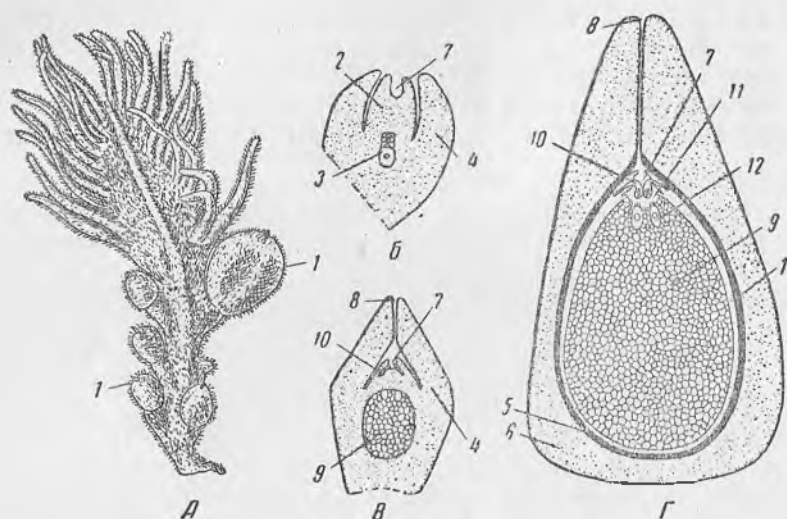


Рис. 114. Мегаспорофилл, семечки саговника и их развитие. А — мегаспорофилл цикаса (*Cycas revoluta*) с семечками; Б — образование мегаспор; мегаспора прорастает и образует мегагаметофит (заросток женский); В — проросшая мегаспора в семечке; Г — семечка до предстоящего соединения гамет.

1 — семечки, 2 — нуцеллус, 3 — мегаспоры, 4 — интегумент, 5 — твердый слой, 6 — мясистый, слой 7 — пыльцевая камера, 8 — микропиле, 9 — мегагаметофит (женский заросток), 10 — микрогаметофит (мужской заросток), 11 — архегонияльная камера, 12 — яйцо.

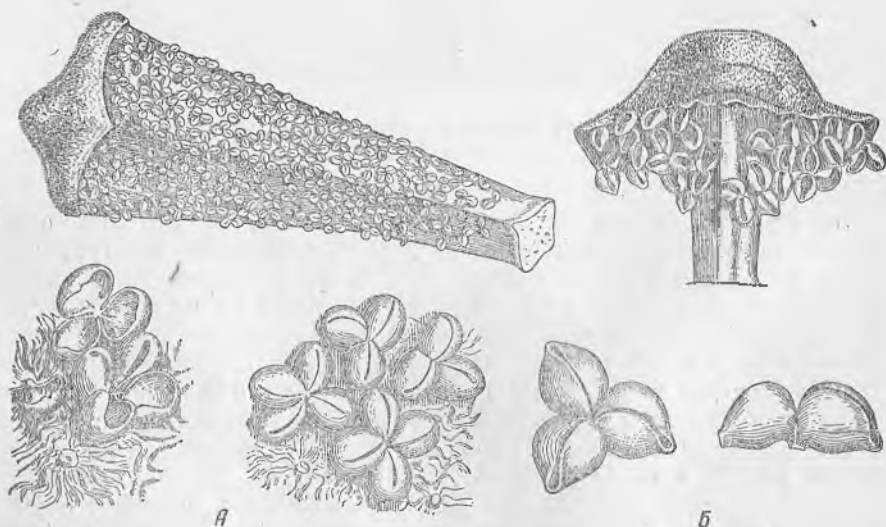


Рис. 115. Микроспорофиллы саговниковых. А — микроспорофилл цикаса (*Cycas circinalis*); Б — то же, камии (*Zamia integrifolia*), внизу их пыльники.

микроспорангиев (соросов). Внутри микроспорангиев из клеток археспория (при редукционном делении), образуются в большом количестве тетрады микроспор (т. е. мужских спор полового размножения), которые называются пылинками. Пылинка — округлой формы и одета двумя оболочками — внутренней — и птнпой — и внешней — более толстой — экзиной. Содержимое пылинки состоит из густой протоплазмы и ядра. Пылинка прорастает в микроспорангии и образует три клетки, остающиеся внутри своей оболочки: одна из них — вегетативная маленькая клетка — единственная клетка заростка (проталлиальная клетка, заростковая), средняя клетка генеративная (антеридиальная) делится на две клетки, одна из которых (сперматенная) образует два кубаревидных крупных (0,25 мм) сперматозоида с многочисленными спирально расположенными на нем жгутиками, что происходит после того, как она попадает на нуцеллус. Третья клетка более крупная и представляет собой клетку-трубку (гаусториальная клетка), из которой развивается гаусторий и пыльцевая трубка (рис. 116).

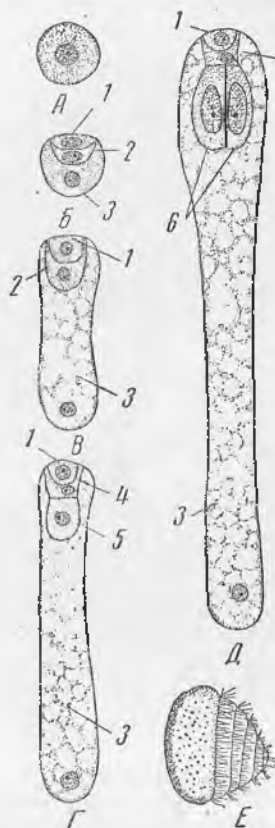


Рис. 116. Стадии развития микрогаметофита саговника (*Zamia*). А, Б — стадии проходят в микроспорангии; В, Г, Д — пыльцевая трубка, развивающаяся при проникновении к нуцеллусу; А — микроспора; Б — трехклеточный микрогаметофит (пыльцевое зерно) к моменту освобождения из микроспорангия; В — ранняя стадия «прорастания» пыльцевого зерна; Г — генеративная клетка разделилась на клетку-ножку и сперматенную клетку; Д — сперматенная клетка разделилась на два антерозоида; Е — зрелый антерозид.

1 — проталлиальная клетка, 2 — генеративная клетка, 3 — вегетативная клетка (или клетка-трубка), 4 — клетка-ножка, 5 — сперматенная клетка, 6 — незрелые антерозиды.

Когда пылинка переносится с помощью ветра (или реже с помощью насекомого) на семязпочку, она попадает через пыльцевход в пыльцевую камеру, т. е. происходит опыление, клетка-трубка начинает разрастаться, прорывает экзину и врастает в ткань нуцеллуса, благодаря чему с помощью гаустория происходит ее питание за счет ткани нуцеллуса. Затем образуется пыльцевая трубка, она удлиняется и свешивается в пыльцевую камеру. Внутри образовавшейся длинной трубки находится клетка заростка и образовавшиеся теперь реснитчатые сперматозоиды. Оба сперматозоиды с помощью ресничек начинают двигаться в трубке, затем трубка

расплывается вблизи архегония, сперматозонды попадают в сахаристую жидкость пыльцевой камеры, подплывают к шейке архегония и проникают в архегоний. Один из сперматозондов соединяется с яйцеклеткой, т. е. происходит оплодотворение (рис. 117).

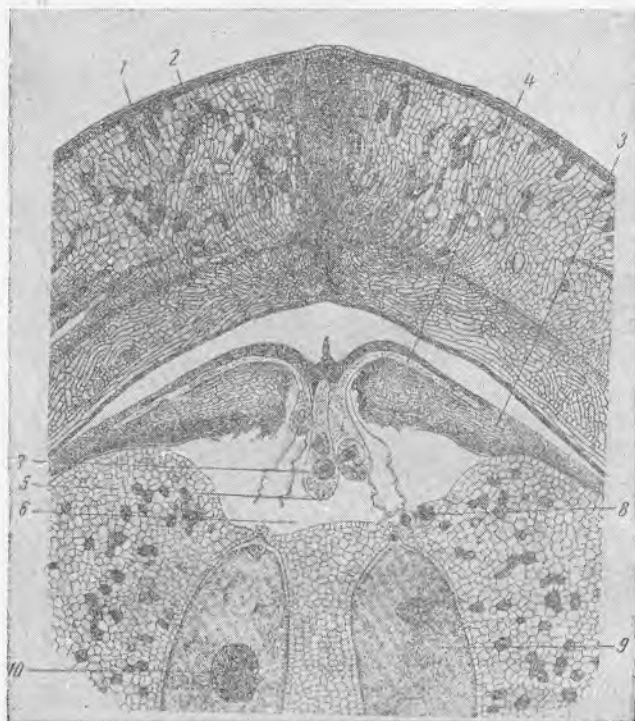


Рис. 117. Верхняя часть семязпочки саговника (*Dioon edule*) в момент оплодотворения.

Вверху два слоя — 1, 2, плотно сложенные оболочки семязпочки; остатки нуцеллуса — 3, со вросшими в него пыльцевыми трубками-гаусториями — 4, свободные концы пыльцевых трубок — 5, свешиваются в пыльцевую камеру — 6, три пыльцевых трубки еще не опорожнили своего содержимого, в средней видны 2 готовящихся выйти сперматозоида — 7, в правой трубке стадия созревания сперматозондов; две пыльцевых трубки опорожнили свое содержимое, два сперматозоида правой трубки — 8, плавают в капле жидкости из пыльцевой трубки и один из них стремится к оплодотворению лежащей внизу крупной яйцеклетки — 9, левая яйцеклетка уже подверглась оплодотворению и ее ядро — 10, на верхушке которого можно еще заметить контуры нашедшего мужского ядра, спустилось вниз.

Оплодотворенная яйцеклетка (зигота) тут же начинает прорастать и образовывать зародыш. Развитие зародыша идет за счет эндосперма семязпочки, т. е. заростка, в чем можно отметить некоторое сходство с папоротниками, где заросток также питает зародыш. Семязпочка, таким образом, превращается в семя.

Зрелое семя состоит из зародыша, эндосперма и оболочки, состоящей из остатков ткани нуцеллуса и покрова (интегумента).

Зародыш состоит из семядолей (первые листья), почечки — конуса нарастания стебля (эпикотиль), находящегося между семядолями, подсемядольного колена (гипокотиль) — зачаточного стебля и зачаточного корешка, одетого чехликом (рис. 118).

Зародыш и семя развиваются из яйцеклетки только одного архегония, а другой архегоний отмирает, если даже и происходит оплодотворение его яйцеклетки. Семя после периода покоя при подходящих условиях прорастает и развивается в новую особь растения.

Женский заросток (эндосперм) у цикасы развивается за счет пластических веществ материнского растения, но он не потерял еще способность к проявлению самостоятельности. Это доказывается тем, что заросток, будучи освобожден из нуцеллуса, при доступе света зеленеет и образует крахмал.

Особенность в строении семяпочки цикадовых, заключается в наличии покрова (интегумента), что является новообразованием, так как только нуцеллус и его производные могут быть признаны за мегаспорангий. Новыми образованиями являются также пыльцевход и пыльцевая камера, а также образование гаустория и пыльцевой трубки. Мегаспорангий не вскрывается, мегаспора остается внутри его.

Способность размножения у цикадовых обусловлена численностью образовавшихся семяпочек, в которых развивается мегаспора.

Наиболее распространенными из голосеменных растений умеренной зоны являются хвойные. Хвойные более обильны, нежели цикадовые, как по числу видов, так и по количеству особей в растительном покрове. Сюда относятся, главным образом, деревья и только немногие кустарники: сосны, ели, пихты, лиственницы, кедры, араукарии, кипарисы, можжевельники, туи и др.

В половом размножении хвойные имеют сходство с цикадовыми и отличия от них. Они могут рассматриваться как новый этап в развитии способа полового воспроизведения у растений. Возьмем, как пример, сосну обыкновенную (*Pinus silvestris*). Это крупное дерево, с ровным внизу неветвистым стволом и хорошо развитой кроной. Для нее характерны побеги двоякого рода: одни удлиненные покрыты буроватыми чешуями и другие укороченные, развивающиеся в их пазухах, заканчивающиеся двумя игловидными листьями — хвоей. Хвоя не отмирает и не опадает в течение трех лет.

Сосна — однодомное растение. Микроспоролистики собраны в мужские шишки. Они сидят не поодиночке, а собраны в довольно плотные колосовидные «соцветия», располагающиеся в основании побегов этого года (рис. 119). Шишка возникает в пазухе чешуйки,

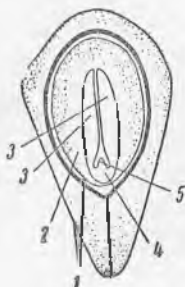


Рис. 118. Зрелое семя савговника (*Zamia*). Продольный разрез.

1 — семенная оболочка (два слоя), 2 — эндосперм, 3 — семядоли, 4 — гипокотиль, 5 — эпикотиль.

где должен был развиваться укороченный побег. Она имеет ось, на которой плотно размещены чешуйчатые микроспоролистки (микроспорофиллы), или тычинки с пленчатым, загнутым кверху концом. Каждая тычинка имеет на нижней поверхности два микроспорангия, или пыльника. Внутри пыльника при редукционном



Рис. 119. Ветка сосны обыкновенной (*Pinus silvestris*). А. а — ветка с колоском из мужских шишек (1) и семенными, или женскими, шишками (2), б — микроспорофиллы — левый с закрытыми, правый с раскрытыми микроспорангиями, в — мегаспорофиллы, или семенные чешуи; снизу (левый), видны две семяпочки, или мегаспорангии, правый — мегаспорофилл сверху, видна кроющая чешуя, а под ней семенная чешуя (или плодущая, или мегаспорофилл), в основании видны пылевые ходы семяпочек; г — семенная чешуя с двумя крылатыми семенами; д — семя с отделенным от него крылышком. Б — мужская шишка, отделенная от колоска.

делении из ткани археспория развиваются в массе тетрады микроспор или пылинки (пыльцы), т. е. мужских спор полового размножения. Пылинки имеют округлую форму. Содержимое их состоит из густой плазмы и ядра. Экзина образует два пузырьчатых сетчатых воздушных мешка, отходящих здесь по сторонам микроспоры от интины. Это способствует легкому переносу пыльцы течением воздуха при опылении.

При прорастании пылинки (микроспоры, или мужской споры полового размножения), что происходит в пыльнике (микроспоран-

гии), ядро ее клетки делится два раза, при этом образуются две новые клетки. Это две клетки мужского заростка, или проталлиальные клетки. Они скоро рассасываются, а исходное ядро вновь делится, в результате чего образуется внутри материнской клетки полукруглая антеридиальная (или генеративная) клетка, а основная остается вегетативной клеткой микро-

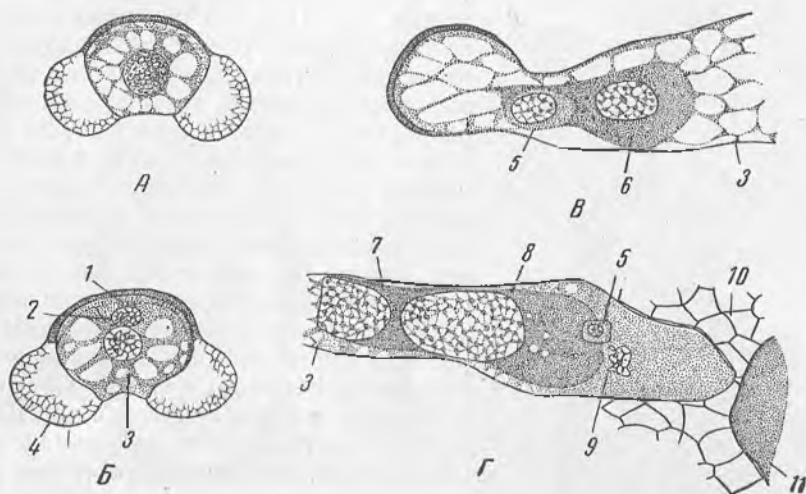


Рис. 120. Пыльцевое зерно (микроспора) сосны обыкновенной (*Pinus silvestris*). А — микроспора; Б — микрогаметофит (пыльцевое зерно) во время освобождения из микроспorangия; В — генеративная клетка разделилась на клетку-ножку и сперматогенную клетку; Г — конец трубки перед оплодотворением.

1 — дегенерировавшая проталлиальная клетка, 2 — генеративная клетка, 3 — вегетативная клетка (клетка-трубка), 4 — сетчатые воздухоносные пузырьки, 5 — клетка-ножка, 6 — сперматогенная клетка, 7 — второй мужской спермий, 8 — первый мужской спермий, 9 — ядро вегетативной клетки, 10 — клетки мегagamетофита, 11 — цитоплазма яйца.

споры, из которой затем при оплодотворении образуется пыльцевая трубка с вегетативным ядром. После процесса прорастания пыльцы пыльники микроспorangия лопаются и пыльца разносится ветром и попадает на женские шишки (рис. 120).

Женские шишки образуются поодиночке или по две на верхних удлиненных побегов. Молодые шишки красноватого цвета. На их оси располагаются очень тесно друг к другу два рода чешуй: маленькие пленчатые бесплодные кроющие чешуи, а в их пазухах крупные мясистые с утолщенным внешним краем — плодущие, или семенные, чешуи (мегаспоролистки-мегаспорофиллы). На их верхней стороне у основания находятся две овальные семяпочки (мегаспorangии), на верхушке которых расположен пыльцевход (микропиле). Пыльцевход обращен к оси шишки, вблизи места прикрепления плодущей чешуи. Снаружи семяпочки покрыты инте-

гументом, а внутренняя часть занята нуцеллусом. Вскоре после закладки семязпочки в глубине ее нуцеллуса выделяется крупная клетка, богатая содержимым. Это материнская клетка мегаспор. Она делится дважды (при редукционном делении ядра) в результате

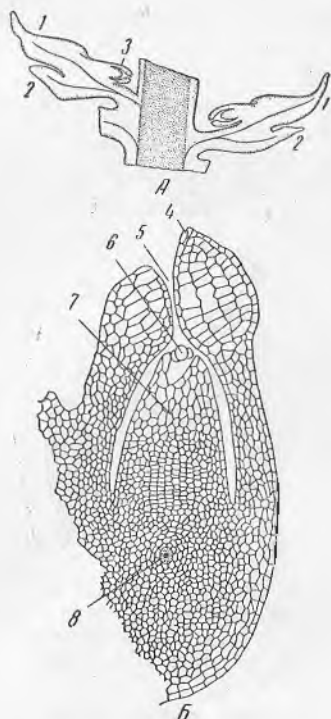


Рис. 121. Опыление у сосны (*Pinus silvestris*). А — продольный разрез через чешуй шишки; Б — продольный разрез через семязпочку в увеличенном виде в период опыления.

1 — плодущая чешуя, 2 — покровная чешуя, 3 — семязпочка, 4 — интегумент семязпочки, 5 — микропиле, 6 — пыльцевое зерно, 7 — нуцеллус, 8 — материнская клетка мегаспоры.

клеток отличается более (рис. 122).

Пыльца, перенесенная ветром, попадает через микропиле на нуцеллус. Она остается там до следующего лета, когда из мегаспоры сформируется женский заросток (эндосперм) с архегониями. По их формировании пыльца прорастает, образует длинную пыльцевую трубку, одетую интиной, которая внедряется в нуцеллус и направляется к архегонию. Здесь в переднем конце трубки нахо-

чего образуется тетрада, из расположенных в один ряд клеток — мегаспор (т. е. женских спор полового размножения, рис. 121). Из них нижняя клетка разрастается, одевается оболочкой и вытесняет остальные три клетки, которые рассасываются. Мегаспора сильно разрастается, затем прорастает. Ее клеточное ядро делится, дает многочисленные ядра, обособляющиеся затем в клетки, расположенные в постенном слое протоплазмы мегаспоры. Затем эти клетки, размножаясь, заполняют содержимое мегаспоры. Эта вновь образующаяся ткань и является женским заростком (мегагаметофитом), или эндоспермом и занимает срединную часть нуцеллуса, а периферическая часть нуцеллуса составляет теперь стенку мегаспорангия. Вокруг нуцеллуса еще ранее образуется валик, который разрастаясь от основания нуцеллуса превращается в покров (интегумент) семязпочки.

Из двух поверхностных клеток эндосперма вблизи пыльцевхода образуются два архегония. В архегонии находится крупная яйцеклетка с ядром, густой плазмой и вакуолями. Брюшная канальцевая клетка, хотя и образуется, но вскоре исчезает. Шейка архегония состоит из четырех клеток и не содержит канальцевых клеток и самого канала. Прилежащий к яйцеклетке слой клеток эндосперма превращается в выстилающий слой архегония. Этот слой

дится ядро вегетативной клетки. В это время антеридиальная клетка пыльцы делится на две: базальную клетку (клетку-ножку) и спермагенную (генеративную) клетку. Базальная клетка затем расплывается, ее ядро переходит в пыльцевую трубку. Спермагенная клетка увеличивается в размере и образует две половые клетки — спермии, с крупным ядром и тонким слоем протоплазмы. До-

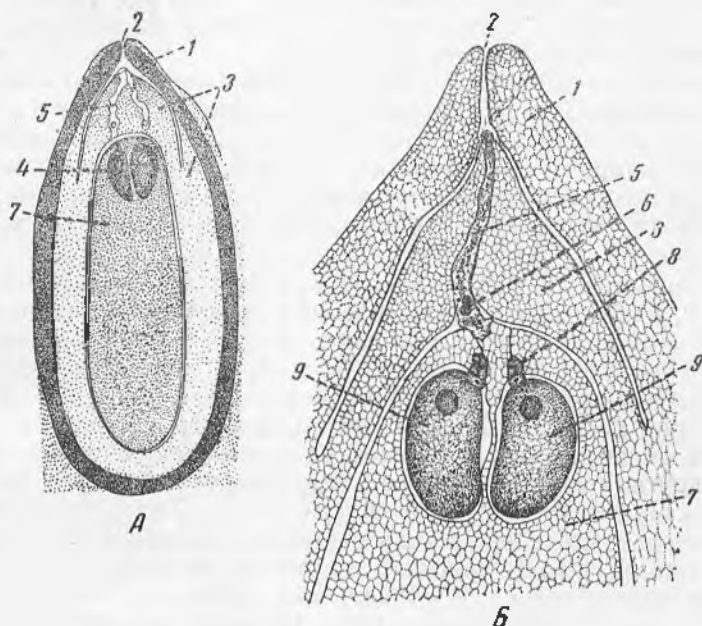


Рис. 122. Продольный разрез через семязпочку (А) и ее верхушку (Б) во время оплодотворения.

1 — интегумент (покров) семязпочки, 2 — микропиле (семяход, пыльцевход), 3 — нуцеллус («ядро» семязпочки), 4 — два архегония, 5 — пыльцевая трубка и два спермия (6) в ней, 7 — первичный эндосперм, или заросток, с двумя архегониями, 8 — шейка архегония, а под ней брюшная канальцевая клетка, затем вскоре отмирающая, 9 — яйцеклетка

стигнув архегония, пыльцевая трубка лопається близ его шейки и один из спермиев, выскальзывая из трубки, попадает в архегоний и сливается с яйцеклеткой. Из оплодотворенной яйцеклетки, т. е. из зиготы, развивается зародыш за счет запасных веществ клеток эндосперма. Сформировавшийся зародыш состоит из семядолей, подсемядольного колена и прикрытого чехликом корня. Между семядолями находится почечка. Зародыш окружен остатками нуцеллуса и с внешней стороны защищен кожурой, в которую превращается покров семязпочки. Таким образом вся семязпочка превращается в семя. К моменту созревания семян осенью женская шишка разрастается, цвет ее изменяется и вместо зеленого становится бурым, чешуи шишки подсыхают, расходятся, семена выпа-

дают, т. е. происходит их рассеивание. Семена, попав в благоприятные условия, прорастают, и зародыш развивается в новое растение.

Половой процесс хвойных отличается от такового у голосеменных тем, что у хвойных нет ресничек на мужских гаметах — спермиях, как у сперматозоидов или антерозоидов саговниковых, семяпочка не имеет пыльцевой камеры. Пылинка, попадая на нуцеллус, образует пыльцевую трубку, продвигающуюся через его ткань к архегониям, а гаустория, служащего для прикрепления пыльцы, как то имеет место у саговника, не образуется.

Размножение и половой процесс у покрытосеменных, или цветковых, растений. Процесс полового размножения у покрытосеменных растений (или скрытосеменных), представляющих высший этап исторического развития растений, имеет некоторые сходные черты с голосеменными растениями (особенно хвойными), но и много своего, отличного, свойственного только покрытосеменным растениям.

Особенностью покрытосеменных растений является образование цветка, как органа приспособленного к половому размножению.

Внешнюю часть цветка составляют покровы, околоцветник, часто в виде лепестков и чашелистиков. В центральной части цветка расположены один или несколько мегаспорофиллов, или плодolistиков, образующих пестик. Пестики цветка (один или несколько) составляют гинецей. Вокруг гинецея располагаются в том или ином числе, кругами или спирально, микроспорофиллы, или тычинки, которые составляют андроцей (рис. 123). Пестик является особенностью покрытосеменных, или цветковых, растений. Он состоит из одного завернутого и сросшегося своими краями плодolistика (мегаспорофилла) или из нескольких сросшихся между собой краями плодolistиков (рис. 124). Нижняя расширенная часть пестика, которая носит название завязи, состоит из одного или нескольких гнезд. Наверху пестик продолжается в утонченную его часть, называемую столбиком. Столбик заканчивается рыльцем. Рыльце называется сидячим, когда столбик не развит и оно сидит прямо на завязи. Внутри полости завязи, обычно по краям плодolistиков (на семяносе, или плаценте), располагаются одна или несколько семяпочек (мегаспорангиев), сидящих своим основанием на ножке, семяножке. Семяпочка возникает на плаценте в виде бугорка из паренхимных клеток. Это будущий нуцеллус, который затем разрастается и облекается одним или двумя покровами (интегументами), появляющимися вначале в виде валиков в основании нуцеллуса.

Место прикрепления семяпочки к семяножке называется рубчиком. Центральную часть семяпочки занимает нуцеллус (мегаспорангий), прикрытый с внешней стороны двумя (или реже одним) покровами, или интегументами. Внутренний интегумент обрастает нуцеллус, но не смыкается над его верхушкой, где остается, таким образом, канал, через который пыльцевая трубка проникает в нуцеллус. Это микропиле, или семявход. Наружный интегу-

мент короче внутреннего и не достигает наверху его краев. Место в основании семяпочки, где нуцеллус срастается с интегументом, носит название халазы (рис. 125).

Число семяпочек колеблется для одной завязи у разных растений от одной до нескольких сотен (у орхидей даже сотен тысяч).

Вскоре после образования нуцеллуса одна из его верхних клеток

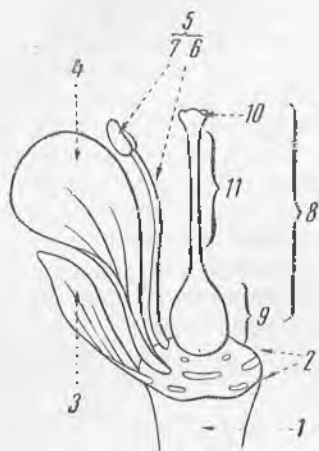


Рис. 123. Части цветка (схема).

1* — цветоножка, 2 — цветоложе, 3 — чашелистик, 4 — лепесток, 5 — тычинка, 6 — тычиночная нить, 7 — пыльник, 8 — пестик, 9 — завязь, 10 — рыльце, 11 — столбик. (По Н. М. Жуковскому).

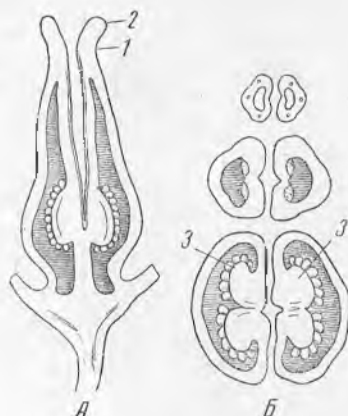


Рис. 124. Строение пестика камнеломки (*Saxifraga cordifolia*).

А — продольный разрез, Б — поперечный разрез на разных высотах: 1 — столбик, 2 — рыльце, 3 — плаценты (семяносьцы) с сидящими на них семяпочками.

подкожного (субэпидермального) слоя начинает разрастаться. Это археспориальная клетка. При двукратном делении (первом редукционном и втором гомеотипном) образуется четыре (тетрада) расположенных одна над другой клетки мегаспоры (т. е. женские споры полового размножения); иногда вторичное деление с образованием клеток происходит только в верхней клетке и получаются три расположенных одна над другой клетки. Нижняя мегаспора начинает разрастаться, и из нее образуется зародышевый мешок, а сестринские мегаспоры постепенно разрушаются. В дальнейшем первичное ядро зародышевого мешка делится на два. Образовавшиеся два ядра расходятся к полюсам зародышевого мешка. Здесь каждое из них делится двукратно. Получается на полюсах зародышевого мешка по четыре ядра. Вскоре из четырех ядер у каждого полюса обособляется по одному ядру, которые направляются к середине зародышевого мешка. Это полярные ядра. Здесь они сближаются, а затем, сливаясь, образуют вторичное, или центральное, ядро зародышевого мешка. Три

оставшиеся ядра, расположенные в конце, противоположном от микропиле, облекаются протоплазмой и образуют три клетки. Они называются антиподами. Три ядра, лежащие у микропиле, также облекаются протоплазмой и образуют три клетки. Одна из них — средняя — более крупная, с ядром, расположенным в нижней

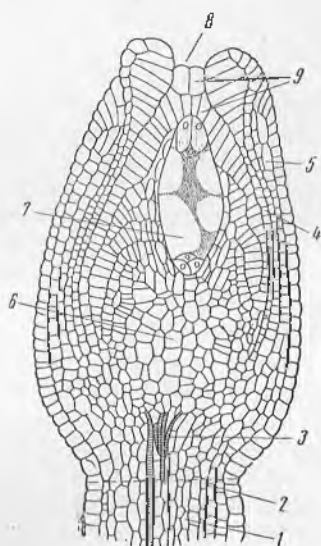


Рис. 125. Семяпочка одного из видов дикой гречихи (*Polygonum divaricatum*) в продольном разрезе.

1 — семяножка, 2 — рубчик, 3 — халаза, 4 — внутренний покров (интегумент), 5 — наружный покров (интегумент), 6 — ядро семяпочки (нукеллус), 7 — зародышевый мешок, 8 — пыльцевход (микропиле), 9 — ткань ядра семяпочки (нукеллус) над зародышевым мешком.

части клетки и с вакуолью в верхней ее части, является яйцеклеткой. Две другие, расположенные по бокам от нее, с обратным взаиморасположением в них ядер и вакуоли, носят название вспомогательных клеток, или синергид. Все вместе они носят название яйцевого аппарата. Середину зародышевого мешка заполняют вакуоли и протоплазма, в которой и находится вторичное ядро, образуя вторичную, или центральную, клетку (рис. 126).

При сравнении голосеменных и споровых растений в построении зародышевого мешка и семяпочки пытаются найти соответствия в строении семяпочки голосеменных и спорангия споровых.

Считают, что плодолостик соответствует мегаспорофиллу споровых, чешуйкам хвойных и мегаспорофиллам саговников. Мегаспоры имеют полное соответствие у всех этих групп растений. Полагают, что нукеллус с мегаспорой можно считать соответствующим мегаспорангию разноспоровых, а самый нукеллус соответствующим его стенке. Покровы семяпочки голосеменных и покрытосеменных не находят соответствия у споровых. Сравнения с покрывальцем (индузием) не дает возможности признать это правильным, так как покрывальце в процессе образования развивается из ткани спорофилла, а покровы семяпочки из тканей самой семяпочки¹.

В зародышевом мешке, в каждой из двух групп клеток по концам зародышевого

мешка, видят соответствия архегониям упрощенного типа, причем синергиды являются клетками шейки, а полярные ядра — канальцевой клеткой. Заросток здесь не образуется, а лишь два архегония. Но ряд особенностей зародышевого мешка и процесса оплодотворения у покрытосеменных при этих сравнениях не находят объяснений.

После образования яйцеклетки, синергид, антипод и вторичной, или центральной, клетки яйцеклетка зародышевого мешка готова к оплодотворению (рис. 127).

В цветке вокруг пестика в том или ином количестве размещаются тычинки (микроспорофиллы), состоящие из нити и

¹ Правильнее всего считать интегументы стерилизованными остатками сестринских мегаспорангиев, исчезнувших в филогенезе.

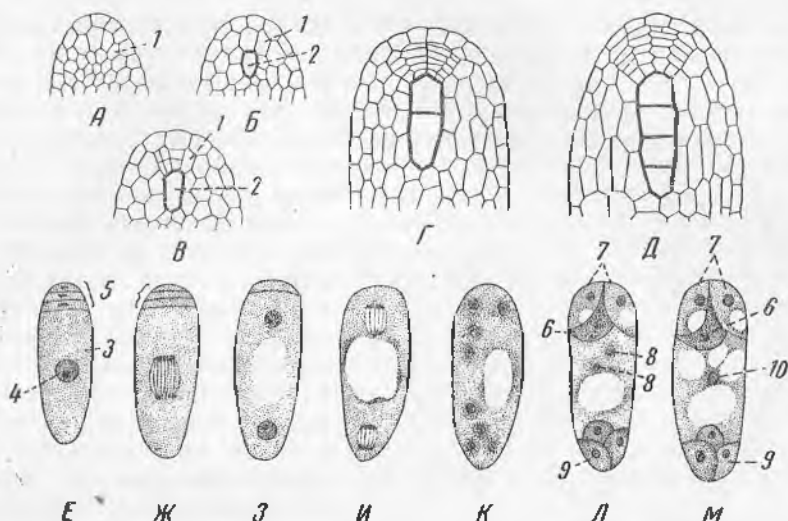


Рис. 126. Образование и развитие зародышевого мешка (мegasпоры покрытосеменных) — (схематично): А, Б, В — возникновение археспория (материнской клетки) зародышевого мешка; Г, Д — редукционное деление ядра клеток археспория, приводящее к образованию тетрады (четырёх) клеток; Е — нижняя клетка тетрады даёт начало зародышевому мешку, а три верхних отмирают; Ж—Л—прорастание мегаспоры (зародышевого мешка) и образование яйцеклетки (мегагаметы); М — в результате слияния полярных ядер образовалось вторичное, или развитие семязпочки и мегагаметофита.

1 — нуцеллус, 2 — археспорий, 3 — зародышевый мешок, 4 — первичное ядро зародышевого мешка, 5 — три верхних клетки, 6 — яйцеклетка, 7 — синергиды, 8 — полярные ядра, 9 — антиподы, 10 — центральное ядро вторичной, или центральной, клетки зародышевого мешка.

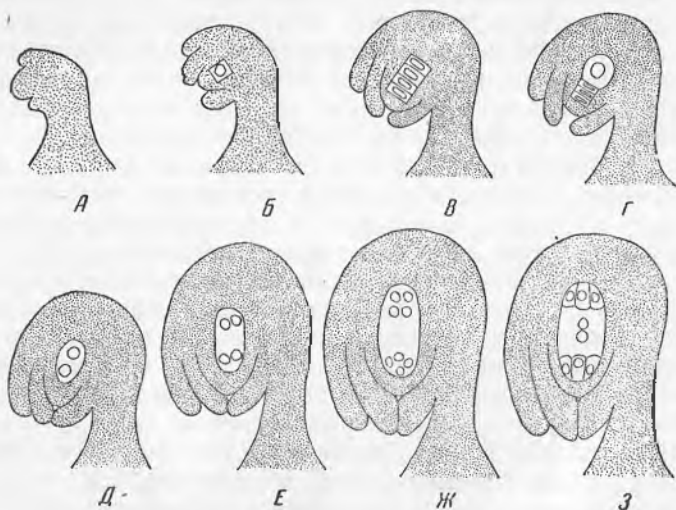


Рис. 127. Диаграмма, показывающая на продольном сечении развитие семязпочки и мегагаметофита.

пыльника. Пыльник состоит из двух половинок, соединенных между собой связником. Каждая половинка пыльника состоит из двух пыльцевых гнезд, или пыльцевых мешков (микроспорангиев), в которых развиваются тетрады микроспор, или пылинок (рис. 128).

Пыльцевые гнезда образуются из тканей связника. В однородной

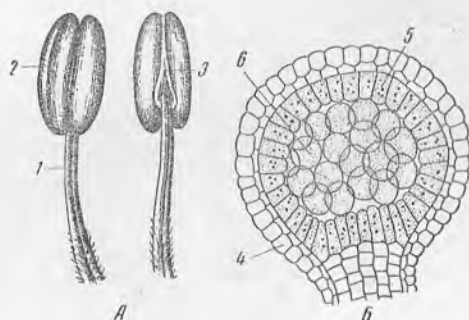


Рис. 128. Строение тычинок. А—тычинки белены (*Hyoscyamus niger*); Б—строение молодого пыльцевого мешка окопника (*Symphytum*) в поперечном разрезе: слева — вид тычинки спереди; справа — то же, сзади.

1 — тычиночная нить, 2 — пыльцевой мешок, 3 — связник, 4 — оболочка пыльцевого мешка, 5 — выстилающий слой, 6 — споро- или пыльцеобразующая ткань.

паренхиме молодого будущего двугнездного пыльника вскоре после его возникновения происходят преобразования. Клетки подкожного слоя, лежащие попарно вдоль продольной оси развивающегося пыльцевого гнезда в четырех углах пыльника, делятся при своем образовании тангентальной перегородкой на два слоя. Внутренний слой клеток (из образовавшихся) называется археспорием. Он является исходным для последующего образования материнских клеток пыльцы. Оболочки этих клеток утолщаются, а протоплазматическое содержимое сильнее преломляет свет. Они начинают делиться только ради-

альными и горизонтальными перегородками, в результате чего образуется на месте их вогнутый внутрь слой клеток, видимый в разрезе как дуга. Если же у некоторых растений деление происходит и в тангентальном направлении, то образуется округлый валик, расположенный вдоль развивающегося пыльцевого гнезда. Этот валик имеет заостренные концы вверх и вниз.

В это же время в наружном от археспория слое клеток, находящемся под слоем кожицы, происходит возникновение тангентальных перегородок, а затем радиальных и горизонтальных. В результате образуется три слоя клеток, покрывающих друг друга. Дальнейшие их изменения различны, как различна и их функция. Клетки самого внутреннего из этих слоев, делясь горизонтальными и радиальными перегородками, образуют паренхиматические клетки кубической формы. Затем эти клетки разрастаются в радиальном направлении, а протоплазма их становится плотной и желтого цвета. Такого рода изменения претерпевает и слой клеток паренхимы связника, прилегающий с противоположной стороны к клеткам археспория. Таким образом, образовавшийся слой клеток со всех сторон окружает гнездо клеток археспория. Поэтому он получил название выстилающего слоя. В дальнейшем, при

образовании пылинки из клеток археспория, выстилающий слой исчезает, так как идет на питание пылинки и образование наружного утолщения их оболочек. Также исчезает и средний слой, так как и его клетки идут на питание пыльцы. В клетках слоя, прилегающего снаружи к среднему слою, т. е. третьего слоя, происходит скопление крахмала, а затем в оболочке появляется утолщение в виде полосок, которые не захватывают наружных стенок. Они способствуют в дальнейшем вскрыванию пыльниковых гнезд путем растрескивания кожицы по длине пыльника. Этот наружный из трех слоев, лежащий непосредственно под эпидермисом, называется фиброзным, или волокнистым, слоем. Он вместе с кожицей пыльника составляет стенку зрелого пыльникового гнезда (рис. 129).

Вскрывание пылевых гнезд происходит вследствие подсыхания кожицы и сократительных движений оболочек волокнистого (фиброзного) слоя. В тех местах покровных тканей гнезд, где нет фиброзного слоя, происходит их разрыв. Края тканей в месте разрыва загибаются спирально внутрь, что способствует высыпанию пылинки (рис. 130).

Одновременно с изменениями в слоях клеток, лежащих между эпидермисом и гнездом клеток археспория, происходят изменения и в археспории. Клетки его размножаются и дают клетки пыльцы. Каждая из них при редукционном делении образует четыре пылинки (тетраду) или четыре пылевых зерна (т. е. микроспоры), или мужские споры полового размножения. Каждая пылинка облекается новой целлюлозной оболочкой, а оболочки, образовавшие эти пылинки клеток (материнских), растворяются. Четверки пылинки, таким образом, разъединяются и получают возможность для своего роста, хотя у некоторых растений они так и остаются соединенными по четыре вместе, в виде тетрады (например, у вересковых).

Образовавшиеся пылинки имеют различную величину и форму, характерную для каждого вида растений. Каждая пылинка состоит из двух оболочек: внутренней сплошной — интины, построенной из пектиновых веществ, и внешней — экзины, в которой имеются отверстия или утонченные места. Экзина, кроме того, часто имеет различного рода выросты на своей поверхности, редко ее поверхность бывает гладкой.

Содержимое только что образовавшейся пылинки (микроспоры) состоит из одного крупного ядра и плотной протоплазмы с большим количеством запасных веществ. При прорастании пыльцы (микроспоры) происходит деление ядра и образуется второе ядро, обособляющееся затем в особую клетку, лежащую свободно в плазме пылевого зерна. Она имеет удлинненную веретенообразную форму и бывает прижата к оболочке пылинки, а затем перемещается внутрь материнской клетки и лежит в ней. Это генеративная клетка, из которой затем развиваются две мужские оплодотворяющие клетки — спермии (гаметы).

Основная клетка микроспоры, заполняющая остальную большую

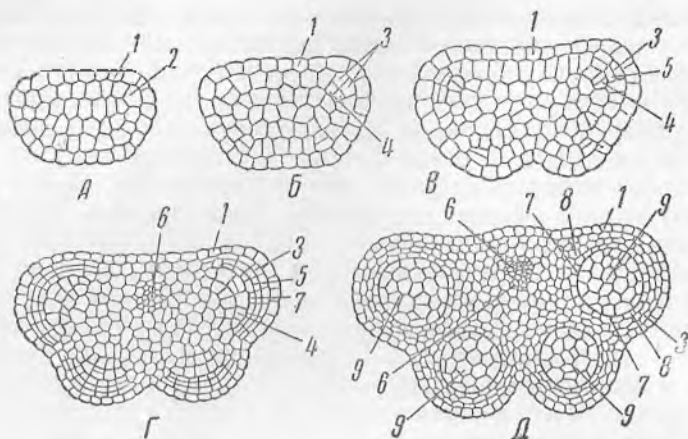


Рис. 129. Образование пыльцы в молодом пыльнике окопника лекарственного (*Symphytum officinale*). Поперечные разрезы пыльников различного возраста (А—Д); Д — молодой вполне образовавшийся пыльник с четырьмя гнездами.

1 — кожица, или эпидермис, пыльника, 2 — клетка субэпидермального слоя, из которой развивается гнездо пыльника, 3 — фиброзный слой (эндотехий), 4 — клетки археспория, 5 — питательный слой, 6 — сосудистый пучок связника, 7 — эпителиальный слой, 8 — выстилающий слой, 9 — четыре гнезда пыльников с материнскими клетками.

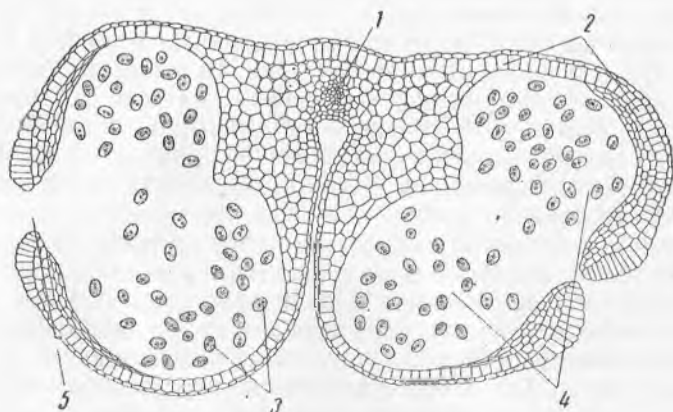


Рис. 130. Поперечное сечение через пыльник во время освобождения пыльцевых зерен.

1 — жилка связника, 2 — механическая ткань, 3 — пыльцевые зерна, 4 — пыльцевой мешок (микроспorangий), 5 — место вскрытия пыльцевого мешка.

часть пыльцевого зерна, носит название вегетативной клетки. Ее можно сравнить с заростком мужского гаметофита (микрогаметофита), генеративную клетку можно считать соответствующей материнской клетке сперматозоидов саговников, или материнской клетке спермиев хвойных.

При прорастании клетки-пылинки (рис. 131), представляющей собой спору полового размножения, происходит внутри ее протопласта образование генеративной клетки, т. е. материнской клетки гамет.

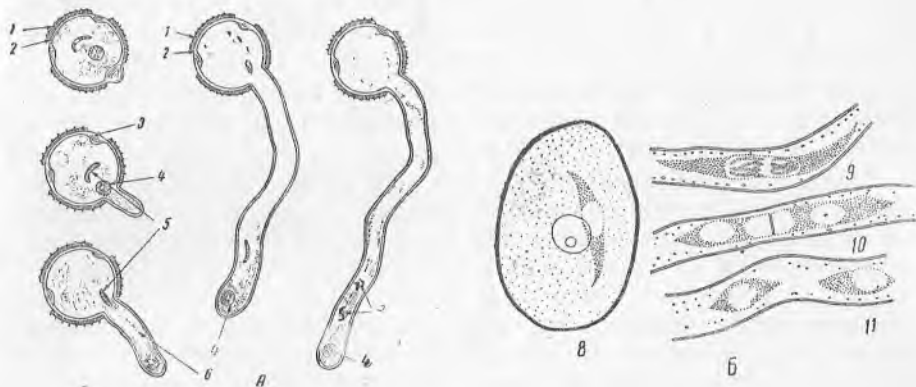


Рис. 131. Развитие мужского гаметофита. А — прорастание пыльцы, рост пыльцевой трубки и образование спермиев; Б — те же процессы, наблюдаемые при сильном увеличении. Обозначения:

1 — экзина, 2 — интина, 3 — ядра, 4 — вегетативное ядро, 5 — генеративное ядро, 6 — пыльцевая трубка, 7 — два спермия (схема), 8 — двухядерная пыльца, 9 — деление генеративной клетки, 10, 11 — ясно видны спермий-клетки.

После образования генеративной клетки в пыльцевом зерне, пылинки вскрываются, пыльца высыпается из них и тем или иным способом (с помощью насекомых, ветра, воды) попадает на рыльце. Здесь происходит образование пыльцевой трубки за счет выпячивания интины, проходящей через отверстия или поры экзины. Таким образом, рост пыльцевой трубки есть рост вегетативной клетки пыльцевого зерна.

Пыльцевая трубка проникает в виде тонкой нити сквозь рыхлую ткань рыльца и стенок к семяпочке, через ее покровы или через пыльцевход. Затем, через остатки нуцеллуса, она проникает в зародышевый мешок, оболочка которого в месте прикосновения пыльцевой трубки растворяется.

Во время роста пыльцевой трубки в нее переходит плазма, ядро вегетативной клетки и генеративная клетка. Обычно здесь (реже в пыльцевом зерне) происходит образование двух оплодотворяющих клеток спермиев (гамет).

Пыльцевая трубка входит в зародышевый мешок между синергидами или между одной из синергид и стенкой мешка и, достигнув яйцеклетки, лопается и из нее выскальзывают обе оплодотворяющие клетки с их генеративными ядрами. Ядро вегетативной клетки разрушается в пыльцевой трубке.

Войдя в зародышевый мешок, одна из оплодотворяющих клеток направляется в середину его и соединяется со вторичной клеткой, образуя вегетативную клетку зародышевого мешка, а другая оплодотворяющая клетка соединяется с яйцеклеткой, образуя зиготу. Происходит таким образом двойное оплодотворение, что составляет особенность покрытосеменных растений (рис. 132). Это крупное открытие было сделано и впервые описано нашим русским ученым С. Г. Навашиним.

Вытянутость оплодотворяющих клеток и заостренная форма их заднего конца дают возможность предполагать их активное передвижение в зародышевом мешке.

После оплодотворения начинается прорастание зиготы. В результате развития зиготы образуется зародыш, а из вторичной клетки зародышевого мешка развивается эндосперм, который иногда называют вторичным эндоспермом, в отличие от эндосперма голосеменных. Эндосперм голосеменных растений, как указывалось выше, является заростком, образующимся в результате прорастания макроспоры. Эндосперм же покрытосеменных имеет совершенно иное происхождение и является особым образованием. Иногда его называют «белком».

После соединения с мужской гаметой ядро вторичной клетки начинает энергично делиться, образуя постенный слой сначала ядер, а потом и клеток внутри зародышевого мешка. При последующем размножении клеток образующийся таким образом эндосперм заполняет всю полость зародышевого мешка. В клетках эндосперма откладываются запасные питательные вещества (крахмал, масло), что затем используется развивающимся зародышем. Зародыш или до конца использует для своего питания эндосперм, или часть его остается для питания зародыша при его последующем прорастании.

Образовавшаяся после оплодотворения яйцеклетки зигота одевается оболочкой, плотно примыкающей к оболочке зародышевого мешка.

Затем клетка-зигота начинает расти и делиться один или несколько раз поперечными перегородками относительно оси зародышевого мешка.

Из внутренней, находящейся ближе к центру зародышевого мешка, клетки впоследствии развивается зародыш, а верхние, т. е. находящиеся ближе к микропиле, образуют подвесок, который, разрастаясь в длину, вдвигает начавший образовываться зародыш в ткань эндосперма. Нижняя клетка, дает начало образованию за-

родыша, при возникновении взаимно перпендикулярных, а затем тангентальных перегородок. В результате образуется вначале шаровидное тело, зародышевый шарик из восьми клеток, из которых затем четыре клетки со стороны подвеска идут на образование

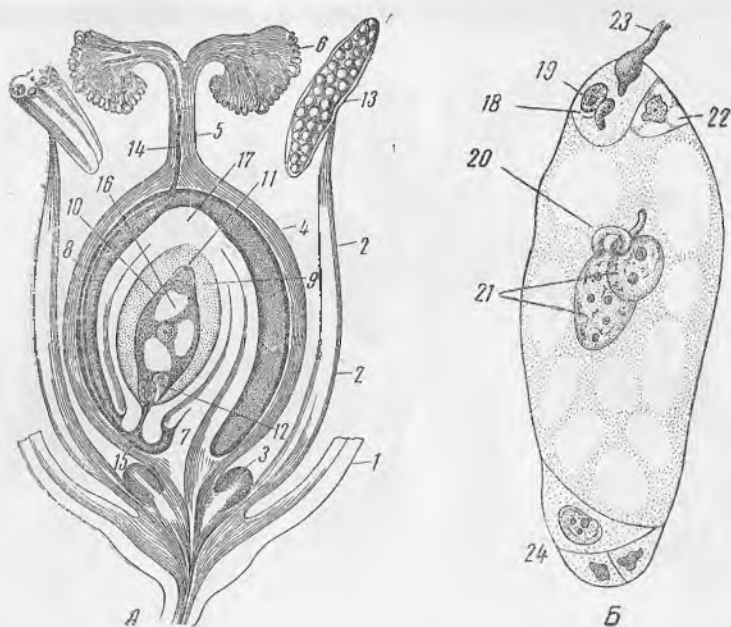


Рис. 132. Оплодотворение. А — схематическое изображение завязи и семяпочки в момент оплодотворения; Б — двойное оплодотворение у лилии (*Lilium*); один спермий сливается с яйцеклеткой, второй с центральной клеткой.

1 — цветочные покровы (нижней части околоцветника). 2 — две тычинки, пыльник одной (слева) разрезан поперек, другой (справа) вдоль. 3 — нектарники. 4 — завязь с одной обратной семяпочкой, 5 — столбик, 6 — рыльце, 7 — семяпочка, 8 — внешний и внутренний покровы (интегумент). 9 — нуцеллус, 10 — зародышевый мешок, 11 — антиподные клетки, 12 — яйцеклетка с двумя синергидами, 13 — пыльники, 14 — пыльцевая трубочка, одна из них тянется через столбик до семязвода семяпочки, 15 — семязвод, или микропиле, 16 — васкулы, 17 — халаза, 18 — один спермий, 19 — яйцеклетка, 20 — второй спермий, 21 — полярные ядра, 22 — синергиды, 23 — конец пыльцевой трубки, 24 — антиподы.

корешка с подсемядольным коленом, а другие четыре — на образование семядолей с находящейся между ними почечкой.

При образовании семядолей нижняя поверхность шарика делается плоской. На этой поверхности затем появляются два (у двудольных) бугорка — будущие две семядоли. Под ними развивается подсемядольное колено, продолжающееся по направлению к подвеску и переходящее в первичный корешок, который обращен, таким образом, к пыльцевходу. Здесь от клетки подвеска, примыкающей к зародышевому шарiku, образуется ткань,

прикрывающая верхушку корешка. Между семядолями у них основания развивается почка, представляющая зачаток первичного побега растения (рис. 133).

У однодольных начавший развиваться зародыш имеет более вытянутую форму. Стеблевая почка зародыша развивается в углублении зародыша на границе между семядолей и первичным

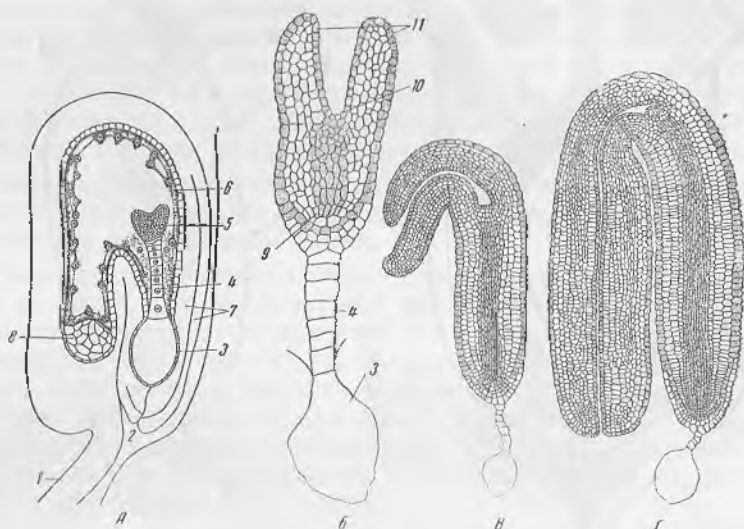


Рис. 133. Образование и развитие зародыша у пастушьей сумки (*Capsella bursa pastoris* из крестоцветных). А — продольный разрез семяпочки (схема); начальная стадия развития зародыша; Б — стадия видимого развития семядолей, эпикотили и гипокотили; В—Г — дальнейшее развитие зародыша с развитием тканей в нем.

1 — семяножка, 2 — микропиле, 3 — базальная клетка подвеска, 4 — подвесок, 5 — зародыш, 6 — эндосперм, 7 — интегумент, 8 — нуцеллярная ткань, 9 — гипокотиль, 10 — эпикотиль, 11 — семядоли.

корешком. Поэтому на поверхности зародыша однодольного растения замечается небольшая щель, где помещается почка.

Как только сформируются основные части зародыша, дальнейший его рост и развитие прекращается, и семяпочка постепенно превращается в семя, которое включает зародыш, обращенный своим первичным корешком к микропиле; зародыш прикрыт остатками нуцеллуса и покровами семяпочки. Покровы семяпочки часто вместе с остатками нуцеллуса носят название кожур семени. Степень развития зародыша в семени различна. Он слабо развит у орхидных, у паразитических.

Если при своем развитии зародыш поглотил все запасные веще-

ства эндосперма, то такие семена называются семенами без эндосперма, или «белковыми»¹.

У других растений зародыши не поглощают всех запасов, имеющих в эндосперме. Тогда образуются семена с эндоспермом, часто называемые «белковыми». Сюда относятся, например, плоды злаков, зонтичных, семена лилейных и других (рис. 134).

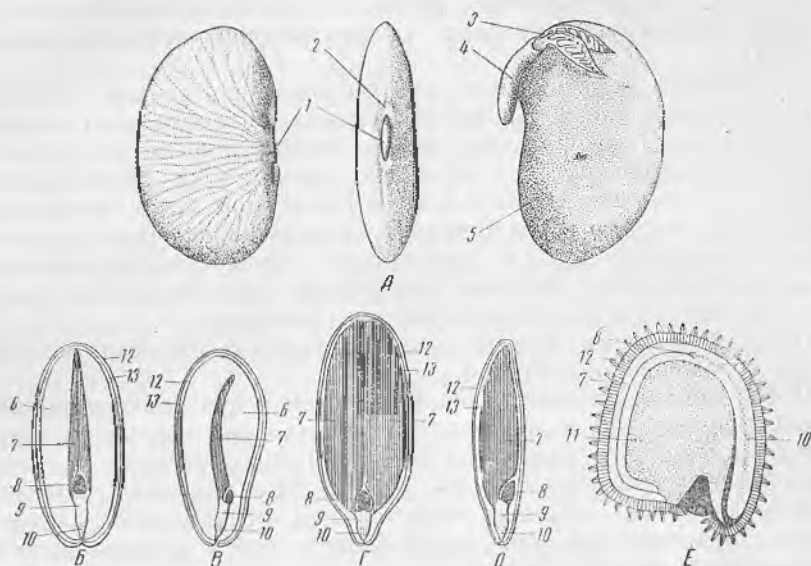


Рис. 134. Строение семян. А — фасоли (без эндосперма): слева вид сбоку, в середине — с внутренней стороны в месте прикрепления семени; справа — зародыша; Б — семя двудольного растения с эндоспермом (схематические продольные разрезы); В — семя однодольного растения с эндоспермом; Г — семя двудольного растения без эндосперма; Д — семя однодольного растения без эндосперма; Е — семя с периспермом (семя кукуля).

1 — рубчик, 2 — микропиле, 3 — эпикотиль, 4 — гипокотиль, 5 — семядоли (одна из двух семядолей удалена), 6 — эндосперм, 7 — семядоли, 8 — верхушечная почка (эпикотиль), 9 — стеблевая часть зародыша (гипокотиль), 10 — корешок, 11 — перисперм, 12 — наружный покров семени (интегумент), 13 — внутренний покров.

У некоторых растений питательные вещества для зародыша откладываются в нуцеллусе, который образует тогда так называемый перисперм. Семена с периспермом известны, например, у гвоздичных, маревых и других растений.

После превращения семяпочек в семена, завязь превращается в плод, а стенки ее (плодолистики) в околоплодник. Плод

¹ Последнее название неудачно, так как в семядолях таких семян, например, гороха, фасоли, часто в большом количестве содержится белок. По той же причине неудачно название «белковые семена», так как главным запасным веществом эндосперма может быть масло, например, семена мака.

является особенностью покрытосеменных растений. Своим устройством околоплодник часто приспособлен к распространению плодов и семян.

Таким образом процесс размножения покрытосеменных во многом отличен от процесса размножения голосеменных, что связано с образованием пестика (покрытосемянностью). Образование вторичного ядра в зародышевом мешке и двойное оплодотворение — основные особенности процесса оплодотворения покрытосеменных растений.

Способность размножения, как у разноспоровых папоротников, у голосеменных, так и у покрытосеменных, определяется образованием мегаспор. Следовательно, нельзя считать точным, что покрытосеменные размножаются с помощью семян. Они размножаются спорами. С помощью семян и плодов происходит лишь рассеивание зародышей, которые в подходящих условиях иногда после длительного покоя прорастают и продолжают процесс воспроизведения (а не размножения), начатый зиготой еще на материнском растении. Питание идет за счет материнского растения.

Процесс развития зародыша на материнском растении заканчивается образованием семени и плода.

Обзор циклов воспроизведений у растений при половом размножении. В приведенных примерах различных форм полового размножения растений мы видим, что среди низших растений, и именно у наиболее примитивных форм водорослей (например, хламидомонада, улотрикс) споры образуются при редукционном делении зиготы. Биологически они представляют собой споры полового размножения, которые, развиваясь, образуют клетку этого одноклеточного растения. Она может затем выполнять роль гаметофита, когда внутри ее образуются гаметы. Спорофитом в цикле развития хламидомонады является зигота.

У улотрикса из образовавшихся при прорастании зиготы четырех клеток полового размножения (тетраспор) из каждой развивается нить улотрикса. Одни из клеток нитей образуют двужгутиковые гаметы, превращаясь физиологически в гаметангии. Следовательно, у улотрикса спорофитом является также зигота. По форме ни мужских, ни женских гамет у улотрикса отличить нельзя. Половых органов не образуется. Форма полового процесса у хламидомонады и у улотрикса очень проста.

На следующей ступени развития водорослей споры полового размножения обособлены и развиваются в спорангиях, т. е. особых образованиях, возникающих на талломах (например, у диктиоты). Из спор полового размножения развиваются новые талломы, на которых образуются половые органы (антеридии и оогонии), а в них мужские и женские гаметы (отличимые внешне друг от друга). Таким образом, имеется и дифференциация гамет. Оплодотворение происходит вне материнского или отцовского растения в свободной воде. Из зиготы развивается таллом. На нем образуются спорангии и споры полового размножения. Таллом, развивающийся из них,

соответствует гаметофиту. Таким образом, здесь половой процесс получает явственное выражение.

В дальнейшем у наиболее высокоорганизованных водорослей, как, например, у ламинарии, из образующихся на ее талломе спор полового размножения развиваются вне материнского растения мужские и женские заростки (гаметофиты), на которых формируются одноклеточные половые органы (антеридии и оогонии). Гаметы сильно отличаются друг от друга. Оплодотворение происходит в свободной воде. Из зиготы без периода покоя образуется зародыш, развивающийся в крупный таллом водоросли. На этом талломе (спорофите) образуются споры полового размножения.

У фукуса на спорофите сразу образуются антеридии и оогонии, а в них — гаметы. Гаметофит поэтому из цикла развития совсем выпадает.

Таким образом на примере водорослей мы видим, как половой процесс, проявляясь еще у примитивных форм водорослей (одноклеточных и нитчатых), получает в дальнейшем сильное развитие. У водорослей, стоящих на более высокой ступени исторического развития, бесполое размножение совершенно исключается как способ размножения. Исключается затем, как особое образование, и гаметофит.

У высших растений (мхов, папоротникообразных) половой процесс и воспроизведение принимает другие формы, в соответствии с изменением условий существования при выходе растений на сушу и прикреплением их к почве.

У мхов спора полового размножения, прорастая, образует проросток, на котором развиваются листостебельные побеги. Они несут женские и мужские половые органы (архегонии и антеридии), т. е. они развиваются как гаметофиты. Процесс оплодотворения происходит при наличии свободной воды. После оплодотворения зигота прорастает на материнском растении и развивается, как бы паразитически, в спорофит, называемый спорогонием. В коробочке спорофита при редукционном делении образуются споры полового размножения. Следовательно, при размножении мхов половой процесс получает сильное выражение. Но увеличение количества особей определяется количеством продуцируемых спорогонием спор.

У равноспоровых папоротников в цикле развития преобладающее значение приобретает спорофит. Споры полового размножения при прорастании образуют обоеполый заросток (с архегониями и антеридиями). Половой процесс и здесь происходит на самом заростке, при наличии свободной воды. Развивающийся из зиготы зародыш только первое время живет за счёт питательных веществ заростка, затем отмирающего. По мере формирования органов он делается самостоятельным организмом и, продолжая свой рост и развитие, преобразуется во взрослое растение — спорофит папоротника, образующий при редукционном делении споры полового размножения. Размножение и у равноспоровых папоротников определяется количеством образующихся спор на спорофите.

У разноспоровых папоротников из мужских и женских спор полового размножения образуются отдельно мужские и отдельно женские заростки (гаметофиты), на которых развиваются антеридии и архегонии. Половой процесс совершается на женском заростке, плавающим на поверхности воды. На заростке начинается свой рост и развитие зародыш, сначала за счет питательных веществ заростка, преобразуясь затем в самостоятельное растение — спорофит.

У голосеменных растений прорастающая женская спора образует заросток, на котором развиваются архегонии. Мужской же заросток сведен (как и у разноспоровых папоротников) до минимума. Мужские половые органы состоят всего лишь из одной клетки, которая образует две гаметы. Половой процесс совершается на материнском растении без наличия свободной воды. Зародыш развивается из зиготы на самом заростке, используя заключенные в нем питательные вещества. Сформировавшись, он прекращает свое развитие и, защищенный покровами семяпочки, образует вместе с ними, а также остатками заростка (эндосперма) и нуцеллуса, семя. Семена отделяются от материнского растения и рассеиваются. Зародыш семени при благоприятных условиях прорастает, и тем самым, продолжается прерванное развитие особи нового поколения спорофита голосеменного растения.

У покрытосеменных растений женский заросток (гаметофит) так же сильно редуцируется, как и мужской. Половой процесс получает дальнейшее изменение и развитие. Он имеет свои особенности, которыми покрытосеменные растения сильно отличаются от других групп растений и, в частности, от голосеменных. Но и у покрытосеменных растений, как и у голосеменных растений, увеличение количества особей определяется количеством продуцируемых спор (женских спор, как у разноспоровых папоротников). Таким образом мы можем сказать, что все растения размножаются спорами.

Начиная с более высокоорганизованных водорослей размножение растений осуществляется лишь спорами полового размножения и обязательно сопровождается половым процессом. В ходе исторического развития растений половой процесс подвергается изменениям в соответствии с меняющимися условиями существования (рис. 135).

Сравнительное изучение форм полового процесса у растений позволяет установить степень родства между различными группами растений, что дает возможность и основание для выделения и объединения родственных групп растений (например, архегониальные растения).

Такое изучение позволяет составить правильные представления о ходе исторического развития растений.

Гофмейстер на основе своих исследований процесса размножения споровых растений в работе «Сравнительные исследования прорастания, развития и плодоношения высших споровых» (1851 г.) устанавливает общность и единство эволюционного развития поло-

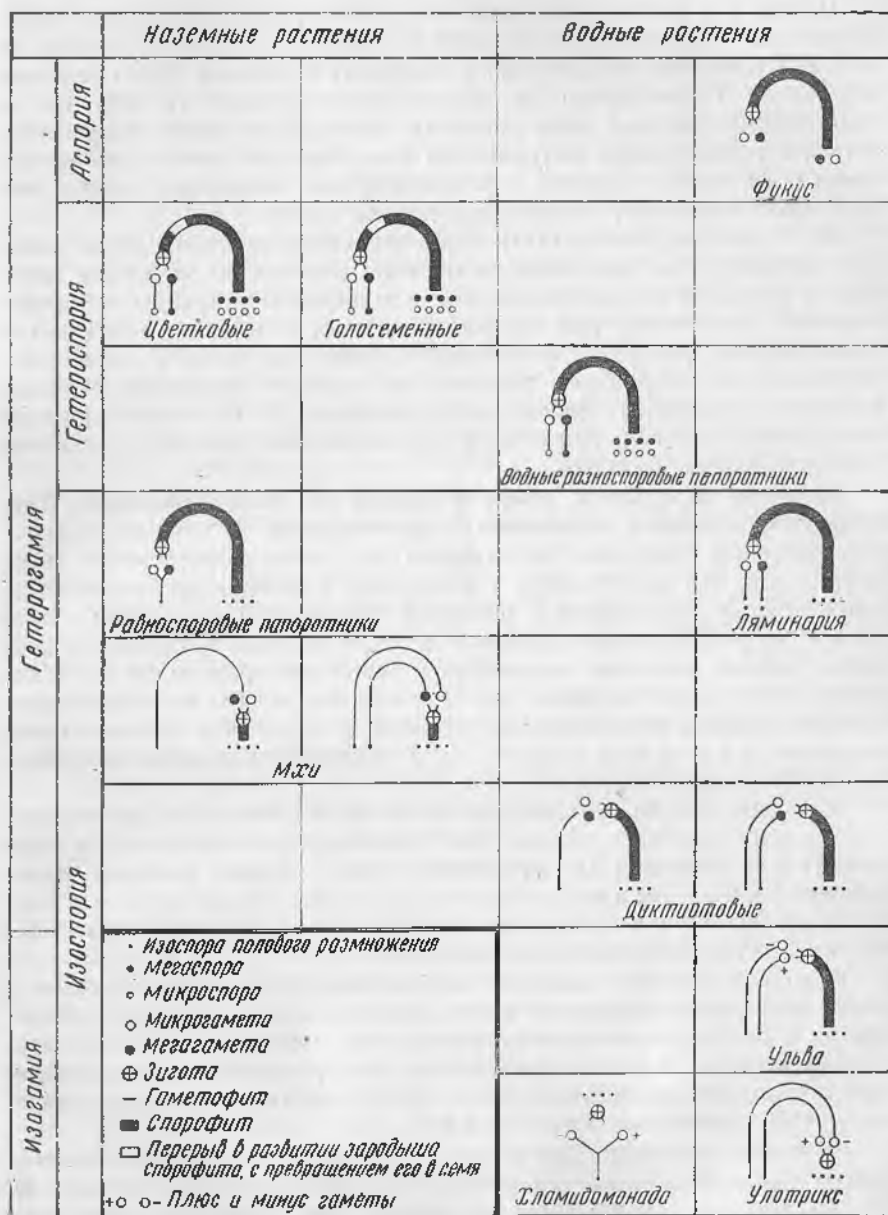


Рис. 135. Схема циклов полового размножения и воспроизведения у разных типов растений.

вого процесса у исследованных им групп растений, что, несомненно, правильно.

Циклы в развитии растений он рассматривает как смену генераций или чередование поколений бесполого и полового, считая гаметофит половым поколением, а спорофит бесполом. Это последнее положение Гофмейстера не может быть принято (в нем нет и надобности), так как цикл развития растений не может рассматриваться с точки зрения мичуринской биологии как смена или чередование поколений. Понятие о поколении, или генерации, в мичуринской биологии имеет совершенно другой смысл.

В. И. Беляев в результате сравнительного изучения форм полового процесса дал блестящее освещение вопроса об эволюции заростка у растений и дал правильное истолкование картины морфологических изменений при прорастании спор у высших споровых и голосеменных растений, установив наличие заростка у последних, несходного со споровыми внешне, но сходного по происхождению (явление гомологии). Этими исследованиями В. И. Беляев доказал родственную связь и единство в эволюционном развитии споровых и голосеменных растений.

Развитие зародышей, семян и плодов без оплодотворения. Партеногенез, апогамия, апоспория, партенокарпия. В семенах некоторых растений зародыш развивается из неоплодотворенной яйцеклетки, как это имеет место у некоторых одуванчиков, ястребинок, манжеток. У большинства растений яйцеклетка при этом образуется без редукционного деления, а у других, как, например, у дурмана, табака, развитие зародыша и растения происходит из яйцеклетки без оплодотворения и в том случае, когда ее образование сопровождалось редукционным делением ядра. Эти случаи носят название партеногенеза, т. е. развития зародыша из яйцеклетки без оплодотворения.

Зародыш иногда развивается не из яйцеклетки, а из других элементов зародышевого мешка, как, например, из синергид (у манжетки) или антипод (у душистого лука). Такое явление носит название а по г а м и и.

Известны случаи развития зародыша без оплодотворения из клеток нуцеллуса (нуцеллярные зародыши).

В других случаях одна из клеток нуцеллуса, примыкающая к нормально развивающемуся зародышевому мешку, начинает развиваться в особый зародышевый мешок, сходный по своему строению с нормальным, но образовавшийся без редукционного деления. Здесь зародыш развивается также без оплодотворения. Такое явление носит название а п о с п о р и и.

Известны явления партенокарпии, когда развиваются плоды, внешне сходные с нормальными, обычными, но отличающиеся тем, что они или не содержат семян, или содержат семена без зародышей, «пустые».

Это объясняется тем, что околоплодник развивается нормально, а оплодотворения в семязпочках не происходит.

Сущность и биологическое значение полового размножения. Сущность и биологическое значение полового процесса у растений были впервые правильно освещены в работах Дарвина.

Но полное их раскрытие мы находим в работах И. В. Мичурина и Т. Д. Лысенко, составляющих основу мичуринской биологии.

Процесс оплодотворения, как и всякий другой процесс в живом организме, подвержен законам ассимиляции и диссимиляции. Процесс оплодотворения — это есть процесс взаимной ассимиляции, процесс, в котором каждая половая клетка перерабатывает на свой лад вещества другой клетки, в результате чего вместо двух половых клеток (мужской и женской) получается третья новая клетка, называемая зиготой. Зигота дает начало важнейшему жизненному процессу — воспроизведению, т. е. росту и развитию новой особи растения нового поколения. Сами по себе половые клетки (гаметы) не обладают способностью воспроизведения новой особи растения.

При объединении двух половых клеток их способность к взаимному ассимилированию может быть одинаковой или же у одной из половых клеток может быть больше, что и определяет отклонение потомства в материнскую или отцовскую форму. На это есть прямые указания в работах И. В. Мичурина.

Главное значение полового процесса состоит в создании наибольшей жизненности, устойчивости организма, которая проявляется в интенсивности обмена веществ, в быстром росте, в более высокой способности к развитию приспособлений к данным условиям существования, способности к максимальному продуцированию живого вещества и к большей плодовитости.

Этим объясняется тот факт, что в историческом развитии растительного мира половой процесс стал обязательным у более высокоорганизованных групп растений.

Половой процесс обогащает приспособительные возможности организма, обогащает его способность наследственности и ее изменчивости, понимаемыми как единство.

В половых клетках в наибольшей степени в сравнении с другими клетками организма выражены потенциальные наследственные свойства организма. Наследственная основа в организме проявляется в способности его требовать определенные условия для своей жизни, своего развития и определенно реагировать на те или иные условия.

Эти требования организмов для своего развития и своей жизнедеятельности сложились исторически. Природа организмов формировалась в прошлом и формируется под влиянием условий внешней среды. Организм сызнова строит себя из ассимилированных им условий. Условия внешней среды вызывают эти изменения организмов, благодаря чему перестраивается их природа, или наследственная основа, а потому путем изменения обмена веществ можно соответственно изменить наследственную природу организма.

Мичуринское понимание этих основных вопросов биологии растений дает возможность направленно изменять наследственную основу, усиливать полезные или устранять нежелательные свойства.

Мичуринское учение о направленном изменении растений дает возможность правильного понимания закономерностей роста и развития растений, оно представляет собой теорию общепроизводственного значения.

Менделисты-морганисты явление наследственности приписывают особому, наследственному веществу, независимому от тела организма и происходящих в нем изменений под влиянием условий внешней среды. Это «наследственное вещество», как они утверждают, состоит из крупинок, называемых «генами» и находится в палочкообразных тельцах — хромосомах, легко наблюдаемых в ядрах клеток в известный момент их жизни. Хромосомы, по мнению органистов, за период всей жизни организма сохраняют свою индивидуальность, т. е. не изменяются ни количественно, ни качественно, а потому и неизменна природа организма, т. е. его наследственность. Если же изменяются хромосомы, то только сами по себе, автономно, по неизвестным и непознаваемым причинам и на их изменения условия существования не могут оказывать никакого влияния. В неизменности природы организмов и отсутствии новообразования заключается основа менделизма-морганизма.

На самом же деле ни в гамете, ни в зиготе хромосомы не сохраняют своей индивидуальности, так как в покоящемся ядре (в интеркинезе) нельзя найти что-либо по форме напоминающее их.

Для понимания закономерностей наследственности, говорит Т. Д. Лысенко, нужна не голая, формальная, ничего не говорящая схема — хромосома из такой же хромосомы, — а общепроизводственная теория. Такой теорией является мичуринское учение в биологии.

ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ

Способность вегетативного размножения растений широко используется человеком в его хозяйственной деятельности при размножении какого-либо ценного сорта плодово-ягодных декоративных растений, пищевых, технических (например, при закреплении песков, склонов оврагов).

В отличие от естественного вегетативного размножения, происходящего в природе, такое размножение носит название искусственного вегетативного размножения.

При вегетативном размножении из какой-либо части вегетативных органов растения воспроизводится целый организм с присущими ему свойствами.

Вегетативное размножение отличается от бесполого тем, что во втором случае размножение происходит через образование специальных клеток (см. стр. 198).

Способы и приемы вегетативного размножения объединяются в следующие группы:

I. Размножение метаморфизированными органами:

1) корневищами; 2) клубнями; 3) луковицами; 4) усами.

II. Размножение частями основных вегетативных органов растения (стебля, корня, листа).

1) Частями вегетативных органов с отнятием их от материнского растения: а) стеблевыми черенками, б) листовыми черенками или целыми листьями, в) корневыми черенками.

2) Частями вегетативных органов, но с отнятием их от материнского растения лишь после образования из них всех частей и органов растения:

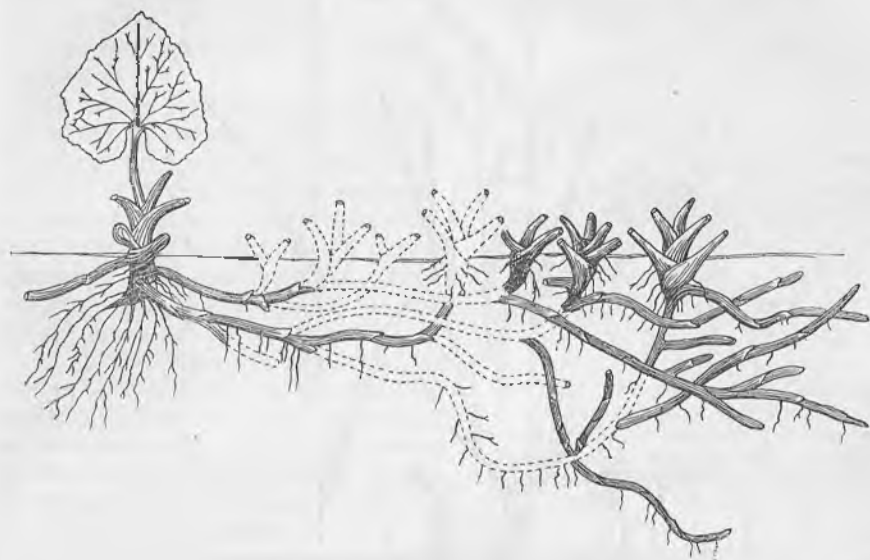


Рис. 136. Размножение корневищами мать-мачехи (*Tussilago farfara* из сложноцветных). Побеги первого и третьего года заштрихованы, побеги второго года обозначены пунктиром.

а) отводками, б) корневыми отпрысками, в) делением кустов.

III. Размножение прививками, или трансплантацией: 1) сближением, или аблактировкой; 2) черенком; 3) глазком (окулировкой).

✱ Размножение корневищами. Размножение корневищами (подземными стеблями, богатыми запасными питательными веществами) очень распространено в природе и в культуре (рис. 136). Корневищами (т. е. отрезками корневищ) размножаются ландыши, ирисы, папоротники, бамбук, сахарный тростник, банан и многие другие. Корневищами размножаются многие сорные, иногда трудно искореняемые растения, как то: пырей ползучий (*Agropyrum repens*), гудай (*Andropogon halepensis*), сахалинская гречиха (*Polygonum sachalinense*), свинорой (*Cynodon dactylon*), мать-мачеха (*Tussilago farfara*), полевой хвощ (*Equisetum arvense*), тысячелистник (*Achillea millefolium*) и многие другие. Корневица разрастается во все стороны, и растение тогда занимает с помощью их большую площадь. Со временем старые части корневища гнивают, а вновь образова-

шиеся обособляются, становятся самостоятельными вместе с развитыми на них надземными побегами.

Интенсивность размножения зависит от скорости нарастания корневищ и образования на нем почек, из которых развивается надзем-

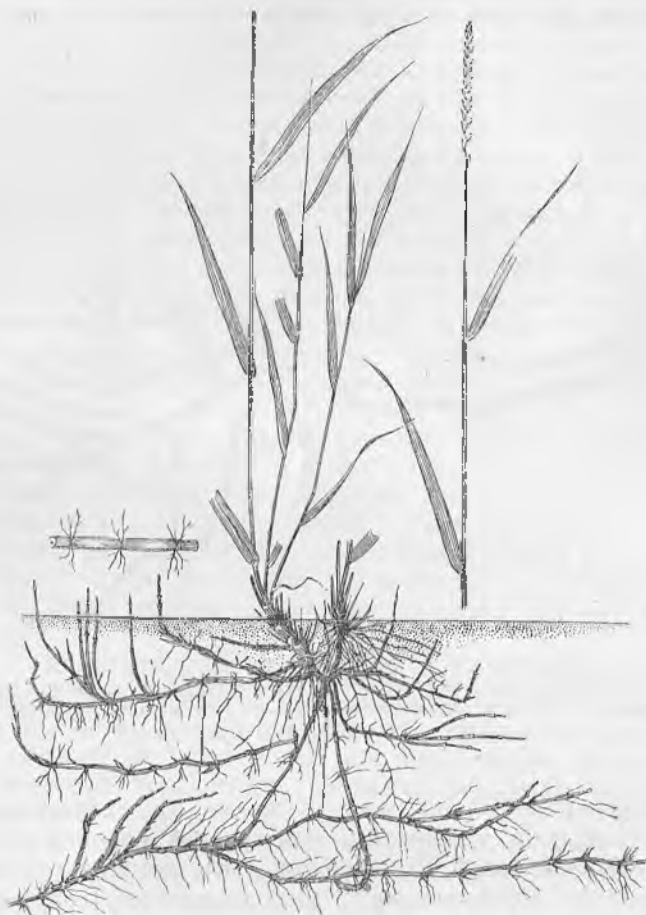


Рис. 137. Разрастание корневища пырея ползучего (*Agropyrum repens*) с придаточными корнями.

ный побег. Так, пырей способен дать на площади поля в 1 кв. метр корневище общей длиной около 500 м, на котором развиваются около 25 000 почек. Поэтому первый и назван греками «агропирон», что значит огонь полей, за его способность быстрого размножения и уничтожения посевов (рис. 137).

Размножение клубнями, луковицами, усами и плетями. Хорошо известным примером размножения растений с помощью клубней (являющихся утолщениями подземного побега) может служить кар-

тофель. Подземные стеблевые побеги у картофеля отходят из пазух листьев нижней части стебля. На концах этих удлинённых подземных побегов, называемых столонами, образуются клубневые утолщения (рис. 138).

На клубне картофеля различают основание — место прикрепления к столону, остаток которого сохраняется на клубне, — и противоположный основанию конец — верхушку.

По всему клубню расположены по спирали глазки (или почки). На верхушке клубня глазки находятся в большом количестве и лучше развиты, нежели в основании клубня. Почки сидят в углублении по три, из которых развивается одна. Размножают картофель посадкой клубней.

Т. Д. Лысенко предложил во время Великой Отечественной войны способ посадки картофеля верхушками клубней, где скучены в большом числе глазки, с удалением для использования нижней части клубня в пищу.

Верхушки нарезаются в соответствии с весом клубня. Так, с клубней весом в 100 г. срезается верхушка в 10 г., а с клубней весом в 150 г. срезается верхушка в 15 г. Мелкие клубни (весом менее 50 г) совсем не используются для срезы верхушек. Хороший урожай получается от посадки верхушек, срезанных с крупных клубней. Так, опыт показал, что при посадке верхушек в 10 г., получен урожай от 305 до 333 ц на гектар, а 15-граммовых от 355 до 372 ц на гектар. Срезанных для посадки верхушек требуется на гектар 4—5 ц, при весе 10—15 г каждая.

Срезанные верхушки расстилаются в картофелехранилище слоем в 5—10 см толщиной на 5—10 дней для легкого просушивания, причем следует ежедневно руками однократно ворошить верхушки, после этого их можно держать слоем в 30—40 см. После легкого просушивания верхушки пересылаются сухим песком или сухой землей. Температура при хранении верхушек должна быть 1—3° тепла. В случае малейшего их загнивания нужно делать переборку и удалять загнившие верхушки. Глубина посадки верхушек картофеля на легких почвах — около 8 см, на тяжелых — 4—6 см.

Способом посадки верхушек клубней в трудные годы Великой Отечественной войны было получено добавочно продовольственного картофеля до миллиона тонн.

Так же клубнями размножаются: ямс (*Dioscorea divaricata*) из однодольных, земляная груша, или топинамбур (*Helianthus tuberosus*), из сложноцветных, бататы (*Ipomoea batatas*) из вьюнковых и др.

У георгин клубневидное утолщение (корнеклубень) получается за счет разрастания корня, поэтому корневые «клубни» георгин мо-

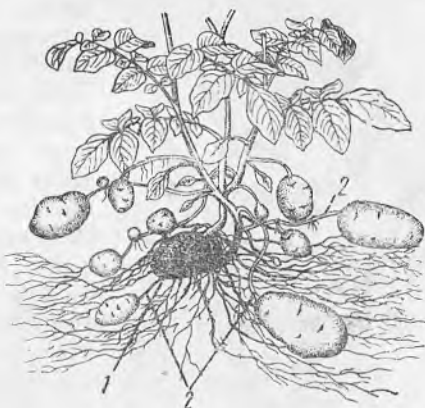


Рис. 138. Нижняя часть растения картофеля (*Solanum tuberosum*). Из среднего более темного (1) на рисунке клубня, высаженного в землю, выросло растение, давшее свежие клубни на столонах (2).

гут дать начало новому растению только при наличии на таком «клубне» части стебля или прикорневой шейки с почкой.

Размножение луковичками свойственно многим травянистым растениям из однодольных, например, многим лилейным и амариллисовым, как луки, чесноки, тюльпаны, гиацинты, шпажники (гладиолусы), нарциссы, гусиные луки, клубнелуковичные, амариллисы, крокусы и др.



Рис. 139. Ветка зубянки луковичной (*Dentaria bulbifera*), несущая выводковые почки (f).

У лукович в противоположность клубню разрастается не стебель, а листья. Луковичи образуются не только в подземной части растения, но и надземной, как, например, в пазухах листьев у лилий (*Lilium bulbiferum*, *L. tigrinum*, *L. sulfureum* и др.), у зубянки (*Dentaria bulbifera*), а у чеснока (*Allium sativum*), дикого лука круглого (*Allium rotundum*) и у лука огородного (*Allium oleraceum*) на цветоножках в соцветиях.

При посадке луковичи развивается новое растение, образующее к концу вегетации новые луковичи-детки.

У декоративных луковичных растений луковичи-детки получают искусственно, срезая донце луковичи и обнажая основания ее чешуй. После этой операции на срезе образуются луковичи-детки, готовые к посадке месяца через 3—5 после среза. Луковичи-детки через 4—5 лет полностью созревают и развивают стебель.

Лилии также размножают чешуйками лукович. Чешуйки отделяют осторожно от луковичи, сажают в песок, так, чтобы верхушки чешуй оставались на поверхности. Через год их рассаживают, а на 3—4-й год эти луковичи зацветают. Размножение с помощью чешуй лукович является по существу размножением листовыми черенками, так как чешуй луковичи есть метаморфизированные листья.

В пазухах листьев или в соцветиях некоторых растений вместо цветков развиваются наподобие луковичек укороченные побеги — выводковые почки, которые по созревании опадают, а затем при наступлении благоприятных условий, прорастают и укореняются. Из них вырастает целое растение. К ним относятся: мятлики луковичные живородящие (*Poa bulbosa vivipara*), арктическая живородящая овсяница, у которых луковички развиваются вместо цветков. То же у других растений, как камнеломка (*Saxifraga nivalis*), у гречихи (*Polygonum bulbiferum*), у чеснока (*Allium sativum*), у ситника (*Juncus alpinus*), зубянки луковичной (*Dentaria bulbifera*). Эти растения не цветут или цветут очень редко и размножаются вегетативным способом (рис. 139).

Способ размножения усами и плетями происходит у растений, образующих ползучие надземные побеги (отпрыски) с длинными (усы) или короткими междоузлиями (плети) и с листьями в узлах. Усы материнского растения направляются в разные стороны и прижимаются к почве. В узлах усов и плетей образуются придаточные корни, а в пазухах листьев — почки, развивающиеся затем ослиственный побег. Впоследствии междоузлия отмирают, а окоренившиеся почки и развившиеся на них побеги начинают жить самостоятельно, благодаря чему и происходит увеличение количества особей новых растений. Так размножается, например, земляника. Из одного куста земляники за год может быть получено 200 растений (рис. 140).

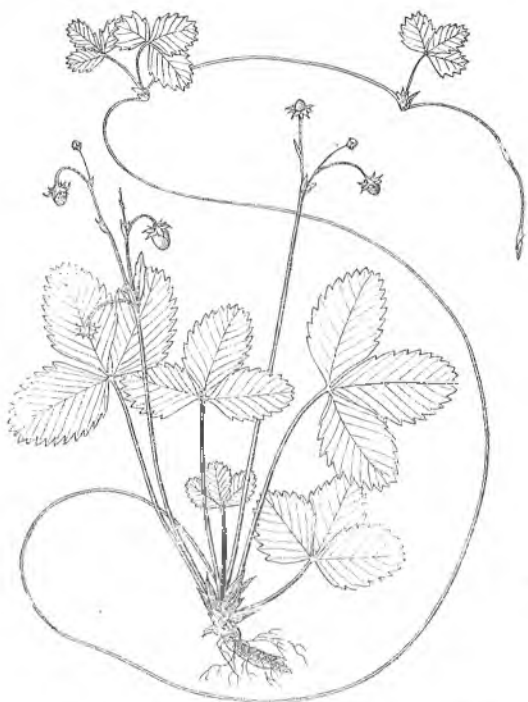


Рис. 140. Размножение земляники усами.

Размножение частями основных вегетативных органов растения (стебля, корня, листа). Размножение черенками. При размножении черенками из вполне отделенной от материнского организма части растения, будь то часть стебля, листа или корня, при соответствующих и необходимых условиях выращивается новая полноценная особь растения, могущая стать материнским растением для дальнейшего размножения.

Черенки могут быть побеговыми (и стеблевыми), листовыми и корневыми.

Чаще для размножения с помощью черенков применяют побеговые (и стеблевые) черенки как зимние (без листьев), так и летние (с листьями). Особенно удобно производить размножение зимними безлистными черенками. Этим способом размножаются ивы (за исключением *Salix caprea* — ивы козьей и *S. cinerea* — пепельной ивы), все тополи (за исключением *Populus nigra* — черного тополя); в плодоводстве таким способом размножают виноград, смородину, крыжовник. В декоративном садоводстве зимними черенками размно-

жается большинство кустарников, как спирея, белый дерен, тамарикс, жасмин, таволга, бузина, декоративная айва и др.

Заготовка стеблевых черенков без листьев производится осенью после листопада или весной до распускания почек.

При окоренении черенков проявляется свойство полярности расте-



Рис. 141. Черенки ивы:

1 — стеблевая верхушка, 2 — корневая нижняя часть.

ний, т. е. различие между морфологической верхушкой и основанием черенка. В нижней (базальной) части стеблевого черенка всегда развиваются придаточные корни, а в верхней (апикальной) развиваются побеги (рис. 141). При разрезании черенка на более мелкие отрезки это свойство сохраняется. Но возможно внешними воздействиями изменить полярность.

Для нарезки зимних черенков обыкновенно используются побеги одно-, двух- и трехлетние. В практике предпочитают брать черенки с однолетних побегов. У молодых черенков более активна камбиальная ткань, способствующая образованию корневых зачатков.

Длина черенка — сантиметров 20—30.

До весны их помещают в песок, укладывая наклонно основанием кверху. Благодаря свойству полярности черенки не прорастают и сохраняются до весны. Весной освежают срез, и черенки, посаженные основанием в гряды, прорастают.

Черенки с листьями, т. е. летние, сажаются в парники, и главный уход за ними состоит в поливке и проветривании парников. Укоренившиеся черенки хранятся зимой в подвалах в песке при температуре около 0°, а черенки холодостойких растений — прямо в грунте.

Иногда черенки для стимулирования корнеобразования подвергаются воздействиям различных химических веществ, как, например, гетероауксина (бета-индоллил-уксусная кислота).

Размножение стеблевыми черенками применяется и для некоторых декоративных травянистых многолетников (гвоздика, пеларгония и мн. др.), овощных растений (томаты, баклажаны, огурцы, красный перец, картофель, дыни и др.).

К размножению стеблевыми черенками следует отнести и тот слу-

чай, когда растения размножаются отрезками подземных стеблей, т. е. корневищ с обязательным наличием на них почек (глазков).

Листовыми черенками размножается довольно большое число растений, но не с одинаковой легкостью. Процессы новообразований, происходящие в листовом черенке, приводят к образованию почек и корней.

Наблюдения над размножением листовым черенком бегонии показали, что из клеток кожицы верхней стороны листа образуются почки, и в дальнейшем развиваются листья, а из клеток кожицы нижней—корни. Наиболее деятельными являются клетки кожицы, находящиеся над местом разделения жилок. Наилучшее образование почек и корней происходит в местах расхождения более крупных жилок, если сделать в этом месте поперечный надрез. Сначала начинают развиваться придаточные корни, а затем происходит новообразование почек. Почка может возникнуть из одной эпидермальной клетки, в которой происходит сначала увеличение количества протоплазмы и ее уплотнение, а затем она наполняется массой маленьких меристематических клеток. Находящиеся под ней клетки мезофилла листа претерпевают такие же изменения. Меристематическая ткань входит в соединение с сосудистой системой листового черенка и от этой же группы клеток происходит новообразование корня.



Рис. 142. Размножение бегонии листовым черенком.

Наблюдения показывают, что лучшие результаты при размножении листовыми черенками дают сочные листья, обладающие плотным мезофиллом.

При размножении листовыми черенками отрезанные листья или части их помещают в парник во влажный песок так, чтобы пластинка плотно прилегала к песку. У бегонии тогда дней через 10 образуются на местах надрезов придаточные корни и почки (рис. 142).

В парниках обеспечивается влажность почвы и воздуха, создается благоприятная температура (разная для различных растений).

Кроме размножения стеблевыми и листовыми черенками, практикуется также размножение корневыми черенками. Процесс новообразования почек на корневых черенках связан с развитием и обособлением в феллогене перидермы меристематических клеток и последующей дифференцировкой новых тканей побега.

Новообразование добавочных корней происходит или в порядке

ответвления боковых корней уже имеющихся в наличии в тканях главного корня или из каллюса черенка. Корневые черенки сажают в почву, придавая горизонтальное или чаще вертикальное и наклонное положение, на глубину 2—3 см.

Корневыми черенками размножают в плодоводстве и декоративном садоводстве малину, сливу, айву, вишню, некоторые виды и сорта яблонь, розы, шиповник, драцену, флокс, белую акацию, некото-

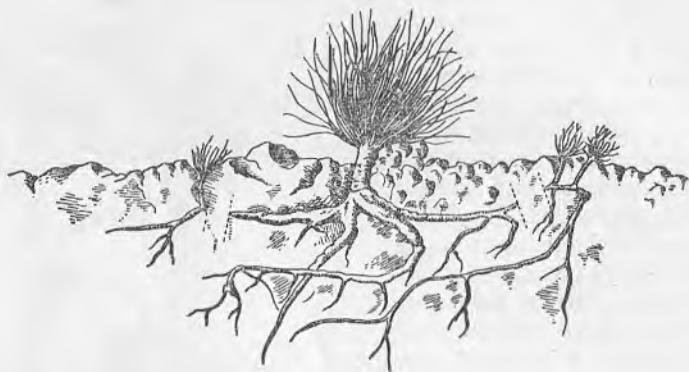


Рис. 143. Вегетативное размножение в природных условиях каучуконосного растения тау-сагыз (*Scorzonera tau-saghyz* из сложноцветных) по корнеотпрысковому типу. Справа и слева от материнского растения видны обособившиеся отпрыски. Схема.

рые тополя, вяз. Черенки берутся длиной в 5—15 см при толщине 0,5—2 см. Заготовка производится осенью, а посадка весной.

Размножаются корневыми черенками также некоторые травянистые многолетники, как, например, кок-сагыз.

Размножение придаточными побегами. У многих древесных, кустарниковых и травянистых растений вегетативное размножение происходит путем образования на их корнях побегов, корневых отпрысков и дополнительной корневой системы. По мере развития образовавшегося нового побега и его корневой системы связь с материнским растением постепенно нарушается и прекращается совсем. Образовавшийся побег со своей корневой системой обособляется в новое растение. Этот способ вегетативного размножения можно встретить у таких травянистых растений как хрен, шавель, молочай, бодяк, верблюжья колючка, у полукустарниковых, например, тау-сагыз, у многих древесных и кустарниковых пород, как вяз, осина, тополь, белая акация, сирень, бук (рис. 143, 144).

Придаточные побеги образуются из перичикла и закладываются на участках корня, близко расположенных к поверхности почвы. Образование побегов можно усилить нанесением ран корневой системе. Иногда образование побегов на корнях идет настолько интенсивно, что они образуют п о р о с л ь, что используется в лесоводст-

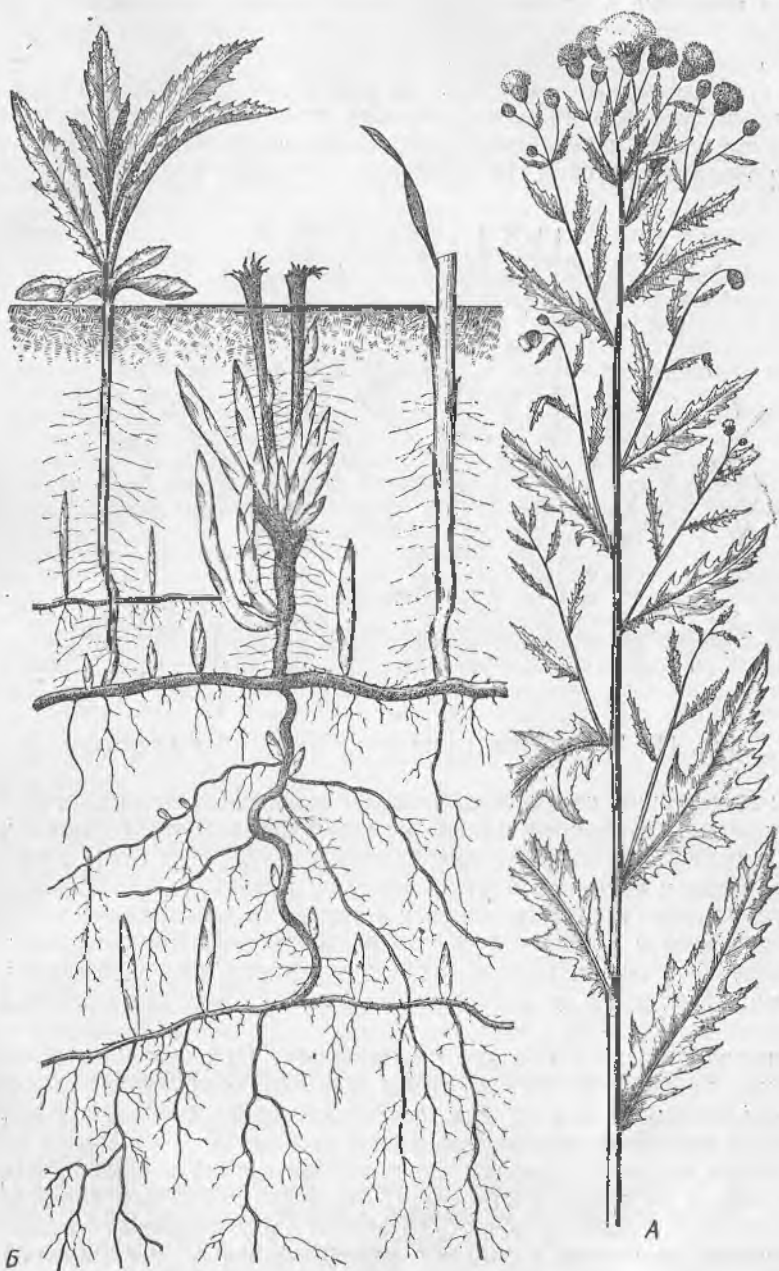


Рис. 144. Размножение корневыми отпрысками бодяка полевого, или
 осота розового (*Cirsium arvense*). А — внешний вид; Б — подземная
 часть растения с почками.

венной практике. Поросль может быть пневая, когда побеги вырастают из спящих почек у основания пня, что также имеет хозяйственное значение при возобновлении вырубленного леса.

В природе можно наблюдать размножение растений отводками, путем укоренения ветвей, плотно прилегающих к почве, как, например, у ели, пихты, рододендрона, самшита. Отводками в практике разводят растения, которые иногда трудно размножить черен-

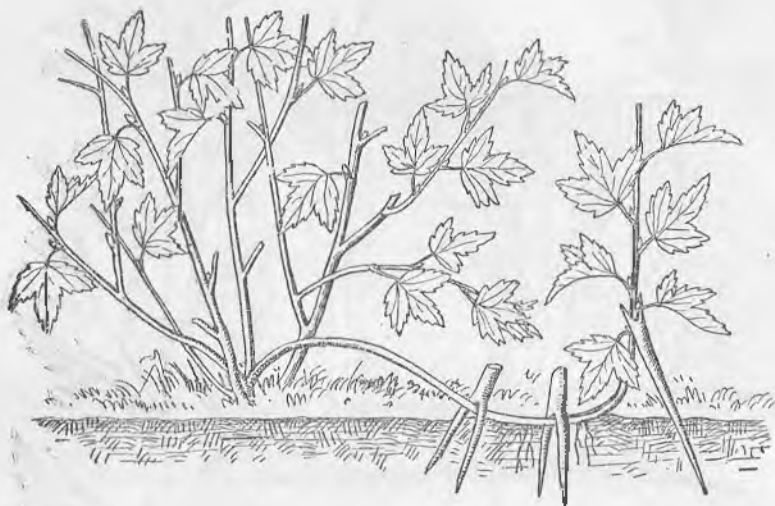


Рис. 145. Размножение путем отведения ветвей у смородины.

ками: крыжовник, смородина, шелковица, липа, виноград, орех. При размножении отводками ветви растения отклоняют и прищипывают к почке, а затем засыпают влажной землей или ветви изгибают дугобразно и вогнутую часть помещают в канавку, прищипывают, делают надрезы коры над почками и засыпают влажной землей. Укоренение удастся лучше у более молодых ветвей. Корневая система развивается к осени, месяца через 2—3, после чего укоренившиеся отводки отделяются от материнского растения и пересаживаются на место.

Иногда получают отводки окучиванием. Для этого материнское растение низко подрезается, чтобы вызвать образование поросли. Затем производят окучку так, чтобы хорошей перегнойной землей засыпать основания веток (рис. 145).

Можно получать отводки, не пригибая ветвей к земле. Это так называемые воздушные отводки. Для этого место на побеге, где желательно получить корни, обхватывают рассеченным вдоль цветочным горшком, и туда насыпают влажную землю. Сверху горшок закрывают мхом. После укоренения ветвь под горшком срезается.

Стеблевой черенок способен развить корни в большом количестве по всей длине черенка, так как корневые зачатки расположены в тех местах, где пер-

вичные сердцевинные лучи пересекают камбияльный слой против чечевички, что обеспечивает их всеми условиями для быстрого развития.

По своему расположению корневые зачатки проявляют некоторую закономерность. Они особенно многочисленны в верхней части междоузлия со стороны почки. Но корневые зачатки имеются не у всех древесно-кустарниковых пород. Большинство кустарников снабжено ими, а многие деревья их не имеют. Те древесные и кустарниковые породы, которые растут при условиях обильного увлажнения (ивы, тополя), имеют корневые зачатки и проявляют сильную способность к корнеобразованию. Эти придаточные корни способствуют сохранению жизнеспособности растения, например, когда образуются придаточные корни на ветвях и во время затопления их при разливе воды весной. Этим обеспечивается снабжение водой надводной части растения, когда подача воды корневой системой слаба из-за низкой температуры почвы и нижних слоев воды.

Для образования корневых зачатков необходима некоторая зрелость ветви, так как молодые части ветвей еще не имеют корневых зачатков, поэтому вновь образующиеся корни у черенков, взятых с молодых веток, располагаются в основании черенка. Их образованию предшествует развитие наплыва (каллюса), новообразование клеток из живого вещества, заложение каллюсового камбия, после чего близ камбия формируется корневой зачаток.

Когда берутся летние черенки, на месте среза образуется субериновая пленка, затягивающая рану, затем происходит опробкование, образование каллюса, новообразование клеток, корневых зачатков и развитие придаточных корней.

Совершенный способ для получения воздушных отводков разработан И. В. Мичуриным, который состоит в следующем. «Во второй половине весны на однолетнем или двухлетнем побеге длиной 20 см, можно и с разветвлениями (см. рис. 146), на назначенном на отводок черенке 1 кольцеобразным надрезом снимается кора 2 шириною в 5—8 мм, и на обнаженную от коры часть побега немедленно надевается заранее приготовленная резиновая трубка 3 длиной в 60 мм, имеющая в наружном диаметре размер в 12 мм с толщиной стенок в 2 мм. Следовательно, размер внутреннего диаметра будет равен 10 мм. В таком отрезке трубки, в середине его длины, сквозь обе стенки стальной острой трубкой круговращательным движением вырезаются два отверстия (диаметром, подобранным приблизительно на 2 мм менее, чем наружный диаметр взятого черенка, близ места, выбранного для кольцеобразного снятия коры — М. К.), и затем одна половина трубки разрезается вдоль от конца до каждого отверстия в обеих стенках трубки.

Приготовления таким образом трубка надевается на место снятой коры 2. Она плотно охватывает кору черенка по линиям выше и ниже границы снятого кольца. Обе же половины оставшейся части разрезанного кольца вводятся в одно из колен согнутой под прямым углом стеклянной трубки 4 с внутренним диаметром в 12 мм; за неимением согнутой можно употребить и прямой отрезок стеклянной трубки длиной в 10 см такого же диаметра.

При этом, для более плотного обжатия резиной коры побега, место обхвата черенка резиновой трубкой перевязывается крестообразно толстой бумажной нитью и обмазывается жидким садовым варом, а оставшийся свободным разрезанный конец резиновой трубки закупоривается пробкой. Затем в свободный конец стеклянной трубки, прикрепленный подвязкой в вертикальном положении, наливается кипяченая вода, которую необходимо по мере испарения подливать и во избежание порчи ежедневно заменять свежепрокипяченной остывшей водой.

При таком режиме ухода, продолжающегося от 5 до 7 недель, смотря по виду и сорту растения, в просвете резиновой трубки сначала образуется наплыв (каллюс) и затем корни...

Этот способ окоренения при его полной методологической и технической разработке сулит в будущем большой переворот в деле садоводства»¹.

Размножение делением кустов. Часто для многолетних особенно травянистых растений деление кустов является простым и целесо-

¹ И. В. Мичурин, Соч., т. I, Сельхозгиз, 1939, стр. 371—374.

образным способом размножения. Деление кустов производят весной или во вторую половину лета. Оно заключается в том, что сильно разросшееся растение делят на несколько особей, оставляя в каждой отдельной части стебли и относящуюся к ним корневую систему. Отдельные части растения рассаживают, они укореняются и разрастаются в полноценное растение. Так размножают, например, пионы, многолетние астры, некоторые примулы, флоксы.

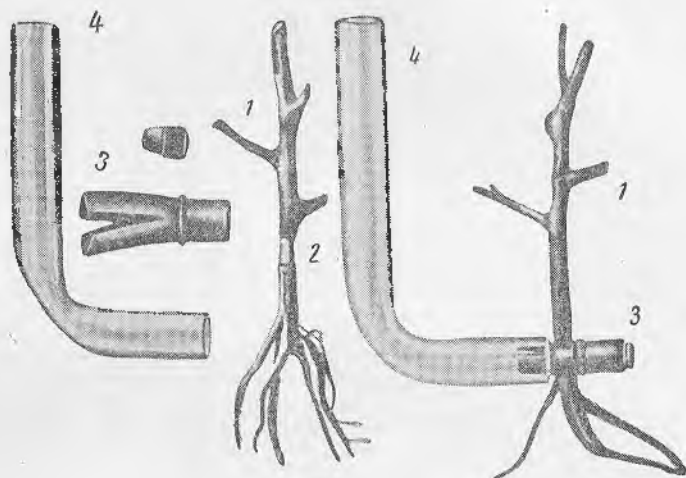


Рис. 146. Размножение воздушными отводками по И. В. Мичурину.
(Объяснение в тексте).

Размножение прививкой, или трансплантацией. К вегетативному способу относятся также различные методы размножения растений прививкой. Они состоят в том, что черенок или почка (глазок), взятые с одного растения, сращиваются различными способами с другим корнесобственным растением. Прививаемая часть растения носит название привоя, а корнесобственное растение, т. е. на которое прививают, носит название подвоя, или дичка, так что привой прививается на подвой, на дичок; сращиванием привоя с подвоем обеспечивается успешность прививки.

Размножение растений способом прививки и окулировки носит общее название трансплантации растений, что значит пересадка растений, которая понимается здесь как пересадка части тела или органа одного растения на другую особь корнесобственного растения.

Делается это в том случае, когда подвой обладает хорошо развитой корневой системой, устойчивой против болезней и неблагопри-

ятных условий внешней среды, способной хорошо питать побег, но когда сам побег этого растения не представляет практической ценности. Поэтому его удаляют и заменяют прививкой черенка или глазка, взятыми от побега, представляющего практическую ценность. Таким образом достигают того, что на мощной корневой системе подвоя вырастает новый побег, развившийся от привоя и обладающий желательными свойствами. Так на шиповнике (подвой), благодаря прививке, вместо невзрачных цветков шиповника развиваются побеги с роскошными и разнообразными сортами декоративных роз, которые таким способом размножаются и могут выращиваться там, где они, как корнесобственные растения, существовать бы не могли.

Метод размножения растений путем прививки окулировки давно практикуется. Его применяли китайцы, финикияне, древние греки и римляне.

Условия и процессы срастания привоя и подвоя. Одним из важных условий удачной прививки является совпадение камбиев привоя и подвоя, так как успех прививки обеспечивается при условии сращения камбиев. При соединении привоя с подвоем на месте срезов происходит новообразование клеток из живого вещества. Они заполняют просветы в месте прививки, что влечет за собой образование тканевой прослойки. Затем через вновь образовавшуюся ткань устанавливается связь сосудистых систем компонентов прививки благодаря срастанию и смыканию новообразующихся паренхимных клеток. Место прививки хорошо заметно впоследствии благодаря наплыву, который остается на месте прививки и укрепляет связь. У однодольных из-за беспорядочного расположения проводящих пучков в стебле и отсутствия камбия, прививка не удается или удается с трудом.

Прививки у двудольных лучше удаются при более близком филогенетическом родстве прививаемых растений. Поэтому лучше всего удаются прививки близких разновидностей одного и того же вида, близких сортов, прививки между видами в пределах одного рода или между представителями разных родов в пределах одного семейства.

Так, например, дурман, виды табака, белладонны, томат хорошо прививаются на картофель. Все эти роды принадлежат к одному семейству пасленовых. Арбуз, дыня, огурец, тыква, принадлежащие к сем. тыквенных, легко прививаются друг на друга.

Но представители одного и того же подсемейства яблоневых, как яблоня, груша, айва, мушмула, ирга, рябина, боярышник и др., с трудом при прививке срастаются друг с другом. С другой стороны, есть не мало примеров межсемейственных прививок не только травянистых растений, но и древесных растений. И. В. Минурин привил лимон на грушу и айву и грушу на лимон. Известны также прививки хризантемы на томат и малину, полыни на томат, настурции и конского боба на хризантему и др.

Способы прививок. Из множества способов прививок наиболее часто применяются следующие.

Прививка через сближение, или **аблактировка**, заключается в том, что сращиваемые растения соединяют между собой ветвями или стеблем без отделения прививаемого растения от материнского. Этого достигают тем, что на ветке подвоя гладко снимают ножом полоску коры с частью древесины; у прививаемого растения делают такой же по величине срез, но таким образом, чтобы с противоположной от среза стороны на ветке было почка; места срезов прикладывают друг к другу, и здесь накладывается повязка.

Когда привитые растения прочно срастутся, что бывает через год-два, то привой отделяют от материнского растения, но не сразу. Сначала на стебле привоя ниже места прививки делается надрез. Этим уменьшается связь привоя с собственной корневой системой, а затем уже привой отделяют полностью от ветви, расположенной выше места прививки, чем побуждается к росту привитая почка.

Когда ветви прививаемых растений толстые, то на месте среза

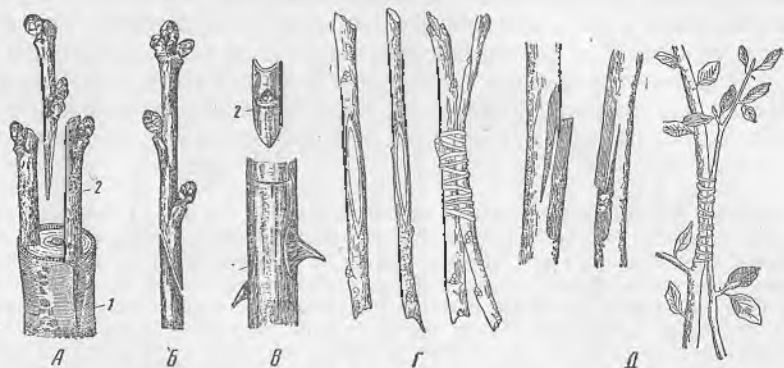


Рис. 147. Различные способы прививки. А — прививка в расщеп (слева) и под кору (справа); Б — копулировка; В — окулировка; Г — сближением в прикладку; Д — сближением язычком.

1 — подвой, 2 — привой.

привоя и подвоя вырезаются язычки, которые позволяют более тесно приложить ветки друг к другу, после чего на место сближения веток накладывают повязку.

Прививка черенками (копулировка) осуществляется несколькими способами.

При прививке на подвое делают косой срез как и на прививаемом черенке. Оба среза делают вблизи почек. Ветви привоя и подвоя должны быть одинаковой толщины, чтобы взаимно совпали на срезе древесина и кора.

Привой прикладывается срезом к подвою, и место прививки тщательно обвязывается. Этот способ применяется и для травянистых растений.

Для более тесного сближения привоя с подвоем делают места среза не гладкими, а с вырезкой язычком или седлом (рис. 147).

Если ветка привоя тоньше подвоя, то прививку делают в расщеп, полурасщеп, в вырез.

Прививка в расщеп применяется и для травянистых растений.

Прививки этими способами делаются в весеннюю пору. Место прививок обвязывается и замазывается садовым варом, как и срезы на черенках в верхней их части.

Существует, несколько способов прививок под кору, что

возможно весной при усиленном сокодвижении, когда кора легко отделяется от древесины. Прививку под кору черенка делают без разреза ее или с разрезом. Место прививки обвязывается и замазывается садовым варом.

Прививка окулировкой состоит в том, что для сращивания в качестве привоя берется лишь одна почка (глазок). Окулировка применяется для всех древесных и кустарниковых пород и особенно имеет широкое применение в плодоводстве. Эта прививка дает хорошо развивающийся крепкий побег, лучший чем при других прививках.

Окулировку производят преимущественно летом (июль, август), чтобы срастание привоя и подвоя произошло до заморозков.

При летней окулировке глазки берутся с летних побегов (окулировочных черенков), которые называются окулянтами.

Все приемы прививки должны совершаться быстро. Глазок отделяют окулировочным ножом, для чего делают сначала два поперечных надреза на окулянте — выше почки и ниже ее. Потом глазок отделяют продольным срезом лезвия ножа сверху вниз. На подвое надрезают кору (не вредя по возможности древесине) в виде буквы Т, слегка отделяют кору от древесины лопаточкой окулировочного ножа и вставляют в разрез глазок. После этого уже накладывают повязку.

Глазок срастается с подвоем дней через 10—15. Успешность окулировки узнается по оставленному при почке глазка черешку листа. Если черешок пожелтел и отпал — окулировка удачна, если же почернел, засох и крепко держится — окулировка неудачна.

Весной производят еще окулировку трубкой, при которой глазок получается путем кольцевого среза коры с почкой на окулянте и путем съема соответствующего участка коры на подвое, на который накладывается глазок, сидящий на трубке коры. Есть и другой вариант прививки трубкой. Кора на подвое тогда зачищается полосками с отгибанием их книзу. На обнаженную древесину накладывается глазок с трубкой коры. Опушенные вниз полоски коры подвоя приподнимаются и ими закрывается трубка (но не глазок). Потом накладывается повязка, которая затем покрывается слоем садовой замазки.

Значение размножения прививками очень важно. Оно применяется в том случае, когда не удастся размножение черенкованием, когда на черенках растения не развивается обеспечивающей рост корневой системы. Тогда черенки культурных сортов прививают на дичок, обладающий хорошей корневой системой, и на его основе развивается привитый черенок. Например, сорта лимона и мандарина прививают на дичок трехлистного лимона, культурные сорта роз — на шиповник, культурные сорта слив — на дикие.

Появление филлоксеры на корнях культурного винограда влекло за собой его гибель. Прививкой культурных сортов винограда на дички американского вида винограда, устойчивого к филлоксере, была предотвращена гибель плантаций культурных сортов винограда.

Прививками пользуются для обеспечения перекрестного опыления у двудомных растений путем прививки веток с мужскими цветками на женские особи растений (например, фисташки).

Широкое применение начинают получать методы прививки к культуре травянистых растений.

Особое распространение получили прививки (трансплантации) дыни, арбуза, люфы и других растений на тыкву. В качестве подвоя берется тыква *Cucurbita maxima* — (сорта Кит 599, Белая ме-



Рис. 148. Прививка дыни на тыкву. А — разрез на тыкве-подвое; Б — срез дыни-привоя; В — привой вставляется в подвой; Г — привой вставлен в подвой; Д — бинтование привитых растений.

довая 611, Бирючукская 630, Серая волжская), тыква — *Cucurbita moschata* (сорта: Бирючукская 628 и Перехватка) и тыква *Cucurbita Pepo* (Мозолевская Голосеменная Грибовской станции, Бирючукская 735 и Миндальная). В южных районах на них прививаются лагенарии, люфа, узбекистанские дыни, а в северных районах — дыни сорта Московская Лебедевой, Канталупа московская, Колхозница и Бирючукская, арбузы и даже огурцы (рис. 148).

При трансплантации образуется большое количество плодов, а созревают они на 10—12 дней раньше обычного.

Самую прививку производят на сеянце тыквы, когда на нем разовьется один настоящий лист. Тогда сбоку на подсемядольном колене с противоположной стороны от первого настоящего листа, между двумя светлыми продольными полосками, делается неглубокий разрез длиной 1,5—2 см. В этот разрез вдоль него вставляется срезанный ниже семядолей всход дыни. На нем предварительно снимается эпидермис с двух сторон, которыми привой прижмется в разрезе к стеблю тыквы. Наружные поверхности привоя и подвоя при этом должны быть в одной плоскости. Затем прививка забинтовывается мочалой. Хорошие результаты получаются с трансплантацией дынь в расщеп. Когда разовьется 2—3 настоящих листа, тогда верхушечная часть стебля тыквы срезается. Оставляется при этом один лист. Затем делается продольный разрез через семядольный узел с одной стороны стебля и в него вдвигается привой — дыня. Прививки приживаются на 8-й — 10-й день.

Успешно прививается дыня на тыкву по методу С. П. Лебедевой в северных районах (Кировская областная опытная станция), что обеспечивает вызревание плодов. Трансплантированные растения более устойчивы к похолоданию. Удачна также прививка арбуза на

тыкву. Трансплантация, являясь средством продвижения бахчевых культур на север, вместе с тем является способом получения высокоурожайных вегетативных гибридов, устойчивых на севере.

В свете работ по влиянию привоя на подвой и обратно большое значение приобрели прививочные работы с томатами. Для усиленного влияния подвой на привой прививаемые сорта томата берутся в более молодом возрасте, чем подвой.

Так, на 30-дневные подвой прививались растения в семядольном состоянии; нижние спящие почки от взрослых (30 — 40-дневных) растений прививались на растения такого же или старшего возраста; производились прививки наклюнувшимися семенами в пазуху листа или в срез стебля; прививались цветочные кисти, имевшие молодые бутоны.

Удаются прививки в молодом возрасте томата, паслена и душистого табака на картофель.

Хорошим подвоем для прививок является подсолнечник, для чего используются его пазушные ветви (пасынки). На подсолнечнике удавалось прививать васильки, хризантемы, астры, циннию, космею, ко-reopsis и др.

Труднее удается прививка злаков. В качестве привоя берется зародыш зерновки злака. Зародыш со щитком и оболочкой плода, например, у пшеницы, легко отделяется после двухдневного вымачивания в холодной воде. На место удаленного эндосперма вставляют эндосперм зерна другого злака, например, ржи, после чего производят посев. Зародыш пшеницы развивается за счет эндосперма ржи.

Прививка злаков в молодом возрасте производится также и в корневую шейку или путем соединения молодых стеблей рядом высеянных растений с предварительным удалением эпидермиса в месте прививки.

Потомство растений, возникающих или получаемых путем вегетативного размножения, называется клоном.

Почковая изменчивость. Известно, что у различных растений природной и культурной флоры возникает наследственная изменчивость вегетативных частей. Основным органом передачи в потомстве этих наследственных изменений является почка. Поэтому и сама наследственная изменчивость вегетативных частей растений называется почковой изменчивостью, или почковой вариацией. Многие сорта плодовых, декоративных, овощных растений были созданы путем отбора почковых вариаций и закрепления их вегетативным способом размножения. Первая сводка о почковых вариациях была сделана Дарвиным. Путем отбора почковых вариаций было создано свыше 400 сортов хризантем, свыше 300 сортов роз, большинство сортов цитрусовых, свыше 300 сортов яблонь, сотни сортов картофеля, многие сорта персика, вишни, винограда, груши, тюльпанов, георгин и т. д.

Путем отбора почковой вариации был создан И. В. Мичуриным сорт «Антоновки шестисотграммовой». Почковая вариация возникла

на одном из деревьев «Антоновки могилевской белой». Из почки развились ветвь, которая приносила яблоки, достигающие 600 г веса. Заметив это, И. В. Мичурин путем прививки к обычным подвоям получил вегетативное потомство и получил новый сорт «Антоновки шестисотграммовой».

Наблюдениями установлено, что почковые изменения проявляются особенно часто у некоторых культурных форм растений. Наследственные изменения происходят или в целом отдельном побеге растения, или в его небольшой части, иногда они проявляются лишь в одном цветке соцветия, в одном из глазков клубня картофеля, в одном из лепестков цветка и т. д. Почковые вариации представляют собой одно из явлений, доказывающих наследственную неоднородность (или генотипическую) тканей растений.

УЧЕНИЕ И. В. МИЧУРИНА О ВЗАИМНОМ ВЛИЯНИИ ПРИВОЯ И ПОДВОЯ

В садоводственной практике, особенно в плодоводстве, очень широкое распространение получило размножение ценных сортов растений способом прививки.

Размножение плодовых растений, которые не дают семян, возможно только способом прививки, что и применяется в практике, например, культуры мандаринов. Тот же способ применяется и в культуре декоративных растений, например, при размножении декоративных махровых сортов роз.

Другой причиной является и то, что из семян, например, культурной яблони и груши, как правило, получаются растения с плодами, свойственными природным видам этих растений.

Подвоем для прививки часто служит какой-либо вид дикорастущего растения — дичок, как более выносливый в данных условиях, а привоем ценный сорт плодового растения, который не может культивироваться в этих условиях как корнесобственное растение. Так, например, прививают лимон, мандарин на дичок трехлистного лимона, или культурные сорта сливы на дикую сливу, декоративные сорта роз на шиповник и т. д. Вместе с тем оказывается, что самый привой — старый культурный сорт — мало поддается изменению от действия корней дичка. Это позволяет с успехом размножать ценные культурные сорта и тем самым расширять районы их культур. Но из этого нельзя делать вывод, что при сращивании растений путем прививки, когда получается один организм с разной породой (породой привоя и подвоя) не может происходить влияния их друг на друга, и признаки и свойства сорта сохраняются в неизменном виде.

Вместе с тем И. В. Мичурин указывает на причину устойчивости некоторых сортов при прививках и пишет: «...многих... вводит в заблуждение то, что в старых сортах садовых плодовых деревьев, при обычном их размножении прививкой, не замечается почти никакого изменения от влияния дикого подвоя. На основании этого,

многие предполагают, что и вообще подвой не может влиять на всякий, хотя бы и молодой, привитой на него сорт. На самом же деле такой вывод крайне неверен потому, что в первом случае, старый с давно установившейся и окрепшей формой строения сорт прививается к дикому, более молодому в сравнении с ним подвою, вследствие чего влияние последнего не в силах изменить его. Напротив, во втором случае, все складывается как раз наоборот, тут молодой сорт в самой ранней стадии своего развития попадает под сильное влияние старого дикого подвоя и, конечно, вследствие слабости вполне подчиняется и почти целиком уклоняется в своем строении в сторону дичка»¹.

И. В. Мичурин не только подметил взаимное влияние привоя на подвой, но и применил это свойство для выведения новых сортов растений, вскрыл их огромное практическое значение, создал учение о взаимном влиянии привоя и подвоя, возведя его на степень теории общепроизводственного значения.

ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ ОСОБИ, ИЛИ ОНТОГЕНЕЗ

Размножение не может быть оторвано и от последующего процесса — воспроизведения особи, т. е. роста и развития особи, или онтогенеза (индивидуального развития), когда через бесчисленное количество закономерных процессов, превращений особь становится взрослым, способным к размножению растением.

Рост и развитие растений. Основное свойство растения как организма составляет его рост.

Рост растения характеризуется увеличением его массы за счет тех или иных его частей, органов: высоты стебля, размеров и количества листьев, корня, веса и объема растения. Эти изменения носят количественный характер.

Увеличение массы растения и называется ростом. В то же время происходит развитие растения. Под развитием семенного растения следует понимать тот путь необходимых качественных изменений содержимого клеток и органообразовательных процессов, который растения проходят от семени до образования новых семян.

Цветение растения представляет собой пример такого рода изменений, которые характеризуют определенный перелом в развитии растений.

Рост и развитие определяют жизненный цикл особи растения.

Для уяснения разницы между ростом и развитием Т. Д. Лысенко приводит такой пример: «Растения ржи или пшеницы, выросшие при дороге из случайно упавших семян, могут быть зрелыми, т. е. полностью закончить свое развитие, так же как и растения тех же сортов, выросшие на культурном, хорошо обработанном поле. Но рост в высоту, а также вся мощность этих растений, величина и качество урожая намного могут разниться. Высота первых растений может не превышать 10—15 см. В их миниатюрном колосе будет

¹ И. В. Мичурин, Соч., т. I, Сельхозгиз, 1939, стр. 505.

всего 1—2 шуплых зерна. Зрелость этих зерен говорит за то, что развитие — обычный жизненный путь растений — полностью закончено. Высота вторых растений на культурном обработанном поле может быть не 10—15 см, а 200 и более. Зерен в колосе может быть не 1—2, а 60—80. Продолжительность жизни растений в обоих случаях может быть одна и та же¹.

Эти растения отличаются друг от друга своим ростом, количественными показателями массы вегетативных частей и урожая. Но они прошли одинаковый жизненный цикл от семени до семени, следовательно, качественно эти растения сходны друг с другом.

Рост и развитие — явления не тождественные, но они связаны воедино и представляют собой разные стороны процесса воспроизведения растением новой особи.

Если растение заканчивает цикл своего индивидуального развития при воспроизведении новой особи в течение одного вегетационного периода и, по созревании плодов и семян, отмирает, такое растение будет однолетником, или однолетним растением. Сюда относятся все яровые зерновые культуры, многие огородные, технические растения: яровая пшеница, рис, овес, ячмень, просо, фасоль, огурцы, арбузы, подсолнечник, хлопчатник и т. д. Озимые культуры пшеницы, ржи и ряд дикорастущих растений начинают свой рост и развитие с осени, и заканчивают осенью следующего года, т. е. цикл их развития захватывает более чем один цельный вегетационный период. Это озимые однолетники. Другие культурные растения относятся к типичным двулетникам, или двулетним растениям. В течение первого вегетационного периода они не приступают к цветению, как, например, свёкла, морковь, редька, капуста, а зацветают и плодоносят лишь во второе лето, после чего растения отмирают.

Другие растения также цветут и плодоносят один раз в жизни и также после этого отмирают, но их вегетативная масса нарастает в течение нескольких лет, как, например, у ферулы, доремы и других крупных зонтичных флоры Средней Азии, Кавказа или у мексиканской агавы.

Все эти травянистые растения, плодоносящие один раз в жизни, получили название *монокарпиков* («монос» — по-гречески значит — один, «карпон» — плод). К ним относятся однолетние, двулетние и многолетние монокарпики.

Многие травянистые растения приступают к плодоношению в первый или второй год, но после плодоношения их вегетативная масса не отмирает. Растение продолжает существовать, вновь зацветать и плодоносить в последующие годы, иногда в продолжении многих десятков лет. Такие растения обычно и называются, собственно, *многолетниками*, или поликарпическими растениями (от греческого «поли» — много). К многолетним растениям относятся также кустарниковые и древесные растения.

Древесные растения обычно впервые зацветают в возрасте де-

¹ Т. Д. Лысенко. Агробиология, изд. 4-е, Сельхозгиз, 1948, стр. 25.

сяти или нескольких десятков лет: береза — 10—12, липа — 25, сосна — 15, пихта — 30 лет и т. д.

Различным растениям свойствен тот или иной тип индивидуального развития. Он обусловлен наследственной природой растений и состоит из цепи непрерывных изменений не только структуры и формы растения, но и его жизненных функций, его процессов обмена веществ.

Каждый этап индивидуального развития растения может осуществляться лишь при определенных условиях существования.

Теория стадийного развития растений акад. Т. Д. Лысенко. В определенных условиях растение, изменяясь в своем индивидуальном развитии — от прорастания семени до созревания новых семян — проходит ряд последовательно сменяющих друг друга этапов, или стадий. Строгая последовательность стадий выражается в том, что, не закончив предыдущей стадии, растение не может перейти к прохождению следующей. Для завершения прохождения определенной стадии развития и перехода растения к прохождению следующей стадии требуются определенные внешние условия. При несоответствии условий требованиям растения на данной стадии прохождения ее может задержаться, но растение не может возвратиться вспять и перейти в состояние предыдущей стадии развития. Процессы стадийного развития необратимы.

Свойство растений требовать определенных условий для прохождения той или иной стадии развития сложилось и закрепилось в результате исторической приспособленности растения к определенным условиям. Это требование определяется природой данного растения, т. е. его наследственностью.

Т. Д. Лысенко предполагает, что семенным растениям свойственны 4—5 стадий развития. Но из этих стадий открыты и изучены две — стадия яровизации и световая.

«...под стадиями развития,— говорит Лысенко,— мы понимаем не само образование (развитие) различных органов и частей растения, как-то: листьев, стеблей и т. д., а те этапы и качественно-переломные моменты в развитии растений (происходящие в точках роста стебля), без которых невозможен дальнейший нормальный путь развития, ведущий через образование различных органов и признаков к плодоношению»¹.

Переломные моменты в росте растения, в изменении его вегетативных частей, выраженные внешне, морфологически, как кушение, выход в трубку у злаков, колошение—представляют собой фазы развития. Морфологические изменения у растения обычно отстают от стадийных изменений. Неизменившееся морфологически растение под влиянием света или пониженной температуры оказывается изменившимся по целому ряду своих свойств и требований к условиям дальнейшего существования. Растение становится более чувствительным, например, к отрицательным температурам.

Первая стадия развития — стадия яровизации. Она начинается с того момента, как зародыш семени тронется в рост и проходит при наличии определенной температуры, необходимого количества влаги и при достаточной аэрации.

Для каждого вида и сорта растения условия для прохождения стадии яровизации различны. Озимая пшеница требует температуры от 0° до 2°С в течение 18—25 дней, а яровая от 2° до 15°С в течение 5—15 дней при наличии других условий (влажности, аэрации). Для растения более южного происхождения, как, например, хлопчатник, стадия яровизации может проходить при температуре в 25°С. Продолжительность воздействия определенных температур различна для разных видов и сортов растений.

Озимая пшеница проходит стадию яровизации при пониженных температурах зимнего периода. Если высеять озимую пшеницу весной, то она, не пройдя стадии яровизации, не приступит к цветению и плодоношению и останется в состоянии кушения, увеличивая вегетативную массу. Яровые сорта пшеницы, посеянные весной, приспособлены к прохождению стадии яровизации при повышенной температуре весеннего периода. Они выходят в трубку, нормально развиваются, приступают к цветению и плодоношению.

Растение может пройти стадию яровизации при начале прорастания семени растения. Если, например, задержать рост зародыша, сведя условия увлажнения до минимума, при сохранении прочих условий прохождения стадии яровизации, то процесс стадийного развития полностью закончится. При посеве весной такие яровизированные зерновки озимой пшеницы будут нормально развиваться и выкосятся в первое лето.

На этом основан, предложенный Т. Д. Лысенко, метод яровизации. С помощью этого метода производится предпосевная обработка семян, при которой зародыш в наклонувшемся семени проходит стадию яровизации. Яровизированные, например, зерна озимой пшеницы по внешнему виду остаются неизменившимися, но при высеве в поле они проходят полностью цикл своего развития, заканчивая его цветением и плодоношением. В то же время при посеве неяровизированных зерен озимой пшеницы весной растения достигают фазы кушения, но не приступают к цветению и плодоношению.

Метод яровизации широко применяется в практике на разнообразных культурах: хлебные злаки, овощные растения, технические (свёкла, хлопчатник, картофель), бобовые и т. п. При яровизации изменяются и биологические свойства протоплазмы, что проявляется, например, в снижении устойчивости к морозу и обезвоживанию.

Метод яровизации позволил продвинуть далеко на север культуру озимой пшеницы, овса и других культур. Сокращая с помощью яровизации вегетационный период хлебных злаков, возможно избежать действия засушливых условий на хлеба в юго-восточных районах их возделывания. Благодаря приему яровизации ускоряется развитие растений в весеннее время, т. е. наиболее благоприятное, что способствует повышению урожая.

Таблица 3

Прибавка урожая яровых пшениц от яровизации по данным колхозных опытов

Наименование республи- ки, края, области	Площадь в га	Прибавка урожая от яровизации в ц на га	Прибавка урожая на взятую пло- щадь в ц	Сорт пшеницы
Среднее Поволжье . .	200	2,06	412,0	Лютесценс 62
„ „ . .	177	4,0	708,0	Цезиум
Одесская область . . .	40	2,2	88,0	Лютесценс 62
Сталинградская об- ласть	40	4,3	172,0	„
Мордовская АССР . .	80	5,9	472,0	Местная
Татарская АССР . . .	35	2,47	86,45	Цезиум

Разработан также способ яровизации картофеля путем проращивания клубней до ростков в 2—3 мм при температуре 13—15° и последующем их содержании на свету (при той же температуре), что дает возможность получить более высокий урожай.

Стадия яровизации, т. е. первая стадия развития растений, проходит и при наличии и при отсутствии света. Но в дальнейшем, после прохождения стадии яровизации, озимая пшеница не приступает к цветению, если растения будут подвергнуты воздействию света короткого двенадцатичасового дня. Чтобы приступить к цветению яровизированная пшеница должна расти в условиях длинного дня. Но надо иметь в виду, что свет длинного дня может иметь действие лишь на растения, полученные из яровизированного посевного материала. Неяровизированная пшеница не приступит к цветению ни на коротком, ни на длинном дне. Таким образом вслед за прохождением стадии яровизации у растения появляется требование к свету, т. е. оно вступает в следующую стадию своего развития — световую стадию. В этом сказывается последовательность стадийных изменений у растения, как основная закономерность развития, наряду с их необратимостью, о чем было сказано выше.

Для прохождения световой стадии растениям необходим определенный срок пребывания на свету. Свет им необходим, чтобы приступить к цветению. Другие растения нуждаются в определенном сроке пребывания в темноте и только в этом случае они приступают к цветению, т. е. им необходима периодическая смена света и темноты. Днем на свету у этих растений идут процессы питания, а ночью в темновой период суток идут процессы стадийных изменений. Первые растения нормально и лучше развиваются в условиях непрерывного освещения, т. е. при длинном дне высоких (север-

ных) широт. Они относятся к группе растений длинного дня, например, рожь. Растения, развивающиеся в условиях короткого дня, сменяемого темной ночью, относятся к группе растений короткого дня, т. е. южных широт (например, кукуруза, просо). Длина дня оказывает сильное влияние на процессы, связанные с подготовкой растения к зимовке. У растений короткого дня в северных широтах процессы роста и развития растягиваются, не завершаются, и они не впадают в состояние покоя, страдают поэтому от мороза или даже вымерзают. Искусственное сокращение длины дня, иногда в течение короткого срока (одного или нескольких дней) изменяет ход роста и развития растения. Растение рано прекращает вегетацию, вступает в состояние покоя и тем самым повышает возможности перезимовки. В этом состоит практическое значение закономерностей прохождения световой стадии растениями и изменения в связи с этим их свойств.

Общебиологическое значение теории стадийного развития растений, созданной Т. Д. Лысенко, заключается в открытии закономерностей индивидуального развития растения в их тесной связи с условиями существования, а также и в том, что эти закономерности определяются породными, т. е. наследственными особенностями растения, сложившимися в процессе исторического развития, или в филогенезе.

Это открытие закономерностей развития растений дает широкие возможности сознательно изменять процесс развития растений и их свойства, их требования к условиям существования, т. е. изменять их наследственную природу.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ОБРАЗОВАНИЯ ОРГАНОВ У РАСТЕНИЙ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Образование органов происходит в процессе онтогенеза, т. е. индивидуального развития растения. Эти процессы сопровождаются сильными изменениями как в структуре, так и форме растения, результатом которых является воспроизведение особи, подобной родительской. Процесс воспроизведения особи носит направленный характер. Эта направленность обуславливается исторически сложившейся во взаимодействии со средой наследственной основой организма, различной для различных пород и видов растений.

Яркое выражение органогенез получает у растений, достигших наиболее высокой ступени в своем историческом развитии, как, например, у цветковых растений. Их тело сильно дифференцировано в связи с приспособлением к различным условиям наземного существования, меняющимся не только в пространстве, но и во времени. Особенностью развития органов растения, или его органогенеза, является образование во множественности одноименных органов. Одноименные органы растения называются метамерными органами, например, листья, а само явление называется метамерией. Образование одноименных органов происходит вследствие того, что

элементы питания растения сильно рассеяны в пространстве (свет, углекислота воздуха). Метамерные органы и приспособлены к улавливанию элементов питания, что определяет их форму и строение.

Образование органов растения происходит в определенной последовательности, соответственно со стадийным развитием растения. Вначале развиваются вегетативные органы — корень, лист, стебель, а затем и репродуктивные — околоцветник, тычинки (андроцей) и пестики (гинецей), составляющие цветок.

Основные вегетативные органы — корешок, стебелек и почечка — закладываются в зачаточном виде еще в зародыше семени семенных растений вместе с семядолями. Почечка представляет собой точку роста растения. Ее развитие и дифференциация начинается с момента прорастания семени, закладки и образования новых органов, т. е. с самого начала жизнедеятельности развивающегося из зародыша растения.

Быстро развивающийся корешок доставляет необходимые для дальнейшего развития зародыша питательные вещества — минеральные элементы и воду. Развивающийся одновременно стебель освобождает семядольные листья и почечку, т. е. точку роста, от кожуры семени и выносит проросток над поверхностью почвы. Начинается процесс ассимиляции и дальнейший рост и развитие зародыша за счет образуемых им самим пластических веществ. В точке роста закладываются в виде бугорков зачатки листьев и зачатки пазушных почек. В дальнейшем происходит дифференциация точки роста, как конуса нарастания главного побега, и клетки, составляющие меристемную ткань, проходят фазу эмбрионального роста и размножения с параллельным усилением новообразования живого содержимого клеток. Затем клетки вступают в фазу собственного роста путем вытягивания и, наконец, наступает фаза специализации клетки, когда в ней происходят изменения, соответствующие выполнению определенных функций образуемого органа, в состав которого они входят. Вследствие этой дифференциации клеток происходит образование разнородных тканей, необходимых для функционирования органа и жизнедеятельности растения в целом.

При дальнейшем росте растения, разрастания и деятельности образовательной ткани происходит развитие новых одноименных вегетативных органов растения в подземной и надземной его части, рост и ветвление стебля, образование листьев, почек, разрастание корневой системы, образование корневых волосков и т. д.

На определенном этапе развития закладываются в виде бугорков на конусе нарастания побега, элементы цветка или целых соцветий. Развиваясь, они формируют затем цветочные почки. Каждая из образовавшихся цветочных почек расходует на развитие репродуктивных органов всю питательную ткань, тогда как при развитии побега из вегетативной почки меристемная ткань в точке его роста продолжает все время образование органов заново.

У однолетних растений, например, в течение одного вегетационного периода проходят все процессы дифференциации клеток и тка-

ней, полностью завершается органогенез развитием репродуктивных органов. Затем, после образования половых клеток и оплодотворения, происходит развитие зародышей нового поколения, семян и плодов.

В зародышах семян происходит новообразование меристемной ткани, формирование органов развивающегося заново растения как особи нового поколения.

Все эти процессы органогенеза совершаются на основе стадийных изменений, происходящих в образовательной ткани точек роста растения. На этой основе происходит качественная дифференциация тканей побега, из которых образуются те или иные органы растения в зависимости от прохождения определенной стадии развития (стадии яровизации, световой стадии). Локализация стадийных изменений в меристемных клетках точки роста представляет собой одну из закономерностей развития растений. Растения, закончившие определенную стадию своего развития, уже не могут вернуться к своему начальному состоянию. Поэтому, ткани стебля растения не могут быть стадийно одинаковыми. Нижняя часть стебля сохраняет наиболее молодое стадийное состояние, хотя по времени образования и является первой. Позднее образовавшиеся ткани стадийно более зрелы, хотя они по времени сформировались позднее. Самый характер органогенеза совершается на основе стадийных изменений и определяется качеством клеток меристемной ткани. Так, в случае незавершения стадии яровизации, когда еще не началась световая стадия, растение не приступает к закладке репродуктивных органов. Злаки, например, только кустятся, но не переходят в колосшение. При недостаточности длины дня, т. е. при коротком дне, когда световая стадия не получает завершения в меристемной ткани точки роста растения, у злаков цветочные пленки часто развиваются как листья (тимopheевка, мятлик).

На ход развития органа влияет не только длина дня, но и такие условия, как интенсивность освещения, механические повреждения растений, окуривание растений дымом. Применением, например, удаления верхушки главного побега, боковых побегов и частично мужских соцветий А. А. Авакяну удавалось у некоторых сортов дынь добиться повышения количества нормально развитых женских цветков. Увеличение числа женских цветков удается получать при окуривании огурцов дымом (в опыте клинских огородников). Следовательно, органогенез в сильной степени зависит от условий, необходимых для развития органа.

Благоприятные условия для развития органа являются вместе с тем условиями жизнедеятельности органа. Орган развивается в процессе его жизнедеятельности. Он как бы сам себя развивает, выполняя определенную функцию, вследствие чего усиливается приток питательных веществ к органу. В процессе своего развития орган дифференцируется и приспособляется к выполнению функций органа развивающегося растения. Дифференциация органа, его форма зависит от выполняемой им функции. Функция и форма

неразрывно связаны друг с другом, что видно на примере приспособительного метаморфоза органов, когда стебель, например, превращаясь в корневище или клубень, несет функции запасающего органа и органа вегетативного размножения.

Органогенез зависит также от жизнедеятельности и развития всех частей растительного организма, в котором функции отдельных органов взаимно связаны. Развитие проводящей системы стебля тесно связано с образованием листьев и ветвей. Заложение и развитие корневой системы взаимно (коррелятивно) связано с развитием надземной части растения. Развитие надземной части растения стимулирует корнеобразование. Эта коррелятивная связь представляет большое практическое значение, при определении времени пасынкования (помидор, например), подрезки ветвей и формировании кроны у плодовых и декоративных древесных растений.

Если процессы органогенеза зависят от условий существования, определяются ими и исторически сложившейся наследственной основой, то, изменяя условия существования, т. е. тип обмена веществ, можно добиться сдвигов в процессе органогенеза, роста и развития растения в целом. Короткий день может, например, задержать развитие пшеницы, и тогда число колосков в колосе возрастает и формируются добавочные колосья. Яровизированный на свету клубень картофеля быстрее трогается в рост и развитие растения значительно ускоряется. Из точек клубней, проросших в темноте при хранении в подвалах, при высокой температуре побеги развиваются медленнее, органогенез замедляется, побеги вырастают более слабыми.

Таким образом, закономерности стадийного развития растений позволяют управлять органогенезом растений, ускорять или замедлять развитие растений, способствовать развитию наиболее практически ценных частей и органов растений.

Внешние условия, как тип обмена веществ, ассимилированные живым телом при его росте и развитии, при органогенезе, становятся внутренними, входят в наследственную основу организма, и потомки такого организма, выросшего в измененных условиях, требуют именно этих измененных условий. Тогда органогенез и онтогенез в целом, изменяясь в поколениях, меняют наследственную основу организма. Взаимосвязь онтогенеза и филогенеза представляет собой диалектическое единство, биологическая сущность которого вскрыта теорией стадийного развития Т. Д. Лысенко.

ПОНЯТИЕ О ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫХ, ИЛИ БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ, ТИПАХ РАСТЕНИЙ

Автотрофные растения — единственные организмы, приспособленные строить живое вещество из неживого, неорганического, минерального, что осуществляется или путем хемосинтеза, или путем фотосинтеза.

Эволюция автотрофных растительных организмов шла преимущественно за счет использования солнечной энергии, падающей на по-

верхность нашей планеты, т. е. на основе фотосинтеза, а не на основе хемосинтеза.

Сложный процесс выработки приспособительных структур растений направлялся в сторону наиболее совершенного и максимального продуцирования живого вещества в определенных условиях существования и всемерного увеличения числа особей, т. е. размножения.

У растений выработались специальные органы, приспособительные реакции и структуры для наиболее полного и совершенного использования солнечной энергии. Сюда относится мир зеленых, или хлорофиллоносных, растений, получивших наиболее сильное развитие на Земле. Они широко распространены на суше, в морских и пресноводных бассейнах. Но наибольшего разнообразия и высокой организации достигли наземные хлорофиллоносные растения, а из них цветковые, ныне господствующие на Земле.

Приспособительные морфологические структуры растений определялись способом питания в связи с условиями существования. Морфологическая структура и тип обмена веществ развивались как единство в исторически меняющейся среде.

Так вырабатывались биоморфологические типы растений как единство биологических и морфологических особенностей организма в связи с условиями существования. Процесс развития биоморфологических структур как в историческом развитии организмов (в их филогенезе), так и в индивидуальном развитии (в онтогенезе) называется биоморфогенезом.

Биоморфологические типы растений, представляющие собой единство со свойственными организмам функциями, выделяются на основе внешней формы и внутреннего строения.

Среди фототрофных растений выделяются следующие приспособительные, или биоморфологические, типы: 1) бесстебельные (слоевые) растения, 2) листостебельные споровые растения, распространение которых происходит с помощью спор; в их проводящей системе не развиты настоящие сосуды, она состоит преимущественно из трахейд, 3) семенные растения, распространяющиеся с помощью семян, семечки которых расположены открыто на мегаспорофиллах, т. е. голосеменные растения, а проводящая система состоит преимущественно из трахейд, 4) семенные растения с семечками расположенными по внутреннему краю или поверхности мегаспорофиллов, завернутых своими краями внутрь, т. е. покрытосеменные, или цветковые, растения, проводящая система которых состоит преимущественно из сосудов.

ВАЖНЕЙШИЕ ТИПЫ ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫХ СТРУКТУР РАСТЕНИЙ

БЕССТЕБЕЛЬНЫЕ (ТАЛЛОМНЫЕ, ИЛИ СЛОЕВИЩНЫЕ) РАСТЕНИЯ

Одноклеточные организмы. В своих биоморфологических особенностях одноклеточные растения (относящиеся к разделу низших растений в систематике) представлены в природе в виде большого количества различных форм. Они живут в очень разнообразных условиях существования как целостные организмы со всеми присущими им функциями, т. е. функциями питания, роста, развития, размножения и активного движения, если не во взрослой, то начальной стадии своего развития (зооспоры).

В современном растительном мире наиболее просто построенные одноклеточные организмы мы находим среди низших гетеротрофных форм растений.

Большую группу составляют растения, объединяемые под названием бактерий. Большинство из них — одноклеточные существа с различной, но довольно простой формой клетки.

Бактерии, эти мельчайшие из живых существ, имеются всюду: и в воздухе, и в воде, и в почве. Многие из них — паразиты и живут за счет других живых существ: растений или животных. Величина и вес их ничтожно малы! В одном кубическом миллиметре помещается тысяча миллионов (10^9) бактерий, имеющих форму шарика (кокки), бактерий имеющих форму палочки (бациллы) — 330 миллионов. В грамме богатой плодородной почвы содержится по нескольку миллиардов, а в некоторых плодородных почвах до 20—50 миллиардов бактерий. Благодаря своей легкости и ничтожной величине бактерии легко переносятся воздушными течениями на сотни, тысячи километров и заносятся даже в стратосферу (20 тысяч метров).

Споры многих бактерий могут выносить нагревание до 160—170 градусов в течение одного-двух часов, и они же остаются живыми при воздействии низких температур жидкого воздуха (минус 190 градусов) в течение полугода. Они выдерживали замораживание в течение трех дней при температуре жидкого водорода

(—253 градуса). Из-за малых размеров клеток бактерий изучение их строения представляет затруднение.

Большинство настоящих бактерий не имеют такого строения, которое позволило бы видеть в клетке структурно оформленное ядро. Микроскопические исследования не дают возможности разграничить у бактерий ядерное и плазматическое вещество. Ядерное вещество (нуклеиновое вещество) у этих организмов находится в рассеянном состоянии в их теле. В теле настоящих бактерий плазма и ядерная (нуклеиновая) кислота находятся в тесном единстве, не дифференцированы морфологически, хотя в клетке различается соблочка и клеточный сок. Но у некоторых форм миксобактерий происходит обособление хроматина, а у более высокоорганизованных из них (*Sorangium*) происходит структурное обособление хроматина с образованием ядра.

По своей форме бактерии могут быть шарообразными, палочковидными или цилиндрическими и извитыми. Большинство шарообразных бактерий имеет диаметр клетки в 1—2 μ . Бактерии редко достигают крупных размеров (например, палочковидная серобактерия достигает 50,0 μ).

Особое место среди одноклеточных организмов занимают сине-зеленые водоросли. Они известны из древнейших слоев Земли (кембрий). Эти водоросли и теперь живут в разнообразных формах (одноклеточные, колонияльные и многоклеточные), в соответственно разнообразных условиях: в море, в пресной воде, на почве (даже в пустынях), на камнях и в горячих источниках (до 69—75°). Их живое клеточное содержимое не имеет дифференцировки на плазму, ядро и пластиды, как обычно у водорослей. У них нет оформленного ядра. Поэтому синезеленые водоросли можно рассматривать вместе с бактериями как начальный этап развития растительных организмов. Их и считают одними из первенцев живого мира на Земле, первыми обитателями земной суши и вместе с бактериями относят к группе доклеточных организмов. Но в отличие от большинства бактерий, синезеленым водорослям свойственна пигментация, с чем связана у них способность к автотрофному питанию. Вероятно, что с возникновением синезеленых водорослей стало впервые возможным использование лучистой энергии для построения органического вещества из углекислого газа и воды при посредстве хлорофилла.

Акад. Келлер обращает внимание еще на одну особенность сине-зеленых водорослей — на способность усваивать из воздуха азот, как необходимую составную часть белка, что имело существенное значение для развития жизни на Земле в ту чрезвычайно отдаленную эпоху, когда синезеленые возникли как организмы.

Более высокую ступень организации среди одноклеточных организмов мы находим у жгутиковых, тело которых снабжено одним или несколькими жгутами, служащими им для передвижения в воде. Среди жгутиковых имеются не только неокрашенные формы, питающиеся за счет готового органического вещества (гетеротроф-

ные питание), но и окрашенные формы, способные к фотосинтезу, следовательно, питающиеся фототрофно. Но некоторые из окрашенных жгутиковых, при обилии органических веществ в воде, способны питаться за счет готового органического вещества, т. е. способны к смешанному, или миксотрофному, питанию, как, например, эвглена, в больших количествах живущая в лужах, из-за чего вода в луже кажется зеленой (см. рис. 88).

Жгутиковые одноядерны, в их протоплазме у окрашенных форм имеются хроматофоры зеленого или желтобурого цвета, а также красноватое тельце — глазок, служащий для восприятия световых лучей. На переднем конце в протоплазме находятся пульсирующие вакуоли.

Жгутиковые могут быть или голыми с плотной наружной протоплазменной (альбуминоидной) пленкой, или более высокоорганизованные формы одеты оболочкой. Имеются пиреноиды («пирен» — косточки плода) — особые тельца, вокруг которых появляются преимущественно на свету крупинки крахмала.

Жгутиковые живут и в пресной воде, и в море, а многие из бесцветных форм жгутиковых встречаются в почве. Некоторые жгутиковые представляют паразитические формы и являются возбудителями болезней человека и животных (трипанозомы).

Одноклеточные организмы известны и среди зеленых водорослей. Они относятся к автотрофным организмам. Среди них имеются неподвижные в вегетативном состоянии и подвижные формы.

Тело подвижных одноклеточных форм зеленых водорослей, например, хламидомонады, имеет овальную или грушевидную форму с жгутиками на конце (2, 4, 8). Оболочка состоит из пектиновых веществ. В задней части тела хламидомонады помещается чашевидный хроматофор с одним пиреноидом. В углублении чаши лежит ядро. В передней части перед хроматофором находится бесцветная плазма с пульсирующими вакуолями. В передней части клетки впереди или сбоку находится красный глазок. Хламидомонады обильны в лужах и мелких пресных водоемах.

Неподвижные в вегетативном состоянии формы зеленых водорослей, как, например, хлорококковые очень сходны с хламидомонадой по своему строению, но не имеют ни глазка, ни вакуолей. Клетки их шаровидные, одноядерные с чашевидным постепенным хроматофором, покрыты целлюлозной оболочкой. Только в период размножения содержимое клетки распадается на подвижные тельца — дву-жгутиковые зооспоры, напоминая этим жгутиковые организмы. Они живут не только в пресной воде, но и в сырой земле, на коре деревьев, находятся в симбиозе с грибами лишайников, встречаются и в тканях высших растений.

К одноклеточным организмам относится большая и разнообразная группа диатомовых водорослей. Их оболочка во внутренних слоях состоит из пектиновых веществ, а снаружи, благодаря пропитыванию кремнеземом, образуется панцирь. Этот панцирь очень разнообразен по своему строению; по его скульптуре различаются

виды диатомовых водорослей. Оболочка у диатомовых водорослей не сплошная, а состоит из двух створок, надвинутых друг на друга, как крышка на коробку (см. рис. 88). По форме диатомеи могут быть очень разнообразны: округлой, эллиптической, бочонкообразной, узколинейной, прямоугольной, треугольной, серповидной, угловидной формы и т. д.

В клетках диатомей протоплазма с заключенным в ней ядром располагается в постенном слое. В середине клетки — центральная вакуоля. Хроматофоры находятся в постенном слое плазмы в виде крупных пластинок или отдельных дисков и зерен. Они бурого цвета благодаря присутствию в них (кроме хлорофилла) особого пигмента — диатомина. В результате фотосинтеза образуется не крахмал, а масло.

Диатомовые водоросли в большом разнообразии видов (свыше 5 тысяч) живут в пресных водах и особенно в соленой воде морей и океанов. Одни из них живут на дне водоемов (бентос), а другие в состоянии парения (во взвешенном состоянии) в воде (планктон). Последние более многочисленны и имеют ряд приспособлений, удерживающих их в состоянии парения в верхней толще водных слоев. Они нуждаются в свете, как хлорофиллоносные организмы, хотя некоторые диатомеи (*Nitzschia*) питаются органическими остатками, а потому и не имеют хроматофора. В морской воде содержится до 100 тысяч диатомей на литр, а в пресной воде иногда насчитывается до 11 миллионов на литр. Некоторые диатомовые живут в горячих источниках при температуре до 50 градусов, а другие виды приспособлены к жизни на поверхности льда или снега полярных областей. Мелкие формы диатомовых, принадлежащие к пресноводным видам, живут в почве, перемещаясь в ней в соответствии с состоянием ее влажности.

Одноклеточные (в большинстве случаев) десмидиевые водоросли, в некотором отношении сходные по внешнему виду с диатомовыми, отличаются, однако, своим чистозеленым цветом и отсутствием кремнезема в оболочках.

Это исключительно пресноводные свободно «парящие» (пассивно плавающие) водоросли. Клетки их имеют иногда причудливые очертания, оболочка имеет тонкую структуру и состоит из двух симметричных половинок. Место соединения половинок обозначено более или менее глубокой перетяжкой, или бороздкой. О разнообразии их можно судить по количеству видов в роде (космариум — 800, кластериум — 200 и т. д.).

Одноклеточные организмы известны и среди грибов. Примером одноклеточных грибов могут служить пивные дрожжи. Клетки их имеют округлую форму и состоят из цитоплазмы и овального ядра. Это типичные сапрофиты.

Некоторые из дрожжевых грибов, как пивные дрожжи, известны лишь в культуре на субстратах, богатых сахаром. Используются при хлебопечении, винокурении, пивоварении.

Из этих примеров видно, насколько разнообразен мир одноклеточных организмов как по своему строению, так и условиям существования. А мир одноклеточных растений, несомненно, является начальным этапом развития живых существ на Земле.

Неклеточные (однополостные) растения. Дальнейшее усложнение в организации одноклеточных растений состоит в увеличении полости клетки и разделении функций отдельных частей клетки, благодаря чему и самое строение клетки сильно изменяется.

Примером такого растения может служить ботридиум, часто встречающийся на дне высыхающих луж и канав в виде мелких зеленых шариков величиной с булавочную головку. Своей нижней бесцветной и разветвленной частью ботридиум углубляется в почву. Она служит для восприятия воды с растворенными в ней минеральными солями. Надземная зеленая часть растения ботридиума, как автотрофного организма, несет функции образования пластических веществ.

Хотя полость ботридиума не разделена, но от одноклеточного растения содержимое его отличается тем, что плазма ботридиума содержит большое количество ядер (см. рис. 2).

Наиболее сильного расчленения слоевище достигает также у однополостного растения каулерпы — морской водоросли. Ее оболочка одевает единую протоплазматическую массу с включенными в нее в большом количестве ядрами и многочисленными зелеными хроматофорами. Слоевище каулерпы достигает 30 см и состоит из толстой ползучей стеблеобразной оси — каулоида, — прикрепленной снизу ризоидами к почве, а вверх от нее отходят крупные, различно построенные листовидные лопасти или цельные, или рассеченные — филлоиды. Внутри полость пересечена сетью целлюлозных балочек, поддерживающих стенки. В протоплазме в бесцветных частях таллома содержатся крахмалоносные лейкопласты (рис. 10).

Растения с таким устройством тела носят название **неклеточных**, или **однополостных** (см. стр. 181).

Но этот принцип построения растения — увеличение полости и разрастания в ней протоплазмы с массой ядер — не получил дальнейшего развития. Он имеет ограниченное значение в историческом развитии растений как организмов.

Колониальные организмы. Следующей ступенью, или этапом исторического развития биоморфологической, или приспособительной, структуры растений, является образование многоклеточных организмов.

Наиболее простой формой многоклеточного организма являются колониальные организмы низших растений, таллом которых состоит из колонии клеток, имеющих общее происхождение и возникших или из одной вегетативной клетки тела организма, или из зиготы.

Колония клеток представляет нечто целое, но клетки в ней еще не специализированы, или специализация не достигает значительного развития, как у настоящих многоклеточных организмов с мор-

фологической и физиологической дифференциацией составляющих их клеток. Клетки, входящие в колонию, могут даже отделяться и жить самостоятельно. Внешняя форма колоний клеток определяется взаиморасположением клеток в колонии. Они, по большей части, образуют пластинку, либо принимают форму дерева или шара. Клетки в колонии соединяются между собой или протоплазменными нитями, проходящими сквозь поры клеточных оболочек (как, например, у зеленой водоросли вольвокс), либо благодаря окутывающей их слизи, или простым соприкосновением поверхности клеток, или же выростами клеток наподобие крючочков, рожков, нитей. Колонии некоторых водорослей состоят из определенного количества клеток (некоторые вольвоксовые протококковые, десмидиевые, диатомовые), и их рост происходит благодаря разрастанию самих клеток. У других форм (например, у тех же вольвоксовых) колонии образуются из нескольких тысяч клеток.

Колониальные организмы встречаются среди различных групп низших растений.

У бактерий один и тот же вид может давать, в зависимости от условий, то отдельные клетки, то нитевидные или цепочные соединения клеток, то он образует слизистые скопления в виде пленки, носящие название зооглей. С помощью слизи колония удерживается у источника питания.

Шарообразные формы бактерий, или кокки, различаются по группировке клеток, в зависимости от типа деления клеток: 1) монококки, или микрококки, когда клетки после деления изолируются друг от друга и остаются одиночными; 2) диплококки, когда они остаются попарно соединенными; 3) стрептококки, когда деление происходит только в поперечном направлении и клетки не расходятся, образуя длинную нить в виде цепочки; 4) тетракокки, когда деление идет в двух взаимно перпендикулярных направлениях; 5) сарцины, или объемистые пакеты клеток, когда деление идет в трех взаимно перпендикулярных направлениях; 6) стафилококки,— при делении клеток в различных направлениях, что приводит к образованию гроздей кокков, похожих на грозди винограда (рис. 149).

У синезеленых водорослей, например, у ностока, осциллярии в слизистой массе находится бесчисленное количество четковидных групп клеток.

Колониальные организмы имеются и среди зеленых водорослей (некоторые представители порядков вольвоксовых и протококковых). Из протококковых, например, род педиаструм имеет микроскопические колонии в виде однослойных табличек. У другого рода из протококковых—сценедесмус—клетки в числе четырех или восьми соединены в колонии в один или два ряда.

При бесполом размножении у педиаструм из материнской клеточки выходят зооспоры, окруженные слизистым пузырем. В этом пузыре они складываются в новую таблитчатую колонию.

Из подвижных колониальных форм вольвоксовых, наиболее про-

стым надо считать гониум, у которой пластинчатые колонии образуются из клеток, расположенных в один слой. У широко распространенной формы гониума колонии состоят из 16 клеток. Клетки гониума расположены так, что жгутики их направлены в одну сторону пластинки, а потому движение происходит в сторону, перпендикулярно плоскости пластинки (см. рис. 90).

При бесполом размножении каждая клетка колонии последовательно делится, образуя 16 клеток, и каждая из них вырабатывает жгутики. Внутри материнской клетки они образуют новую дочернюю колонию и, благодаря ослизнению материнской клетки, выходят наружу, образуя новые колонии. Таким образом из одной материнской колонии образуются 16 колоний по 16 клеток в каждой.

Другие формы вольвоксовых имеют шаровидные или овальные колонии, окруженные общей слизистой оболочкой. Клетки в своем расположении обращены передним концом к периферии, а их жгутики, проходя сквозь толщу слизистой оболочки, своим движением обеспечивают перемещение колонии в воде.

Если у гониума все клетки равнозначны, то у шаровидных колоний вольвоксовых замечается некоторая дифференциация, достигающая значительной степени у представителей рода вольвокс.

Шаровидные или эллиптические колонии вольвокса состоят из нескольких тысяч клеток (до 50), которые расположены в один слой и обращены передним своим концом, несущим два жгутика, наружу. В центре такого шара находится жидкая слизь. Шары достигают 0,5—2 мм в диаметре. Протопласт клеток лежит внутри сильно ослизненных оболочек. Он имеет строение, сходное с хламидомонадой. Протоплазмными нитями (плазмодесмами), проходящими сквозь отверстие в оболочке, протопласты клеток колонии соединяются друг с другом, образуя как бы сеть, в узлах которой и находятся протопласты клеток. Среди клеток колонии вольвокса выделяются в задней части шара (по движению) более крупные клетки, служащие для бесполого размножения. Передние клетки колонии имеют более крупные глаза.

Вегетативное размножение вольвокса начинается с продольного деления протопласта клетки и образования пластинки из получившихся в результате этого деления клеток, обращенных передним концом внутрь полости материнской клетки. Затем пластинка выворачивается наизнанку и смыкается своими краями, образуя дочерний шар. После образования жгутиков у клеток новой колонии шар покидает материнскую колонию через разрыв стенки. Шар мате-

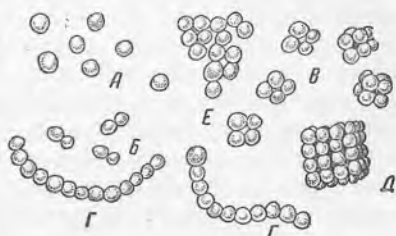


Рис. 149. Различные формы бактерий: А — монококки; В — диплококки; С — тетракокки; Г — стрептококки (собранные цепочкой); Д — сарцины (таблочки); Е — стафилококки (в виде гроздей).

ринской колонии, образовав до десятка дочерних, погибает (см. рис. 92).

Такая дифференцировка среди клеток колонии вольвокса как морфологическая, так и физиологическая, а также наличие плазмодесм, соединяющих клетки тела вольвокса между собой, дает основание видеть в нем признаки многоклеточного организма.

Типичные колониальные растительные организмы являются обитателями водной среды и приспособлены к жизни в ней (незащищенность поверхности тела, слизистость, движение с помощью жгутиков и др.).

Различные формы колониальных организмов имеют все же узкие пределы разнообразия, что объясняется их ограниченными приспособительными возможностями. Клетки колониальных организмов не защищены от высыхания, а значит возможности их роста и развития на суше очень ограничены. Физиологическая однородность при сходстве строения клеток, входящих в колонию, ограничивает возможности распространения колониальных организмов в разнообразных условиях жизни.

Эта ограниченность исключается у многоклеточных организмов, тело которых построено из прочно соединенных между собой клеток, приспособленных к выполнению той или иной физиологической роли и претерпевающих в связи с этим соответствующие изменения в своем строении. Среди многоклеточных организмов мы видим поэтому бесчисленное разнообразие приспособительных изменений, позволяющих им расти и развиваться в разнообразных условиях существования, благодаря чему они стали основными созидаателями органического вещества на Земле.

Многоклеточные слоевищные растения. У низших автотрофных растений многоклеточные организмы известны, главным образом, среди обитателей водной среды.

Формирование многоклеточного слоевища сопровождается дифференцировкой основания и верхушки растения. При росте слоевища низших растений выделяется своей величиной и формой одна клетка, так называемая верхушечная, в результате деления которой определенным образом наращивается тело растения.

Если верхушечная клетка делится только перпендикулярными к оси тела перегородками, то тело принимает форму нити. Такого слоевища, например, нитчатой водоросли улотрикс. Клетки ее мало дифференцированы, но ясно выражено отличие верхушки слоевища и основания. Их морфология и функции различны. Клетка основания слоевища бесцветна. С помощью этой клетки растение прикрепляется к субстрату.

Усложнение водорослей с нитчатым строением заключается в том, что таллом их ветвист, а клетки, его составляющие, многоядерны, как например, у кладофоры.

Вообще многоклеточные представители многих зеленых водорослей имеют характер нитей простых или ветвистых с несложным строением.

Среди зеленых водорослей выделяется водоросль ульва тем, что ее таллом имеет пластинчатый характер. Но в процессе развития из зиготы сначала образуется нить, сходная по форме с нитью улотрикса, а затем клетки начинают делиться не только поперечной перегородкой, но и продольной (по длине тела), благодаря чему получается пластинчатая форма слоевища. Эта крупная водоросль величиной в кисть руки с гофрированными краями часто встречается в прибрежной зоне морей. Пластинка ее сужена в черешковидное основание, которым она прикрепляется к субстрату. На поперечном разрезе можно видеть, что пластинка сложена из двух слоев клеток, которые имеют сходство с клетками улотрикса (см. рис. 93).

Более сложна организация тела водорослей при делении верхушечной клетки в двух плоскостях, перпендикулярных друг другу. Получается пластинчатое слоевище с различной степенью разветвленности. Примером дихотомически разветвленного слоевища может служить водоросль диктиота, относящаяся к типу бурых водорослей (см. рис. 94).

Бурая окраска этих водорослей обусловлена наличием в хроматофорах других пигментов (кроме хлорофилла), имеющих вид зерен или дисков: каротина, ксантофилла и пигмента бурого цвета — фукоксантина. Последний характерен для бурых водорослей.

Продуктами ассимиляции бурых водорослей является не крахмал, как у зеленых, а другие углеводы (масло, глюкоза и др.).

Оболочка клетки бурых водорослей состоит из целлюлозы с примесью пектиновых веществ в верхних ее слоях. От этого происходит ослизнение (в воде) поверхности таллома. Ядро одно.

Среди автотрофных низших растений наибольшей сложности достигает строение слоевища некоторых бурых водорослей (как, например, ламинарии, фукуса, макроцистис, нереоцистис, лессонии). Это — морские растения, многие из которых достигают гигантских размеров. Так, антарктическая водоросль лессония имеет форму дерева, ветвящегося наверху. Ствол «дерева» — каулоид, прикрепленный основанием к субстрату высотой до 3 с лишком метров, достигает толщины руки. Вверху разветвления ствола несут свешивающиеся вниз листовидные пластины — филлоиды. Вместе с лессонией растет и другая крупная водоросль — макроцистис. Ее тонкий «стебель» — каулоид, также прикрепленный к субстрату основанием, достигает толщины одного сантиметра в диаметре, но длина его доходит до 300 метров. Распространяясь у поверхности воды, стебель макроцистиса несет густо расположенные и свешивающиеся вниз длинные пластинки (филлоиды), достигающие метра в длину и 2—13 см в ширину. В основании эти пластинки снабжены плавательным пузырем.

Другая крупная водоросль северной части Великого океана — нереоцистис — имеет «стебель» — каулоид до 100 м в длину, прикрепленный основанием к субстрату. Он заканчивается шаровид-

ным вздутием, наполненным воздухом, а дальше переходит в пальчато расположенные длинные и узкие пластинки — филлоиды.

Сложное строение имеет водоросль саргассум, похожая на сильно «олиственный куст» высотой свыше метра. При основании пластинок имеются плавательные аппараты в виде вздутий. Пластинки имеют срединный нерв. Расширенным основанием «стебель» крепко прикреплен к скалам. В огромном количестве эти водоросли

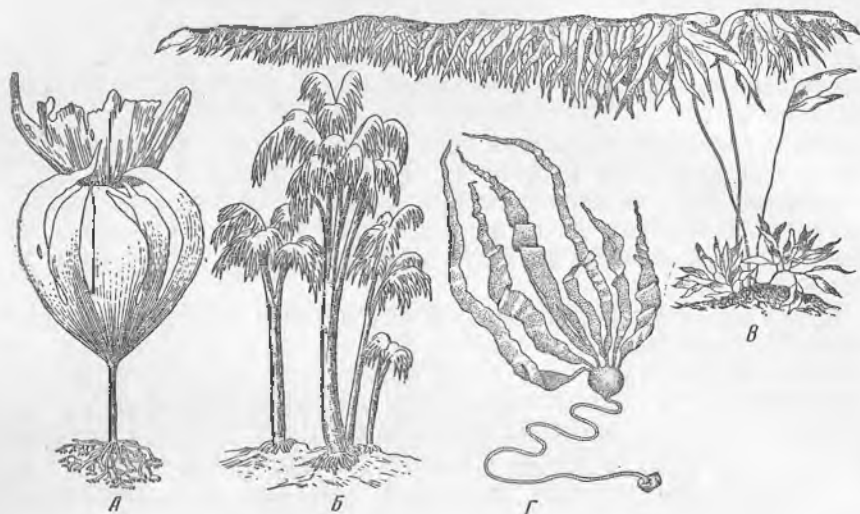


Рис. 150. Внешний вид бурых водорослей с наиболее сложным построенным талломом. А — ламинария (*Laminaria digitata*), $\frac{1}{3}$ nat. вел.; Б — лессония (*Lessonia fuscescens*), сильно уменьш.; В — макроцистис (*Macrocystis pyrifera*), сильно уменьш.; Г — нереоцистис (*Nereocystis Lutkeana*), сильно уменьш.

скопляются у Азорских островов, занимая обширную площадь «Саргассова моря».

Водоросль ламинария распространена в значительном числе видов в северных морях. Ее каулоид достигает в длину 0,5—1 м и в основании разветвлен на гаптеры, оканчивающиеся подушечками, которыми ламинария прикрепляется к субстрату (камням). Вверху каулоид переходит в длинную (до 1—5 м) и разделенную выше основания на продольные лопасти пластинку (рис. 150).

Основание таллома ламинарии, т. е. каулоид — стебель, или черешок, — живет 4—5 лет, а филлоид сменяется ежегодно, тогда когда ранней весной, с помощью интеркалярного способа роста, в основании старой пластинки — филлоида — начинает развиваться новая пластинка, а старая отмирает.

Анатомическое строение ламинарии довольно сложно и достигает высокой ступени развития. На поперечном разрезе через черешок ламинарии видно три слоя тканей, которые соответствуют коре, древесине и сердцевине (по В. Л. Комарову). Наружный слой

состоит из двух-трех слоев клеток, наполненных протоплазмой и богатых хроматофорами. Это — кора, являющаяся ассимилирующей тканью. Клетки ее способны к делению, за счет чего происходит утолщение каулоида. Деления происходят периодически, что связано с периодическим сбрасыванием листовидных лопастей ламинарий и наращиванием новых. К этим слоям совнутри примыкает ряд крупных отверстий, обрамленных кольцами. Это слизевые ходы, представляющие выделительную ткань.

Далее следуют слои ткани, соответствующие по функции древесине и состоящие из клеток с крупными просветами. Они очень похожи на годичные кольца в древесине деревьев и функционально соответствуют древесине наземных растений, являясь как бы механической тканью ламинарии. Клетки эти вытянуты по длине оси. Заметны поры, поэтому стенки клеток на срезе кажутся четковидными, вторичные утолщения чередуются с неутолщенной первичной оболочкой на месте поры.

В центре среза видна сердцевина, состоящая из рыхлого сплетения тонких нитей, расположенных в продольном направлении.

На продольном разрезе можно установить, что это род клеток, имеющих густое содержимое и толстые стенки. Они отделены друг от друга продырявленными наподобие сита перегородками. Эти утолщенные первичные перегородки пронизаны многочисленными порами и нередко прикрыты мозолистыми телами, или каллюсом. В этом они сходны с ситовидными трубками высших растений. Они нередко ветвятся и служат проводящими путями питательных веществ от ассимилирующей пластинки ламинарии, т. е. филлоида, к черешку и ризоидам. Такие же трубки имеет водоросль макроцистис (рис. 151). Таллом ее состоит из крупно-

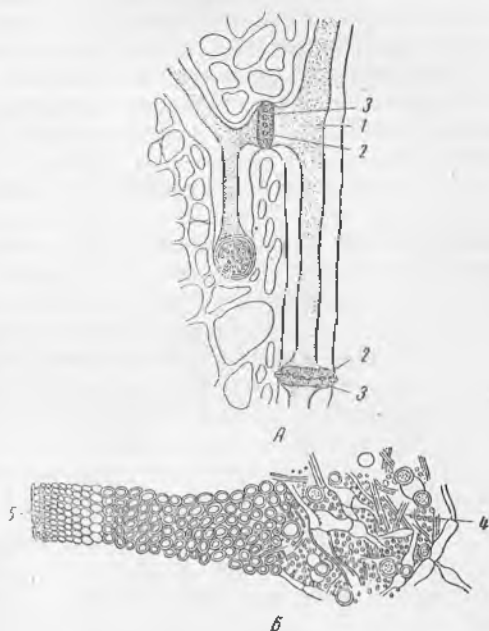


Рис. 151. Анатомическое строение таллома бурых водорослей. А — часть продольного разреза через таллом макроцистис (*Macrocystis*); Б — анатомическое строение таллома ламинарии (*Laminaria saccharina*): поперечный разрез через «стебелек» слоевища.

1 — ситовидные трубки, 2 — продырявленные перегородки, 3 — мозолистые утолщения, 4 — внутренняя часть занята рыхлым сплетением гиф, 5 — наружные два-три слоя — мелкие коровые клетки, богатые хроматофорами.

клеточной ткани, прикрытой снаружи корой из мелких клеток, богатых хромофорами.

Внутренняя дифференцировка строения таллома достигает высокой степени развития у багряных водорослей, сходных в этом отношении с бурыми водорослями. У багряных также развиваются ассимилирующая, механическая, проводящая, а иногда и запасаящая ткани, функционально соответствующие тканям высших растений.

Историческое развитие водорослей, одной из наиболее высокоорганизованных групп низших организмов, не пошло далее образования слоевища, хотя и достигшего значительного усложнения и дифференциации у некоторых бурых и багряных водорослей.

На первый взгляд кажется, что водная среда однородна. Но это далеко не так. Пресные и морские водоемы резко отличаются между собой по условиям существования. Но и в самих водоемах среда не может считаться однородной по всей водной толще и в различных широтных поясах. И свет, и растворы газов в воде, и температура, и содержание солей и органических веществ, и скорость течения воды — все это чрезвычайно разнообразно, а потому в зависимости от среды мы видим и большое разнообразие водорослей. Мощное, например, развитие водорослей (стр. 287) в холодных северных и антарктических морях связывают со свойством воды при более низкой температуре содержать в растворе большее количество углекислоты и кислорода.

С проникновением лучей света через водную толщу изменяется не только сила света, но и спектр, так как различные лучи спектра поглощаются неодинаково: раньше поглощаются красные, оранжевые и желтые, а затем зеленые и синие. Ультрафиолетовые лучи проникают на большую глубину. В зависимости от этого происходит и распределение водорослей: зеленые — в поверхностных слоях, так как они приспособлены к использованию преимущественно красных лучей спектра; бурые, как менее нуждающиеся в красных лучах, развиваются в средних слоях, и красные водоросли поселяются в глубоких толщах воды, куда проникают синие и зеленые лучи, используемые этими водорослями в процессе фотосинтеза.

Некоторые водоросли способны жить и вне свободной воды, но и в этих случаях они встречаются в сырых местообитаниях и часто периодически избыточно увлажняемых. Лишь немногие из водорослей приспособились переносить сухие местообитания. Это одноклеточные или колоннальные организмы, жизнедеятельность которых проявляется в периоды выпадения дождей. Примером может служить водоросль трентеполия (*Trentepohlia*), живущая на коре березы, где ее можно обнаружить по порошковатым скоплениям клеток кирпичного цвета.

Поэтому не только к наземным растениям, но и к водорослям, как и вообще к любому организму, относится положение, высказанное Т. Д. Лысенко о том, что организм и необходимые для него условия существования представляют неразрывное единство.

Водоросли развивались в водной среде. Омывающая растение

вода содержит в растворенном виде все необходимые для жизни растения минеральные соли, а также и газы — углекислоту и кислород. Одни из водорослей (бурые, багряные) приспособились к жизни в воде морей и океанов, содержащей в главной массе повараемую соль, ненужную растению для поддержания жизни. Но благодаря избирательной способности протоплазмы, растения впитывают из растворенных в морской воде те соли, которые необходимы для их питания. Другие (например, зеленые водоросли) приспособились к жизни в пресной или слабо соленой воде.

ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

Понятие о листостебельных растениях. Вся структура слоевища водорослей приспособлена к водному образу жизни и поэтому они сильно отличаются от наземных растений — жителей воздушной среды. Наземные листостебельные растения, получая кислород и углекислоту из воздуха, все время расходуют содержащуюся в них воду через испарение. Восстановление потерянной воды, получение минеральных солей для наземных растений (за редким исключением) возможно лишь путем всасывания их из почвы, с необходимостью предварительного растворения солей всасывающим аппаратом корневой системы. Вследствие этого у наземных растений, растений суши получили развитие корневая система¹, стебель с проводящей системой и лист. Женский половой орган становится многоклеточным, образуя архегоний у мхов и папоротников. Высшего развития приспособительная структура достигает у господствующего ныне на земле типа цветковых, или покрытосеменных, растений.

Таллозные, или печеночные, мхи. Из ныне живущих сухопутных растений проводящая система впервые появляется у мхов. Но она слабо дифференцирована и ее составляют клетки, не имеющие пор. (Клетки с порами, проводящие воду, имеются у торфяных мхов, но не в проводящей системе, а в листьях и коре стебля.) В этом отношении мхи отстают от высокоорганизованных низших растений, как бурые водоросли, у которых в проводящей системе развиты клетки, имеющие поры и особые ситовидные трубки. Эти черты строения таллома ставят бурые водоросли выше мхов. Преимущество организации тела мхов состоит в наличии стебля и листа. Но среди представителей мохообразных есть и такие, у которых вегетативное тело не расчленено на стебель и лист, а имеет вид слоевища с неразвитой проводящей системой, как у некоторых печеночных мхов (или печеночников), например, у маршанциевых, у этой простейшей группы среди печеночников.

Их тело состоит из стелющегося по земле таллома, т. е. не расчленено на стебель и лист. Спинная сторона таллома построена

¹ За исключением мхов, у которых нет настоящей корневой системы, а развиты лишь ризоиды.

иначе, чем брюшная (нижняя). Вместо корней на брюшной стороне развиваются одноклеточные ризоиды (рис. 152). Широко распространенный у нас печеночник маршанция, растущий по сырым местообитаниям, близ воды, образует довольно крупные стелющиеся по земле толстоватые пластинчатые, дихотомически разветвленные талломы серовато-темнозеленого цвета.

Передний конец таллома раздвоен небольшой выемкой. В выемке находится точка роста таллома. Здесь происходит его



Рис. 152. Маршанция (*Marchantia polymorpha*). А — женская особь; Б — мужская особь.

ветвление. На брюшной стороне вдоль таллома несколько выдается в виде ребра средняя жилка. Ей соответствует ложбинка на верхней стороне таллома.

Близко к краям таллома на брюшной его стороне вырастают живые одноклеточные простые ризоиды и уходят в землю. Другие ризоиды — язычковые — густо располагаются вдоль средней жилки таллома двумя продольными рядами.

Язычковые ризоиды сплетаются между собою в виде шнуров.

Они отличаются от простых более утолщенной стенкой с внутренними выростами.

В отличие от простых ризоидов, содержимое которых состоит из плазмы и ядра, язычковые ризоиды не имеют живого содержимого. На конце они открыты и представляют как бы капиллярные трубочки, служащие для проведения воды к таллому.

Язычковые ризоиды в основании своем прикрываются чешуйками в виде крупных однослойных пластинок, которые их прижимают к поверхности таллома и защищают шнуры ризоидов от высыхания, так как вода поступает не только через полость ризоида, но поднимается также в промежутках между ризоидами шнура. Чешуйки, прикрывающие шнуры язычковых ризоидов, являются зачаточными листьями, и возникают они как выросты эпидермиса на нижней стороне верхушки таллома. Их называют а м ф и г а с т р и я м и.

Если сделать поперечный разрез таллома, то видно, что тело таллома с верхней и нижней стороны покрыто эпидермисом из плоских клеток. На брюшном бесцветном эпидермисе и располагаются, как его выросты, чешуйки и ризоиды.

В верхнем эпидермисе клетки хлорофиллоносны. Поверхность его пестрит многочисленными маленькими ромбиками со светлой

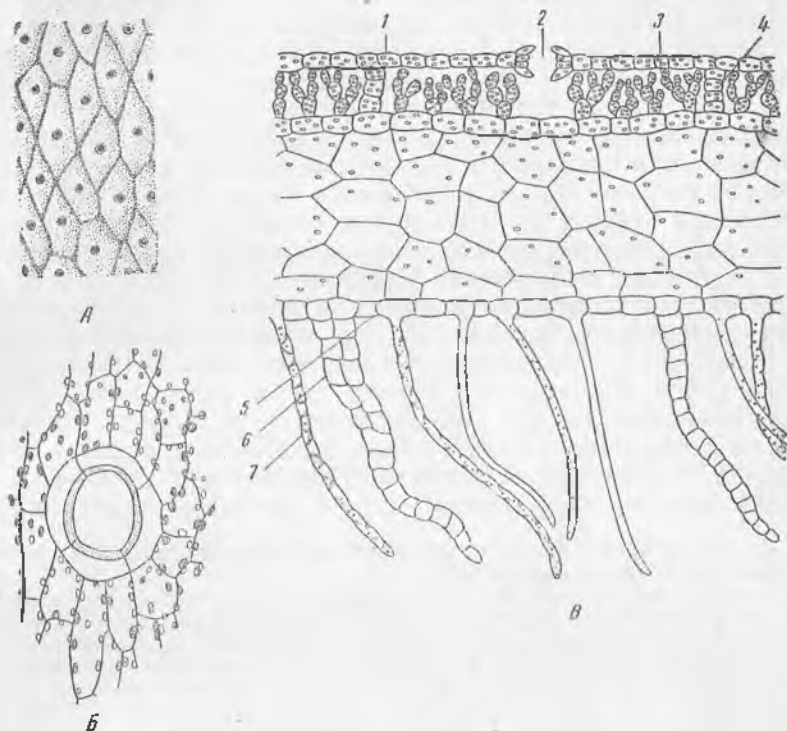


Рис. 153. Анатомическое строение слоевища маршанции. А — вид верхней поверхности части таллома с ромбондальными участками, в центре которых расположено дыхальце, или устьице; Б — вид устьища при рассмотрении сверху; В — поперечный разрез через часть таллома.

1 — верхний эпидермис, 2 — устьице, 3 — воздушные полости. 4 — перегородки (однослойные стенки камер), 5 — нижний эпидермис, 6 — чешуи, 7 — ризоиды.

точкой в середине. Каждая светлая точка есть отверстие, дыхальце, которым открывается наружу расположенная под ним в ткани таллома воздушная камера (рис. 153).

Дыхальце состоит из широкого и короткого канала, ограниченного рядами клеток, расположенных друг над другом наподобие обручей. Функционально оно представляет собой устьице.

Со дна воздушной камеры в ее полость вырастают многочисленные ряды простых или ветвистых нитей, состоящих из округлых,

богатых хлорофильными зернами клеток. Их назначение ясно — ассимиляция углерода из углекислоты воздуха. Каждая воздушная «камера», имеющая форму ромба или неправильного многоугольника, ограничена от соседних камер однослойными стенками.

Ниже камеры располагается проводящая ткань таллома, составляющая основную его толщу. Это — паренхимные тонкостенные клетки, тесно (без межклетников) соединенные между собой. Их содержимое — плазма, ядро и крахмальные зерна. Некоторые из них содержат маслянистые тела, почему они и имеют темную окраску. Иные клетки в средней части таллома, в области средней жилки, имеют сильно утолщенные ослизненные стенки.

На верхней стороне лопастей таллома имеются чашеобразные вместилища, так называемые выводковые корзинки с отвернутым и зубчатым краем. Здесь развиваются плоские линзообразные многослойные тельца из паренхиматических, хлорофиллоносных клеток с маслянистыми телами. Это — выводковые почки, служащие для вегетативного размножения маршанции. Они прикреплены ко дну корзиночки бесцветной и короткой ножкой. Дно корзиночки покрыто бесцветными одноклеточными ослизняющимися волосками — парафизами. Они, набухая от водяных паров воздуха, предохраняют почки от высыхания. Ножка почки затем также ослизняется. Благодаря этому почка лишается прикрепления, выталкивается из корзиночки каплями дождя, разносится с водой и затем прорастает. Из нижней ее поверхности вырастают ризоиды, а из верхней — верхняя часть таллома с ее воздушными камерами.

Половому воспроизведению предшествует образование половых органов — антеридиев, архегониев и гамет в них.

Половые органы развиваются на так называемых подставках, имеющих вид зонтика на ножке, помещающихся на верхней стороне таллома маршанции, причем мужские подставки — на одном растении, а женские — на другом. Мужские подставки имеют более толстую и короткую ножку с плоской округлой верхушкой и небольшим вдавлением по середине и с неправильно городчатыми краями. Нижняя сторона верхушки несет ризоиды и листовые чешуйки. На верхней стороне видны мелкие сосочки, расположенные на радиальных толстоватых жилках. На вершине сосочка имеется отверстие. Оно ведет в антеридиальную полость, которую занимает антеридий, сидящий на короткой ножке из шести клеток. Антеридий окружен парафизами — короткими одноклеточными волосками и имеет округлую форму. Он состоит из вместилища, ограниченного стенкой из одного слоя клеток, содержащих хлорофильные зерна. Вместилище заполнено мелкими кубической формы клетками, богатыми содержимым. Каждая из этих кубических клеток при созревании делится и дает два сперматозоида. В это время возрастает их тургор, благодаря чему лопаются стенка антеридия. Клетки, содержащие сперматозоиды, освобождаются и, попадая в воду, теряют свою оболочку (она расплывается), а сперматозоиды оказываются в воде. Сперматозоиды представляют собой нитевидные тела с двумя длинными ресничками. На заднем их конце заметен пузырек из протоплазмы. В воде сперматозоиды приходят в движение (рис. 154).

Женские подставки имеют вид зонтика со многими лучами (6—8), расходящимися в виде звезды. Вытянутые лучи звезды у молодых подставок загнуты вниз и внутрь, а у старых выпрямляются и даже отгибаются вверх. Ножка подставок вначале короткая, а после оплодотворения вытягивается и достигает 4—5 см.

В противоположность антеридиям архегонии группами размещаются на

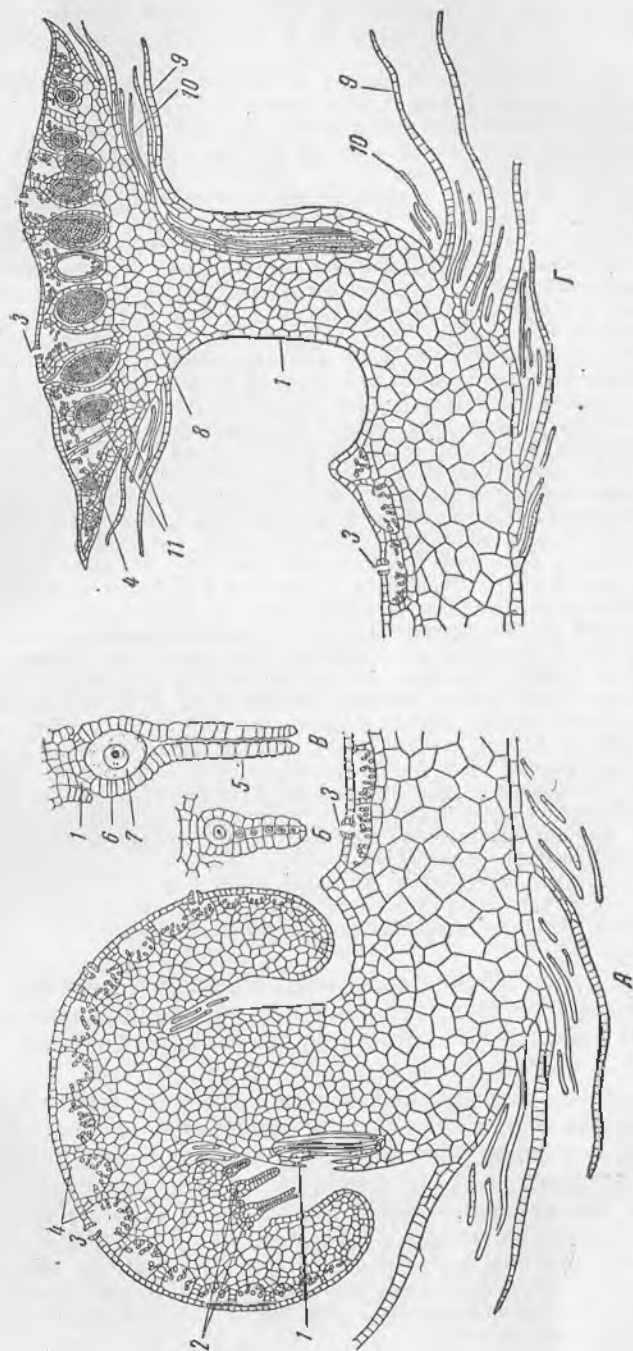


Рис. 154. Маршанция. А — вертикальный разрез через женскую подставку, прикрепленную к таллосу; Б — разрез через мужской архегоний; В — разрез через зрелый архегоний; Г — вертикальный разрез через мужскую подставку и часть таллома.
1 — ножка. 2 — дыхальца. 4 — воздухоносные полости. 5 — шейка архегония. 6 — брюшко архегония. 7 — яйцо. 8 — диск мужской подставки. 9 — чешуи. 10 — листья. 11 — антеридии.

нижней стороне подставки, в промежутках между лучами звезды. Каждая группа архегониев одета особым покрывалом из однослойной ткани с бахромчатым краем.

Архегоний имеет колбообразную форму и состоит из длинной шейки и брюшка, сидящего на короткой ножке. Его стенку составляет один слой прямоугольных клеток. В брюшке архегония лежит крупная яйцеклетка с ядром. Сверху лежит маленькая брюшная канальцевая клетка, а над ней канал шейки занимают четыре канальцевые клетки.

Каждый архегоний к моменту созревания одевается особым защитным образованием. Это защитное образование (перигоний) развивается в виде прозрачной трубочки из ткани кольцевого выроста, образующегося у основания брюшка архегония. При созревании яйцеклетки канальцевые клетки расплываются, как и брюшная канальцевая клетка, и образуют слизь. Затем клетки шейки на вершине несколько расходятся, благодаря чему ход в канал расширяется и через него выступает слизь. Канал открывается во время дождя или росы. В это время открывается и антеридий. С каплями воды к архегонию приносятся сперматозоиды. Они подплывают к отверстию шейки, проникают в канал и один из них, достигнув яйцеклетки, объединяются с ней, т. е. происходит оплодотворение. Из образовавшейся зиготы развивается спорогоний. Он состоит из цилиндрической короткой ножки с расширенным основанием (гаусторием), которым спорогоний прикрепляется к ткани зонтика подставки. На противоположном конце ножки развивается овальная коробочка. Спорогоний теперь находится под покровом стенки брюшка архегония, так называемого колпачка, и прозрачной трубочки или мешочка, образовавшегося из кольцевого валика, возникающего у брюшка архегония (перигония) (рис. 155). По мере созревания спорогония его ножка вытягивается. Под давлением коробочки колпачок разрывается. В коробочке из материнских клеток, т. е. из клеток археспория, при редукционном делении возникают тетрады клеток, обособляющиеся затем друг от друга, образуя споры полового размножения. Они имеют вид эллипсоидальных клеток, одетых двумя оболочками — толстой желтой наружной и тонкой внутренней. В содержимом споры имеется протоплазма, ядро, хлорофильные зерна и капли жирного масла. Между спорами коробочки развивается масса других яркоокрашенных клеток, имеющих форму веретена с острыми концами и спиральными утолщениями. Это клетки-пружинки, или элатеры. Их роль — рассеивание спор. Коробочка спорогония состоит из одного слоя клеток. Раскрывается она зубцами, заворачивающимися наружу, и споры с помощью элатер выпадают наружу. Наружная оболочка споры лопается. Содержимое споры, одетое остающейся внутренней тонкой оболочкой, освобождается. В дальнейшем происходит образование из этого содержимого длинной, тонкой зеленой нити, на конце которой развивается пластинка, разрастающаяся затем в таллом маршанции. Это и есть начало воспроизведения гаметофита.

Таким образом, в строении тела маршанции при всех его особенностях имеются признаки, указывающие на примитивные черты организации. Об этом говорит отсутствие проводящей системы — настоящих корней и стебля.

У более высокоорганизованных печеночников появляется расчленение на стебель и листья, т. е. они становятся растениями листостебельными, что надо рассматривать как дальнейший шаг в эволюционном развитии этих растений. Но в их внутреннем строении имеется та же нерасчлененность, свойственная всем печеночным мхам. Настоящие устья отсутствуют.

Следует отметить, что уже у некоторых печеночников (антоцеротовых) замечается усложнение в строении спорогония (который является спорофитом) благодаря хотя бы наличию настоящего устья, ассимиляционной ткани с двумя хроматофорами в ее клетках.

Листостебельные, или настоящие, мхи. У листостебельных, или настоящих, мхов (*Musci*) не только развиваются листья и стебель, т. е. листостебельный побег, но появляется проводящая система простого строения. Ее составляют клетки, не имеющие пор. На коробочке мхов появляются устьица. Но у мхов нет еще настоящих корней, а вода всасывается ризоидами — нитевидными образованиями, состоящими из одного ряда клеток с косыми перегородками. С помощью ризоидов мхи прикрепляются к почве.

Стебель мхов состоит из наружной ткани, которая не является ясно выраженной кожицей, а лишь соответствует ей по своему структурному положению. Слой наружной ткани представляет собой, по существу, механическую ткань. Далее, конутри следует толстая трубка из паренхимных клеток. Эта паренхимная ткань соответствует коре. Она состоит из крупных клеток. Периферическая ее часть состоит из клеток с сильно утолщенными и окрашенными в бурый цвет стенками. Благодаря этим клеткам стеблю мха придается устойчивость. Особенность этой паренхиматической ткани, соответствующей коре, состоит в отсутствии межклетников. Это отсутствие межклетников находится в соответствии с тем, что и в наружном слое стебля мха не имеется устьиц (рис. 156).

В центре стебля появляется группа более мелких клеток, что соответствует центральному цилиндру более высокоорганизованных растений. Центральные мелкие клетки несколько вытянуты по длине стебля и напоминают по своей форме клетки прокамбия. Этот осевой цилиндр из мелких и узких тонкостенных клеток является намеком на центральный цилиндр с проводящими элементами. Здесь их еще нет. Осевой цилиндр мхов не производит ни сосудов, ни решетчатых трубок. Он не дифференцирован на сосудистые пучки и основную ткань. Лишь периферические его слои выделяются по своему строению и напоминают перицикл. У некоторых мхов оболочка центральных клеток осевого цилиндра сильно утолщается. От осевого цилиндра иногда отходят вбок тонкие пучки такой же ткани, какая свойственна осевому цилиндру. Эти боковые пучки направляются к листьям мха, входят в них и составляют срединный нерв листа. У некоторых мхов строение стебля еще более просто. Центр их стебля занят паренхимной тканью из однородных широких клеток, переходящих прямо в соответствующий коре участок ткани. Точка роста с одной верхушечной клеткой.

Листья большинства мхов также не имеют дифференцированного строения (рис. 157). Вне средней жилки они представляют собой тонкие пластинки из одного (не всегда) слоя то паренхиматических, то прозенхиматических зеленых клеток. Пластинки листа, например кукушкина льна, состоят из двух слоев клеток. По середине листа проходит (часто широкая) многослойная средняя жилка. По краю листа располагаются клетки с заостренными концами, и имеющие более толстые стенки. Эти клетки беднее содержимым по сравнению с клетками паренхимы листа. В клетках листа заметны хлорофильные зерна, а в них мелкие светлые палочки — зерна

крахмала. У некоторых мхов пластинку листа составляют не только хлорофиллоносные клетки, но и бесцветные, служащие аппаратом для задержания воды.

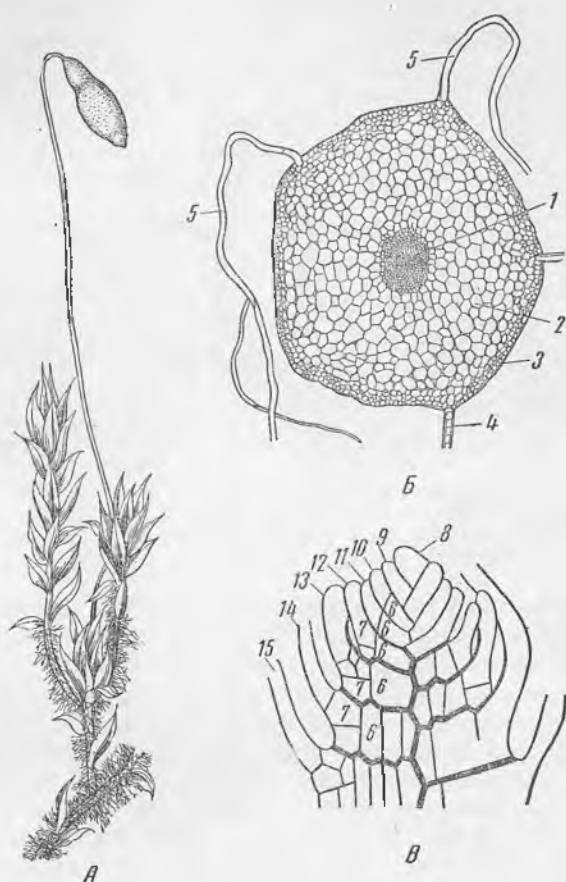


Рис. 156. Строение типичных листенных мхов. А — внешний вид мха (*Bryum*); Б — поперечный разрез через стебель листенного мха (*Mnium undulatum*); В — продольный разрез через верхушку мха (*Fontinalis antipyretica*) с трехгранной пирамидальной верхушечной клеткой.

1 — проводящий пучок, 2 — кора, 3 — самый наружный слой коры, 4 — лист, 5 — ризоиды, 6 — стеблевые клетки, 7 — клетки, возникающие путем сегментации от деления верхушечной клетки и дающие начало листьям, 8 — верхушечная клетка, 9—15 — листья одного ряда в порядке их возникновения.

Спорогон построен несколько сложнее, нежели у печеночников, и прикрыт колпачком. В нем имеются пята, сосущая пищу из гаметофита, удлинненный стебель (ножка) и короткая, сложного строения коробочка.

Жизнь мхов, как и печеночников, связана с наличием свободной воды. Они растут на сырых местах или же в воде. Мхи способны всасывать воду поверхностью своего тела. В периоды засухи их жизнь замирает. В качестве примера наиболее сложного строения тела мхов как листостебельных растений, рассмотрим кукушкин лен, или многовласник (*Polytrichum commune*). Он всегда растет густыми дерновниками благодаря тесному расположению стеблей. Стебель его в разрезе (рис. 158) округлой формы и покрыт



Рис. 157. Строение листа листового мха. А — лист мха (*Bryum globosum*), увел. в 50 раз; Б — устье па спорогоне мха (*Mnium cuspidatum*) в разрезе; Б' — то же, с поверхности.

листьями, сидящими тесной спиралью. Листья стебля жесткие, острые. На вершине стебля они собраны более плотно. На подземной части стебля, на корневище, развиты ризоиды.

На поперечном разрезе стебля в центре его помещается проводящий пучок из клеток с сильно утолщенными стенками, с окрашенными в желтый или бурый цвет и тонкими поперечными перегородками. Эти клетки окружены снаружи узким слоем из клеток с тонкими бесцветными стенками и также с внутренними перегородками. И те и другие клетки наполнены водой и соответствуют ксилеме. Они окружены следующим слоем (или двумя) клеток, наполненных крахмалом, за которым следует толща клеток с протоплазматическим содержимым, вытянутых наподобие трубок по длине стебля и продолжающих друг друга. В поперечной их перегородке отверстий нет. Эти вытянутые клетки соответствуют по функции ситовидным трубкам флоэмы, имеют расширенные концы и служат для проведения органических питательных веществ. За этой «флоэмной» частью следует расположенная снаружки кора, состоящая из удлинённых тонкостенных живых клеток, содержащих плазму, ядро и капли масла. С внутренней стороны коры можно различить зачаточный перицикл. Все эти элементы тканей не имеют в строении стебля четкого разграничения и связаны взаимными переходами. В коре можно заметить пучки проводящей ткани, идущие из листа к центральной проводящей части стебля.

Корневище состоит из тех же элементов ткани и одето эпидер-

мисом, от которого отходят ризоиды. Центральная часть корневища занята толстостенными механическими клетками. Крахмальный слой и здесь, как и в стебле, окружает центральный цилиндр. За ним снаруж следует слой из крупных клеток эндодермы, за кото-

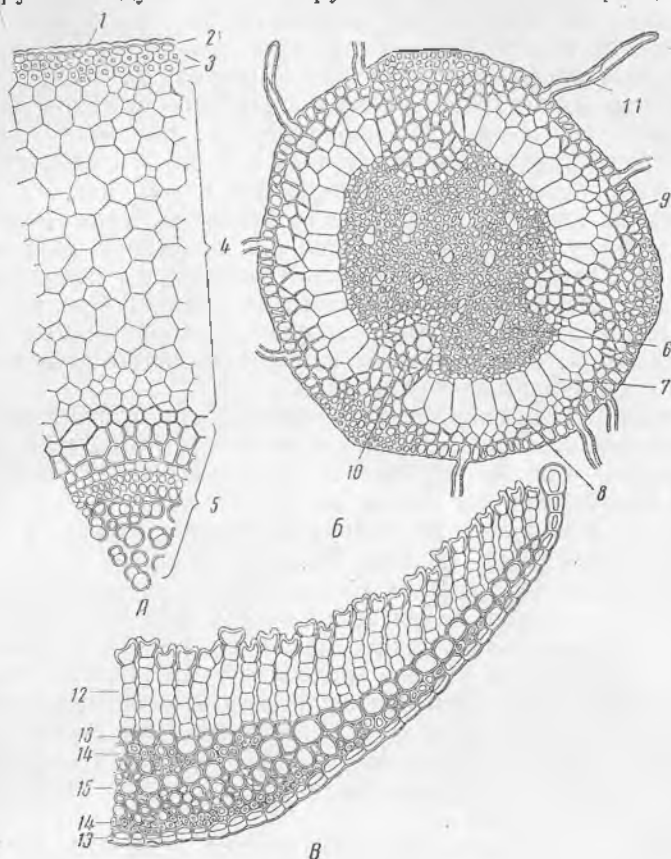


Рис. 158. Анатомическое строение кукушкина льна. А — часть поперечного разреза через стебель; Б — поперечный разрез корневища; В — поперечный разрез через лист.

1 — кутикула, 2 — эпидермис, 3 — механическое кольцо из толстостенных клеток, 4 — коровая часть, 5 — водопроводящая ткань и лубовидные клетки, 6 — центральный цилиндр, 7 — крахмалоносный слой, 8 — кора, 9 — эпидермис, 10 — радиальные тяжи, 11 — ризоиды, 12 — клетки ассимиляторов, 13 — эпидермис, 14 — механическая ткань, 15 — проводящий пучок.

рым располагаются два-три слоя более мелких клеток коры. Эндодерму и кору прорезают три радиально расположенных тяжа с ксилемной частью из толстостенных клеток снаруж и флоэмной частью (ситовидной) конутри.

Листья кукушкина льна широким основанием сидят на стебле. В середине его линейно-ланцетной пластинки видна средняя жилка.

Пластинка состоит из нескольких слоев клеток, края ее зазубрены. Лист кукушкина льна с анатомической стороны построен очень своеобразно. Своим строением он несколько напоминает строение воздушных камер маршанции. На внутренней его поверхности тесными рядами (на поперечном разрезе видны, как зубцы гребня) располагаются плоские, тесно сидящие пластинки, состоящие из одного ряда хлорофиллоносных клеток, идущих вдоль листа. Это — ассимиляторы. Благодаря тесному своему расположению ассимиляторы, кроме работы по усвоению углерода, являются аппаратом, легко вбирающим воду (капиллярный подток). Ассимиляторы при их открытом расположении не нуждаются в устьицах.

Эпидермис нижней стороны листа бесцветен, имеет мощно развитую кутикулу. Он заканчивается на пластинке закраиной из 5—7 рядов клеток. Между верхним и нижним эпидермисом — 1—3 ряда толстостенных механических клеток. Средняя жилка состоит из двух слоев клеток, широко расположенных поперек пластинки листа. Они относятся к проводящей ткани и их можно сравнить с ситовидными трубками.

Спорогон (он же спорофит) кукушкина льна отличается тем, что самая верхняя часть его ножки, составляющая основание коробочки — апофиза, — сильно утолщена. Основное же отличие заключается в присутствии устьиц на коробочке.

Половое размножение и воспроизведение описано в главе о размножении растений (см. стр. 212).

Кукушкин лен размножается и вегетативно, когда нижние части стеблей мха отмирают, ветви тогда обособляются и, укореняясь с помощью ризоидов, дают начало новым особям. Вегетативное размножение происходит также вследствие отмирания отдельных участков корневища и обособления в силу этого новых особей.

Среди листовенных мхов кукушкин лен отличается наиболее сложной структурой. Он образует густые дерновины по сыроватым местам в лесах. Масса спорогонов развивается в конце мая — в июне.

Торфяной, или сфагновый, мох растет в других условиях и сильно отличается по своей морфологии и анатомической структуре от кукушкина льна (рис. 159). Он растет по торфяным болотам, в болотистых сырых лесах при условии избыточного увлажнения. Сфагновый мох образует плотные дерновины благодаря очень тесному расположению стеблей по отношению друг к другу. Такое тесное расположение стеблей объясняется тем, что у торфяного мха ризоиды рано отмирают, а окрепший стебель продолжает расти своей верхушкой и многократно ветвиться через каждые четыре листа по побегу. Нижний участок основного побега и ветвей медленно отмирает, а верхушки продолжают жить, так что получается сразу несколько новых самостоятельных растений. Нижние, отмершие части стеблей, накапливаясь постепенно, образуют толщу торфа, почему сфагновый мох и называется торфяным.

Наружный участок стебля торфяного мха (рис. 160), т. е. уча-

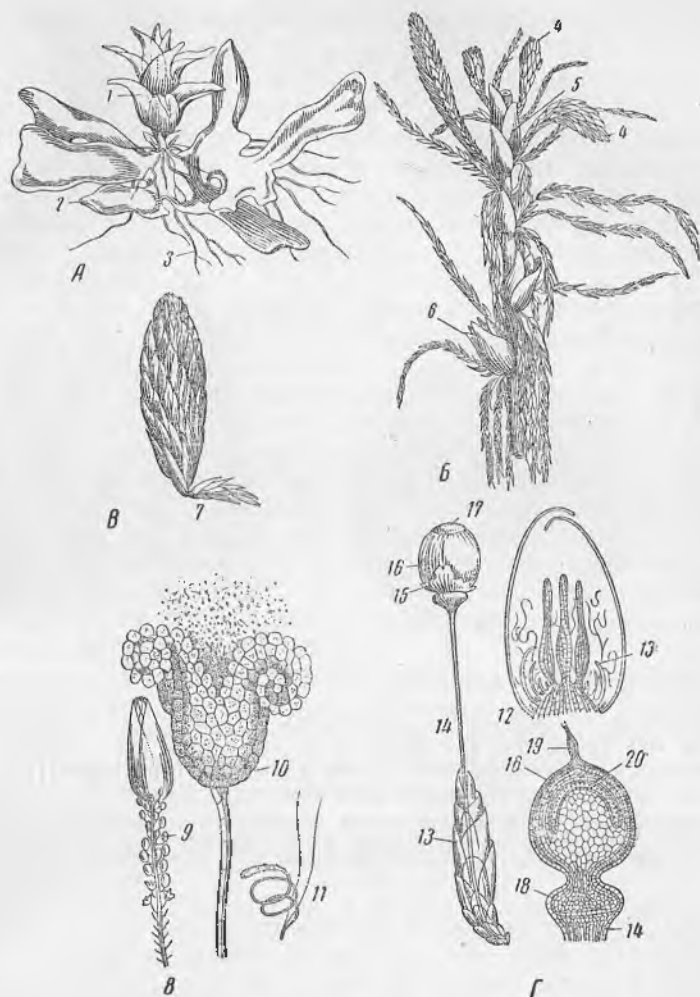


Рис. 159. Строение торфяного мха (*Sphagnum*). А — пластинчатый предросток с молодым гаметофитом и ризоидами; Б — отрезок верхней части вполне развитого стебля мха (гаметофита *Sphagnum acutifolium*); В — детали строения антеридиальной ветви; Г — зрелый спорогоний (*Sphagnum squarosum*) и детали его строения.

1 — гаметофит, 2 — предросток, 3 — ризонды, 4 — антеридиальные ветви, 5 — верхние стеблевые листья, 6 — архегонияльная почка, архегонии, заключенные в листья перихетия, покрывающие архегонии, 7 — антеридиальная ветвь отдельно, 8 — она же, кроющие чешуи удалены, чтобы видеть расположенные на ней отдельные антеридии (9), 10 — вскрывшийся антеридий, 11 — сперматозоид, 12 — продольный разрез через архегонияльную почку, в центре три архегонии, 13 — кроющие чешуи (листья) архегонияльной почки, 14 — ложная ножка спорогония, 15 — покрывало, или калипра, 16 — коробочки, 17 — крышечки, 18 — стопа, заключенная в расширенную верхушку ложной ножки, 19 — шейка архегония, 20 — споры.

сток коры, состоит из одного или нескольких слоев широких, пустых клеток с тонкой, бесцветной оболочкой, иногда со спиральными утолщениями. Эти клетки сообщаются между собой и с наружной средой круглыми, большими отверстиями. Они гигроскопичны и легко впитывают воду, образуя вокруг стебля водоносное

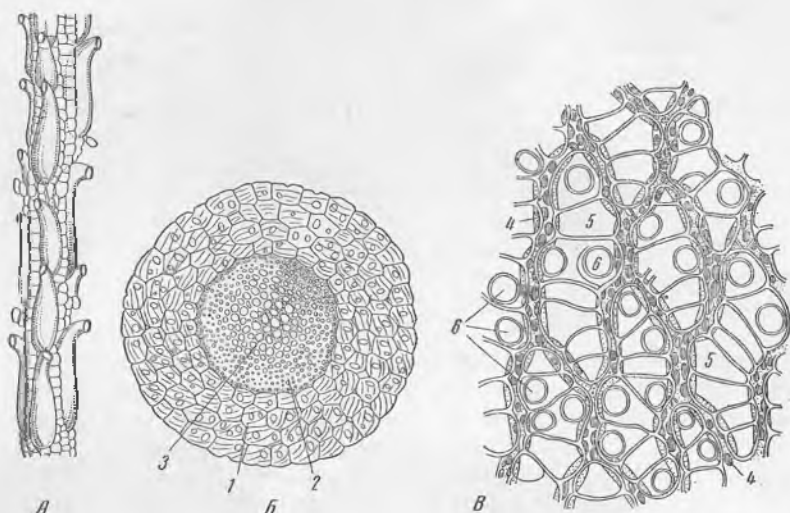


Рис. 160. Анатомическое строение стебля торфяного мха. А — часть ветви мха (*Sphagnum acutifolium*) с колбовидными клетками; Б — поперечный разрез через стебель мха (*Sphagnum cymbifolium*); В — строение листа мха (*Sphagnum acutifolium*).

1 — коровая часть, 2 — древесинный цилиндр, 3 — сердцевина, 4 — длинные хлорофиллоносные клетки, 5 — водоносные клетки со спиральными утолщениями, 6 — поры в этих клетках.

покрывало. Эти пустые клетки нижней, отмершей части стебля продолжают впитывать в себя влагу и поднимать ее вверх, снабжая водой живую часть стебля. Клетки внешнего слоя коры, около места прикрепления листьев, отличаются по своей форме от остальных. Они имеют вид реторты (ретортообразные клетки) или ампулы с широким отверстием на вытянутой шейке и направлены вверх.

Лист торфяного мха имеет форму язычка. Он состоит из сетки спаянных между собой узких живых зеленых клеток с хлорофильными зернами. В этой сетке расположены также крупные, мешкообразные светлые, наполненные водой, клетки, потерявшие свое живое содержимое. Их тонкие стенки укреплены утолщениями наподобие обручей. Они имеют открытые поры, благодаря чему быстро впитывают в себя воду и снабжают ею примыкающие к ним зеленые клетки. Они, таким образом, защищают зеленые клетки листа от иссушения. Число пор водоносной клетки и расположение их у разных торфяных мхов различно. Че-

рез открытые поры в полость клеток проникают водоросли инфузории, коловратки, живущие в воде.

Мхи — наземные растения, но они могут произрастать только при постоянном наличии свободной воды или, по крайней мере, в определенный момент их жизни. Они впитывают воду поверхностью своего тела. Благодаря способности выдерживать временное высыхание мхи растут не только в местах постоянного увлажнения, но и в пустынях. Клетки высохшего побега мха, растертого в порошок, не теряют способности образовывать предросток и развить новые особи мха.

Мхи размножаются спорами полового размножения, которые прорастают на влажной почве и образуют нитчатый, или пластинчатый, предросток, или протонему.

На каждом предростке возникает несколько стеблей. Нить предростка между ними пропадает. Образуется несколько тесно расположенных побегов в виде дерновинки. При росте побега мхов происходит деление единственной его верхушечной (инициальной) клетки, имеющей двугранную или клинообразную форму. При делении клетки в первом случае перегородки появляются параллельно двум плоскостям, а во втором — трем плоскостям (см. рис. 156). Продолжая расти и развиваться, каждый из побегов становится взрослой особью мха с развитыми половыми органами — антеридиями и архегониями.

Мох может размножаться и вегетативным путем, образуя вновь предростковые нити на ризоидах, на стебле или на листьях. На листьях развиваются клубеньки, а из них взрослые особи растения. Кроме того, на верхушке стебля могут развиваться в выводковые почки в виде стебельчатых, веретенообразных или чечевицеобразных тел. Падая на землю, эти выводковые почки производят предростковые нити, на которых развиваются клубеньки, а из них уже взрослые особи.

Таким образом, мхи обладают мощными возможностями быстрого размножения и образования сплошного ковра, плотно сидящих друг возле друга особей.

Тесное расположение стеблей, их масса и множественность является биологической необходимостью для нормального роста и развития мха. Это способствует сохранению влаги, необходимой мху и впитываемой не только ризоидами, но и всей поверхностью побега. Мхи сами себе создают влажную среду для существования, поэтому следствием их поселения и является заболачивание почвы. Свободная вода необходима мхам при прохождении полового процесса, а тесное расположение и множественность также необходимы при процессе оплодотворения, когда сперматозоиды из антеридия подплывают в свободной воде к близко расположенному архегонию. Для самого вскрытия антеридия необходима свободная вода. Из этого следует, что свободная вода необходима мхам как условие, с которым неразрывно связана их жизнь. Половой процесс мхов описан выше. Образование архегония является приспособле-

нием для защиты яйцеклетки от внешних влияний слоем ткани архегония, чего нет в оогониях водорослей. В этом также следует видеть приспособление мхов к жизни в наземных условиях, в условиях воздушной среды.

Спорогоний кукушкина льна, развиваясь на гаметофите, непосредственно своей поверхностью не всасывает воду. Свои потребности в воде он удовлетворяет всасыванием ее с помощью пяты из гаметофита. На его корбочке развиты устьица.

Таким образом, спорофит мха более приспособлен к жизни на суше, а гаметофит — к условиям избыточного увлажнения. Он не имеет устьиц.

Древнейшие ископаемые теломные растения. Условия наземного существования вызвали расчленение тела растения на корень, стебель и лист (чем наземные растения отличаются, например, от водорослей). В связи с этим у наземных растений получает развитие проводящая система, которая проявляется в строении стебля листовенных мхов. Большинство морфологов отрицает у мхов наличие проводящих пучков, стелы, древесины. Однако Козо-Полянский и многие другие морфологи признают наличие проводящих комплексов у мхов типа кукушкина льна и считают их равнозначными протостеле в стебле. Из ныне живущих растений мхи следует считать первенцами наземной флоры.

Однако в отложениях девона были найдены остатки растений, которые следует рассматривать как древнейшие растения сухопутной флоры. Сюда относятся ископаемые растения псилофиты в составе нескольких родов: псилофитон (*Psilophyton*), риния (*Rhynia*), хорнеофитон (*Horneophyton*), астероксилон (*Asteroxylon*), гиения (*Huenia*) и др. (рис. 161). Это — небольшие растения с цилиндрическими, вертикально приподнимающимися и разветвляющимися частями тела, несущими на концах настоящие спорангии. Для них характерно развитие проводящего пучка, который располагался в центре стебля. К периферии располагалась кора, состоящая из мощного слоя паренхимных клеток. В эпидермисе были развиты настоящие устьица. Проводящий пучок не имел настоящих сосудов, а состоял из трахеид. Ксилема занимала центральную часть пучка, а флоэма окружала ксилему. Таким образом, это была хорошо сформированная протостела.

Корневой системы не было, но горизонтально стелющаяся подземная часть тела, которая была снабжена ризоидами, могла дать начало развитию корня. Ассимилирующей тканью являлась хлорофиллоносная кора. Листья не были развиты. Однако у астероксилон образовались чешуевидные выросты стебля как мелкие листья. Это образование мелких листьев как выростов стебля получило развитие у современных мелколистных растений, к которым относятся плауны, хвощи и некоторые голосеменные, например хвойные.

Стеблеобразный первичный надземный орган высших растений, например псилофитов, в виде цилиндрического внешне нерасчле-

ненного органа, но с эпидермисом и стелой (в отличие от слоевищных растений), со спорангием на вершине получил название теломы. Дихотомические ветвящиеся в разных плоскостях теломы называются синтеломами.

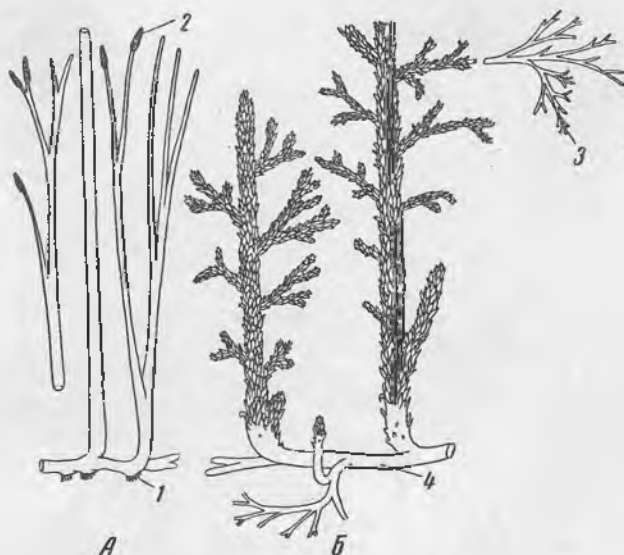


Рис. 161. Ископаемые растения псилофиты. А — ринния;
Б — астероксилон.

1 — ризоиды, 2 — спорангии. 3 — ветвь со спорангиями,
4 — подземный стебель.

Папоротники. Строение стебля, корня, листа. Папоротники—типичные растения суши с хорошо развитыми надземными стеблями, как, например, у древовидных тропических папоротников, или с корневищами, как у наших папоротников, а также с крупными, спирально расположенными листьями и настоящей корневой системой (рис. 162). В стеблях папоротников впервые появляются настоящие проводящие пучки, но ксилемная их часть составлена только из трахеид и не имеет настоящих сосудов¹. На поперечном срезе корневища папоротника орляка (рис. 163) среди основной ткани видны сдвинутые к центру среза участки темноокрашенных волокнистых клеток механической ткани в виде плоских дуг, обращенных концами друг к другу. Проводящие пучки располагаются внутри пространства между дугами или вне и около них. Они имеют удлиненную и округлую форму и состоят из группы пучков, сросшихся вместе. Каждая группа пучков окружена однослойным кольцом

¹ У некоторых папоротников (Pteridium) имеются наряду с трахеидами также и сосуды.

крахмалоносной паренхимы, затем однослойным кольцом механической ткани — эндодермы.

Их окружает основная ткань из паренхиматических клеток, полости которых наполнены массой крахмальных зерен. Стенки кле-



Рис. 162. Взрослые растения папоротника (спорофиты). А — щитовник мужской (*Aspidium filix mas*); Б — часть листа папоротника орляка (*Pteridium aquilinum*), вдоль краев долек листа сидят сорусы, покрытые краями долек листа.

1 — молодые еще закрученные вай листьев, 2 — схема поперечного разреза через корневище с сосудистыми пучками.

ток, лежащих ближе к эпидермису, как и стенки клеток эпидермиса, пропитаны веществом, близким к суберину.

Клетки механической ткани толстостенны и пропитаны тем же веществом. В толще их стенок имеются поровые каналы.

В стебле мужского папоротника среди основной ткани нельзя

различить коровую и сердцевинную части. Здесь стела разбилась на отдельные участки, а поэтому на поперечном срезе видны лишь отдельные пучки, а не сплошные кольца ксилемы и флоэмы. Эти отдельные пучки имеют строение протостелы. Большие пучки на поперечном срезе стебля относятся к стеблевым пучкам, а многочисленные мелкие пучки подходят к стеблевым, направляясь от

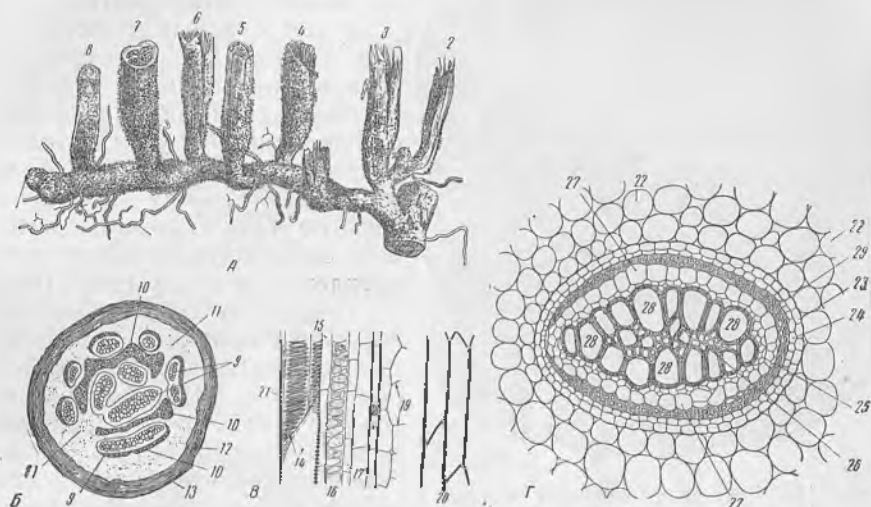


Рис. 163. Корневище папоротника орляка. А — внешний вид корневища; Б — поперечный разрез через корневище папоротника орляка (*Pteridium aquilinum*); В — продольный разрез через сосудистый пучок; Г — поперечный разрез отдельного сосудистого пучка.

1 — вершина, т. е. самая молодая часть, 2 — 7 последовательно основания более старых листьев, 8 — основание самого молодого листа, 9 — сосудисто-пучковые тяжи, 10 — склеренхимные пластинки, 11 — кора (паренхима корневища), 12 — периферическое кольцо склеренхимных волокон, 13 — эпидермис, 14 — трахеиды, 15 — древесинная (ксилемная) паренхима, 16 — ситовидные трубки, 17 — флоэмная паренхима, 18 — эндодерма, 19 — основная ткань, 20 — склеренхима, 21 — лестничный сосуд, 22 — паренхима корневища, 23 — эндодерма, 24 — перицикл, 25 — паренхима флоэмы, 26 — древесинная паренхима, 27 — ситовидные трубки флоэмы, 28 — лестничные сосуды ксилемы, 29 — крахмалоносный слой.

черешков листьев (листовые следы). Стеблевые пучки на срезе расположены не в виде сплошного кольца потому, что они образуют в стебле не сплошной цилиндр, а прорезанный крупными листовыми прорывами, или брешами.

Центральная часть проводящих пучков папоротника орляка занята ксилемой, состоящей из крупных, лестнично утолщенных элементов. Это — лестничные трахеиды (сосудов в составе пучка нет). Оболочки трахеид вполне одревесневают. Стенки некоторых трахеид несут окаймленные поры. Концы клеток скошены и заострены. Поперечные стенки сильно продырявлены, чем трахеиды приближаются к сосудам. Паренхимные клетки, расположенные близ трахеид, наполнены крахмалом.

Водопроводящие элементы окружены флоэмой, которая состоит из одного или двух рядов ситовидных трубок с крупными пустыми просветами, с примыкающими к ним клетками проводящей паренхимы, наполненными белковым содержимым. Далее следует кольцо периккла, а затем кольцо механической ткани (эндодермы) из мелких пустых клеток.

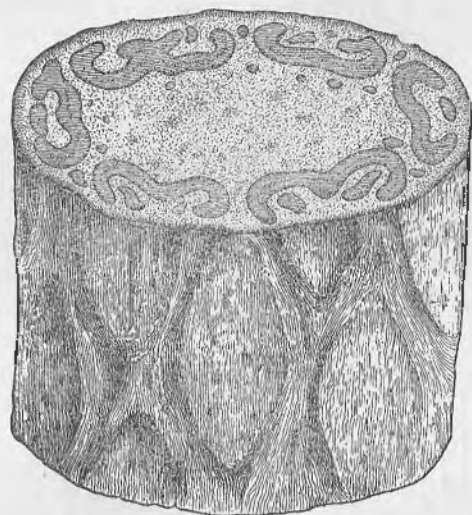


Рис. 164. Группы проводящих пучков, облеченных перикклом и эндодермой на поперечных срезах через стебель древовидного папоротника.

У древовидных папоротников столбы (а на срезе — группы проводящих пучков) располагаются по периферии стебля одним кругом. Столбы тянутся отвесно по стеблю, соединяясь между собою в связную сеть, просветы которой соответствуют месту прикрепления листьев (рис. 164).

Такая структура стебля папоротника орляка и древовидных папоротников не является общей для всех папоротников. У некоторых папоротников (*Gleicheniaceae* и *Hymenophyllaceae*) стебель построен проще. У них имеется один однопучковый столб, в центре которого располагается ксилемная часть из трахейд, а ее

окружает флоэма с ситовидными трубками, охваченная эндодермой и перикклом. Это типичная стела. Она встречается и у ископаемых растений псилофитов, предшественников папоротников (у *Rhyniaceae*). Она же возникает в зародыше современных папоротников. Такая стела (столб, тяж) носит название протостелы, или первичного тяжа. С ткани периккла, являющегося внешним кругом центрального цилиндра, и начинается собственно тяж, стела, столб, или центральный цилиндр. Эндодерма же является внутренним чехлом коры.

Итак, стебель папоротника состоит: 1) из кожицы, 2) основной ткани, 3) участков механической ткани, 4) тяжелой проводящих пучков (соединенных по несколько вместе), которые состоят из лестничных трахейд, с клетками проводящей паренхимы около них, наполненными крахмалом, ситовидных трубок с клетками проводящей паренхимы, примыкающей к ним, наполненными белком, 5) однослойного крахмального кольца паренхимы (периккла), 6) однослойного кольца механических элементов (эндодермиса) (рис. 165).

Корни папоротника отходят от оснований листьев. Они одеты эпидермисом, несущим многочисленные корневые волоски в обла-

сти, близко расположенной к точке роста. Корень состоит из двух ксилемных групп и лубяных, одетых кольцом, перицикла и эндодермы, за которой следует кора из внутреннего и внешнего слоев. Внутренняя кора построена из механических клеток, а наружная —

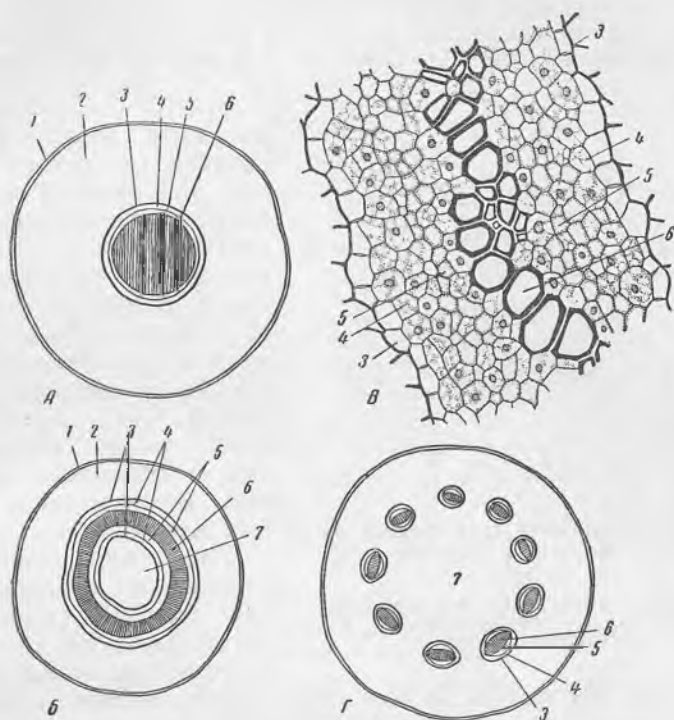


Рис. 165. Разнообразие анатомического строения стебля у папоротников. Схемы поперечных разрезов: А — протостела (*Gleichenia*); Б — соленистела, или сифонистела (*Adiantum*); В — детальное строение части соленистелы того же папоротника; Г — диктиостела папоротника (*Polypodium*)

1 — эпидермис, 2 — кора, 3 — слой эндодермы, 4 — слой перицикла, 5 — флоэма, 6 — ксилема, 7 — сердцевина.

из паренхиматических, тонкостенных, тесно расположенных (без межклетников). В распределении элементов тканей у папоротников имеется большое сходство с покрытосеменными растениями.

У папоротников боковые корни образуются из более крупных клеток эндодермы и расположены всегда против ксилемной группы. Эндодерма папоротников является корнеродной тканью (рис. 166). У папоротников вообще никогда боковые корни не развиваются из перицикла, т. е. из ткани центрального цилиндра, как у семенных растений, а всегда из тканей коры, как,

например, из эндодермы и вообще из самих внутренних клеток слоя коры корня.

У плауновых растений боковых корешков не образуется совсем, а ветвление происходит благодаря вильчатому (дихотомическому) разветвлению корня на его верхушке. Кончики начинающихся образовываться ветвей молодых корешков находятся под общим чехлом. Затем ветви удлиняются, сбрасывают общий чехол и расходятся под прямым углом. Сеть разветвлений корня получается от многократных раздвоений подобного рода и последующего роста ветвей.

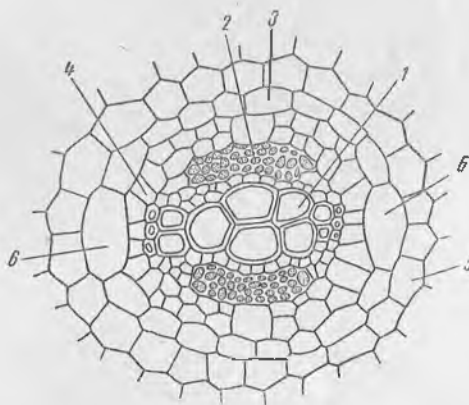


Рис. 166. Поперечный срез средней части корня папоротника (*Cyathea medullaris*).

1 — ксилема, 2 — флоэма, 3 — эндодерма, 4 — перикцикл, 5 — основная ткань, 6 — пропускные клетки.

Листья папоротников, например мужского папоротника, одеты с обеих сторон эпидермисом из извилистых хлорофиллоносных клеток. Клетки верхнего эпидермиса покрыты кутикулой. В нижнем эпидермисе развиты в большом числе устьица. Мезофилл листа (т. е. мякоть) состоит только из паренхимных, очень рыхло расположенных, с образованием крупных межклетников, округлых клеток.

Лист папоротника выполняет две основные функции: питания (образование питательных веществ путем фотосинтеза, транспирации),

а также спороношения. У некоторых папоротников происходит дифференциация листьев по их функциям: одни питающие листья — трофофиллы, а другие спороносящие — спорофиллы (на которых развиваются споры со спорангиями).

Листья папоротников растут верхушками, основание их является наиболее старой их частью. Вначале они развиваются в первые два—три года очень медленно, а затем быстрее. У древовидных папоротников они живут много лет, нарастая верхушкой.

Верхушки листьев в начале развития спирально завернуты внутрь. На листьях папоротника развиваются пленчатые чешуи, прикрывающие молодые листья, а затем основания листьев. Листья папоротников, в случае приспособления к выполнению других функций, претерпевают соответствующие изменения, о чем будет сказано дальше.

Онтогенез. В половом размножении папоротников выявляются два пути: один путь — размножения спорами, не отличающимися друг от друга, т. е. размножения равноспорового, и другой путь — спорами, отличными друг от друга, неодинаковыми, т. е. размножения разноспорового (см. рис. 219).

При равноспоровом размножении из споры развивается обоеполый заросток¹.

Споры папоротника, прорастая, образуют короткую трубочку из зеленой клетки. Затем трубочка разрастается в нить, состоящую из двух зеленых клеток. В это время образуется и первый ризоид.

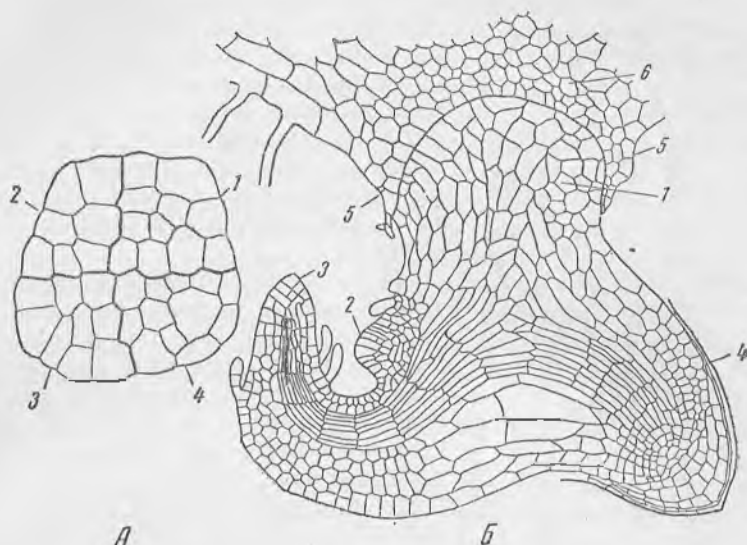


Рис. 167. Развитие зародыша папоротника. А — начало развития зародыша папоротника (*Pteris serrulata*) спорофита; Б — более развитый зародыш (*Pteris aquilina*).

1 — зачаток ножки (на рис. А) и ножка (на рис. Б), 2 — вершина стебля, 3 — зачаток первого листа, 4 — зачаток корня, 5 и 6 — расширенное брюшко архегония.

Нить вместе с ризоидами очень сходна в это время с предростком мха².

Разрастаясь далее, нить еще делится поперечными перегородками. Затем конечные клетки ее делятся продольными перегородками. Наконец, в одной из клеток появляется двугранная верхушечная клетка, из которой образуется заросток папоротника — пластинка, впоследствии принимающая сердцевидную форму размером 2—5 мм. Строение заростка интересно в том отношении, что оно выявляет его приспособление к влажным условиям существования. Заросток состоит из хлорофиллоносных клеток, с протоплазмой, расположенной постенным слоем. Клетки многоугольны от вза-

¹ Исключение среди равноспоровых папоротникообразных представляют хвощи, у которых споры, сходные морфологически, обычно физиологически различны и из них образуются разнополюсные заростки.

² У некоторых папоротников (из *Huperophyllaceae*) заросток состоит из зеленых одноклеточных нитей.

имного давления. Окрайки заростка состоят из одного слоя клеток. Середина многослойна. По краю заростка расположены одиночные железистые волоски.

Таким образом, заросток папоротника способен к самостоятельному питанию. Он имеет хлорофиллоносные клетки (см. рис. 167).

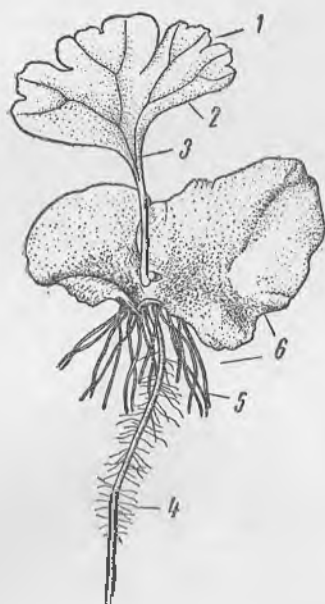


Рис. 168. Молодой сформировавшийся спорофит папоротника еще прикрепленный к гамеофиту (заростку), на котором он до того развивался как бы паразитически.

1 — первый лист, 2 — пластинка, 3 — черешок, 4 — корень, 5 — ризоиды заростка, 6 — заросток.

На нижней стороне пластинки, обращенной к почве, развиваются ризоиды. Они доставляют заростку воду и растворы минеральных солей. С помощью ризоидов заросток прикрепляется и плотно прижимается к почве. На нижней, брюшной, стороне заростка развиваются близ выемки его пластинки — архегонии, а у верхушки — антеридии.

После оплодотворения начинается тут же рост и развитие зародыша папоротника за счет питательных веществ заростка (путем образования ножки и всасывания ею питательных веществ из заростка). Заросток является, таким образом, не только носителем половых органов, но и органом питания зародыша до момента, пока в зародыше не разовьется пластинка первого листа и корешок. Первые стадии развития зародыша проходят внутри заростка. Образуются органы зародыша: корешок, который углубляется вертикально в землю, становясь корнем растения, затем первый лист, удлиняясь, направляется кверху. С этого момента зародыш постепенно начинает питаться самостоятельно. Стебель развивает второй лист, потом третий, величина которых постепенно

возрастает. В это же время образуются придаточные корни, а главный корень отмирает. Заросток и ножка, как всасывающий орган, наконец, засыхают, и зародыш превращается в совершенно самостоятельное растение (рис. 168).

Как видно, развитие зародыша из зиготы во взрослое растение происходит без перерыва (покоящегося состояния). Он развивается открыто и не имеет защиты от влияния внешней среды в виде покровов семечки, что наблюдается у семенных растений. Поэтому у папоротников не происходит образования семени. Они распространяются через рассеивание спор. В этом основное их отличие от семенных растений, распространяющихся семе-

нами, самое же размножение происходит как у папоротников, так и у семенных растений, спорами.

Таким образом, заросток приспособлен к обеспечиванию двух важнейших этапов в цикле развития папоротника: полового процесса и питания в первые моменты роста и развития зародыша, когда он развивается на заростке. Заросток питает его. Эти важные этапы, особенно половой процесс, в цикле развития папоротника связаны с влажной средой и с наличием свободной воды, хотя они и незначительны по времени.

Зародыш, связанный в первые моменты своего роста и развития с заростком и с условиями его существования, в дальнейшем, развиваясь, требует других условий. Его организм становится приспособленным к условиям почвенно-воздушной среды. Он уже не может, подобно мхам, воспринимать влагу поверхностью своего тела. Наоборот, в поверхности тела папоротника возникают приспособления для испарения воды, транспирации, возникают устьица, возникает сильная проводящая система и настоящая корневая система, доставляющая растению воду и растворенные в ней минеральные соли. Папоротник поэтому и является настоящим наземным растением.

Так же или сходным образом происходит размножение и развитие у хвощей и плаунов.

При другом пути размножения разными спорами, у разноспоровых папоротников (сальвиния) из спор полового размножения развиваются заростки мужские и женские. Споры прорастают в самом спорангии. Здесь также зародыш развивается за счет пластических веществ женских заростков, как и у равноспоровых папоротникообразных. Оплодотворение с помощью сперматозоидов (антерозоидов) происходит при наличии свободной воды (см. рис. III и описание — стр. 217).

Сальвиния — водяной папоротник и всю свою жизнь проводит в воде, т. е. в тех же условиях, что и ее заросток.

Сходство и различие в онтогенезе между папоротниками и мхами. При сравнении биоморфологических черт роста и развития равноспоровых папоротников и листовых мхов обозначается сходство и различие и в том, что гаметофит листовых мхов многолетен и его существование связано с избыточным увлажнением (всасывание воды всей поверхностью тела) и наличием свободной воды в момент полового процесса. Гаметофит равноспоровых папоротникообразных однолетен, но его существование также связано с наличием влажной среды и свободной воды, необходимой для осуществления полового процесса.

Спорофит равноспоровых папоротников приспособлен к почвенно-воздушному существованию. Спорофит мха, в виде спорогония, развиваясь на гаметофите, не связан непосредственно с условиями избыточного увлажнения и приспособлен к воздушной среде обычного увлажнения, чем он сходен со спорофитом папоротника, что подтверждается наличием устьица на коробочке спорогония. Споро-

гоний мха не впитывает влагу поверхностью своего тела, а получает ее из гаметофита, на котором он как бы паразитирует.

При характеристике папоротников имеются в виду типичные равноспоровые папоротники (разноспоровые водяные папоротники, марриатиевые и ужовниковые здесь не рассматриваются).

Метаморфоз. Папоротники — обитатели влажных областей с большим количеством осадков. Они населяют страны с умеренным и тропическим климатом. В умеренном климате это травы с подземным стеблем — корневищем, в тропическом они растут как деревья до 25 м высотой с простым, иногда толстым стволом, покрытым остатками черешков старых листьев и с кроной из громадных листьев наверху. Корневища одних папоротников — простые, а других — ветвистые (как, например, у ужовниковых) с дихотомическим способом ветвления.

В тропиках стебли папоротников принимают иногда форму лиан с сильно удлинненными междоузлиями. Лианы часто обладают приспособлениями для поддержки на опорах: изогнутые зигзагообразно стебли, загнутые в виде крючков черешки листьев, шипы на листьях, придаточные цепляющиеся корни. Иногда стебли обвиваются вокруг ствола дерева, прикрепляясь к коре придаточными корнями. Некоторые папоротники (*Nephrolepis*) дают длинные ветвящиеся плети. На этих плетях часто развиты клубни, которые служат для вегетативного размножения. Стебли других папоротников — эпифитов — выполняют роль ассимилирующего органа или имеют приспособления для удержания воды.

Листья (вай) папоротников имеют сложное расчленение и, в основном, большие размеры, которые достигают у древовидных папоротников (*Alsophila*) 5 м длины и 2 м ширины. В связи с разнообразием условий существования листья папоротников претерпевают соответствующие изменения: то на них вырабатываются крючкообразные шипы — прицепки, то они обвиваются вокруг ствола или их главный черешок все время неограниченно растет и обвивает деревья, как лиана, достигая до 30 м длины. Прижимаясь к дереву и принимая выпуклую форму, листья эпифитных папоротников способствуют удержанию гумуса и влаги. Наблюдается у папоротников и разнолистность. Одни округлые листья, например у эпифитного платициериума (*Platyserium*), служат покровом, под которым скопляется гумус и влага. Под покровным листом в гумусе находятся корневища и корни. Они постепенно увеличиваются в размере по мере роста растения. Другие листья разветвлены и на них развиваются спорангии. Листья при этом достигают иногда огромной величины, до 2 м длины и 1 м в поперечнике (рис. 169).

У эпифита полиподиума (*Polypodium bifrons*) на его тонких ветвях, которыми он обвивает дерево, образуются, кроме нормальных перистонадрезных листьев, мешковидные выросты с большой полостью внутри и с широким отверстием, прилегающим к дереву. Эти мешки служат резервуаром для воды, а через эти отверстия

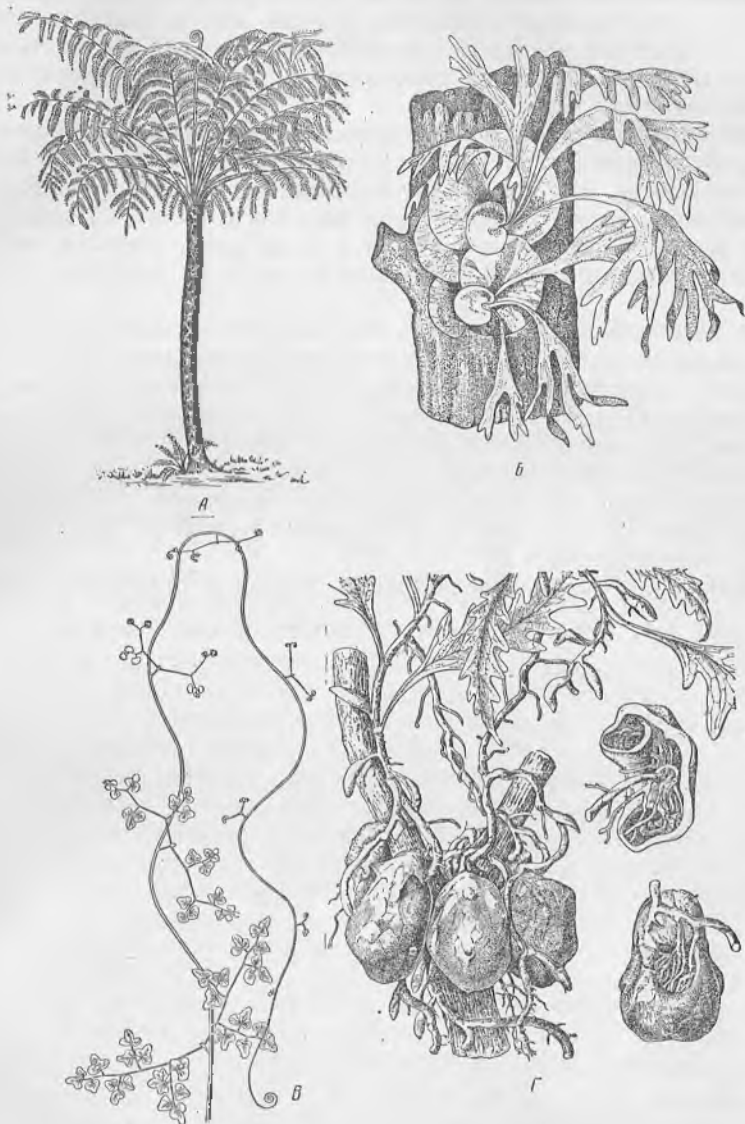


Рис. 169. Биоморфологические формы папоротников. А — древовидный папоротник о. Цейлона (*Alsophila crinita*); Б — эпифитный папоротник (*Platycerium alcidorne*); В — вьющийся лист тропического папоротника (*Rygodium scandens*); Г — эпифитный папоротник р. Амазонки с листьями-резервуарами для накопления и поглощения воды (*Lygodium*).

в резервуар направляются придаточные корни. Мешки — это видоизмененные листья. Таким образом, у папоротников наблюдаются довольно многообразные изменения стебля, листа, как приспособления к различным условиям существования, но все же их приспособительные способности по сравнению с цветковыми растениями очень ограничены.

Биоморфология мхов и папоротников. Сравнивая строение и приспособительные черты мхов и папоротников, можно прийти к заключению, что мхи по своему строению и биологии представляют растения, жизнь которых тесно связана с наличием капельно-жидкой воды. Проводящая система у мхов слабо развита, корней нет, поэтому они неспособны добывать воду из глубоких слоев почвы.

Мхи неспособны вегетировать без наличия избыточной влаги, т. е. в засушливых условиях, а потому при наступлении засухи они переходят в покоящееся состояние, т. е. прерывают свою жизнедеятельность. Однако папоротники в этих условиях продолжают вегетацию, так как наличие настоящих корней, хорошо развитой проводящей системы позволяет им добывать воду из почвы и хорошо снабжать ею надземную часть растений. Папоротники могут поэтому расти даже в засушливых условиях, не прерывая своей жизнедеятельности.

Папоротники вполне заслуживают названия сухопутных растений.

СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

Голосеменные и покрытосеменные растения. В отличие от папоротников зародыш семенных растений, состоящий из корешка, стебелька, семядолей и почечки, развивается в нуцеллусе (мегаспороангии) семяпочки и после формирования остается заключенным в ее покровы, временно прекращая дальнейший свой рост и развитие. Развивающаяся семяпочка с находящимся под ее покровами (интегументами) сформированным зародышем, запасными питательными веществами, остатками нуцеллуса называется **семенем**.

Семена по созревании теряют связь с материнским растением и опадают или отделяются от него и рассеиваются в природных условиях при посредстве ветра, животных, воды или, благодаря особым приспособлениям, самим растением.

У открытосеменных, или голосеменных, растений семяпочки, а затем и семена, открыто развиваются на мегаспорофиллах.

У покрытосеменных, цветковых, или скрытосеменных, растений семена располагаются чаще по краю, но на завернутых внутрь краями мегаспорофиллах. Мегаспорофиллы при этом срастаются в местах соприкосновения завернутых краев, в силу чего образуется внутренняя камера, где и находятся оказавшиеся скрытыми семяпочки, а затем и семена. Поэтому эта последняя группа растений и называется скрытосеменными, или покрытосеменными, в отличие от голосеменных, или открытосеменных, растений, у которых семязатем и семена, открыто развиваются на мегаспорофиллах.

Голосеменные растения. Основную группу голосеменных растений составляют саговниковые и хвойные (кроме них, сюда же относятся гинкговые и гнетовые). Саговники являются древесными растениями с прямым, колоннообразным, ветвящимся стволом, увенчанным кроной жестких перистых листьев (редко, например, у *Wolpelia* — двоякоперистых). Ствол саговниковых достигает 18 м высоты. У некоторых саговниковых стебли клубневидны. Саговники — жители тропической области.



Рис. 170. Сосна (*Pinus silvestris*).

Хвойные растения. Сосна обыкновенная. Хвойные представляют собой деревья или деревца, реже кустарники. К хвойным относятся: сосна, ель, лиственница, пихта, кедр, кипарис, можжевельник, туя, араукария. Самым распространенным деревом является сосна обыкновенная (*Pinus silvestris*).

Это крупное стройное дерево до 40 м высотой, вверху с широкой, раскидистой кроной, образованной ветвями при моноподиальном способе ветвления. Сосна образует густые лесные насаждения, и тогда ее ствол высоко над почвой очищается от нижних ветвей. Они подсыхают и опадают. При одиночном росте нижние боковые ветви разрастаются, и тогда крона сосны становится широкой и раскидистой, начинаясь невысоко от основания ствола дерева.

На концах ветвей сосны (рис. 170) образуются почки, из которых развиваются побеги двоякого рода. Одни из них — длинные (долихобласты) — венчают верхушки главных ветвей и являются молодыми побегами сосны. Они покрыты буроватыми чешуевидными листьями. Другие — укороченные побеги (брахибласты) — сидят в пазухе этих чешуйчатых листьев. Они имеют ограниченный рост и у нашей сосны развивают два игловидных листа — хвой и по 5—7 низовых тонкоперепончатых белых. Между хвоей, у их основания, заметен под микроскопом конус нарастания этого укороченного побега.

Сосна, так же как ель и пихта, относится к тем немногим вечнозеленым породам нашей флоры умеренного климата, которые сохраняют листву в зимний период. Их листва устойчива против сильнейших морозов и иссушающего действия воздуха зимнего периода. Листья сосны, или хвоя, в своем строении имеют ряд приспособлений, позволяющих переносить суровые условия зимнего периода.

Это видно при рассмотрении ее анатомического строения.

На поперечном разрезе хвоя имеет форму неправильного полукруга, плоская сторона которого обращена внутрь, являясь верхней и внутренней ее поверхностью, а выпуклая соответствует нижней поверхности иглы сосны (рис. 171).

Снаружи лист сосны покрыт однослойным эпидермисом, состоящим из клеток с утолщенными стенками, с небольшой полостью в середине.

Стенки клеток эпидермиса от углов к центру пронизаны узкими каналами.

С верхней и нижней стороны листа на срезе видны устьица. Они лежат в желобках, идущих в виде полос параллельно длине листа (заметных на поверхности листа). Лист одет как бы чехлом из слоя толстостенных клеток, защищающим его внутреннюю ткань от высыхания.

Под слоем кожицы располагается второй слой толстостенных клеток, называемый подкожным слоем, или гиподермой. Этот подкожный слой делает еще более сильной защиту внутренних

тканей листа от испарения и умеряет действие колебания температур.

Особое строение имеет паренхима, или мякоть, листа. Клетки ее имеют складчатые стенки, причем эти складки вдаются внутрь полости клетки, поэтому паренхима и называется складчатой. Такая структура стенок увеличивает внутреннюю ее поверхность,

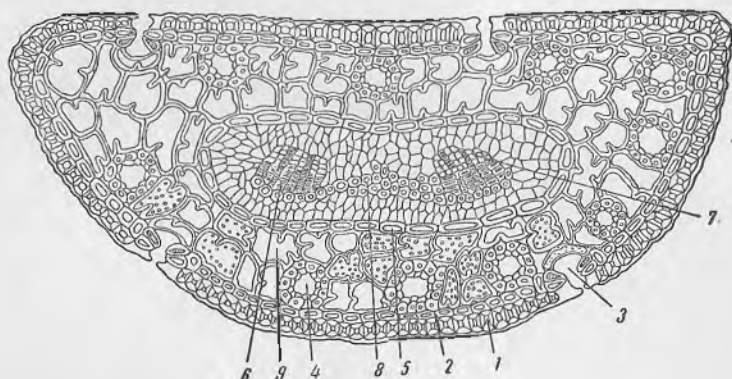


Рис. 171. Поперечный разрез вполне развившегося листа сосны.

1 — эпидермис, 2 — гиподерма, 3 — устьице, 4 — смоляной ход, 5 — механическое кольцо проводящего цилиндра (эндодермис), 6 — ситовидные трубки, 7 — трахеиды, 8 — толстостенные лубяные волокна, 9 — хлорофиллоносная паренхима со складчатыми стенками.

по которой располагаются хлорофильные зерна, что способствует увеличению фотосинтезирующей поверхности.

Среди паренхимы по периферии листа ближе к подкожному слою разбросаны смоляные ходы, каждый из которых окружен кольцом лубяных волокон.

В середине хвои проходит жилка (стела), окруженная однослойным кольцом эндодермы с пятнами Каспари¹. Остальная часть жилки формируется из ткани, состоящей из клеток с окаймленными порами без живого содержимого. Они сходны с трахеидами и выполняют функцию проведения воды из ксилемы в хлоренхиму листа. Ткань из такого рода клеток носит название трансфузионной.

Между ее клетками расположены живые паренхимные клетки, содержащие зерна транзитного крахмала. По этим клеткам передаются растворы органических веществ из хлоренхимы во флоэму проводящих пучков.

¹ Клетки, лишенные крахмальных зерен, с волнистыми и одревесневшими радиальными стенками (см. об этом стр. 341).

Благодаря обилию тканей из толстостенных клеток лист сосны отличается прочностью своей структуры и обладает большой способностью противостоять особенностям условий существования (морозы, сухость воздуха).

Хвоя сосны сохраняет жизнеспособность в течение трех лет.

Мужские и женские шишки. На длинном верхушечном побеге сосны образуется одна центральная и вокруг нее несколько боковых почек. Из центральной верхушечной почки образуется побег, продолжающий главную ось, а из боковых вырастает мутовка боковых ветвей, что характерно для моноподиального способа ветвления.

На вершине нового побега имеются также почки и будущего года.

На вершине удлиненного побега этого года возникают женские шишки (одна, две и до пяти) красного цвета, затем зеленеющие (рис. 172).

Мужские шишки находятся на той же ветви, но только в основании годичного побега. Они расположены в виде густых колосовидных соцветий. Шишки, небольшие размером, развиваются в пазухах пленчатой чешуйки удлиненного побега вместо укороченного побега, т. е. вместо пары хвой. Они расположены, как и пары листьев, по спирали на главной оси побега. В основании шишки имеются также пленчатые чешуйчатые листья, как и под парой хвой.

В июне происходит опыление и в это время из семяпочки выделяется густая и вязкая жидкость. К ней прилипают пылинки. Затем при последующем подсыхании пылинки втягиваются в микропиле. Оплодотворение происходит только летом будущего года,



Рис. 172. Ветка сосны.

1 — собрание мужских шишек, 2, 3 — женская шишка в начале своего развития, 4 — однолетняя женская шишка, 5 — двухлетняя женская шишка, 6 — укороченный побег с двумя хвоями, 7 — два семени с крыльями на верхней стороне семенной чешуи, 8 — крыло семени, 9 — семя без крыла.

когда пыльник прорастет, пыльцевая трубка достигнет яйцеклетки и произойдет соединение половых клеток. Семена вызревают к ноябрю того же года. Затем чешуи шишек отделяются друг от друга и семена выпадают (т. е. через 22—23 месяца после опыления).

Онтогенез. Развитие зародыша из зиготы совершается внутри семяпочки, под ее покровами. Путем повторных делений зиготы образуются три ряда клеток, по четыре в каждом ряду. Из четырех нижних развивается зародыш, а из четырех вышележащих клеток развивается подвесок, который вталкивает зародыш по мере его развития внутрь эндосперма, где зародыш формируется за счет запасных питательных веществ (преимущественно масла) клеток эндосперма.

Сформированный зародыш вместе с покровами семяпочки составляет семя. Семя сосны обыкновенной имеет округло вытянутую, слегка конусовидную форму и состоит из зародыша, окруженного маслянистым эндоспермом (гомологом заростка), в котором содержатся запасные питательные вещества, необходимые для дальнейшего роста зародыша при прорастании семени. Эндосперм одет тонкой коричневатой бумагообразной прозрачной пленкой, образующейся из остатков нуцеллуса. Покров семяпочки (т. е. интегумент) образует твердую кожуру семени темнокоричневого цвета. Кожура семени защищает зародыш и эндосперм от действий неблагоприятных внешних условий. В кожуре семени имеется маленькое отверстие, расположенное на месте отверстия семяпочки, т. е. семявхода, или микропиле. На кожуре семени, кроме того, имеется вырост в виде прозрачного крыла (остаток части чешуи шишки сосны), который способствует рассеиванию семян с помощью ветра.

Интегумент и остатки нуцеллуса (т. е. кожура семени), вырост в виде крыла являются частями материнского растения. Эндосперм гомологичен заростку (т. е. мегагаметофиту). Зародыш начинает собой рост и развитие новой особи растения сосны обыкновенной, т. е. нового спорофита.

Таким образом, семя образуется из ткани старого поколения (кожура семени, крыло), из преобразованного в эндосперм заростка и зародыша нового растения (новой особи спорофита) как особи нового поколения.

Зародыш семени сосны обыкновенной состоит из нескольких (чаще от 6 до 10) первичных листочков, или семядолей, и центральной оси. Часть оси ниже уровня прикрепления семядолей называется гипокотилем (подсемядольник), или подсемядольным коленом; часть оси, лежащая выше семядольного узла и находящаяся над семядолями, называется эпикотилем (надсемядольник), или зачаточным стеблем, или стебельком, представляющим собой первое междоузлие. Он образован невысоким конусообразным выростом, состоящим из первичной образовательной ткани (меристемы).

Подсемядольное колено переходит в первичный корешок, вершина которого одета корневым чехликом. Среди паренхиматических клеток тела зародыша выделяются тяжи из более узких клеток, дающих в дальнейшем проводящие пучки. Это — клетки прокамбия.

На следующий год после созревания семени сосны при благоприятных условиях (наличие влаги и достаточной температуры) семя прорастает, т. е. зародыш снова возобновляет свой прерванный рост и развитие. Через микропиле проникает влага, корешок начинает вытягиваться и кожура от напряжения лопается. Корешок выходит наружу и, изгибаясь книзу, растет в почве, становясь главным корнем проростка будущего растения. Затем продолжает свой рост основание стебелька и, изгибаясь при этом вверх, высвобождает семядоли из кожуры семени, выносит их на поверхность почвы (рис. 173). Они расправляются в горизонтальной плоскости в виде зеленых первичных листьев на вершине подсемядольного колена. До этого момента рост зародыша происходит за счет использования питательных веществ эндосперма. После того как позеленели семядоли, а корешок внедрился в почву, начинается самостоятельное питание зародыша, теперь проростка, независимо от эндосперма. В то же время начинает изменяться конус нарастания стебля с развившейся почечкой. Развившийся над семядолями стебелек образует надсемядольное колено (эпикотиль). В дальнейшем эпикотиль продолжает свой рост и в первый год роста образует побег до 5—10 см длины со вторичными листьями, а семядоли в первую же зиму отмирают и весной опадают. Побег вначале покрывается только единичными хвоинками, а позднее, с развитием укороченных побегов, появляются пучки с парой хвой. Вторичные листья теперь выполняют фотосинтетическую работу растения. Одновременно растет и корень.

У проростка сосны на вершине его находится верхушечная почка. Побег из верхушечной почки развивается более быстро, нежели из боковых почек. Постепенный переход от более длинных нижних ветвей к более коротким верхним придает дереву коническую форму.

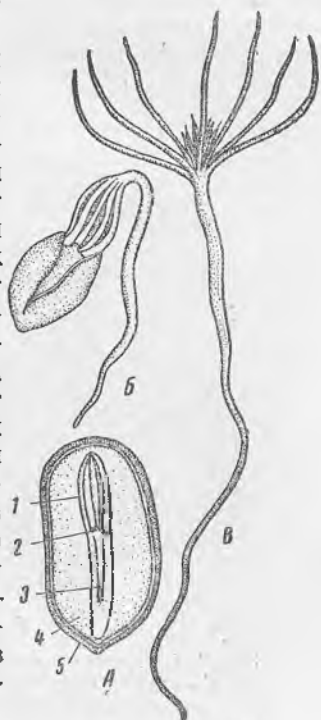


Рис. 173. Прорастание семян сосны и сеянец. А — семя сосны; Б — прорастание семени; В — сеянец с шестью семядолями.

1 — семядоли, 2 — эпикотиль, 3 — гипокотиль, 4 — эндосперм, 5 — семенная оболочка.

Первичное и вторичное строение стебля (ствола) сосны. У голосеменных растений (в отличие от папоротникообразных и мхов) ткани стебля в его точке роста и листья развиваются из группы инициальных клеток.

Инициальные клетки в вершинной части конуса нарастания побега производят меристему, в которой происходит дальнейшее раз-

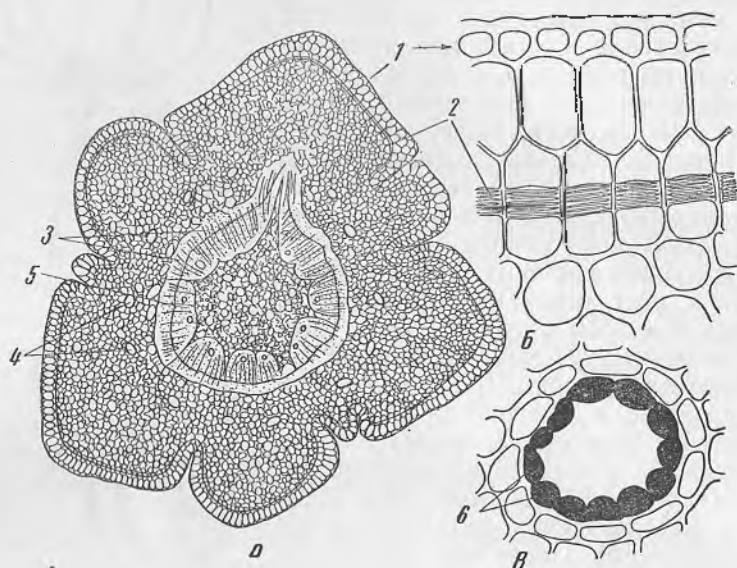


Рис. 174. Строение молодого стебля сосны на поперечном разрезе. А — через весь стебель; Б — небольшой участок периферических тканей стебля; В — смоляной канал с эпителием.

1 — эпидермис, 2 — пробковый камбий, 3 — флоэма, 4 — смоляные каналы, 5 — ксилема, 6 — эпителий смоляного канала.

множение клеток и дифференцировка тканей, составляющих кожу, кору и центральный цилиндр. В периферии центрального цилиндра происходит формирование тяжей, которые далее развиваются в проводящие пучки.

В центре молодого ствола находится сердцевина, окруженная цилиндром проводящих пучков, отделенных друг от друга сердцевинными лучами (рис. 174).

Ксилему этих пучков составляют трахеиды с окаймленными порами на их радиальных стенках. В ксилеме разбросанно расположены смоляные ходы. Вертикальные смоляные ходы, проходящие в древесине, соединяются со смоляными ходами сердцевинных лучей.

Флоэма состоит из слоев тонкостенных решетчатых трубок, чередующихся с рядами паренхимных клеток. Ситовидные трубки — без сопровождающих клеток, а ситовидные поры их располагаются на радиальных стенках.

Между ксилемой и флоэмой пучков располагается камбий.

Широкий слой паренхимы коры состоит из округлых тонкостенных клеток, содержащих хлоропласты. В них иногда содержится также и крахмал. Среди этих клеток можно видеть клетки с кристалликами щавелевокислой извести. Они хорошо выделяются благодаря их бурому содержанию. В коре, древесине располагаются округлые или овальные ходы (смоляные каналы), вытянутые по длине стебля.

Эпидермис образован из медленно кутикулизирующих клеток. Он составляет самый наружный слой стебля. Между ним и корой располагается полоска пробковой ткани, окрашенной в бурый цвет.

В дальнейшем вторичный рост стебля в толщину происходит благодаря деятельности камбия почти только вследствие образования вторичной ксилемы и вторичной флоэмы. Трахеиды вторичной ксилемы, образующиеся в начале года, т. е. весной, более крупны, клетки у них на концах косо срезанные или закругленные. Осенью образуются более мелкие трахеиды, с меньшими просветами клеток. Концы их заострены. Тесно соприкасаясь и как бы вклиниваясь концами друг в друга, они образуют древесину очень плотной структуры. Трахеиды, кроме проводящей функции, выполняют и механическую вместо отсутствующей у хвойных механической ткани.

На поперечном срезе многолетней ветви или ствола дерева в древесинной части весьма отчетливо видны следующие друг за другом концентрические круги, образованные чередующимся расположением более плотной (осенней) и более рыхлой (весенней) древесины. Эти образующиеся за год слои древесины носят название **годовых слоев**. По ним возможно учесть прирост ствола или ветви в толщину за год, а число слоев соответствует возрасту ствола или ветви. Различием в размерах клеток очень резко обозначается переход от осенних клеток одного года к весенним клеткам следующего года, что и является границей между годовичными слоями (рис. 175).

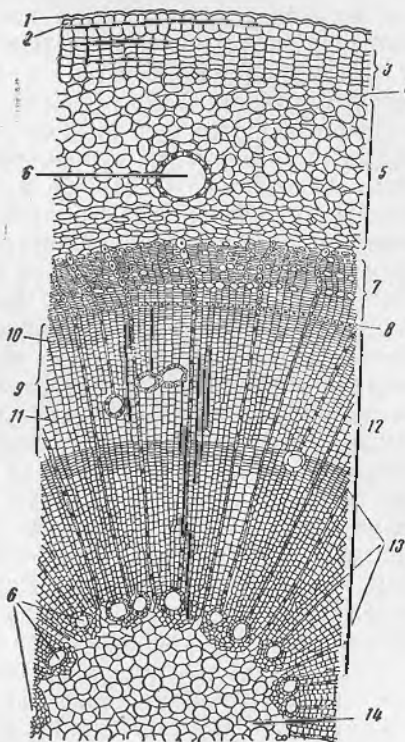


Рис. 175. Поперечное сечение более зрелого стебля сосны.

- 1 — кутикула, 2 — эпидермис, 3 — пробка, 4 — пробковый камбий, 5 — кора, 6 — смоляные каналы, 7 — флоэма, 8 — камбий, 9 — годовичное кольцо, 10 — осенняя древесина, 11 — весенняя древесина, 12 — ксилема, 13 — сердцевинный луч, 14 — сердцевина.

Если сделать радиальный разрез через слой древесины, то увидим окаймленные поры на стенках трахеид. На тангентальном разрезе окаймленные поры видны в поперечном разрезе.

Пока ксилема содержит живые клетки и выполняет проводящую функцию, или является вместилищем запасов, она носит название *заболони*. При потере этой функции она образует *спелую*, или *дровую*, *древесину*, или *ядро*, и придает механическую прочность стволу дерева.

В противоположную сторону от вторичной ксилемы камбием откладываются элементы вторичной флоэмы, оттесняя флоэму предыдущих лет дальше и дальше к периферии ствола. Кольцо пучков флоэмы, образовавшейся благодаря возобновившейся весной деятельности камбия, функционирует только в год его образования, затем оно отмирает, оттесняется кнаружи нарастающим следующей весной, заново образующимся кольцом флоэмы. Поэтому флоэма предыдущих лет остается в виде наружного слоя из массы сдавленных и отмерших клеток в виде слоистых пленок, разделенных следующими друг за другом слоями больших крахмалоносных клеток лубяной паренхимы и выделительных клеток с бурым содержанием. Позднее крахмалоносные клетки значительно вздуваются. Благодаря деятельности камбия нарастают и сердцевинные лучи. Они проходят сквозь вторичную ксилему и флоэму, как продолжение первичных сердцевинных лучей. Камбий время от времени образует и новые лучи, почему периферические кольца ксилемы имеют больше лучей, нежели внутренние, образовавшиеся ранее. По этой причине во вновь образующихся слоях ксилемы количество лучей увеличивается из года в год (рис. 176).

Серцевинные лучи древесинной части ствола состоят из вытянутых в радиальном направлении клеток, расположенных в один ряд друг над другом по длине стебля. Клетки, расположенные в середине луча (в орднем ряду), имеют протоплазматическое содержание, часто также и крахмал. Клетки верхних и нижних рядов луча содержат только воду или водные растворы и сообщаются с прилежащими трахеидами при помощи маленьких двусторонне окаймленных пор, являясь, таким образом, проводящим элементом сердцевинного луча. Трахеидные клетки лучей имеют внутри зубчатые утолщения, что увеличивает их сопротивление сжатию. Стенки трахеид, прилегающих к сердцевинному лучу, имеют простые и широкие поры (но не окаймленные).

Более широкие лучи содержат еще и смоляные ходы. Трахеидные клетки сердцевинных лучей (т. е. расположенные в верхней и нижней частях луча) являются особенностью голосеменных растений и служат для перемещения воды и водных растворов в радиальном направлении (т. е. поперек ствола), а срединный ряд служит для перемещения в том же направлении запасных питательных веществ (рис. 177).

При переходе луча во флоэмную часть трахеидные его клетки сменяются клетками, содержащими белок. Клетки этих двух край-

них рядов луча менее вытянуты в радиальном направлении, но отличаются большей высотой и некоторой вытянутостью по длине ствола. Они примыкают к решетчатым трубкам, с которыми соединены ситовидными порами, выполняют роль клеток, проводя-

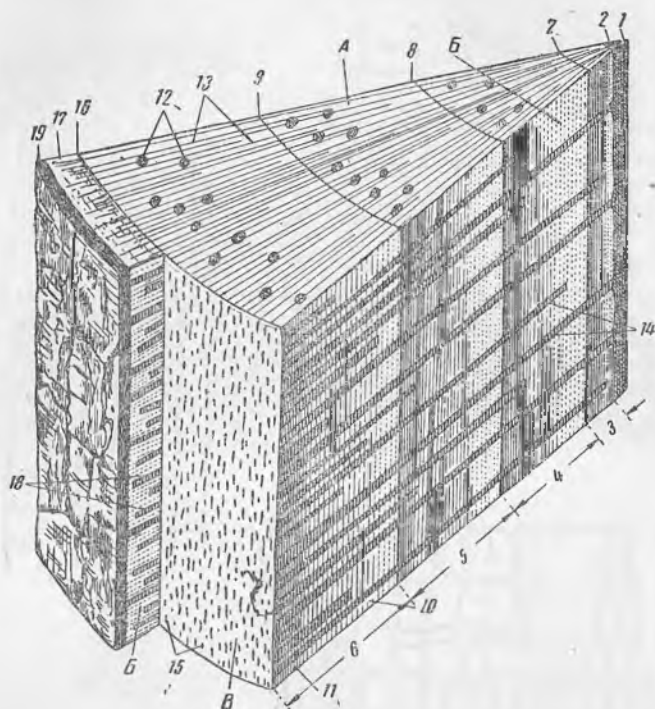


Рис. 176. Часть четырехлетнего ствола сосны (*Pinus silvestris*), вырезанного зимой. Вид в поперечном разрезе, в продольно-радиальном и в продольно-тангентальном. А — поперечный разрез; Б — продольный радиальный; В — продольный тангентальный разрез.

1 — сердцевина, 2 — первичная ксилема, 3, 4, 5, 6 — четыре годичных кольца древесины, 7, 8, 9 — граница между смежными кольцами; в каждом кольце: 10 — ранняя, 11 — поздняя древесина, 12 — смоляные ходы, 13, 14, 15 — древесинные лучи на поперечном, продольно-радиальном и продольно-тангентальном разрезах ствола, 16 — камбий, 17 — луб, 18 — лубяные лучи, 19 — корка.

щих запасные белковые вещества, и не содержат крахмала. Средние ряды клеток луча более вытянуты в радиальном направлении и содержат в своем составе крахмал. Несущие белок клетки появляются во флоэчной части лишь вторичного луча (рис. 178).

Клетки, составляющие древесинный луч, обильно снабжены порами; с помощью пор они сообщаются друг с другом, а также с прилегающими клетками вертикальной проводящей системы. Между живыми клетками луча сообщение происходит с помощью простых пор. Полуокаймленные поры, свойственные крайним рядам клеток луча, способствуют сообщению между живыми клетками

луча и трахеидами проводящей системы. Клетки луча с окаймленными порами сообщаются с таковыми же клетками луча и типичными трахеидами.

Таким образом, сердцевинные лучи осуществляют проведение

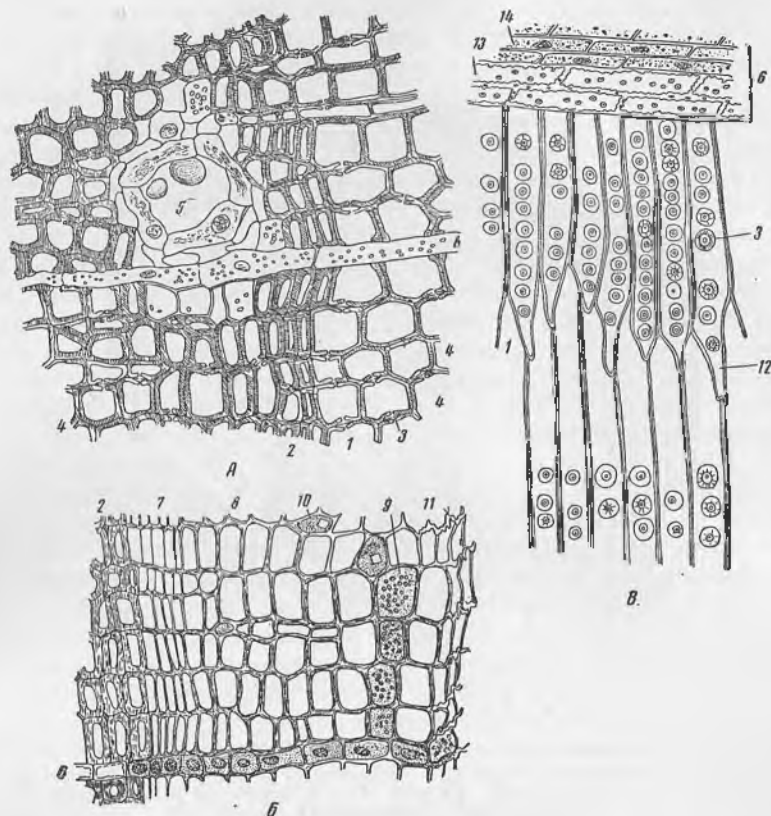


Рис. 177. Детали строения древесины ствола сосны на поперечном и радиальном разрезе. А — часть поперечного разреза древесины сосны через границу между двумя годичными кольцами (увел. 240); Б — поперечный разрез ствола сосны, захватывающий наружную часть тела древесины, камбий и прилегающий луб (увел. 240); В — радиальный разрез древесины сосны (увел. около 160).

1 — весенняя древесина, 2 — осенняя древесина, 3 — окаймленная пора, 4 — ряд трахеид, удваивающийся по направлению кнаружи, 5 — смоляной ход, 6 — сердцевинные лучи, 7 — камбий, 8 — ситовидные трубки, 9 — лубяная паренхима, 10 — кристаллоносная лубяная паренхима, 11 — нефункционирующие ситовидные трубки, 12 — окончания трахеид, 13 — трахеидные клетки сердцевинного луча, 14 — крахмалосные клетки сердцевинного луча.

воды, растворов и запасных питательных веществ в радиальном направлении ствола сосны.

В то время когда начинает активизироваться камбий, в стебле возникает сплошной цилиндр пробкового камбия (феллоген) из клеток наружного слоя коры, находящихся непосредственно под

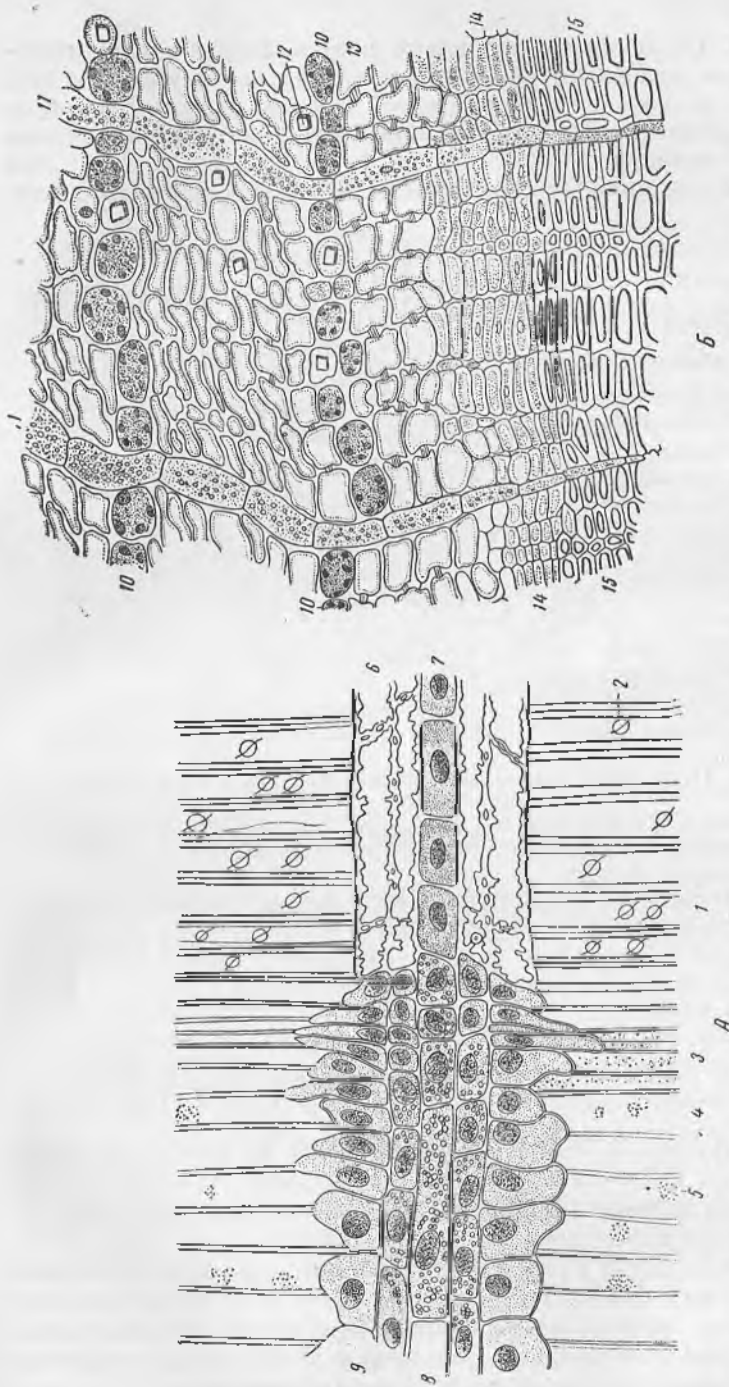


Рис. 178. Продольный и поперечный разрез сосны. А — продольный радиальный разрез ствола сосны, заключающий в себе наружную часть тела древесины, прилегающий к нему луб и сердцевинный луч (увел. 240); Б — поперечный разрез луба сосны (увел. ок. 215).

1 — осенние трахеиды, 2 — окаймленные поры, 3 — камбий, 4 — ситовидные трубки, 5 — ситовидные поры, 6 — трахеидные клетки сердцевинного луча, 7 — крахмальные клетки сердцевинного луча в древесине, 8 — в лубе, 9 — клетки коровой части сердцевинного луча, содержащие белковые вещества, 10 — ряды темнотрубчатых клеток лубной паренхимы, 11 — сердцевинные лучи, 12 — клетки с кристаллами, 13 — решетчатые трубки, 14 — камбий, 15 — древесина.

эпидермисом. Он образует пробковые клетки. Позднее слои пробкового камбия развиваются последовательно все глубже и глубже в коре и наружной части вторичной флоэмы. Каждый из образующихся слоев пробкового камбия вместо существовавшего сплошного цилиндра состоит теперь из находящихся один над другим сегментов цилиндра. Захватывание слоями пробкового кам-

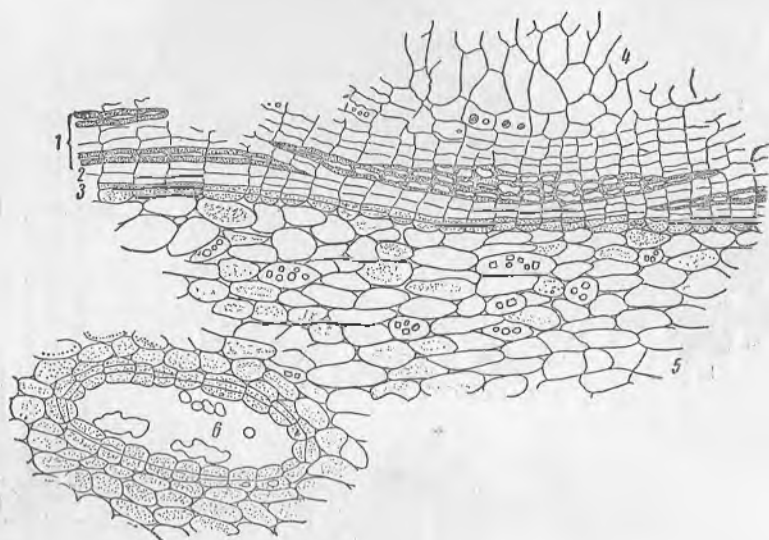


Рис. 179. Поперечный разрез перидермы и первичной коры сосны (увел. ок. 80).

1 — перидерма, 2 — феллген, 3 — феллодерма, 4 — участок побуревшей отмершей коры, 5 — тонкостенная паренхима, 6 — смоляной канал.

бия (или феллогеном) внутренних слоев коры, состоящих из вторичных участков флоэмы, происходит у сосны более или менее поздно: на 8—10-м году жизни, когда, следовательно, и образуется на периферии ее ствола корка из отмерших частей первичной коры, первичного и вторичного луба и сердцевинных лучей. Корка, отделяемая наружу пробковым слоем (перидермой), подсыхает, омертвляется, растрескивается и образует бурые чешуи. Пробка, образованная пробковым камбием, слабо развита и состоит из десятка клеточных слоев (рис. 179).

Главной функцией корки и образующейся из пробкового камбия перидермы является защита от высыхания. По мере того как более старые перидермы и корки слущиваются, при вторичном росте их заменяют новые слои перидермы и корки.

Поперечный разрез более глубокого слоя коры сосны показывает, что флоэма здесь не сдавлена так, как в периферической ее части. Заметны ясные ряды, или слои решетчатых трубок и ряды темнобурых клеток паренхимы. Наконец, в самой внутренней части коры клетки ее постепенно переходят в камбиальный слой.

Строение корня. Корень сосны, как и других голосеменных, вначале состоит из эпидермиса, который затем заменяется наружным первичным корковым слоем, называемым экзодермисом, из коры и центрального цилиндра. В центральной части цилиндра располагаются две, три или четыре группы первичной ксилемы,

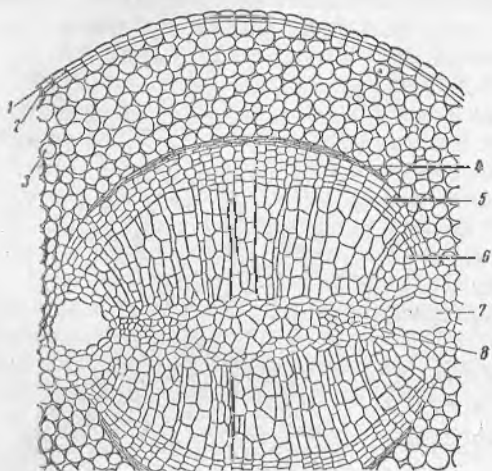


Рис. 180. Поперечный разрез (схема), части центрального цилиндра корня хвойного (ели).

- 1 — слой пробки, 2 — пробковый камбий, 3 — перикцикл, 4 — первичная флоэма, 5 — вторичная флоэма, 6 — вторичная ксилема, 7 — смоляной канал, 8 — первичная ксилема.

переменяющейся с соответствующим числом групп первичной флоэмы. Первичная ксилема занимает всю область в середине центрального цилиндра или в самом центре может сохраниться незначительный участок сердцевины из тонкостенных клеток. Наружная часть цилиндра окружена толстым слоем клеток перикцикла. Часто смоляные ходы образуются непосредственно вблизи каждой из групп первичной ксилемы. Внутренние слои коры состоят из характерного слоя эндодермы. При росте взрослого корня определенные полосы из тонкостенных клеток между первичной ксилемой и первичной флоэмой начинают

функционировать как камбий. Он образует вторичную ксилему и флоэму, в результате чего старый корень по своему строению (на поперечном срезе) становится вполне сходным со старым стеблем.

Пробковый камбий образуется из самых периферических клеток перикцикла. Вследствие этого образуется слой пробки, а кора и эпидермис корня отмирают и отслаиваются (рис. 180).

Эктотрофная и эндотрофная микориза. Корневая система сосны, развиваясь в глубине почвы, извлекает из нее необходимые зольные элементы для своей жизни. Но корневые окончания у большинства лесных пород, в том числе и сосны, не имеют корневых волосков. Волоски у корневых окончаний сосны заменены эктотрофной микоризой, т. е. внешней (точнее, внешнего питания). Микориза состоит из мицелия (грибницы) гриба, гифы которого образуют тканеобразный футляр вокруг корневых окончаний, окутывая их наподобие пальца перчатки. Мицелий тесно прижат к корню, гифы его оплетают клетки кожицы и проникают иногда и под кожицу, становясь эндотрофной (внутренней) микоризой (рис. 181).

У корешков, оплетенных гифами гриба, не развивается корневой чехлик и корневые волоски. Рост их в длину ограничен, но зато они сильно утолщаются. Мицелий выполняет функции всасывания воды и растворов минеральных солей.

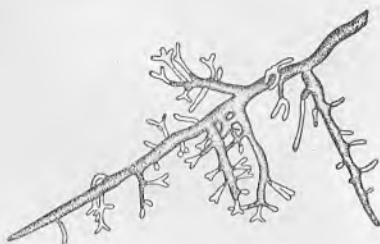
Вместе с тем, как указывает Вильямс, грибница микоризы играет и другую существенную роль в питании сосны (и других древесных пород). Микориза, как бесхлорофильный организм, разрушает органическое вещество, а также ульминовую и апокреновую кислоты почвы, использует их богатое содержание азота для своего питания и снабжает им своего сожителя — сосну (или другое лесное дерево). Грибам не вредит кислая реакция ульминовой кислоты, в то время как в кислой среде не могут развиваться аэробные бактерии, усваивающие азот из воздуха.

Таким образом, по своему питанию сосна принадлежит к большой группе лесных пород с микотрофным типом питания.

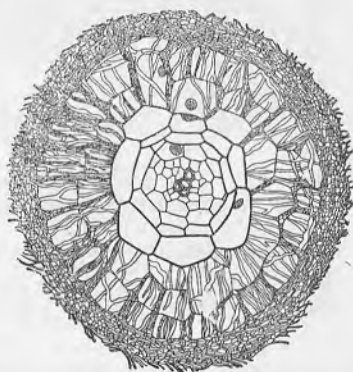
Отличие строения хвойных растений от мхов и папоротников. У хвойных растений формируется один центральный цилиндр типа эуствелы. Тяжи его проводящих боковых (коллатеральных) пучков расположены в виде центральной группы. Ксилемное и флоэмное кольца разбиты на отдельные участки сердцевинными лучами, проходящими между ними.

У мхов и папоротников первоначальное строение стебля остается без больших изменений. Они касаются лишь опробковения, одревеснения либо более или менее сильного развития внутренних склеренхимных тканей.

У хвойных растений в стебле происходят сильные изменения вследствие вторичного утолщения стебля благодаря деятельности появляющейся вторичной образовательной ткани в пучках и между пучками в виде кольца камбия. Он образует различные вторичные ткани, которые, присоединяясь к первичным, постепенно утолщают стебель. Строение его становится вторичным. Вторичный луб и вторичная древесина (вместе с сердцевинными лучами) с их камбием



А



Б

Рис. 181. Микориза на корнях сосны. А — наружная (экзотрофная) микориза сосны; Б — внутренняя (эндотрофная) микориза, на поперечном срезе корешка сосны, облученного оболочкой наружного мицелия, виден мицелий внутри клеток корня.

составляют образование двойной вторичной области стебля, которая способствует росту стебля в толщину и ее можно выделить под особым названием, как внутренняя область утолщения стебля (или «пахит», от греческого слова «пахюс», что значит толстый). Соответственно этому пробковый камбий (феллоген) вместе с феллодермой и пробкой образует наружную вторичную область утолщения стебля.

В результате вторичного утолщения все время происходит ежегодное нарастание древесины и луба. У голосеменных каждый слой вторичной древесины состоит из трахенд и из паренхимных клеток, обычно одревесневающих. Древесина, нарастая изнутри, сдавливает лубяную часть, которая от этого в конце концов сплющивается, прессуется, входя в состав корки.

Проводящие ткани хвойных не имеют в своем составе сосудов, а только трахеиды с окаймленными порами.

Лучевые трахеиды не встречаются у покрытосеменных растений. Отличием в строении проводящего пучка хвойных является отсутствие сопровождающих клеток у их ситовидных трубок. Ситовидные трубки не имеют ситовидных перегородок; мелкие сита расположены на их радиальных стенках. Нет среди проводящих элементов и механической ткани.

Благодаря эустеличному типу строения стебля голосеменных в центре его развивается сердцевина, имеется первичная кора и далее развивается вторичная кора, чем стебель хвойных отличается от стебля папоротников.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ. ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ

Основные отличия в строении покрытосеменных растений. Покрытосеменные ныне являются господствующим типом растений на земном шаре благодаря их исключительной способности к выработке многообразных приспособлений в соответствии с различными условиями наземного существования. Среди покрытосеменных мы видим и деревья, и кустарники, и травы, в строении вегетативных органов которых проявляется такое богатство приспособительных изменений, каким не обладает ни одна из других групп растений.

Самое замечательное приспособление их выявляется в образовании цветка. Поэтому покрытосеменные и называют иначе цветковыми растениями. Образование и развитие цветка шло в тесной связи с развитием мира летающих насекомых. Привлеченные нектаром цветка, его пылью как пищей для себя они посещают цветки и тем самым выполняют работы по опылению.

Многочисленные по своей форме приспособления цветка для обеспечения процесса опыления соответствуют разнообразию насекомых-опылителей. Из взаимного приспособления цветка и насекомого сложились различные формы опыления насекомыми. Другие приспособительные формы связаны с опылением при помощи ветра, воды, самоопыления и др.

Особенностью цветковых растений является и их покрытосемянность. В результате оплодотворения из зиготы, развивающейся также в семяпочке, как и у голосеменных растений, образуется зародыш. В той или иной форме здесь же откладываются запасные питательные вещества для последующего роста зародыша.

Сформировавшийся зародыш прекращает дальнейший свой рост и развитие, и вместе с запасными питательными веществами, заключенный в покровы семяпочки, образует семя. Семена располагаются обычно по краю мегаспорофилла, который здесь носит название плодолистика. Мегаспорофиллы покрытосеменных заворачиваются своими краями внутрь. Благодаря срастанию краев

мегаспорофиллов образуется полость, где размещаются семяпочки, а затем образовавшиеся семена. Завернувшиеся своими краями мегаспорофиллы (один или несколько) с находящимися внутри образованной ими полости семяпочками (мегаспорангиями) образуют пестик. Поэтому тип покрытосеменных иначе называют пестичными растениями. Таким образом, семяпочки и развивающиеся затем семена скрыты в полости пестика, почему этот тип растения получил название покрытосеменных, или скрытосеменных.

После оплодотворения и образования семян пестик вместе с семенами превращается в плод, что является характерной особенностью покрытосеменных растений и чего нет у других типов растений.

Зародыш зрелого семени покрытосеменных может иметь различную внешнюю форму и различную степень развитости. Вполне развитый зародыш состоит из первичного корня, подсемядольного колена (гипокотиль), одного или двух семядольных листьев, почечки, или перышка из сжатых бугорков зачатков листьев. Почечка и семядоли сидят на зачаточном стебельке (рис. 182).

По числу семядолей зародыша семени среди покрытосеменных различают растения односемядольные, или однодольные, и двусемядольные, или двудольные. Полагают, что у некоторых растений, причисляемых к однодольным, в зародыше более или менее явственно выражена вторая семядоля, как, например, у некоторых злаков (эпибласт). Точка роста, почечка (перышко — *plumula*), у двудольных помещается между семядолями, а у однодольных сбоку семядоли.

В точке роста стебля покрытосеменных растений ткани развиваются не путем последовательного деления одной клетки, как у папоротников, а из группы материнских (инициальных) клеток, как и у голосеменных растений.

Клетки, дающие начало центральному цилиндру, делятся перегородками как параллельными своему основанию, так и перпендикулярными к нему, тогда как начальные клетки коры и кожицы делятся только перпендикулярными к поверхности перегородками. В кожице и в дальнейшем возникают лишь поперечные перегородки, тогда как в коре позднее появляются перегородки, параллельные поверхности.

Но во всяком случае в группе материнских клеток верхушки стебля деление всегда происходит лишь боковыми перегородками, а не параллельно верхушке, почему материнские клетки остаются всегда верхними и наружными.

К особенностям анатомического строения покрытосеменных относится наличие настоящих сосудов. В связи с большой проводящей способностью сосудистой системы получают развитие запасные ткани и, в отличие от голосеменных, появляется травянистый стебель.

Вегетативные органы. Покрытосеменные достигли широкого распространения благодаря необычайной пластичности их организма в приспособлении к бесконечному разнообразию условий существования. Необычайная приспособительная изменчивость отдельных органов растения — листа, стебля и корня — доходит до того, что эти органы могут по своим функциям в той или иной мере

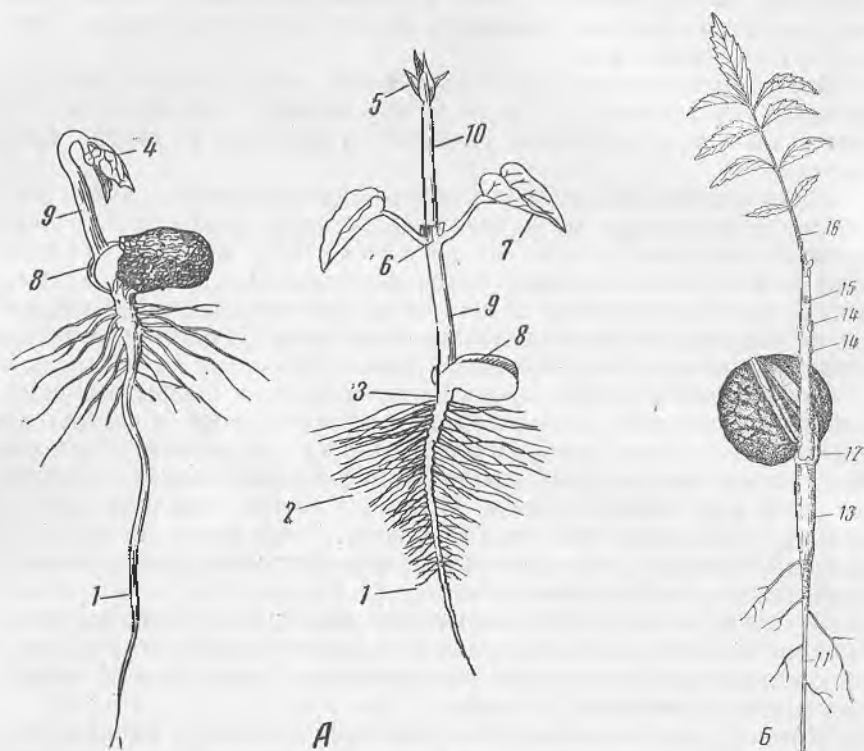


Рис. 182. Развитие побега из семени. А — прорастание семени без эндосперма — фасоль; Б — прорастание семени с эндоспермом — грецкий орех. 1 — корень, 2 — боковые корни, 3 — гипокотиль, 4 — зародышевая почка, 5 — верхушка стебля, 6 — узел, 7 — листья, 8 — семядоли, 9 — эпикотиль, 10 — междоузлие, 11 — корень, 12 — семядоли, заключенные в семенной оболочке, 13 — гипокотиль, 14 — эпикотиль с сериальными почками, 15 — первый лист с пазушной почкой, 16 — второй лист.

заменять друг друга, соответственно изменяясь и структурно. Так, стебель может заменить лист (например, у иглицы), а лист, напоминая первичной зеленой коры, — одевать стебель (как, например, у саксаула). Корень может нести функцию ассимиляции, а лист может быть приспособлен к сохранению и всасыванию воды (как, например, у дишидии) и т. д.

Результатом исключительной пластичности покрытосеменных в их приспособлениях к условиям существования явилась специализа-

ция структуры их организма. Так, если у простейших слоевищных растений таллом состоит из 1—3 типов клеток, то у покрытосеменных специализация клеток настолько возросла, что в строении их тела можно выделить 74—76 типов клеток.

Среди покрытосеменных есть целые группы растений, приспособившихся к водной среде, а некоторые бромелиевые приспособились к жизни в воздушной среде, как надпочвенные растения. Разнообразны группы паразитических покрытосеменных.

Особенностью покрытосеменных является сильное развитие травянистого типа растений, приспособившихся к самым разнообразным условиям существования.

Основные органы растений в своем приспособлении к внешним условиям иногда настолько сильно изменяются, что их истинную морфологическую природу удается установить лишь изучением истории индивидуального развития, т. е. в процессе онтогенеза. Наибольшее разнообразие приспособлений по сравнению с другими органами относится к листьям. Листья покрытосеменных проявляют исключительную по своему размаху приспособительную изменчивость и способность к преобразованиям.

Большая приспособительная изменчивость свойственна также, как увидим далее, цветкам, плодам и корням покрытосеменных растений.

КОРЕНЬ

Морфологическое определение. Функция. Корень как орган приспособлен к выполнению двух функций: всасыванию воды и растворов минеральных солей из почвы и удержанию растений в почве (при действии ветра и других причин). Иногда корень выполняет и другие важные функции, в связи с чем он претерпевает различные изменения: происходит метаморфоз корня.

С функцией всасывания воды и растворов из почвы связано увеличение поверхности корневых окончаний благодаря образованию корневых волосков из эпидермальных клеток (см. стр. 136). Корневые волоски растворяют почвенные соли и путем осмоса всасывают растворы и воду. Роль корня как проводящего органа обеспечивается развитием проводящей системы.

Удержание и закрепление растений в почве вызывает необходимость образования механической ткани и ее центрального расположения, что увеличивает прочность корня на растяжение, на разрыв.

Внутреннее строение корня мало отличается от стебля, особенно впоследствии, при вторичном его разрастании. Также имеется в корне кора и центральный цилиндр, играющий роль проводящего и механического аппарата.

В отличие от стебля корень быстро сбрасывает кожу и первичную кору и не имеет развитой сердцевины. На корнях никогда не бывает листьев, даже в виде чешуй.

Морфология корня и его анатомическое строение. Корень растет, так же как и стебель, верхушкой, где и сосредоточена нежная образовательная ткань, прикрытая корневым чехликом, как защитной тканью. У злаков имеется особая образовательная ткань на кончике корней — калиптроген, которая производит защитную ткань чехлика, или калиптру. У водных плавающих растений, например, у рясок, вместо чехлика развивается на кончике корня корневой кармашек, который сохраняется всю жизнь у растения и имеет иное происхождение, нежели чехлик. Он является остатком эпидермиса стебля, захваченного придаточным корнем при его возникновении. Чехлик и калиптроген свойственны только корню и являются его особенностью, как и всасывающие корневые волоски (см. рис. 55).

При прорастании семени зачаточный корешок выходит наружу и развивается как главный корень. В дальнейшем развиваются боковые корни, они образуются из наружной ткани центрального цилиндра корня — перицикла (см. стр. 161) и выходят обычно против ксилемной части проводящих пучков. Боковые корни развиваются по мере роста главного корня, закладываясь выше зоны развития корневых волосков.

Корневая система увеличивается не только за счет боковых корней, но и придаточных. Они также развиваются из перицикла, но не корня, а стебля (реже листьев).

При своем росте и развитии первичный корешок постепенно принимает строение нормально развитого корня. На молодом корне, если его осторожно вынуть из почвы, можно видеть, что строение его неодинаково по всей длине. В нем можно различить три зоны. Первая зона роста корня — самая молодая его часть — с точкой роста из образовательной ткани и чехликом. Кончик корня не несет корневых волосков. Вторая зона — это всасывающая, покрытая кожицей, некоторые клетки которой разрослись и образовали корневые волоски, почему она и называется иначе волосконосной зоной.

Корневые волоски покрывают окончания корня несколько выше конуса нарастания на протяжении нескольких сантиметров. Благодаря им всасывающая поверхность корня увеличивается в несколько десятков раз.

У некоторых растений, как, например, у водных или болотных (калужница, белая кувшинка), или у растений воздушных и некоторых других (имеющих микоризные корни), корневые волоски не развиваются.

Третья зона корня наиболее зрелая по сравнению с предыдущими. Кожица и корневые волоски здесь отмирают. На смену кожице из наружного слоя коры корня развивается экзодерма, или экзодермис, стенки клеток которого пробковеют, а потому его иногда называют пробковеющим слоем. Клетки экзодермы плотно сомкнуты. Экзодерма имеет значение защитного покрова корня (рис. 183).

В этой зоне начинают образовываться боковые корни, поэтому ее иногда называют зоной боковых корней.

Первичное анатомическое строение корня можно видеть на поперечном разрезе корня лука (рис. 184). Наружную часть его составляет волоконосный слой с корневыми волосками, далее следует первичная кора корня. Толща собственно коры корня состоит из паренхимных клеток с целлюлозными стенками. Она

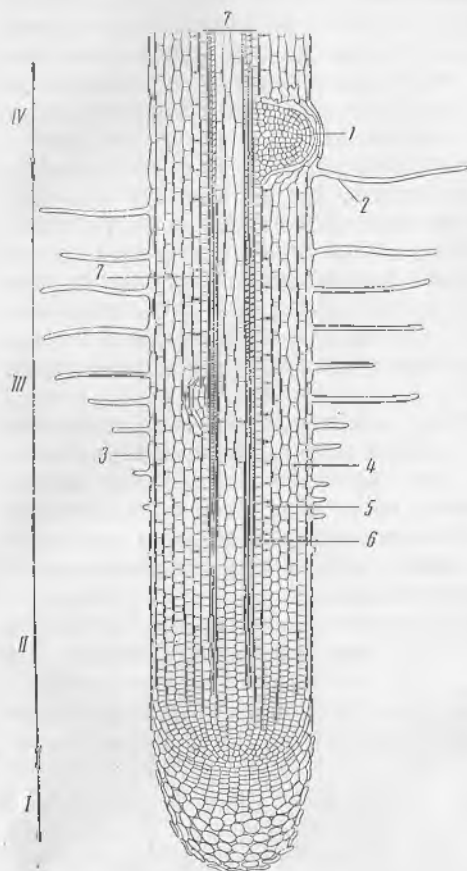


Рис. 183. Продольный разрез корня. (Схема). 1 — область корневого чехлика и II — меристематическая область, составляющие первую зону; III — зона волосконосная, или всасывающая; IV — начало зоны боковых корней.

1 — начало роста бокового корня, 2 — корневые волоски, 3 — эпидермис, 4 — кора корня, 5 — эндодерма, 6 — перичикл, 7 — центральный цилиндр.

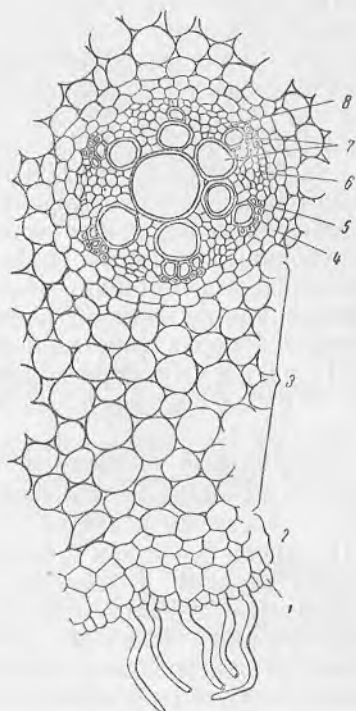


Рис. 184. Поперечный разрез через корень лука.

1 — поглощающая ткань, 2 — экзодерма, 3 — паренхима коры, 4 — эндодерма, 5 — перичикл, 6 — пучки флоэмы, 7 — пучки ксилемы, 8 — паренхима.

ограничена снаружи слоем экзодермы, а с внутренней стороны ее отграничивает эндодерма. Вначале она состоит из клеток с тонкими целлюлозными стенками и обильным живым содержимым.

Впоследствии средняя часть продольных стенок клеток эндодермы подвергается опробковению и одревеснению, в силу чего клетка эндодермы как бы опоясывается пояском утолщений (поясок Каспари). На самом же деле здесь утолщение кажущееся. Впечатление утолщения создает волнистость радиальных стенок клеток эндодермы. В дальнейшем стенки клеток эндодермы подвергаются опробковению, а в некоторых случаях (у однодольных и некоторых двудольных) еще и одревеснению с трех сторон — двух радиальных и внутренней тангентальной; содержимое клеток тогда отмирает. Они составляют защитный слой, отделяющий первичную кору от центрального цилиндра. Но не все клетки эндодермы подвергаются опробковению или одревеснению и отмирают. Клетки эндодермы, расположенные против пучков ксилемы корня, остаются живыми, сохраняют живое содержимое, т. е. они не подвергаются изменению и остаются в первоначальном состоянии клеток эндодермы. Это пропускные клетки. Они пропускают через себя воду с растворенными веществами к сосудисто-волокнистым пучкам корня.

Кора корня, как и кора стебля, в своем первичном строении недолговечна. Она отмирает в связи с образованием перидермы, залегающей в перицикле корня, что характерно для голосеменных и двудольных, которым свойственно вторичное утолщение. Первичная перидерма в стеблях обычно возникает в эпидермисе или непосредственно под ним (в слоях коры). На очень старых корнях образуется корка (иногда с чечевичками).

Перицикл на срезе виден, как кольцо живых клеток, одевающих центральный цилиндр, или стелу, или осевой цилиндр корня.

Центральный цилиндр состоит из расположенных радиально участков ксилемы и стольких же участков флоэмы в промежутках между участками ксилемы.

По числу участков ксилемы различают корни диархные — с двумя участками, триархные — с тремя, тетрархные — с четырьмя, пентархные — с пятью и полиархные, когда участков больше. Боковые корни залегают против участков ксилемы и проходят первые стадии развития еще при наличии первичной коры. Они возникают путем преобразования и деления клеток перицикла.

В первичном строении корня происходят изменения в связи с вторичным приростом в толщину. Корень тогда получает вторичное строение и становится сходным в своей структуре со стеблем. От стебля его отличает главным образом первичная ксилема, расположенная в центре.

Сходство вторичного строения у корня и стебля объясняется тем, что старый корень, как и стебель, служит опорой и несет функции передачи воды и растворов минеральных солей. Их сходное строение есть следствие сходных отклонений. Молодой же корень не служит опорой. Он является органом, всасывающим воду и рас-

творы минеральных солей из почвы и закрепляющим растение в почве.

Вторичные изменения происходят вследствие закладки и работы камбия, который извилистой каймой проходит между ксилемными и флоэмными пучками. С помощью камбия происходит наращивание ксилемы и флоэмы корня (рис. 185).

Ксилемные группы корня нередко смыкаются в центре корня, а потому в таких случаях в нем не развивается сердцевина. Но в тех случаях, когда такого смыкания нет, в центре корня развивается сердцевина в виде тонкостенных паренхимных клеток. По большей части в ее клетках накапливаются запасы питательных веществ (например, у ясеня, мальвовых, георгины и др.).

Типы корневой системы.

Корневая система некоторых растений, например злаков, состоит из придаточных корней, так как главный корень у многих из них вообще скоро прекращает свой рост, что обуславливает развитие мочковатой, или пучковатой, корневой системы (рис. 186), в противоположность стержневой (ветвистой или неветвистой), когда развивается главный корень.

На свойствах растения образовывать придаточные корни основана окучка растений, например, картофеля, капусты, хлопчатника, что способствует развитию корневой системы и лучшему питанию и росту растения (окучка играет роль также в увеличении аэрации почвы).

Придаточные корни образуются также на ползучих стеблях в их узлах, на подземных стеблях, т. е. корневищах, на донце луковицы (укороченный стебель). Придаточные корни развиваются из узлов растений при засыпании их развеваемым песком, при затоплении водой (например, у ивы) и т. д. На свойстве образования придаточных корней основано размножение растений черенками.

Различаются следующие типы корней: 1) нитевидный, 2) вер-

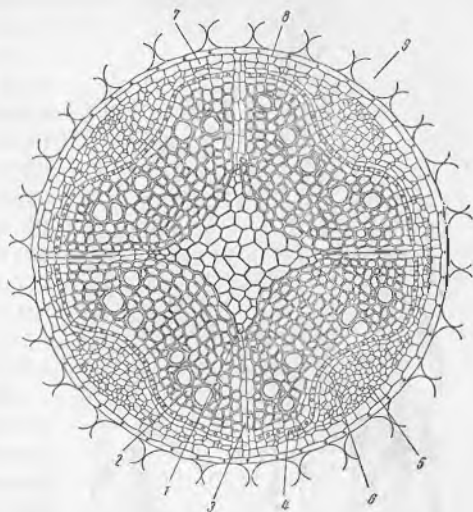


Рис. 185. Поперечный разрез через центральный цилиндр корня двудольного. Видно камбиальное кольцо и образованная им вторичная ксилема и флоэма.

1 — первичная ксилема, 2 — вторичная ксилема, 3 — лучи, 4 — камбий, 5 — первичная флоэма, 6 — вторичная флоэма, 7 — перикисл, 8 — эндодерма, 9 — паренхима коры.

тенообразный, 3) стержневой неветвистый, 4) стержневой ветвистый, 5) мочковатый, 6) реповидный (рис. 187).

Типы строения корня зависят от условий обитания, а также от природы растения. Так, различной формы утолщенные корни характерны для растений, обильно отлагающих в тканях корня запасные вещества (например, свекла, морковь, брюква и др.). Проникновение в глубину почвы и разветвление корневой системы зависят от влажности почвы, ее воздушного, солевого режима, а также от взаимодействия с корневыми системами при сообитании различных видов растений, например в природных растительных сообществах (рис. 188).

Рост и мощность корневой системы. Развиваясь, корневая система растения захватывает все большие и большие участки почвы как в стороны, так и в глубину, что составляет сферу распространения корневой системы, или ризосферу. Она различна по объему и по форме и зависит от формы роста корневой системы, на что существенное влияние оказывает свойство почвы (ее аэрация, влажность, температура, содержание и распределение питательных веществ и т. д.).

Так, корневая система у кочанной капусты занимает около 1 м в диаметре на 1,5 м в глубину. У плодовых деревьев диаметр корневой системы в несколько раз превосходит диаметр кроны (в 2—5 раз).

Но мощность корневой системы еще не говорит о развитии поверхности ее сосущей части. Так, при

поверхности всех корней пшеницы равной 4 кв. м на долю всасывающей части, покрытой корневыми волосками, приходится лишь одна четвертая часть этой поверхности. Но и она превосходит поверхность надземных частей растения почти в 6 раз. У озимой ржи общая по-



Рис. 186. Мочковатый корень пшеницы (с прилипшими к корневым волоскам частицами почвы).

верхность корневой системы превышает поверхность надземной части почти в 130 раз.

Подземные части некоторых растений могут в весовом отношении значительно превосходить надземные. Это видно из соотношения веса воздушно-сухой массы корня к надземной части. Например,

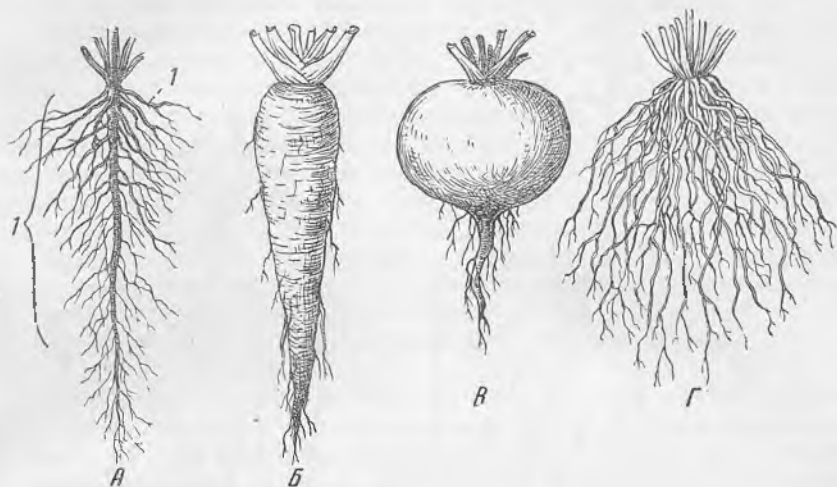


Рис. 187. Формы корней. А — стержневой с боковыми корнями (Г); Б — веретеновидный; В — реповидный; Г — мочковатый.

вес массы корневой системы тау-сагыза в одно-двухлетнем возрасте, превышает в 1,5 и в 2 раза вес надземной его массы. Эта закономерность очень определена, и по весу надземной массы тау-сагыза можно судить о весе подземной массы.

Высота надземных частей растения часто значительно уступает глубине проникновения подземных частей растения. Например, корни верблюжьей колючки проникают в глубь лёссовидных почв до 20 м, тогда как надземная часть растения едва достигает 1 м.

При проникновении в почву корневая система растений распространяет свои боковые и придаточные корни на различной глубине. В силу этого на одной и той же поверхности почвы развиваются растения с различным распределением в почве своей корневой системы. Это способствует наиболее полному использованию почвы растениями при совместном их произрастании в растительных сообществах, например, в лесу, в степи, на лугах и т. д.

У многих растений, развивающихся в условиях сезонного увлажнения, например весной, в условиях полупустыни или лесостепи, возникают сезонные (эфемерные) корешки в том или ином месте на поверхности корневой системы, например, у тау-сагыза, грецкого ореха, полыней, или на корневищах у осоки глинистых

пустынь Средней Азии. Затем, по окончании влажного периода, эти корни отмирают.

На способности растений к образованию боковых корней основан прием пикировки, когда у сеянца при пересадке отрывается кончик корня. Это способствует образованию боковых корней и тем самым увеличению корневых разветвлений.

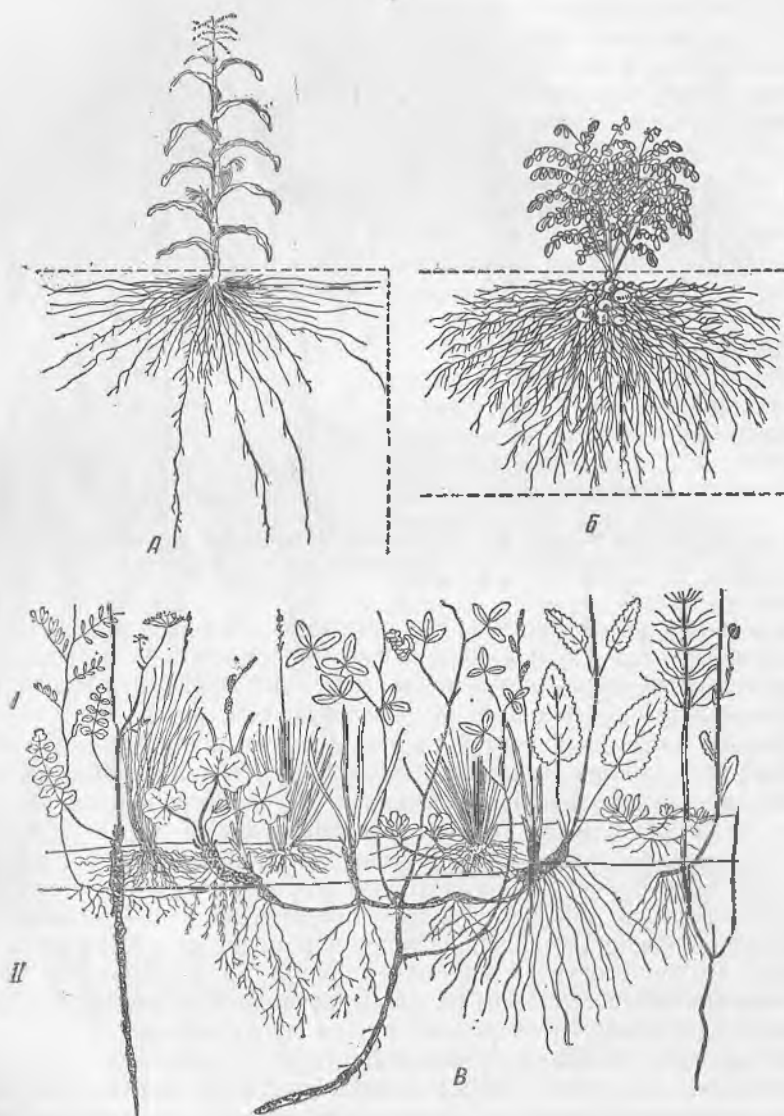


Рис. 188. Размещение корней в почве. А — кукурузы; Б — картофеля; В — луговых растений (ярусное размещение: I, II ярус).

Корневые отпрыски. Многие растения как древесные, так и травянистые обладают способностью давать корневые отпрыски: тополь, осина, верблужья колючка, тау-сагыз, малина, ежевика, шиповник, ива, хрен, выюнок, желтый осот, будяк и многие другие.

Корневые отпрыски являются олиственными подземными побегами, которые развиваются на корнях растений. Их развитию предшествует возникновение почки из клеток перидикла.

Образовавшиеся побеги первое время питаются за счет материнского растения, а затем связь с материнским растением нарушается благодаря разрушению части корня, примыкающей к новому побегу со стороны материнского растения, и отпрыск становится самостоятельным растением. На этой способности основано в практике размножение растений корневыми отпрысками, когда образовавшийся отпрыск со своим корнем отделяется от материнского растения и отсаживается (например, малина; см. рис. 143).

Способностью давать отпрыск объясняется образование побега на корневом черенке, а также возобновление побега (регенерация) от корня, в случае удаления надземной части растения, вместе с частью корневой системы, например, у одуванчика, хрена, тау-сагыз.

Так возобновляются и размножаются многие сорные растения, когда при пахоте их корневая система разрезается на части и из каждой, иногда незначительной части корня (например, у будяка и осота при длине 3 см) возобновляется новый побег. Эта способность сорных растений к возобновлению заставляет принимать ряд мер по борьбе с ними (чистый пар, лущение, зяблевая пахота, севообороты).

Метаморфоз. Корень образовался у растений вследствие приспособления их к жизни на суше, в засушливых условиях. У некоторых водорослей и мхов, жизнь которых протекает в условиях избыточного увлажнения, образуются лишь ризоиды, а настоящие корни развиты у папоротникообразных, у голосеменных и покрытосеменных, т. е. у типичных сухопутных растений. Если они отсутствуют у этих растений, то только вследствие потери их, т. е. вторичных изменений, например у растений-паразитов.

Очень часто изменение в форме и строении корня происходит в силу того, что он выполняет функции вместилища запасов — питательных веществ. Особую группу таких корней составляют корнеплоды, к которым относятся сочные мясистые корни, имеющие реповидную, веретеновидную, клубневидную или стержневую форму.

Многие растения-корнеплоды культивируются из-за содержания питательных веществ в их корнях. К пищевым корнеплодам относятся морковь, репа, брюква, редька, редис, петрушка, сельдерей. К кормовым корнеплодам относятся турнепс, кормовая свекла и др., а к техническим — сахарная свекла, или свекловица, скорцонера, цикорий и др. Многие из них являются двулетниками, т. е. развивающимися цветущим побег на второй год. Но они могут

быть и однолетними в случае посева осенью, когда всходы их подвергнутся действию низких температур, т. е. при яровизации.

На придаточных, или боковых, корнях некоторых растений образуются особые утолщения, часто округлые, которые называются корневыми шишками, или корневыми клубнями. Часто на них образуются придаточные почки, тогда они служат

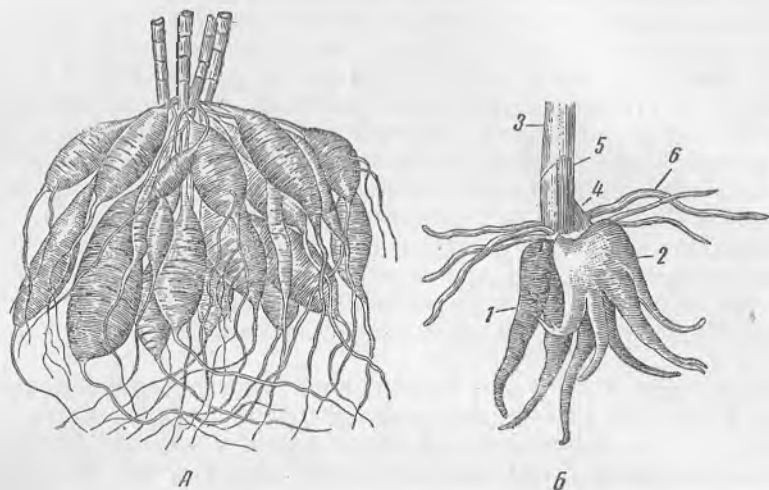


Рис. 189. Корневые клубни (шишки): А — георгины (*Dahlia variabilis*); сверху видны нижние части отрезанных стеблей; Б — орхидей (*Orchis latifolia*).

1 — старая клубнепочка, 2 — молодая клубнепочка, 3 — цветоносный стебель, 4 — почка, на которой развивалась новая клубнепочка, 5 — низовый лист, в пазухе которого развивалась почка (4), 6 — придаточные корни ($\frac{1}{4}$ nat. вел.).

и для размножения. Корневые клубни образуются у георгин, чистяка, у наших орхидей, бататов, у многих губоцветных (*Phlomis*, *Eremostachys*, *Stachys* и др.). От клубней стеблевого происхождения они отличаются отсутствием чешуйчатых листьев (рис. 189).

Впрочем, нельзя сказать, что все эти образования исключительно формируются из тканей корня. У корнеплодов, например у редиски, верхняя часть в месте расположения листьев является укороченным побегом, ниже следует разросшееся подсемядольное колено, и только самая конечная часть с боковыми корнями является собственно корнем.

У чистяка мелкие почки, зародившиеся в пазухах листа, обращаются в корневые клубни, так как при основании почек развиваются толстые придаточные корни, которые, разрастаясь, образуют вместе с почкой яйцевидные корневые клубни.

Сходным образом происходит образование корневых клубней у орхидей. У них при основании стебля появляется одна почка, образующая много зачатков придаточных корней. Они совместно

образуют один округлый клубень или пальчатый, разделенный на верхушке.

Запасающая ткань у корней развивается или из первичной коры (чистяк), или из вторичного луба (одуванчик, морковь), или из вторичной древесины (редька, георгина).

Придаточные корни у некоторых растений выполняют особую

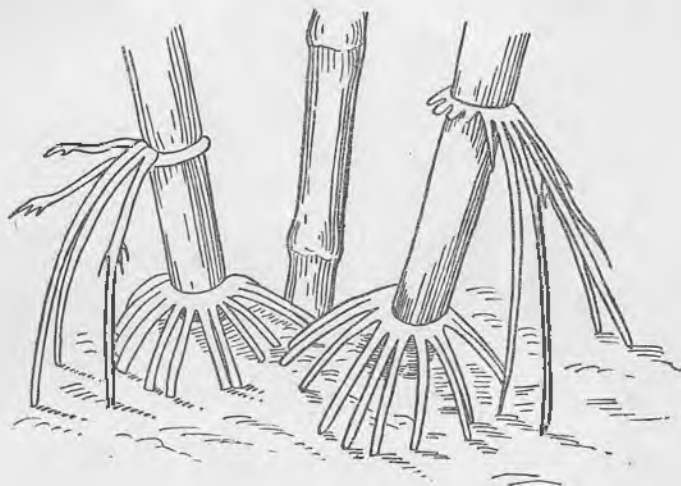


Рис. 190. Опорные придаточные корни кукурузы.

роль — придание устойчивости растению. Такие корни развиваются из нижних узлов, например у стебля кукурузы (рис. 190), образуя подпорки.

Но в других случаях придаточные корни выполняют притом и функцию питания (т. е. всасывания растворов и воды). Таковы, например, ходульные корни тропических прибрежных деревьев (мангровых зарослей), которые поддерживают ствол дерева над водой в виде изогнутых наружу подпорок. Подпорки заливаются водой во время прилива, а ствол остается над водой (рис. 191).

Подобно ходульным корням, у многих деревьев тропиков образуются придаточные воздушные корни, выполняющие роль питания растения и придания ему устойчивости. Вначале растение развивается, как эпифитное, на ветвях другого дерева. Затем оно образует массу воздушных корней, как, например, у индийского баниана (*Ficus bengalensis*). Спускаясь, корни внедряются в землю, и тогда ветви дерева поддерживаются такого рода корнями. Своеобразная колоннада корней растения разрастается и может занять площадь более полугектара.

Другого рода воздушные корни, помимо корней, прикрепляющих растения к субстрату, образуются у эпифитных орхидей, у бромелиевых и ароидных растений. Их воздушные корни покрыты слоями

мертвых клеток с порами и спиральными утолщениями, способных впитывать влагу атмосферных осадков и поддерживать водоснабжение растений, добавочно к влаге, всасываемой нормальными корнями. У других эпифитных растений, особенно у орхидей, воздушные корни выполняют, помимо всасывания воды и растворов



Рис. 191. Ходульные корни деревьев мангровых болот (*Rhizophora*).

питательных солей, функцию фотосинтеза. Корни их с поверхности, обращенной наружу, к свету, зеленые, а корневые волоски развиваются с противоположной стороны, обращенной к субстрату (рис. 192).

К воздушным корням следует отнести также особые придаточные корни — прицепки, которые развиваются у тропических лиан (фикус), у плюща, с помощью которых они прикрепляются к другим деревьям или держатся на скалах, стенах. Такими прицепками обладает разводимое у нас декоративное растение — тэкома (*Tecoma radicans*). Корни-прицепки могут развиваться в настоящий корень, что происходит у плюща, когда его побег расстилается на поверхности почвы.

К воздушным корням можно отнести и дыхательные, или газообменные, корни болотного растения, дерева, распространенного во Флориде, — болотного кипариса (*Taxodium distichum*) или расте-

ния мангровых (прибрежных морских) зарослей — жюссееи (рис. 192, а). Эти корни растут вверх и выступают над поверхностью болота; они имеют тонкую кору и ряд особенностей в строении,

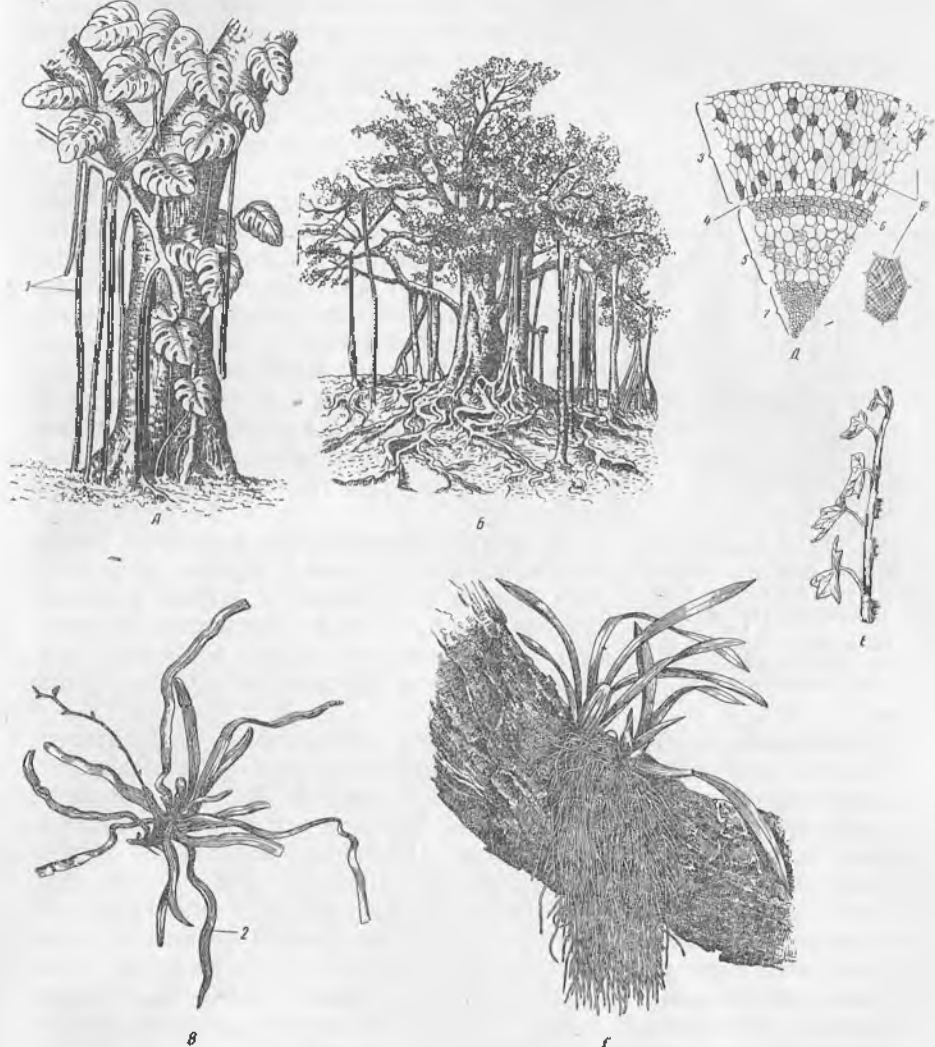


Рис. 192. Видоизменения корней. Воздушные корни: А — воздушные корни монстеры (*Monstera deliciosa*), растущей по стволу дерева и выпускающей из своего стебля длинные воздушные корни; Б — то же, дерева баниана; В — листовидные воздушные корни орхидного (*Taeniophyllum zollingeri*); Г — воздушные корни у эпифитной орхидеи, поселившейся на дереве; Д — часть поперечного разреза ее воздушного корня; Е — придаточные корни у плюща (*Hedera helix*).

1, 2 — воздушные корни, 3 — поглотительная ткань (всасывающая ткань, покрывало), 4 — экзодермис, 5 — кора корня, 6 — слой клеток с хлорофильными зернами, 7 — осевой цилиндр, 8 — клетка с волокнистыми утолщениями стенок.

обеспечивающих возможность проникновения воздуха в почву, в которой находятся обычные корни болотного кипариса.

Воздушные корни способствуют аэрации почвы и выполняют функцию проведения воздуха для всасывающей части корня.

У некоторых крупных тропических деревьев корни принимают досковидную форму, выступая вертикально над поверхностью почвы на 1 м и более, особенно у основания дерева. Они способствуют сохранению устойчивости дерева при развитии ими широкой кроны на высоком стволе.

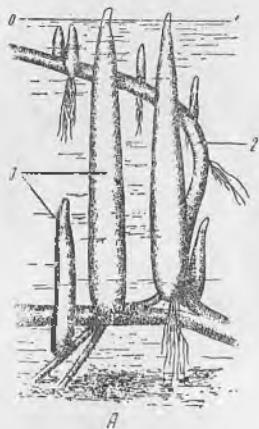


Рис. 192, а Дыхательные корни на побеге у растения жюсееи (*Jussiaea repens*).

1 — дыхательные корни, 2 — стебель, 0—0 — поверхность воды.

Побеги некоторых водных растений подерживаются на поверхности воды благодаря преобразованию их придаточных корней в поплавки. Придаточные корни при этом остаются короткими и вздуваются в виде овально вытянутых пузырей, наполненных воздухом (у мангровых растений).

Придаточные корни некоторых растений способны превращаться в усики (как у ванили), спирально обвивающие подпорки, благодаря чему растение приподнимается над землей.

У других растений, как, например *Derris* (из мотыльковых), или у пальм (*Acanthorrhiza iriartei*) образуются корни развивающиеся в колючки. Последние встречаются у некоторых видов ирисовых, например из рода *Могаеа*, на обычном главном корне.

Изменения в строении корня при симбиозе и паразитизме.
У многих растений процесс всасывания растворов и их переработка происходят при участии грибов и бактерий. Бобовые растения, например, включают в свое питание соединения азота через симбиоз с клубеньковыми бактериями. Последние поселяются в первичной коре корней бобовых растений, например, клевера, люцерны, лупина. Раздражая протоплазму клеток тканей, они вызывают приток питательных веществ и разрастание тканей первичной коры, в силу чего образуются так называемые клубеньки на корне с многочисленными, находящимися в тканях коры бактериями. Усваивая атмосферный азот, бактерии выделяют азотнокислые соединения как конечный продукт обмена веществ.

Если сделать поперечный срез через клубенек корня люпина, (рис. 193), то мы увидим, что в первичной коре корня образовалосьместилище с темной полосой подковообразной формы. Это — бактериальное гнездо. В его живых клетках находятся бактерии. Гнездо находится в паренхимной ткани, свободной от бактерий, клетки которой наполнены крахмалом. Со стороны центрального цилиндра корня в клубенек идет боковая ветвь проводящего пучка,

которая, разделившись на две, охватывает гнездо с двух сторон. Эти боковые ветви и соединяют гнездо с сетью проводящей системы корня, через которую растение может всасывать продукты жизнедеятельности бактерий, т. е. азотнокислые соединения. Ферменты корня могут растворить даже самих бактерий, так что и сами бактерии могут служить источником азота при построении белковых соединений. К осени некоторые бактерии, находящиеся в

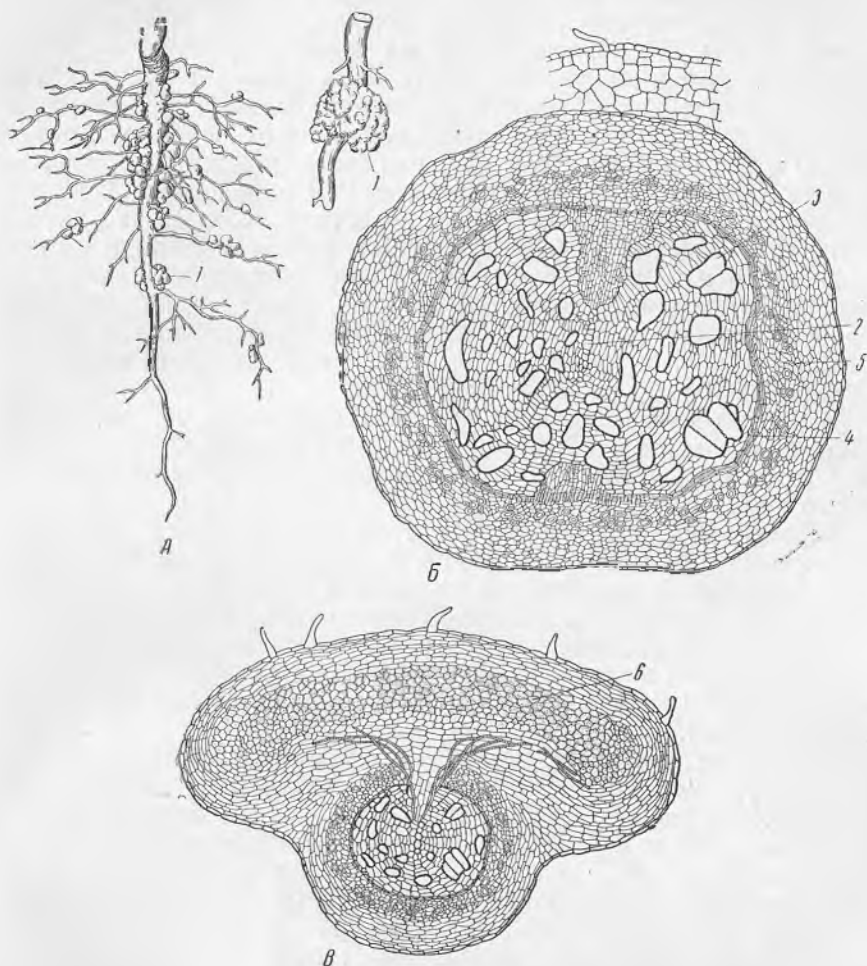


Рис. 193. Клубеньки бактерий (*Bacillus radicola*) на корне люпина. А — корень люпина с клубеньками; Б — поперечный разрез корня люпина нормального строения: вверху кусочек отмершей первичной коры с остатком корневого волоска; в центре радиальная полоска первичной древесины, вторичная древесина, камбий, вторичная кора с лубяными волокнами; Б' — то же, но с развившимся небольшим клубеньком на корне с одним бактериальным гнездом. 1 — отдельные клубеньки, 2 — первичная древесина, 3 — вторичная древесина, 4 — камбий, 5 — вторичная кора, 6 — бактериальное гнездо

гнезде, разрастаются, становятся неподвижными, принимают ветвистую форму (бактероиды) и наполняются жиром. Часть бактерий не подвергается таким изменениям. Когда осенью корни растений сгнивают, неизменные бактерии остаются в почве живыми и весной дают подвижные формы. Через стенки корневых волосков подвижные формы бактерий забираются внутрь корней вегетирующих растений, и здесь вновь образуют клубеньковые гнезда.

Питанию некоторых растений способствуют поселяющиеся в их корнях грибы, что хорошо видно на корнях орхидей, например, гнездовки, любки двулистной (*Platanthera bifolia*) и др. В корневой системе любки двулистной имеются утолщения, которые являются местами запасов. Тонкие же корни отходят или горизонтально от основания стебля, или, изгибаясь, уходят вниз, в почву, а часть корней направляется косо вверх. В этих вверх направленных корнях в паренхимных клетках коры видны собранные в клубок нити. Это мицелий гриба (*Rhizoctonia*). Мицелий живет в клетках ткани корня и разрастается за счет пищи, доставляемой ему корнем. Но затем эти же клетки, в которых живет гриб, усваивают его. У орхидеи гнездовки (*Neottia nidus avis*) одни клетки питают мицелий гриба, а другие используют его в качестве пищи для себя (рис. 194).

В процессе усвоения мицелия гриба деятельное участие принимает ядро, которое в это время изменяется по форме, увеличивается в два раза в размере и в нем обособляются участки хроматинного вещества.

Вероятно предположение, что гриб вырабатывает ферменты, растворяющие запасные питательные вещества тканей орхидей. Этим повышается осмотическое давление в клетках, благодаря чему повышается способность к поглощению почвенных растворов.

Гриб играет настолько существенную роль в жизни орхидных, что без него они жить не могут. Мелкие семена орхидей с недоразвитым зародышем прорастают только в том случае, если в них поселится гриб.

Внутри клеток коры корня клюквы поселяются мицелий другого гриба. Корни клюквы не имеют корневых волосков, поэтому можно предположить, что грибица способствует всасыванию воды и растворов солей из почвы. У подбела (*Andromeda polifolia*), растущего обычно вместе с клюквой, грибица поселяется в клетках эпидермиса корня. Может быть, эти грибы способны усваивать атмосферный азот.

Корень с грибицей называется микоризой (грибокорень). Микориза у орхидей и клюквы — внутренняя, эндотрофная, так как гриб живет в этом случае внутри клеток ее корня.

Эндотрофная микориза имеется еще у многих других растений.

У некоторых растений нити гриба, поселяясь на корнях растения, заменяют ему работу корневых волосков. Так, молодые, короткие ветки молодых корней березы бывают как бы окутаны плотным темным войлоком. Мицелий плотно прикладывается к клеткам

корня, что обеспечивает возможность взаимного осмоса. Часть мицелия проникает внутрь клеток корня. Мицелий гриба, развивающийся, например, на корнях березы, — единственный способ обеспечения этого растения водой и растворами минеральных солей почвы.



Рис. 194. Эндотрофные микоризы у сапрофитных орхидей.
 А — ладьян (*Corallorhiza innata*); Б — гнездовка (*Neottia nidus avis*); В — надбородник безлистный (*Epidogon aphyllum*, молодой экземпляр).

Такие внешние микоризы, или микоризы внешнего питания, называются **эктотрофными** и свойственны, кроме березы, дубу, буку, сосне и другим деревьям (рис. 195).

По данным В. Р. Вильямса, у таких культурных растений, как твердые пшеницы, пластовое просо, степной овес, лен-кудряш, при прорастании семени на корневой системе развивается **эктотрофная**

микориза. После образования микоризы начинается кушение всходов, требующее значительного количества элементов пищи, находящейся в почве пласта твердого перелога в форме органического вещества. Эту пищу растение получает только благодаря образованию и усвоению органического вещества микоризой. В этих

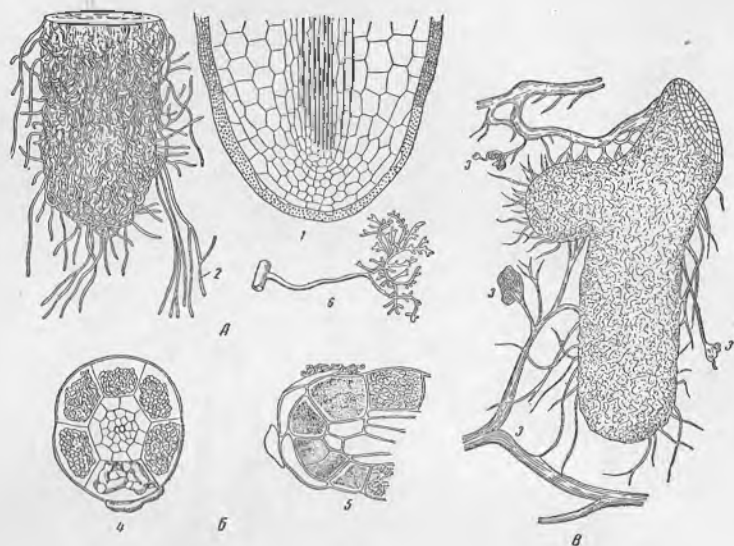


Рис. 195. Внешние и внутренние микоризы на корнях растений. А — внешние (эктотрофные) микоризы; Б — внутренние (эндотрофные) микоризы внутри клеток кожицы корня подбела многолистного; Б' — эктотрофная микориза на корне бука.

1 — кончик корня бука, облеченный футляром из гиф гриба. 2 — кончик корня граба на продольном разрезе, 3 — пучок микориз на корешке граба, 4 — поперечный разрез кончика корня, 5 — продольный разрез кончика корня; грибные нити образуют клубочки внутри клеток кожицы корня, 5 — гифы микоризы

условиях мягкие пшеницы, как безмикоризные растения, питаются очень несовершенно.

У цветковых растений-паразитов вместо корней развиваются присоски. У широко распространенного растения — повилики не развиваются ни листья, ни корни, а лишь бесхлорофильный стебель с клубочками цветков, обвивающий тело хозяина.

Паразитическими могут быть целые семейства растений, например, заразиховые, раффлезиевые, питающиеся с помощью присосок за счет питательных веществ растений-хозяев.

Но отсутствие корней не обязательно влечет за собой паразитизм у цветковых растений. Так, нет корней у некоторых орхидей, живущих на перегное (Corallorhiza, Epipogon), у погруженных в воду роголистника (Ceratophyllum), пузырчатки (Utricularia).

Втягивающие корни. Особую группу корней образуют втягивающие корни, обладающие способностью сохраняться и втягивать в

известные периоды жизни органы растения в глубину почвы, что имеет большое значение для жизни растений. Определенные органы растения благодаря этому держатся на глубине, наиболее благоприятной для его жизни.

Так, у арума клубень, залегающий вначале всего лишь на глубине 2 см, затем увлекается втягивающими корнями на глубину 10 см. Если клубень пересадить на меньшую глубину, то разовьются новые втягивающие корни и увлекут клубень на прежнюю глубину (рис. 196). У крокуса весной образуются только тонкие всасывающие корни. Но позднее развиваются толстые втягивающие корни, которые клубень увлекают на значительную глубину, а затем эти втягивающие корни отмирают.

СТЕБЕЛЬ

Морфологическое определение. Функция. Стебель относится к основ-

ным членам тела растения и имеет самый разнообразный внешний вид, что затрудняет его общую морфологическую характеристику. Он служит посредником в передвижении воды и растворов веществ между корнями и листьями, служит увеличению поверхности тела растения благодаря ветвлению; на нем образуются листья, цветки.

Места расположения листьев на стебле называются узлами, а участки стебля между узлами — междоузлиями. На стебле развиваются и располагаются в определенном порядке листья, а в пазухах их почки. Стебель имеет радиальное внутреннее строение. Стебель обладает верхушечным ростом и продолжается в другой орган растения — корень и имеет с ним функциональную и структурную связь. Через проводящие ткани стебля происходит подача из корней в листья почвенной воды, растворов минеральных солей и перемещение продуктов фотосинтеза от листьев в места их потребления растением или места запасаания.

Путем роста и ветвления стебля увеличивается возможность расположения на нем большого количества листьев. Стебель обладает способностью образовывать все новые и новые листья, по отношению к которым он является осью.

Три зоны стебля. В растущем стебле, в его верхней части можно выделить следующие области, или зоны:

1) область меристематическую, или образовательную, в верхушке стебля, где идет размножение клеток;

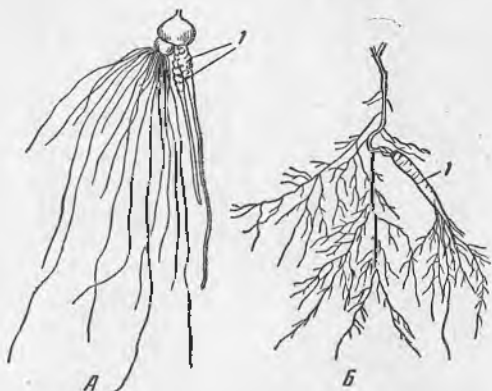


Рис. 196. Втягивающие корни (f): А — крокуса (*Crocus longiflorus*); Б — кислички (*Oxalis*).

2) область удлинения, или область роста клеток, главным образом, в длину; в этой области закладываются первичные сосудистые пучки, происходит дифференциация тканей; в результате дифференциации на верхушке стебля закладываются первичные (примордиальные) листья, которые затем разрастаются, а в их пазухе закладываются пазушные почки, что хорошо видно на продольном разрезе через верхушку стебля (рис. 197);

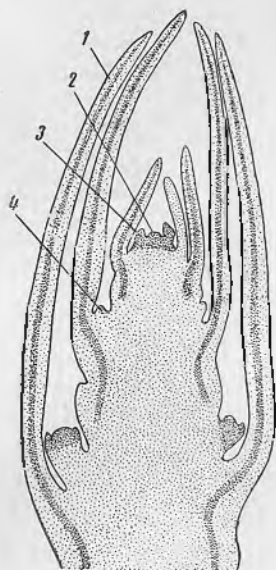


Рис. 197. Продольный разрез через верхушку стебля жимолости.

1 — незрелые листья, 2 — меристема в точке роста, 3 — зачаточные листья, 4 — зачаток пазушной почки (ветки).

3) область дифференциации стебля характеризуется завершением процессов образования тканей и органов.

Стебель растет в длину в своей верхней части, благодаря чему удлиняются междоузлия. Нарастание в длину в верхушке стебля происходит не в самой точке роста, а несколько ниже ее — в зоне удлинения стебля.

У многих растений, например у злаков, удлинение стебля происходит за счет вставочного (или интеркалярного) роста. Он проявляется обычно у оснований междоузлий.

Быстрота роста стеблей различна у разных растений. Наибольшей быстротой роста обладает молодой стебель бамбука, у которого за сутки возможно приращение в длину на 30—50 см и даже более — до 90 см.

Морфология. Стебель может быть голым, опушенным, волосистым, железистым, покрытым восковым налетом или шипами (как у шиповника).

Стебель обычно имеет цилиндрическую форму, а иногда бывает гранистым: трехгранным (например, у осок), четырехгранным (как у губоцветных), многогранным (как у кактусов). На стебле могут выдаваться многочисленные ребра, и тогда стебель называется ребристым, или бороздчатым.

Если ребра сильно разрастаются и выдаются, то стебель называется крылатым, а разросшиеся ребра — крыльями (как, например, у чины). Если развиты два противоположных крыла, то стебель становится сплюснутым, лентообразным, как у некоторых кактусовых.

Стебель злаков — соломина. Он обладает особым устройством, где полые междоузлия разделяются перегородками — стеблевыми узлами, — к которым прикреплены листья.

Мягкий стебель трав называется травянистым. Он обычно однолетен или двухлетен. У некоторых многолетних растений стебель такой же травянистый, но он многолетен. Когда многолетний стебель становится твердым и его ткани сильно одревесневают, он называется деревянистым. Растения с таким стеблем, в зави-

симости от ветвления, образуют дерево или кустарник. У полукустарников верхняя часть деревянистого стебля, остается травянистой и ежегодно отмирает. Эта отмирающая часть стебля обычно развивается, как цветonoсный побег.

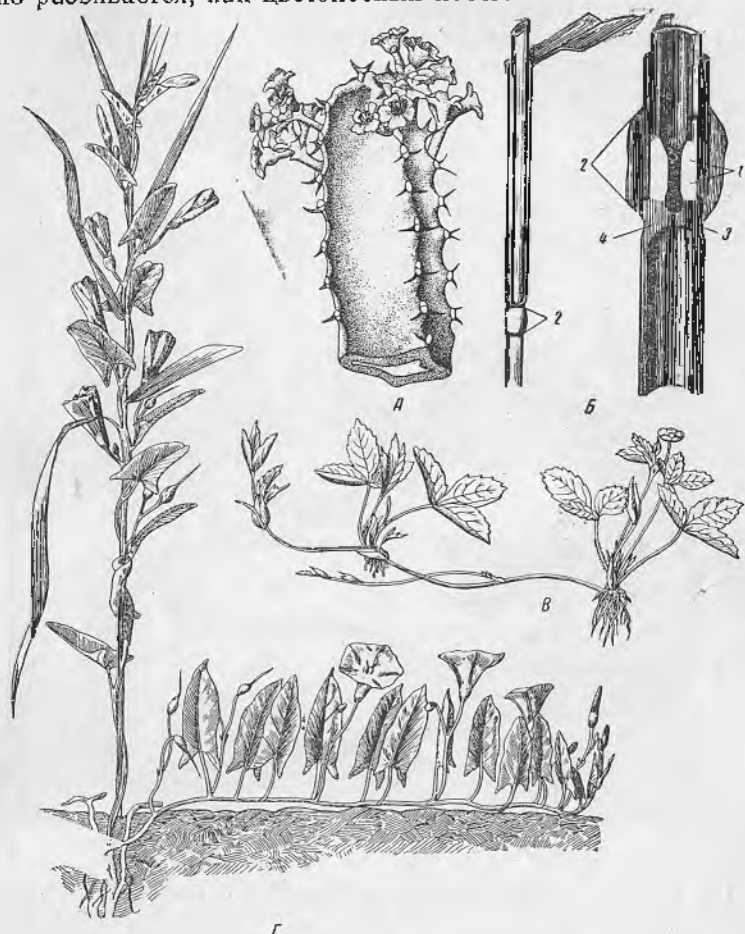


Рис. 198. Разнообразие стеблей. А — мясистый многолетний стебель древовидного молочая (*Euphorbia resinifera*); В — стебель-соломина. Отрезок стебля ржи (*Secale cereale*): слева — часть влагалища листа удалена, виден внутри его стебель, справа — узловая часть стебля с ростовой (интеркалярной) зоной (1), прикрытой утолщенным основанием влагалища листа (2), видна перегородка (4), заполняющая ниже узла (3) полость соломины; В — ползучий стебель земляники (*Fragaria vesca*), укореняющийся в узлах; Г — вьющийся и стелющийся стебель полевого вьюнка (*Convolvulus arvensis*).

Иногда стебли не несут листьев, бывают безлистными. Такой стебель, если он заканчивается цветком или соцветием, называется

стрелкой (например, у луков, эремурусов, у примулы, одуванчика). Листья у таких растений образуют розетку у основания стрелки.

У некоторых растений стебель растет быстро, его междоузлия сильно вытягиваются, и он становится настолько тонок, что поддержи-

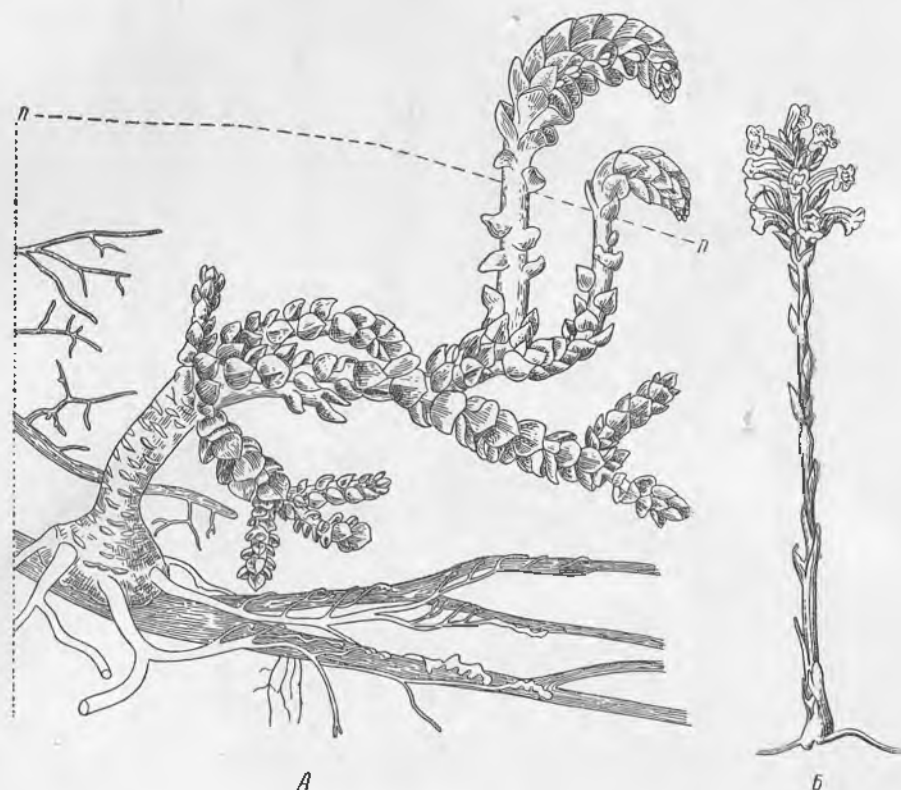


Рис. 199. Стебель паразитирующих растений. А — петров крест (*Lathraea squamaria*, из заразиховых) на корне лещины; *n* — уровень почвы; Б — подсолнечниковая заразиha (*Orobanchaceae* типа, из заразиховых) на корнях подсолнечника.

кой ему служат соседние растения. Для поддержки стебля у таких растений вырабатываются особые приспособления: прицепки, усики, волоски (виноград, хмель, многие тропические растения). Травянистые и деревянистые растения с таким стеблем называются лианами. Стебель лиан обвивается вокруг поддерживающего его растения или искусственной подставки (например, у декоративных растений) и называется вьющимся. У одних растений он вьется вправо (вьюнки, фасоль, *Ipomea*, *Aristolochia*), а у других растений влево (хмель, жимолость). У вьющихся растений стебель,

кроме того, часто скручивается в сторону вращения. Такой стебель называется скрученным (рис. 198).

Стебли покрытосеменных имеют различную высоту и длину. Самой большой высоты достигают австралийские эвкалипты (*Eucalyptus amygdalina*), стволы которых вырастают до 155 м. Из наших деревьев наибольшего роста достигает дуб (до 40 м), береза, клен (около 25 м), пихта (70 м), ель, сосна (50 м).

Длина стеблей различна. Особенно большой длины достигает стебель лазающей ротанговой пальмы (*Calamus*), измеряемый в 200—300 м.

Некоторые цветковые растения имеют микроскопические размеры — 1—2 мм, как вольфия (*Wolffia arrhiza*), австралийская орхидея бульбофиллум (*Bulbophyllum*).

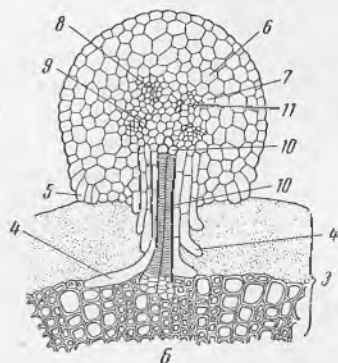
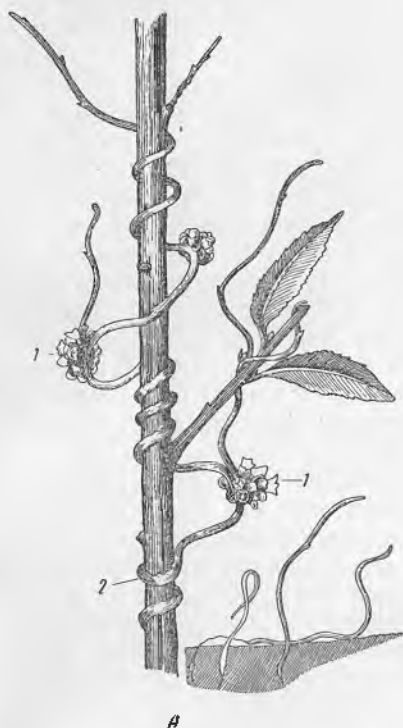


Рис. 200. Стебель повилики (*Cuscuta epigraea* из вьюнковых). А — ветка ивы, обвитая стеблем повилики; Б — присоски повилики в поперечном разрезе.

1 — клубочки цветков, 2 — вздутие стебля в месте расположения присосок, справа внизу всходы повилики, 3 — стебель растения-хозяина (юра его заштрихована), 4 — сосущие клетки присоски, 5 — эпидермис повилики, 6 — коровая паренхима ее, 7 — эндодермис, 8 — ситовидные трубки одного из 4 пучков ее, 9 — сосуды пучка, 10 — сосуды присоски, 11 — перицикл.

Наибольшей толщины (10—12 м) достигает ствол африканского бао-баба (*Adansonia digitata*), а наименьшую толщину имеет стебель повилики (*Cuscuta*).

Стебли могут быть укороченными, недостаточно развитыми, как у некоторых розеточных растений, или же они совершенно отсутствуют (не развиваются), как у паразитической раффлезии, у которой развивается лишь цветок, достигающий 1 м в поперечнике.

Метаморфоз. Стебли в связи с переменной функций часто претерпевают различные приспособительные изменения. Стебли паразитных растений теряют хлорофилл, становятся бесцветными, как например, у повилики, подсолнечниковой заразики, петрова креста и др. (рис. 199). На них развиваются присоски, которыми они высасывают для себя питательные вещества из тела хозяина. В местах соприкосновения стебля повилики (рис. 200) с телом хозяина клетки ее эпидермиса вытягиваются и образуют бугор. Клетки бугра плотно прижаты друг к другу и склеены межклетным веществом. В месте соприкосновения бугра с телом хозяина клетки эпидермиса тела хозяина растворяются, и бугор врастает в кору. Одновременно отдельные клетки его сильно удлиняются, образуя особые сосущие клетки. В средней части из клеток бугра начинают образовываться трахеиды, затем спиральные сосуды. Сосущие клетки и образовавшиеся сосуды прикладываются к живым клеткам и к проводящей системе растения-хозяина. Они высасывают питательные вещества из его тела, передавая их растению-паразиту. Повилика паразитирует на стеблях крапивы и других трав. Она часто обвивает стебли клевера, люцерны, льна, чем причиняет большой ущерб посевам.

У других растений, наоборот, стебли выполняют работу фотосинтеза, вместо отсутствующих листьев. Стебли зелены, прутьевидны, как, например, у некоторых мотыльковых (*Spartium junceum*), у гречишных (ветки джугуна—*Calligonum*) (рис. 201) или мясистые, как, например, у опунции (рис. 202).

Приспособление стебля к ассимиляционной работе приводит к превращению его в расширенную пластинку, как у некоторых кактусов. Иногда в расширенную пластинку превращаются ветви и принимают форму листа, как у рускуса. Тогда они называются *к л а д о д и я м и*, или *ф и л л о к л а д и я м и* (рис. 203).

Стебель может терять свои типические признаки, превращаясь в колючки. При этом превращении стебель развивается сначала вполне нормально, но очень скоро зачатки листьев перестают развиваться, верхушечная почка отмирает, и стебель замедляет, а затем и прекращает свой рост. Верхушка его становится острой, колючей (рис. 204).

Еще более глубокие изменения происходят при превращении стебля в усики (тыквенные, виноград), с помощью которых поддерживается стебель, прицепляясь к стеблю другого растения или к какой-либо подпорке. В этом случае стебель превращается в простые или ветвистые, длинные, нитевидные отрастания (рис. 205). При своем росте усики совершают круговые движения и обвиваются вокруг подпорки.

Стебель может быть подземным, при этом он часто являетсяместищем запасов и внешне сходен с корнем. Вследствие сходства с корнем такой подземный стебель называется *к о р н е в и ш с м*. Так как подземный стебель несет еще остатки листьев в виде чешуй и верхушечную почку, то его лучше считать не видоизмененным стеблем, а видоизмененным побегом.

Анатомическое строение стебля. Структурные элементы. Анатомическое строение стебля определяется его функцией как осевого органа, с помощью которого осуществляется связь между главными органами питания — листьями — и корнем растения. Расположенная в стебле проводящая система выполняет эту функцию.

Проводящая система стебля развивается в тесной связи с проводящей системой листьев, и проводящие пучки листа имеют непосредственное продолжение в стебле. В стебле, та



Рис. 201. Безлистная ветвь джужгуна (*Calligonum* из гречишных) с плодами.

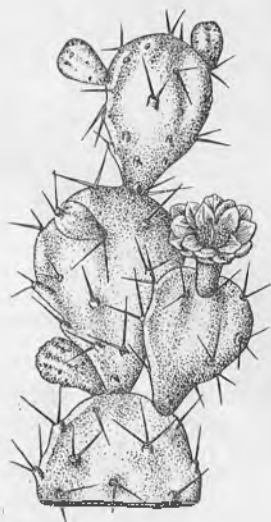


Рис. 202. Лопастей мясистого стебля опунции (*Opuntia monacantha*) с цветками, плодами и превращенными в колючки листьями.

ким образом, объединяются все пучки, входящие в него из листьев. Войдя в стебель, пучки листа проходят одно или два междоузлия в коровой части, а затем присоединяются к проводящей системе стебля.

Как отмечалось раньше, пучки, принадлежащие листу и стеблю, носят название общих пучков. Часть общего пучка, принадлежащая стеблю, называется листовым следом.

Общие сосудистые пучки закладываются в месте перехода листа в стебель и отсюда пучок следует в лист по мере развития почки, и вниз по стеблю.

Различают еще специальные пучки, которые проходят лишь в стебле растения, не заходя в лист, например, в узлах стебля, где они образуют перемычки (анастомозы) между пучками листового следа.



Рис. 203. Листовидные образования стебля — кладодии. А — ветвь рускуса (*Ruscus hypoglossum* из лилейных); Б — ветка кактуса (*Phyllocactus*) с кладодиями.

1 — кладодии, 2, 3 — листья (3 — листья с цветком в пазухе), 4 — кладодии.

Таким образом система сосудисто-волокнистых пучков, проходящих в стебле, складывается из путей следования общих пучков. Общий пучок, входя в стебель, спускается сразу вниз и, проходя



Рис. 204. Колючки стеблевого происхождения у боярышника (*Crataegus soccinea*).



Рис. 205. Усики: А — винограда (*Vitis vinifera*); Б — тыквы (*Cucurbita*)

свободно по стеблю, присоединяется к пучкам, следующим от других листьев, расположенных выше по стеблю.

Пучок при этом или раздваивается вниз, и каждая его ветвь присоединяется к ранее образовавшимся пучкам, или, не раздваиваясь, изгибается и присоединяется к другому пучку. Сеть проводящих пучков стебля образуется из пучков листового следа, т. е. пучков, переходящих из листьев в стебель, тем или иным способом соединенных друг с другом. Конструкция этой сети зависит от характера расположения листьев на стебле, что видно из схематического рисунка следования общих пучков по стеблю однодоль-

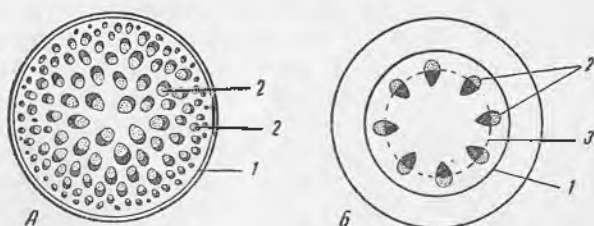


Рис. 206. Схема распределения проводящих пучков на поперечном срезе стебля: А — однодольного растения; Б — двудольного растения.

1 — кольцо механической ткани, 2 — проводящие пучки, 3 — камбий.

ного растения — пальмовый тип — и по стеблю двудольного растения — двудольный тип (рис. 206, 207).

В пальмовом типе прохождения сосудисто-волокнистых пучков каждый пучок при переходе из листа в стебель отклоняется сразу к центру, затем идет вниз, приближаясь к периферии стебля и, пройдя несколько междоузлий, присоединяется к пучку, идущему сверху вниз по стеблю. По мере приближения к периферии пучок утончается. Благодаря такому следованию пучков получается их рассеянное положение на поперечном срезе стебля.

В двудольном типе сосудистые пучки, переходя из листа в стебель, как пучки листового следа, направляются во внутрь, отгибаются вниз и идут параллельно поверхности стебля. Дойдя до границы между корой и центральным цилиндром (т. е. до эндодермы и перицикла), они присоединяются к системе сосудистых пучков стебля. Благодаря этому на поперечном срезе образуется кольцо из пучков. Отдельные пучки по выходе из листа могут ответвляться, а затем эти ветви сливаются с пучками других листовых следов.

Наиболее сложно расположение сосудистых пучков в узлах растений. Здесь сосудистые пучки часто сливаются, образуя сплошное сплетение, что наблюдается в узлах стеблей у большинства травянистых растений. В узле располагаются специальные пучки, чем картина расположения сосудисто-волокнистых пучков еще более усложняется.

Кроме вышеописанного пучкового строения, часто встречается непучковое строение стебля у подмаренников, кипреев и многих представителей сем. норичниковых. Здесь с самого начала возникновения проводящих тканей образуется замкнутое кольцо (что видно на поперечном разрезе) флоэмы, сплошное кольцо камбия и сплошное кольцо ксилемы. Листовых следов нет или они выражены слабо.

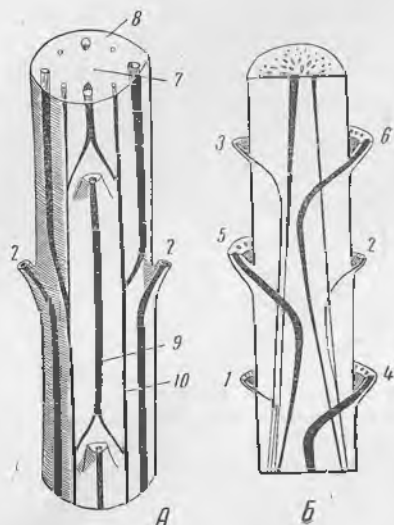


Рис. 207. Схема прохождения сосудистых пучков: А — схема прохождения сосудистых пучков у двудольных (двудольный тип); Б — схема прохождения сосудистых пучков у однодольных (пальмовый тип).

1, 2, 3 — срез у основания листьев, 4, 5, 6 — срединные разрезы у основания листа, 7 — сердцевина, 8 — кора, 9 — общий пучок

Встречается также и переходный тип строения стебля двудольных. Вначале возникает пучковое строение, которое затем переходит в непучковое, замкнутое в том случае, когда деятельностью камбия, под влиянием развития листьев, вызывается образованием новых проводящих тканей между пучками. Примером может служить стебель подсолнечника.

Кроме проводящих тканей, в стебле имеются механические ткани, служащие для придания устойчивости и крепости стеблю и в той или иной мере в нем развивается запасающая ткань, а в его корковой части — ассимиляционная, что определяет анатомическую структуру стебля. Но структура стебля не остается одинаковой в течение всей жизни растения. В ней по мере роста и развития растений происходят изменения.

Первичное и вторичное строение стебля двудольного растения. Первичная структура стебля развивается

в конусе нарастания из первичной меристемы. Исследование роста и формирования внешней структуры стебля дало возможность разработать учение о различных типах роста стебля в связи с закладкой и работой прокамбия и камбия. Прокамбий и камбий заключаются в вершинной части конуса нарастания побега, где расположено несколько клеточных ярусов первичной меристемы. Наружные слои клеток конуса нарастания способны делиться только перпендикулярными к поверхности перегородками (антиклинально) и относятся к тунике¹ конуса нарастания (рис. 208).

Клетки первичной меристемы, расположенные под туникой, делятся в различных направлениях и составляют корпус².

¹ От латинского слова «туника» — верхнее одеяние.

² От латинского слова «корпус» — тело.

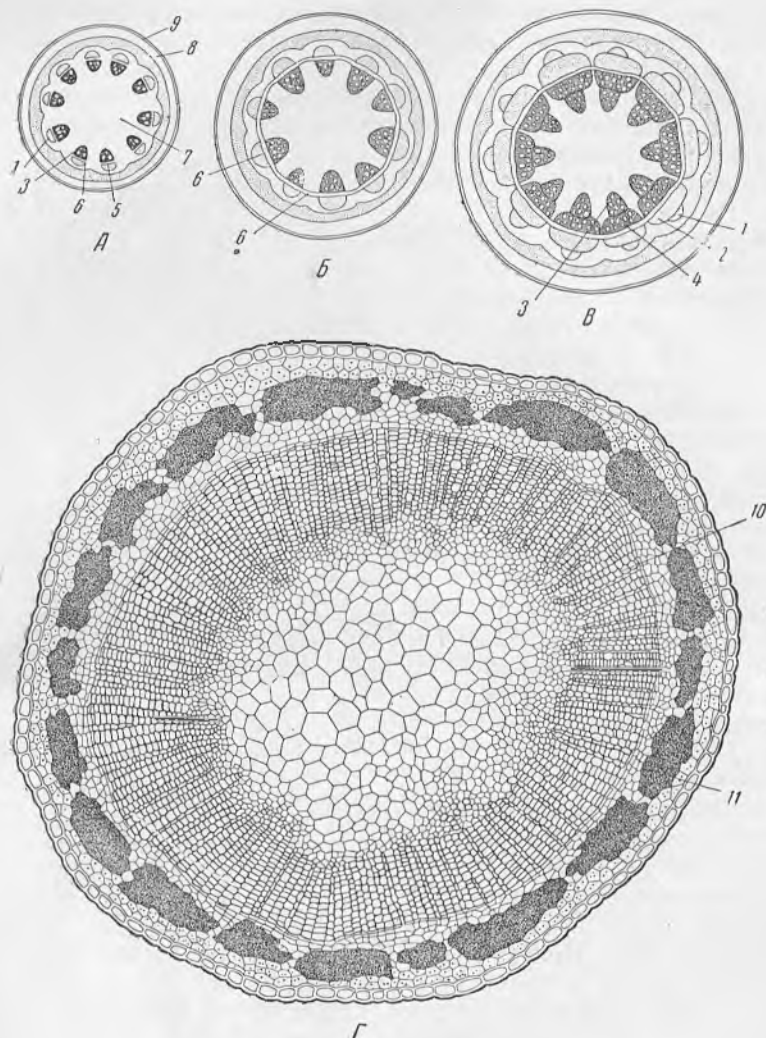


Рис. 209. Поперечные разрезы через стебель. Пучковое строение (схематично): А — молодой стебель (первичное строение); Б — немного постарше с образовавшимся межпучковым камбием; В — двухлетняя ветка. Непучковое строение. Г — лен: древесина образует сплошное кольцо, толстостенный луб, т. е. прядильные волокна льна, располагаются в коре.

1 — лубяная часть сосудистого пучка первого года, 2 — второго года, 3 — древесинная часть сосудистого пучка первого года, 4 — второго года, 5 — сосуды, 6 — камбий, 7 — сердцевина, 8 — кора, 9 — кожица, 10 — древесина, 11 — луб.

разъединены участками основной ткани в виде первичных сердцевинных лучей. Сплошного камбиального кольца при этом не образуется, как, например, у лютика едкого (*Ranunculus acris*), у белозора (*Parnassia palustris*), у нивяника (*Leucanthemum vulgare*) и др.

В структурно оформившемся стебле эпидермис и кора отделяются от центрального цилиндра эндодермой (см. стр. 158, 175), внутрь от которой расположен центральный цилиндр, или стела, которую составляют сосудисто-волокнистые (или проводящие) пучки и основная ткань, состоящая из перицикла, сердцевины и сердцевинных лучей. При пучковом строении стебля сосудисто-волокнистые пучки отделяются друг от друга первичными сердцевинными лучами, благодаря которым первичная кора сообщается с сердцевинной. Если стебель не имеет пучкового строения, то первичных сердцевинных лучей не образуется, и тогда проводящие ткани образуют, например у подмаренника (*Galium mollugo*), у льна, сплошное кольцо благодаря возникновению их из сплошного прокамбиального цилиндра.

При формировании проводящего пучка из прокамбия в ксилемной его части сначала формируются первенцы ксилемы — протоксилема в виде узкопросветных кольчатых и спиральных трахеид, а затем возникают широкопросветные трахеиды и сосуды с утолщениями на продольных стенках (лестничные, сетчатые, точечные утолщения). Они составляют метаксилему пучка.

Проводящий элемент флоэмной части пучка состоит из ситовидных трубок с клетками-спутницами. Вначале они узкопросветны (протофлоэма), а затем, после роста органа в длину, расширяются (метафлоэма).

Проводящие пучки располагаются по кругу. В пучках открытых сохраняется узкая полоска прокамбия, так называемый пучковый камбий, который в дальнейшем откладывает наружу флоэму, а внутрь стебля — ксилему.

Рост стебля в длину происходит за счет верхушечного роста в области конуса нарастания и вставочного роста междоузлий, а также за счет разрастания клеток в длину. Рост в толщину происходит за счет размножения клеток корпуса в области конуса нарастания и их разрастания, а также за счет деятельности пучкового камбия.

В дальнейшей жизни древесных и кустарниковых растений возникает изменение первичной структуры стебля при вторичном утолщении. Это происходит от того, что на стебле из года в год увеличивается количество листьев. Увеличение количества листьев влечет за собой развитие проводящей системы, а, следовательно, стебель должен разрастаться в толщину. Вторичное утолщение стебля начинается с того, что возникает полоска камбиальной ткани между проводящими пучками, т. е. образуется межпучковый камбий, а в самих пучках между флоэмой и ксилемой — пучковый камбий.

Пучковый и межпучковый камбий объединяются и образуют сплошной камбиальный цилиндр, видимый на поперечном разрезе стебля, как кольцо, расположенное на границе между флоэмными и ксилемными участками проводящих пучков (рис. 209, А, Б, В).

Образовавшаяся во взрослом растении камбиальная ткань является почти единственной тканью, способной к размножению клеток и образованию новых, т. е. вторичных, тканей. Камбиальные клетки, как клетки вторичной образовательной ткани, имеют целлюлозную оболочку, более толстую в радиальных стенках, нежели тангентальных, и заполнены густой протоплазмой с включенным в нее ядром. В радиальных стенках имеются круглые поры. Хлорофиллы и крахмал в них почти не встречаются. Камбиальная клетка имеет форму четырехгранной призмы. Концы ее срезаны наискось, чаще двумя плоскостями. Плоскости среза лежат в радиальном направлении.

Образовавшиеся в результате роста и деления клеток камбия тангентальными перегородками новые клетки производят снаружки элементы флоэмы проводящего пучка, вовнутрь — элементы ксилемы. Образование и нарастание ксилемы идет быстрее, так что быстрее нарастающая древесина отодвигает кольцо камбия от центра к периферии. Часть кольца камбия, находящаяся между пучками, в то же время образует клетки вторичной основной ткани такого же характера, что и первичный сердцевинный луч. Благодаря этому сердцевинный луч сохраняется и выполняет функцию связи между первичной корой и древесиной.

Однако в дальнейшем по мере утолщения стебля и межпучковый камбий может образовывать проводящие пучки, например, в стеблях клеверины, подсолнечника. Вместе с тем из клеток камбия начинают образовываться новые сердцевинные лучи, которые имеют то же функциональное значение, но не всегда доходят до сердцевины. Чем раньше началось их образование, тем далее они заходят во вторичную кору и древесину.

Благодаря деятельности камбия за вегетационный период снаружки идет нарастание элементов вторичной коры, а вовнутрь — элементов вторичной древесины. Элементы вторичной коры составляют флоэмные части проводящих пучков и части вторичных сердцевинных лучей, расположенных в коре. Во вторичной коре мы находим паренхимную ткань, механическую ткань (из лубяных волокон и каменных клеток), а также камбий — прозенхиматические живые клетки, подвергшиеся слабому изменению по сравнению с клетками камбия, от которого они произошли. Во вторичной коре проходят млечники у растений, которым они свойственны.

Образовавшаяся благодаря деятельности камбия вторичная древесина состоит из сосудов, трахеид, либриформа, древесной паренхимы и клеток сердцевинных лучей. В клетках древесной паренхимы сохраняется плазма и, подобно клеткам сердцевинного луча, она является местом отложения запасных питательных веществ, которые расходуются в следующую весну. Клетки вторичной древесины образуются из клеток камбия вследствие деления их поперечными пере-

городками. Если же это деление не произошло и клетки остаются вытянутыми, то они называются заменяющим волокном, являясь вместе с тем по своим функциям такими же клетками древесной паренхимы. Древесные волокна, или либриформ, являются элементом механической ткани, клетки которой потеряли живое содержание. В их стенках образуются щелевидные поры. Либриформ может иметь и окаймленные поры, так что он может походить в своем строении и функциях на трахеиды.

Либриформ в строении и по своим функциям связан переходами с клетками древесной паренхимы. В составе древесины клетки либриформа как механического элемента образуются главным образом в результате деятельности камбия. Если лубяные пучки располагаются в коре, то либриформ, относящийся также к растительным волокнам, расположен в древесине.

В отложении вторичной древесины заметна некоторая слоистость, что зависит от периодичности деятельности камбия и различий условий того или иного вегетационного периода. Весной образуются более тонкостенные клетки древесины, и весенняя древесина богаче сосудами, трахеидами.

Благодаря такой ритмичности работы камбия в слоях древесины можно более или менее ясно различать, как и у голосеменных растений, образовавшиеся за год слои древесины, которые называются годичными слоями, или годичными кольцами.

Весенняя деятельность камбия по образованию древесины тесно связана с развитием почек, а затем и листьев. Камбий восстанавливает свою деятельность в том случае, если начинается развитие новых почек. В случае удаления почек ветви древесных растений не образуют камбия. Камбий образовывался и проявлял свою деятельность лишь в том случае, когда на ветвях нормально развивались почки и листья. Эти опыты подтверждают также и то положение, что проводящая система растений развивается лишь в тесной связи с функционированием листа как важнейшего органа растения. При осеннем опадении листьев деятельность камбия затухает, а затем весной возобновляется при развитии почек.

Годичные кольца наиболее отчетливо выступают на деревьях, растущих в зоне ясно выраженных смен зимы и лета. В тропических странах, в тех зонах, где разница между временами года неощутима, годичное чередование слоев не выражено.

Кроме годичных изменений, в древесине стебля отмечаются возрастные изменения. Так, в стволах многих деревьев периферическая часть древесины, т. е. более молодая, состоит из деятельных элементов. Здесь происходят передвижения воды и растворов. Она называется заболонью и выделяется на поперечном срезе своей светлой окраской. Древесина ее менее прочна. Центральная же часть древесины, обычно более темная благодаря отложению в стенках клеток и их полостях дубильных веществ, смол, камедей и т. д., отличается большей прочностью и плотностью. Она представляет собой мертвую ткань, хотя в ней обнаруживаются клетки, заполненные крах-

малом, следовательно живые. Эта практически наиболее ценная часть древесины называется ядровой древесиной, или ядром. Вещества, характерные для ядровой древесины, появляются сначала в живых клетках древесной паренхимы и сердцевины, а затем откладываются в полостях и оболочках клеток ядровой древесины.

Ядровая древесина образуется у лиственных пород в более раннем возрасте, нежели у хвойных. У дуба, например, на 9—10-й год, а у сосны на 25—30-й год роста. Мощность ядровой древесины зависит не только от возрастного состояния дерева, а также от почвенных и климатических условий. При условиях, способствующих быстрому росту дерева, ядровая древесина может совсем не образоваться. Степень развития ядровой древесины неодинакова в различных участках ствола и ветвей дерева.

У некоторых растений ядровая древесина имеет красивую окраску и поэтому высоко ценится как отделочный материал: красная у красного дерева (*Caesalpinia braziliensis*), желтая у барбариса, мажоры, оранжевая у ольхи, бурая у грецкого ореха, интенсивно красная у кампешового дерева (*Haematoxylon campechianum*), светло-коричневая у дуба и т. д. В ядровой древесине кампешового дерева содержится краска гематоксилин, у других растений — камеди, дубильные вещества и т. д. У некоторых деревьев, как береза, тополь, ель, ядро почти не отличается по окраске от заболони.

Для целей технического применения древесина оценивается по физическим свойствам (цвет, блеск, удельный вес, плотность, теплопроводность и пр.), по механическим (упругость, твердость, вязкость, способность к сжатию, изгибу, скалыванию, скручиванию, растяжению и пр.), по химическому составу, биологической стойкости (устойчивость против разрушения древесины некоторыми грибами).

Древесина создает опору для растения и придает устойчивость телу растения. Древесина обуславливает долголетие стебля древесных и кустарниковых растений. Большое и разностороннее биологическое значение имеют кора и корка. Они играют защитную, проводящую, запасающую, ассимиляционную роль в жизни растения.

Строение стебля однодольных растений. В проводящих пучках однодольных растений пучковый камбий не сохраняется, поэтому их проводящие пучки называются замкнутыми. Первичное утолщение стебля происходит лишь за счет разрастания клеток образующихся тканей. Пучки в стебле однодольных на поперечном разрезе располагаются не по кругу, а рассеянно, хотя у злаков пучки расположены почти по окружности, так как стебель их полый, а сердцевина становится рыхлой или она не развивается. Рассеянность пучков на поперечном срезе получается в силу того, что по выходе из листа пучки внедряются в стебель под некоторым углом, затем тянутся вниз и проходят несколько междоузлий. Отклоняясь при своем следовании к периферии стебля, они присоединяются к пучкам, вышедшим из нижележащих листьев.

Вторичное утолщение стебля происходит у некоторых однодоль-

ных древесных растений (драцены, алоэ, юкки) вследствие возникновения кольца деятельной меристематической ткани — кольца утолщения (рис. 210). Возникает оно из клеток перицикла или из самого внутреннего слоя коры и образует конутри паренхиматическую ткань, со включенными в нее концентрическими проводящими пучками, с флоэмой внутри пучка, окруженной со всех сторон ксилемой. Наружу кольцо утолщения дает паренхиматическую ткань коры, что незначительно увеличивает ее прирост. У пальм утолщения стебля не происходит, так как листовая поверхность у них не увеличивается, а возникающие новые листья лишь служат заменой старых. В силу этого число пучков растений сохраняется в течение всей его жизни, а следовательно, не происходит вторичного утолщения стебля.

ЛИСТ

Морфологическое определение. Функция. Лист — член тела растения — расположен на стебле, с которым вместе составляет побег. Самой главной частью типичных листьев является пластинка листа, продолжающаяся у многих растений в черешок, который служит для прикрепления листа к стеблю и лучшего расположения листьев на стебле по отношению к свету (см. рис. 213). Лист выполняет важнейшую роль в организме, являясь органом, вырабатывающим органические (пластические) вещества из углерода, углекислого газа и воды с выделением кислорода. Этот процесс происходит за счет лучистой энергии солнца. Этим процессом лу-

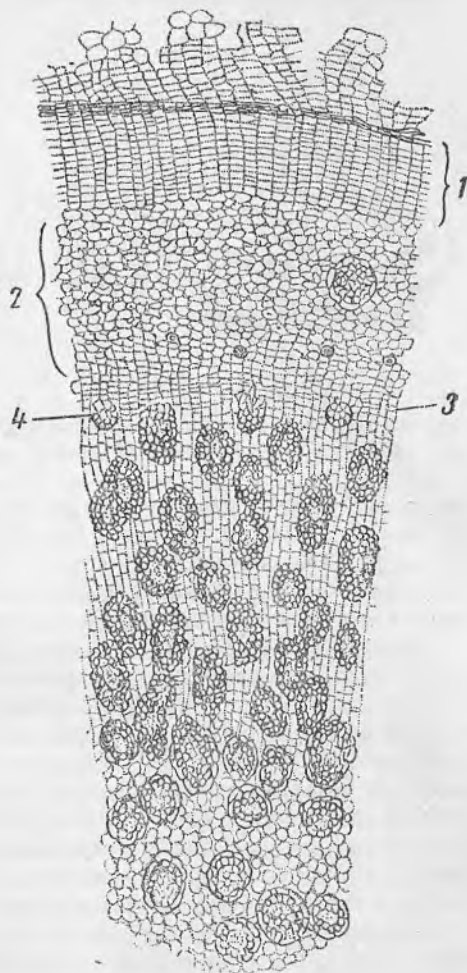


Рис. 210. Часть поперечных разрезов через ствол драцены (*Dracaena marginata*, сем. линейных).

1 — пробка, 2 — кора, 3 — камбий и образованные им молодые пучки в кольце утолщения; ниже концентрические сформированные проводящие пучки, 4 — начало образования пучка в зоне утолщения.

чистая энергия солнца связывается при образовании органических веществ, что и называется фотосинтезом. Важной функцией листа является испарение воды (транспирация), происходящее в связи с потребностями растения как организма. В листе происходят также и процессы окисления (дыхания), благодаря чему освобождается энергия, необходимая для обеспечения процессов жизнедеятельности самого же организма. Этой сложной ролью ли-

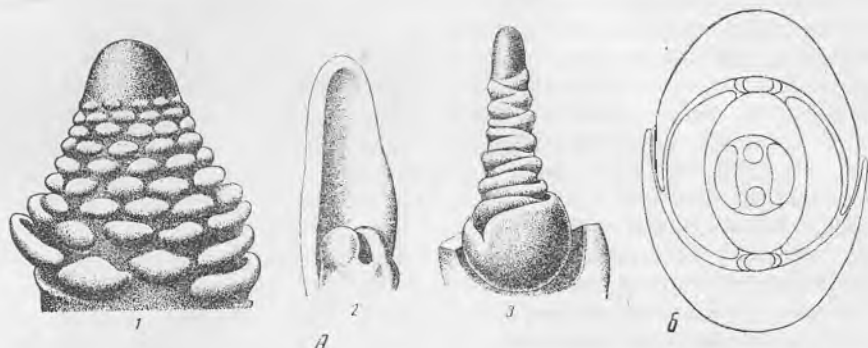


Рис. 211. Молодые зачатки листьев: А — на вершине побегов (конуса нарастания) водяной сосенки (1), сирени (2), душистого колоска (3); Б — то же, на поперечном разрезе конуса нарастания побега бересклета.

ста определяется и его строение. Для улавливания лучистой энергии солнца и углекислоты, рассеянной в воздухе, в листе как органе, выполняющем эту роль, развита поверхность улавливания. Развитие поверхности необходимо также и для испарения воды. Отсюда пластичность в строении листа.

Онтогенез. Перед образованием листа на поверхности конуса нарастания стебля, несколько отступя от его округлой верхушки, возникают выпуклые листовые бугорки (рис. 211). Ниже верхушки конуса они становятся уже более крупными и, наконец, разрастаясь, приобретают форму и строение листа. Сначала зачаток листа состоит из образовательной ткани и только потом в нем начинают дифференцироваться ткани, сосуды. Лист представляет собой боковой вырост стебля, что ясно определяется положением листовых бугорков на молодом развивающемся побеге.

На старом побеге лист закладывается и проходит начальные стадии своего развития в почке. Он образуется как вырост наружного слоя коры, прикрытый кожицей. Развивающийся бугорок сначала разрастается своим основанием в одной плоскости, а затем растет вверх, сгибаясь конутри. В период верхушечного роста молодой **п е р в ы ч н ы й** лист состоит из однородной образовательной ткани и представляет собой **з а ч а т о к** листа (примордиальный лист), а затем наступает дифференцировка тканей и расчленение его на части. Сначала развиваются прилистники и верхние части зачатка, образуя пластинку листа. Благодаря образованию и

деятельности вставочной (интеркалярной) меристемы, возникающей в основании пластинки, развивается черешок листа. Но вставочная меристема иногда не образуется и тогда возникает бесчерешковый, т. е. сидячий, лист. Сама пластинка может расти одновременно во всех точках (как, например, у пальм) или же путем вставочного роста у основания пластинки, у ее верхушки или в середине.

Три категории листьев. Семядоли. Семядоли являются первым

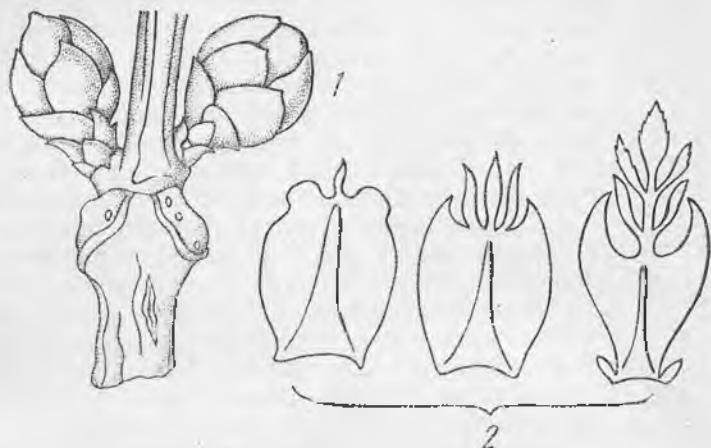


Рис. 212. Почки (1) и почечные чешуи (2) бузины; переходы от почечной чешуйки к листу.

листьями зародыша, между которыми находится зачаток верхушечного побега со стебельком и почечкой из зачаточных листьев. Затем, по мере роста побега, на нем появляются настоящие листья, которые носят название **среди́нных** листьев. Они представляют собой органы фототрофного питания растения.

Верхние листья побега, как то: кроющие листья соцветий, цветков, отличающиеся от срединных листьев, носят название **в е р х у ш е ч н ы х**, или **верховых**, листьев побега. К верхушечным листьям иногда относят и части цветка, считая их за метаморфизированные листья. К верховым относятся также недоразвитые листья или играющие защитную роль (кроющие листья соцветий, цветков, обертки соцветия сложноцветных, покрывало аронниковых), или выполняющие функцию привлечения насекомых (окрашенные прицветники, околоцветник) (рис. 212).

Кроме срединных и верхушечных листьев, у побегов, развивающихся из почек, различают недоразвитые листья в виде чешуй. Они могут состоять из основания листа (т. е. не иметь пластинок) или из расширенных оснований черешка (т. е. влагалищ). Обычно эти листья иначе окрашены. Они носят название **н и з о в ы х** листьев. К низовым листьям относятся **покровные** наружные чешуи почек, чешуи (зачатки листьев) на корневищах и на луковичах, вла-

галища без пластинок у основания надземных, травянистых побегов. К низовым листьям иногда причисляют и семядольные листья. Количество семядолей у цветковых растений может быть различно: одна (у однодольных) или две (у двудольных).

Обычно при прорастании семян семядоли, выходя на поверхность почвы, разворачиваются. Их выносит разрастающееся подсемядольное колено. У злаков, пальм, у некоторых бобовых, у дуба семядоли остаются в почве. По мере роста на побеге начинают появляться, развиваясь из своих зачатков, срединные листья. Первые из них всегда проще последующих и пластинки их иного очертания. Так, у бобовых первый лист обычно цельный, простой, а последующие — перистосложные. По форме первых листьев, появляющихся на развивающемся зачаточном побеге, часто можно судить о родственных связях данного вида растения с той или иной группой растений, что используется для установления родства в систематике растений.



Рис. 213. Части листа.

1 — пластинка, 2 — черешок, 3 — прилистник, 4 — основание листа.

Морфология листа. Важнейшая, самая крупная часть листа — его пластинка (рис. 213). Она определяет лист как орган. Лист более или менее симметричен и часто может быть разделен продольной плоскостью на две симметричные части. Он двубокобочен. Вместе с тем его нижняя наружная, или спинная, поверхность, где в коже рассеяны устьица, отличается по своему строению и функциям от верхней, внутренней, или брюшной.

Поэтому лист является спиннобрюшным (дорзовентральным) органом. На поверхность листа продолжается поверхность стебля. Она общая для всего побега.

Пластинка нормально развитого срединного листа бывает чрезвычайно разнообразной у разных растений по величине, форме, расчлененности, жилкованию, что используется с классификационными целями в систематике растений.

По форме, очертанию листовой пластинки различают следующие категории листьев: игольчатый, линейный, продолговатый, ланцетный, обратноланцетный, овальный, или эллиптический, яйцевидный, обратнояйцевидный, округлый, лопатчатый, ромбический, щитовидный, дельтовидный, сердцевидный, сердцевидно-яйцевидный, почковидный, стреловидный, копьевидный (рис. 214).

По форме верхушки пластинки листа различают листья с верхушкой тупой, острой, заостренной, остроконечной (верхушка с остроконечьем), выемчатой (рис. 215).

По жилкованию, или нервации, различают листья перисто-нервные, пальчатонервные, щитонервные, параллельнонервные, дуго-нервные, прямоонервные (рис. 216).

По расчлененности пластинки и расположению долей различают листья цельные, лопастные (разрез до $\frac{1}{4}$ листовой пластин-

ки), раздельные (разрез свыше $\frac{1}{4}$ пластинки), рассеченные (до средней жилки), листья перистолопастные, перистораздельные, перисторассеченные, дланевидные, дланевиднораздельные, лировидные, пальчатораздельные, пальчаторассеченные (рис. 217).

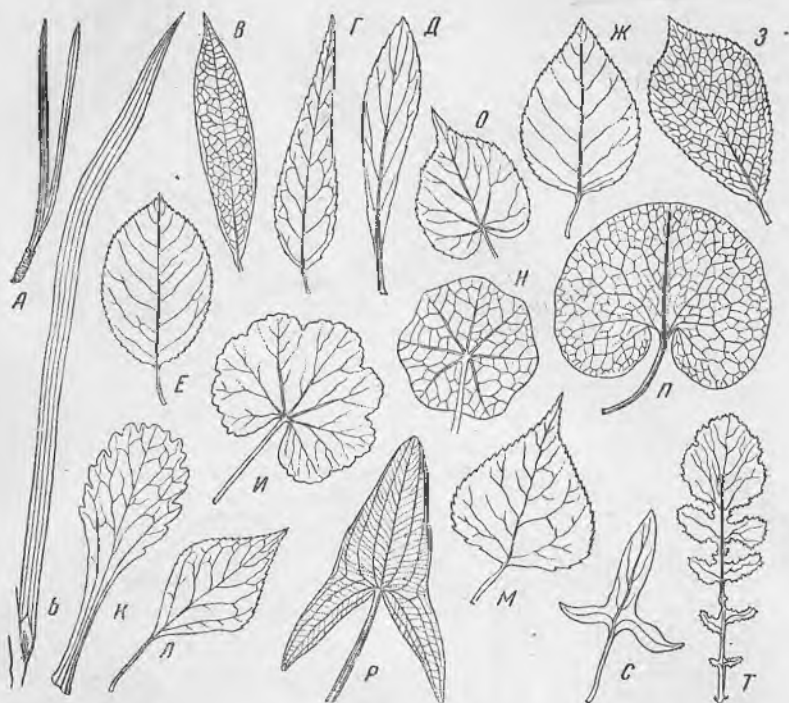


Рис. 214. Различная форма цельных листьев. А — игольчатые, или игловидные, листья сосны; Б — линейный лист злака; В — продолговатый лист ивы; Г — ланцетный лист; Д — обратноланцетный лист ивы; Е — овальный, или эллиптический, лист черемухи; Ж — яйцевидный лист бука; З — обратнояйцевидный лист; И, Н — округлый лист будры и настурции; К — лопатовидный, или лопатчатый, лист живучки; Л — ромбический лист осоки; М — дельтовидный лист березы; Н — щитовидный лист (черешок прикреплен снизу к центру округлой пластинки; настурция); О — сердцевидный лист липы; П — почковидный лист копытня; Р — стреловидный лист стрелолиста; С — копьевидный лист шавеля; Т — лировидный (непарноперистый лист, у которого верхушечная доля крупнее боковых). (По В. Л. Комарову).

По расположению лопастей или надрезов пластинки: перистые, тройчатые, пальчатые.

По характеру очертания края пластинки листья могут быть цельнокрайние, пильчатые, зубчатые, городчатые, двоякозубчатые, колючезубчатые, или шиповатые, выемчатые, извилистые (рис. 218).

По сложности листья подразделяются на простые и сложные. У сложных листьев каждый вторичный черешок с пластинкой



Рис. 215. Формы верхушки листа: А — тупая; В — острая; В — заостренная; Г — остроконечная; Д — выемчатая.



Рис. 216. Нервация (или жилкование) листа. А — параллельная; В — дугонервная; В — перистая; Г — дланервная; Д — шитонервная.

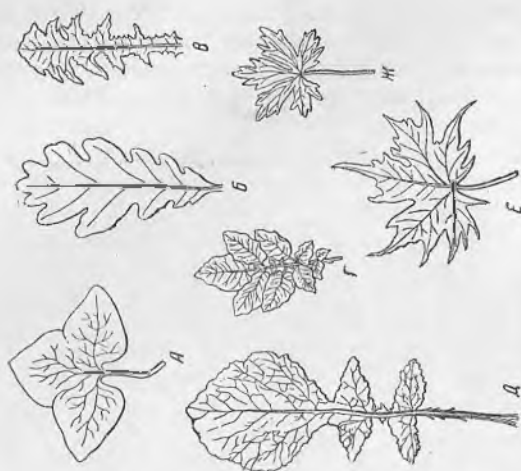


Рис. 217. Типы раздробления (изрезанности) пластинки листа. А — трехлопастный лист печеночницы; В — перистолостный лист дуба; В — перистораздельный лист одуванчика; Г — перистораздельный лист картофеля; Д — лировидный лист репы; Е — дланевидный, или пальчатолопастный, лист клена; Ж — дланевиднораздельный лист лютика.

называется листочком. Различают сложные листья: перистосложные (непарноперистые и парноперистые), сложноперистые (двойко-тройкоперистые), тройчато-сложные, пальчато-сложные, прерывчато-перистосложные (рис. 219).

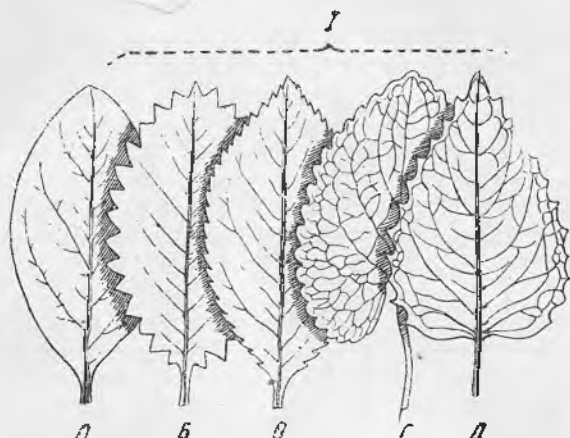


Рис. 218. Очертание края пластинки листа. А — цельнокрайние листья; Б — зубчатые; В — пальчатые; Г — городчатые; Д — выемчатые.

По расположению и расщеченности долей различают листья перистолопастные, пальчато-лопастные, пальчатораздельные, пальчаторассеченные, лировидные.

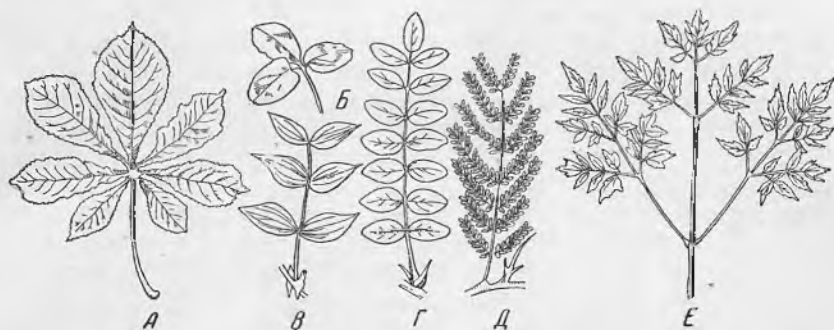


Рис. 219. Типичные формы сложных листьев. А — пальчато-сложный лист конского каштана; Б — тройчатый лист клевера; В — парноперистый лист сочевичника весеннего (*Orobis vernus*); Г — непарноперистый лист белой акации (*Robinia pseudacacia*); Д — двойкопарноперистый лист гледичии (*Gleditschia triacanthos*); Е — тройкоперистый лист василистника.

По характеру прикрепления листа к стеблю: черешковатый, сидячий, низбегающий, ушковатый, стеблеобъемлющий, влагалищный (рис. 220).

При описании листьев пользуются соединением отдельных признаков формы листа в одно слово и различают, например, следующие листья: перистозубчатые, перистолопастные, пальчатолопастные, пальчаторассеченные и т. д.



Рис. 220. Сидячие листья. А — стебле-объемлющий лист ястребинки (*Hieracium amplexicaule* из сложноцветных); Б — произведенный лист володушки округлолистной (*Bupleurum rotundifolium* из зонтичных); В — сросшиеся листья каприфоля (*Lonicera caprifolium*); Г — низбегающий лист василька (*Centaurea montana*); Д — ушковатый лист ярутки (*Thlaspi arvense*); Е — влагалищный лист злака.

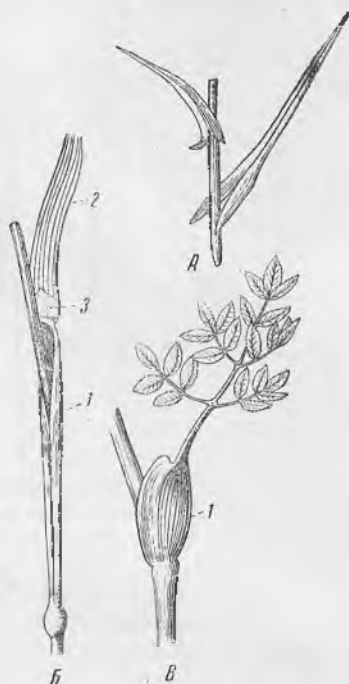


Рис. 221. Части листа. А — бесчерешковый сидячий лист с одной лишь пластинкой; Б — лист злаков; В — черешковатый влагалищный лист зонтичного строения.

1 — влагалище, 2 — пластинка. 3 — язычок и 1-ое влагалище.

Пластинка листа может сидеть непосредственно на стебле, и тогда лист называется **сидячим**, или в основании ее развит черешок, который поддерживает пластинку в ее расположении на стебле и дает пластинке большие возможности для выполнения всех основных ее функций (фотосинтеза, транспирации, дыхания). Такой лист называется **черешковым** (рис. 221). Пластинка является тогда как бы отгибом черешка. Черешок может быть длинным или коротким, а основание его может быть или немного утолщенным, или сильно расширенным; оно тогда называется **влагалищем**, а лист **влагалищным**. У бананов влагалища сильно развиты; они, охватывая друг друга, образуют ложный стебель растения, приподнимая

кверху огромные пластинки его листьев. Иногда пластинка листа не развивается, ее заменяет уплощенный черешок, приобретающий пластинчатую форму и называемый листовидным черешком, или филлодием, как у различных настоящих акаций, рдестов, кисличек (рис. 222). Иногда ушки пластинки листа срастаются между собою. Тогда кажется, что лист пронзен стеблем, и поэтому он называется пронзенным.

В основании многих листьев образуются выросты различной формы, называемые прилистниками (см. рис. 213), иногда похожие на пластинку листа (листовидные у чины) или сильно видоизмененные, принимающие форму колючек (у акации), щетинок и т. п. (рис. 223). Иногда они принимают форму пленок, разрастаются, окружают стебель и срастаются между собой. Такие прилистники носят название раструба (как у шавеля и вообще у гречишных).

Прилистники часто служат защитой пластинке листа при ее развитии в начальном периоде, образуя подобие колпачка. Они рано засыхают и сваливаются. Такие падучие прилистники развиты у большинства лесных деревьев (дуб, граб, каштан и др.). У основания листочков перистосложных листьев вырастают маленькие язычки и представляют собой прилистники (у фасоли, белой акации и др.). Иногда прилистники появляются не по бокам у основания листа, а между его основанием и стеблем. Они называются пазушными.

Прилистники у мареновых сильно разрастаются и сходны между собой с пластинкой листа. Лист тогда кажется сложным и вместе с противоположным себе листом представляет как бы мутовку с десятью листьями.

Разнолистность. На одном и том же растении листья могут быть неодинаковыми и сильно отличаться друг от друга по своей морфологии, что и называют разнолистностью (гетерофиллией). Часто прикорневые листья не сходны с верхними листьями и вообще со стеблевыми, например, у перечника пронзеннолистного, из крестоцветных, у шелковицы, у многих водных растений (подводные, надводные и плавающие листья (рис. 224)). Разнолистность развивается под влиянием условий существования. Так, у водных растений в подводной части их побега развиваются рассеченные листья, а в надводной части — листья с нормально развитой пластинкой. Такое различное строение объясняется тем, что в воде нет условий для транспирации, слабее освещение, это ограничивает возможности фотосинтеза, вследствие чего поверхность пластинки листа слабо развита. Плавающие листья имеют нормально развитую плоскую пластинку с устьицами, расположенными на верхней ее стороне. Таким образом, плавающий лист, соприкасающийся непосредственно с воздушной средой и находящийся в нормальных условиях освещения, в силу этого имеет соответствующее строение. Он выполняет функции, присущие листу как органу растения. У стрелолиста подводные листья линейные, узкие, лентовидные. Благодаря этому они оказывают сла-

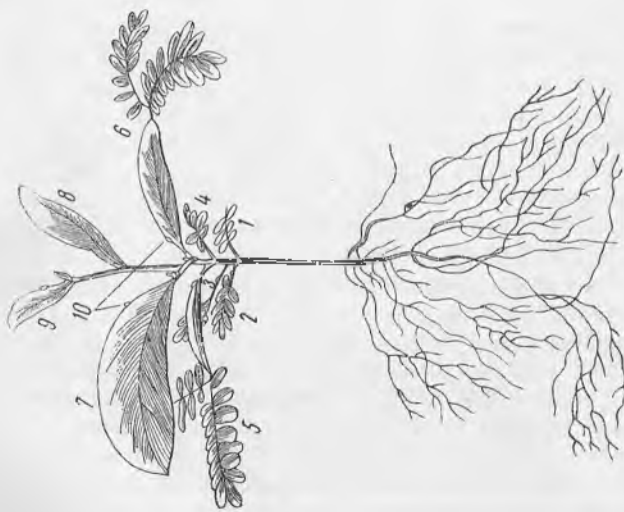


Рис. 222. Листовидные черешки листа (филлодии). Проросток акации (*Acacia руссiantha*).

Семяздоли уже сброшены. Нижние зеленые листья 1-4 — перистые, остальные двойякоперистые. На листьях 5 и 6 — листової чешушок вертикально сложенных. у следающих листьев (7, 8 и 9) он превращаен в филлодии. 10 — нектарники на филлодиях.

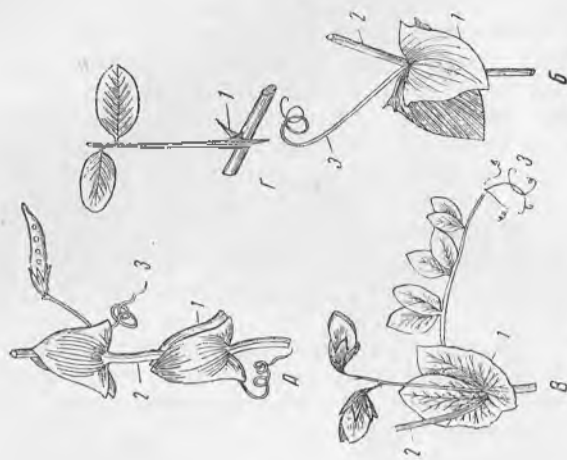


Рис. 223. Разнообразные формы прилистников; листовидные прилистники — А чины, В — гороха (*Pisum sativum*); В — часть побега белой акации (*Robinia pseudacacia*) с нижней частью перистого листа и двумя его прилистниками, превращенными в колючки.

1 — прилистники, 2 — стебель, 3 — листової усик, прилистники заменяют листовую пластинку.

бое сопротивление течению воды, легко изменяют свое положение в водной среде и не разрываются силой течения воды. Надводные листья имеют совершенно другое строение. У них хорошо развита стреловидная пластинка листа. У растений стрелолиста, живущих по берегам различных водоемов, т. е. в более сухих местообитаниях, число стреловидных (т. е. воздушных) листьев увеличивается, а лентовидные листья развиваются в малом количестве.

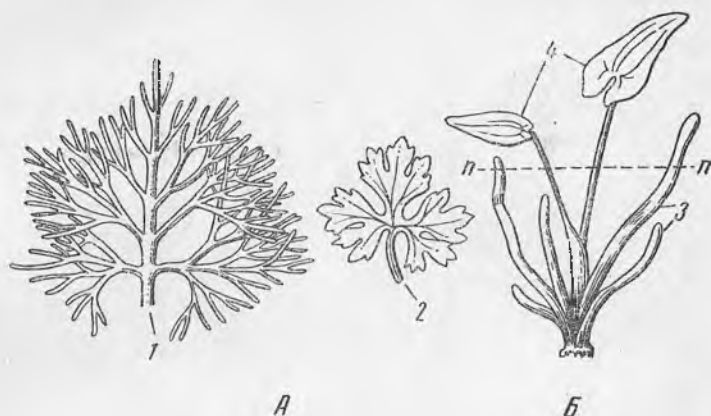


Рис. 224. Разнолистность (гетерофиллия). А — отдельные листья водяного лютика, из которых один (1) подводный, а другой (2) воздушный; Б — тесьмовидные (3) листья стрелолиста и (4) его же — воздушные (стреловидный и сердцевидный), *н-н* — поверхность воды.

Листорасположение. Листья на стебле располагаются последовательно в известном порядке по отношению друг к другу. Это влечет за собой и правильное расположение пазушных ветвей.

Если листья располагаются по одному в каждом узле, то такое листорасположение называется **очередным**, **попеременным** или **спиральным** (рассеянным), а листья — **очередными**. При расположении по несколько листьев в узле образуется **мутовчатое** листорасположение. Если на узле развиваются два листа, расположенные друг против друга, то такое расположение называют **супротивным**, а листья **супротивными** (рис. 225). Междоузлия могут быть при этом различной длины. Иногда в узлах с супротивными листьями сильное развитие получают прилистники, становясь листовидными как у подмаренника, ясменника, в силу чего получается вид мутовчатого расположения листьев. Такая мутовка называется **ложной**.

При спиральном расположении листьев порядок расположения можно установить, если соединить спиральной линией места прикрепления листьев. Тогда отрезок окружности между двумя соседними по расположению листьями составит угол расхождения между ними. Если начатую спираль продолжить и через место прикрепления ли-

ствоветсв довести до соответствующего листа, сидящего на одной линии (ортостихе) с первым, то получим спираль, которая носит название основной, или генетической, спирали. Листья, расположенные на ней, составляют цикл листьев в спирали (рис. 226). Число листьев в спирали может быть различно, что определяет угол расхождения между ними. Эту закономерность можно выразить дробью, в числителе которой будет число оборотов спирали, а в знаменателе число листьев в цикле, например, $1/2$, $1/3$, $2/5$, $3/8$.



Рис. 225. Расположение листьев. А — супротивное листорасположение у чистеца (*Stachys palustris*); Б — очередное листорасположение у дуба (*Quercus*); В — мутовчатое листорасположение у вербейника (*Lysimachia vulgaris*).

При взаимном расположении листья ориентируются по отношению направления лучей света так, чтобы на поверхность листа попал максимум света. Поэтому получается, что листья образуют в своем расположении общую зеленую поверхность, которая составлена из пластинок отдельных листьев, что получается в силу неодинаковости размера пластинки листьев, их несимметричности, разной длины и разного отгиба черешков. При таком расположении листья не затеняют друг друга. Такое расположение называется **мозаичным** (рис. 227).

Мозаичное расположение представляет собой результат светочувствительности листьев, благодаря которой они принимают наиболее благоприятное положение по отношению к свету. Способность изгибаться в зависимости от направления света носит общее название **фототропизма**. При помощи этих фототропических движений листья меняют свое положение, образуя листовую мозаику.

Долговечность листа и опадение. У большинства растений умеренной зоны листья развиваются весной и опадают осенью. Они называются **опадаящими**, а растения — **листопадными**. У других растений листья сохраняются в течение нескольких лет. Такие многолетние листья называются **остающимися**, а растения — **вечнозелеными**, например, сосна, ель, брусника и др.

Метаморфоз. До сих пор мы рассматривали строение обычных, нормальных листьев, выполняющих функции фотосинтеза, транспирации и дыхания. У многих растений лист изменяется иногда до неузнаваемости, приспособляясь к выполнению других функций.

У древесных и кустарниковых растений нашего климата за небольшим исключением (например, крушины, калины) верхушечные

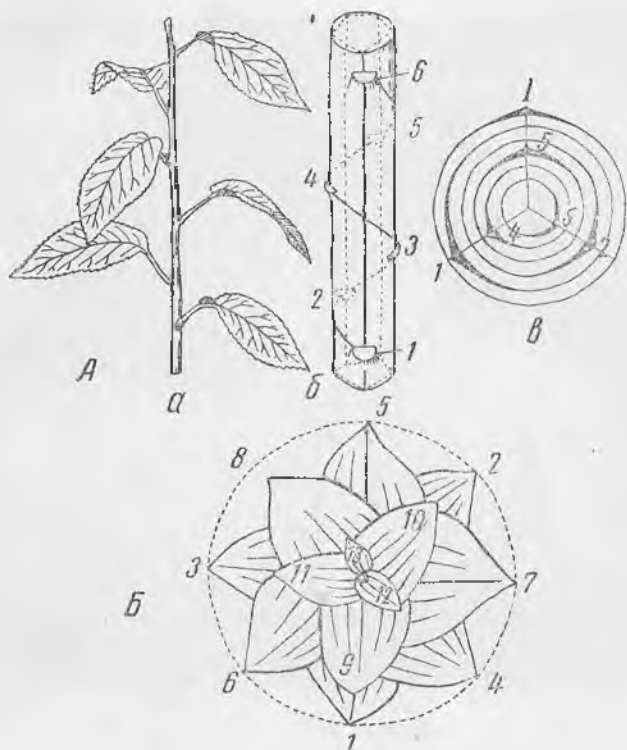


Рис. 226. Схемы и диаграммы спирального расположения листьев на стебле. А — спиральное, или очередное, расположение листьев черемухи (пятирядное) по пяти листьев от 1 до 6 на ортостихе; а — ветка черемухи, б — схема расположения листьев, в — диаграмма спирального $\frac{1}{3}$ листорасположения, г — ортостихи; Б — спиральное восьмирядное расположение ($\frac{2}{3}$) подорожника, листья 1, 9 и т. д., 2, 10 и т. д., 3, 11 и пр. образуют 8 ортостих.

и пазушные почки покрыты широкими, короткими бурыми чешуями, иногда склеенными камедью. Эти чешуйки защищают зачаточные листья от испарения, резкой смены температур и других неблагоприятных влияний. Эти измененные защитные листья называются почечными, или покровными, чешуйками. Они образуются вследствие недоразвития листьев.

Очень распространено превращение всего листа или части его в колючку (рис. 228). В колючку может превратиться средняя

жилка листа у трагантовых астрагалов, которая после опадения листочков остается в виде колючки; колючками часто оканчиваются жилки листа (у чертополоха, у падуба и других растений) или же превращаются в колючки пластинки листа, например, у барбариса и крыжовника (рис. 229). В сильные колючки превращаются листья у кактусов (рис. 230), представляя собой пучок из 3—7 колючек; в

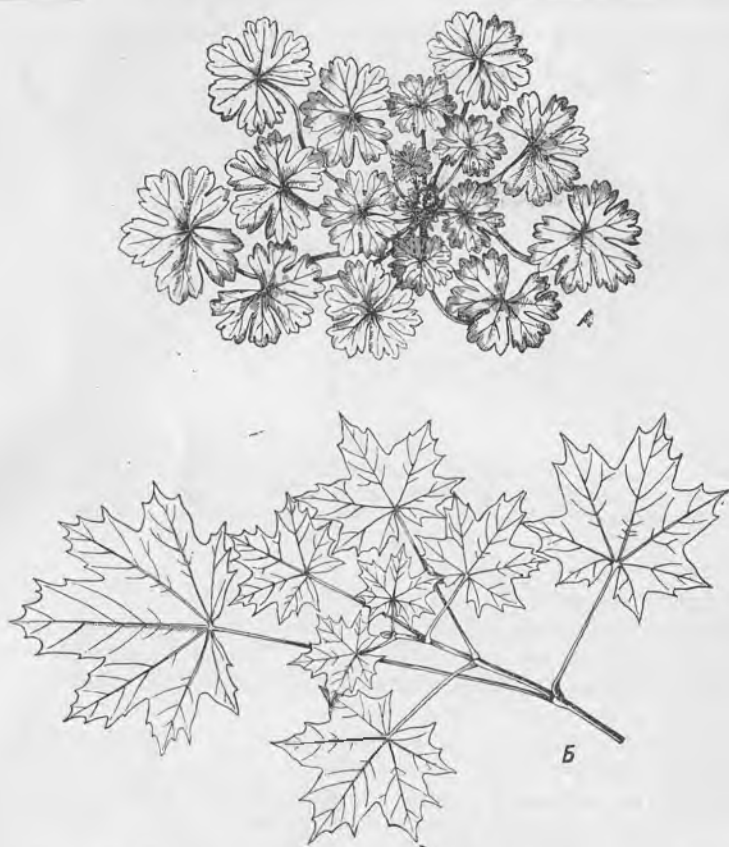


Рис. 227. Мозаика листьев. А — розетка листьев герани; Б — ветка клена.

пазухах таких видоизмененных листьев развиваются укороченные побеги с обычными листьями. Часто в колючки обращаются прилистники листа, образуя справа и слева у основания черешка колючки, как у белой акации, караганы, каперцев и др.

Некоторые растения имеют листья, которые служат им приспособлением для удержания на подпорке. Тогда лист или целиком обвивается вокруг подпорки (*Corydalis claviculata*), или лишь своим черешком (как у настурции, ломоноса). Иногда весь лист или часть

его принимает форму нити, завивающейся вокруг подпорки. Такой видоизмененный лист, или часть его, называется у с и к о м.

У гороха, горошка, вики в усик обращается последний листочек. У чины боковые листочки не развиваются, средняя жилка становится усиком, а прилистники, разрастаясь, выполняют роль листьев. У тыквенных первый лист пазушной почки целиком превращается в

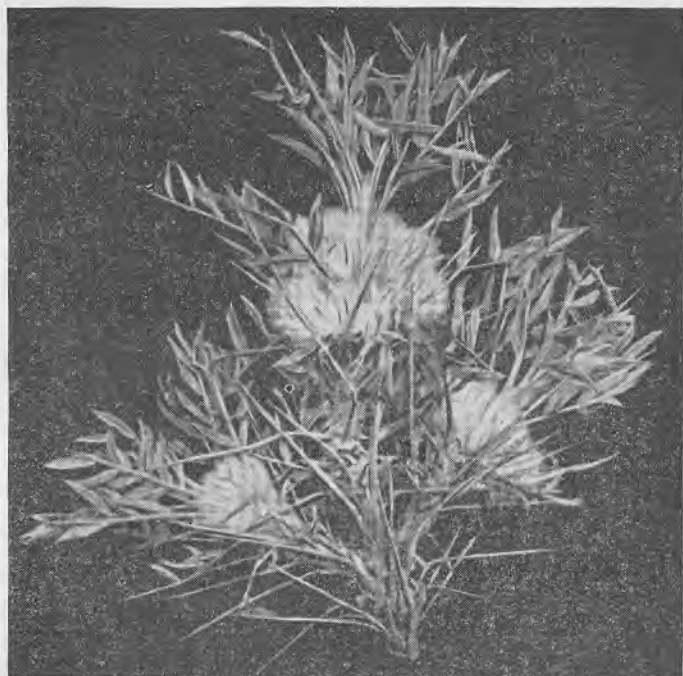


Рис. 228. Превращение главного черешка перистосложного листа трагаканта (*Astragalus ruscosephalus*) в колочку.

ветвистый усик. Ветки его соответствуют боковым жилкам. У некоторых растений на усиках иногда развиваются присоски (у *Vignonia carpeolata*). Вообще листовые усики очень похожи на побеговые и выполняют ту же роль — поддержание слабого стебля растения на подпорке.

Очень распространенное изменение в строении листа наблюдается у австралийских акаций. Черешок их листа превращается в пластинку, исполняющую физиологическую роль листа. Такое образование называется ф и л л о д и е м. Первые листья проростка акации развиваются как перистые или сложнолистные (свойственные многим бобовым). Выше они, изменяясь, постепенно переходят в филлодий. Филлодий имеется у одного из видов чины нашей южной флоры (*Lathyrus nissolia*).

Одно из самых распространенных изменений листа — это превращение его в сидящие на донце, т. е. на укороченном стебле, чешуи луковиц, в которых отлагаются запасные питательные вещества (рис. 231). Как только луковица начинает развиваться, донце ее удлиняется. Появляются зеленые листья. Запасные питательные вещества толстых, сочных бесхлорфильных листьев истощаются и



Рис. 229. Постепенный переход пластинки листа барбариса в колючку и превращение прилистников в колючки у акации. А — ветвь барбариса (*Berberis vulgaris*); Б — лист акации (*Acacia eburnea*).

превращаются в пленчатые чешуи. В пазухе самой молодой чешуи в это время закладывается новая почка, которая затем становится новой луковицей.

У некоторых растений пластинки листа набиваются крахмалом, утолщаются и становятся органом хранения запасов.

У растений, живущих в засушливых условиях с периодически выпадающими дождями, развивается особый тип мясистых листьев (растения — листовые суккуленты) с водоносной паренхимой. Таков, например, лист алоэ. Клетки паренхимы крупные, округлые или овальные, бесцветные и наполнены раствором, содержащим слизь, органические кислоты (в содержимое входит и особый алкалоид «алоин»). Эта водоносная ткань защищена снаружи толстым слоем кутикулы. С листом алоэ сходно строение листа агавы.

Иногда лист приобретает форму мешка, куда собирается дождевая вода, которую высасывают придаточные корни, отходящие от стебля у основания листа, например у тропического растения дишидии (рис. 232).

Существуют растения-хищники, у которых лист приспособлен для улавливания и растворения особым ферментом, сходным с пепсином

желудка, тела пойманных животных, а также для всасывания листом этого раствора. От всасывания этого рода пищи растение получает дополнительное питание, особенно азотистыми веществами, которых недостает в организме растений, живущих на торфяной почве, на болотистой и вообще на почве, бедной солями азотистых соединений. К растениям-хищникам относится целый ряд видов из раз-



Рис. 230. Превращение листьев кактуса в колючки.

личных семейств: росянковые, непентесовые, пузырчатковые, саррацениевые и др. Приведем несколько примеров. Представителем таких растений-хищников является часто встречающаяся у нас в СССР на торфяных болотах росянка (*Drosera*). Прикорневая розетка этого небольшого растения состоит из черешковатых листьев с округлой пластинкой, верхняя поверхность которой покрыта бурыми булавовидными железками на длинной ножке, состоящей из проводящего лучка с тонкой трахеидой. Булавовидная железа выделяет клейкое вещество, блестящее на солнце наподобие росы. Поэтому растению дали название росянки. Насекомые, попав на лист, прилипают к железкам. От раздражения соседние железы наклоняются в сторону насекомого и прижимают его к листу. Из железок выделяется пищеварительный сок, сходный с пепсином, который расщепляет белок тела насекомого до аминокислот, всасываемых другими железами листа и используемых для питания растения. После окончания этого процесса железы расправляются и готовы для поимки нового насекомого (рис. 233, Б).

У других растений (*Diopaea*) на крылатом черешке развивается пластинка листа с двумя округлыми лопастями, расположенными друг к другу своими плоскостями под прямым или острым углом. По краю листа сидят длинные зубцы. На верхней поверхности листа посредине лопастей находятся три чувствительные щетинки. Насекомое, попав на лист, раздражает чувствительные щетинки. Дольки

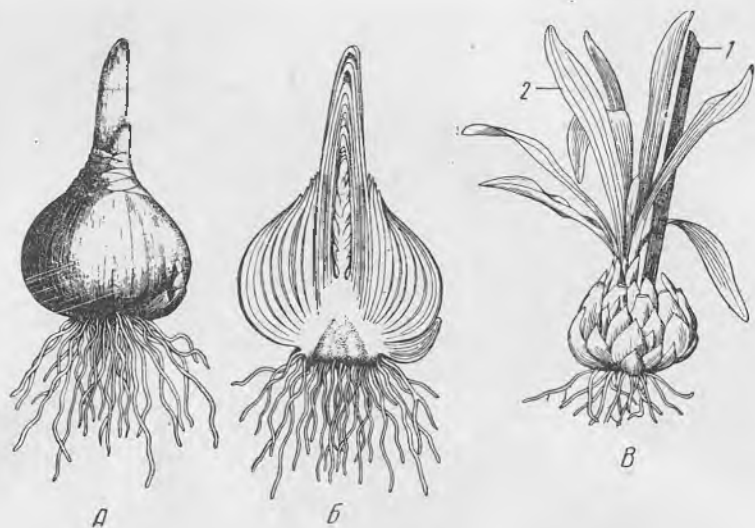


Рис. 231. Запасные чешуйки (листья) луковиц гиацинта (А, Б) и лилии (В). У последней виден засохший цветоносный стебель (1) прошлого года и вновь развившиеся листья (2).

листа быстро захлопываются, зубцы заходят друг за друга, и насекомое, попавшее между ними, переваривается. Затем пластинка листа вновь принимает прежнее положение.

У нашей пузырчатки, плавающей в озерах и прудах, пластинка листа сильно рассечена на тонкие дольки. Часть ее листа превращена в пузырек, имеющий входное отверстие в виде клапана со щетинками. Животные (рачки, мальки), нажав на клапан своим телом, легко попадают в отверстие и затем в полость пузырька, где на стенках имеются четыре пищеварительные железы. Выход из этой «ловушки» невозможен из-за жестких волосков и неоткрывающейся створки клапана. Животное оказывается пойманным, переваривается и используется растением для питания (рис. 233, Г).

У непентесов — эпифитных*растений влажных тропических лесов Азии — лист претерпевает наиболее сильное изменение при приспособлении его к улавливанию насекомых. Черешок непентеса в основании имеет листовидное расширение, затем продолжается в виде шпура, который способен обвиваться вокруг подпорки. Конец черешка расширяется и образует кувшинообразную полость. У отверстия

этой полости расположен маленький округлый лист, служащий крышечкой кувшинообразной полости. На дне полости выделяется жидкость. Насекомое, попав в полость, пытается вылезти оттуда, но не может удержаться на ее скользких стенках и падает на дно, где, оказавшись в жидкости, переваривается. Насекомое привлекается пестроокрашенной крышечкой и стенкой кувшина (наподобие цвет-

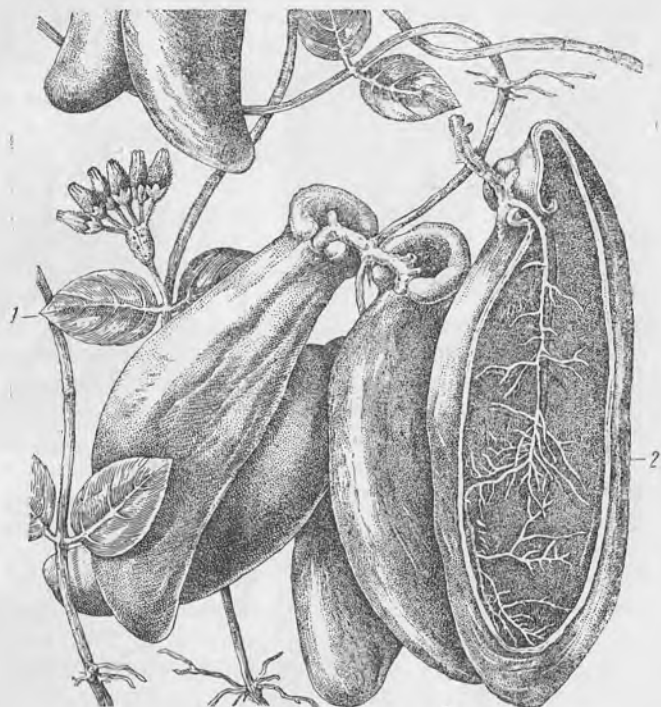


Рис. 232. Обыкновенные (1) и мешковидные (2) листья дишидии (*Dischidia Rafflesiana*), служащие для сбора воды, высасываемой придаточными корнями, расположенными внутри полости мешковидных листьев.

ка), а затем сахаристой жидкостью, выделяемой краем кувшина. Сев на край кувшина, насекомое, увлекаясь сахаристым соком, попадает внутрь, откуда уже не может выбраться (рис. 233, В, Г).

Листья петрова креста, паразитирующего на корнях орешника (лещины *Corylus*), изогнуты так, что верхняя часть бесхлорофильного листа загнута вниз. Вследствие этого образуется несколько полостей, покрытых изнутри железами. Попавшие в полость листа животные перевариваются с помощью этих железок (рис. 233, А).

Все растения, питающиеся насекомыми, — обычно зеленые, и питание насекомыми, как добавочное, служит им для пополнения недостающего в их пище азота, что так обстоятельно доказано Дарвинным

в его опытах с насекомоядными растениями. Он показал, что растения (из насекомоядных) достигали лучшего роста и развития по сравнению с другими подопытными растениями, которые росли без



Рис. 233. Листья насекомоядных растений. А — подземный лист петрова креста (*Lathraea squamaria*) с изогнутой пластинкой, образующей полость в продольном разрезе; внутри полости по стенке расположены железки, переваривающие попавших в полость мелких животных, слева часть кожицы внутренней полости с головчатыми и щитовидными железками; Б — листья росянки (*Drosera rotundifolia*) с железками на их поверхности, выделяющими клейкое кислое вещество, а также пептонизирующее вещество; слева — вид сбоку, справа — вид сверху; В — черешок листа непентеса (*Nepenthes robusta*) с кувшинообразнымместилищем и пластинкой листа в виде крышечки на конце листовидного расширения в основании черешка — общий вид растения ($\frac{1}{3}$ нат. вел.); Г — кувшинчик с поднятой крышечкой, через вырез в кувшинчике видна жидкость, выделенная железками листа, в которой перевариваются упавшие в нее животные; Д — пузырчатка (*Utricularia vulgaris*).

1 — полость, 2 — головчатые железки, 3 — щитовидные железки, 4 — лист с несколькими пузырями, 5 — часть листа с пузырьком (увел. в 6 раз), 6 — пузырек в разрезе с полостью (7), заслонкой (8).

дополнительного питания в том случае, когда он давал им насекомых и кусочки мяса.

Определение понятия о листе как органе. Лист мы можем назвать боковым хлорофиллоносным органом оси побега, имеющим dorso-ventральное (спинно-брюшное) строение, выполняющим функции ассимиляции и транспирации. В процессе приспособительного метаморфоза лист может изменяться вследствие выполнения других функций, как то: хранения запасов, покрова и защиты (околоцветник, почечные чешуи), прикрепления побега (например, усики горохов), размножения (тычинки и пестики цветковых растений) и т. д.

Анатомическое строение типичного листа. Типичный, т. е. наиболее часто встречающийся, лист состоит из пластинки, черешка и прилистников. Самая характерная часть листа — пластинка (см. рис. 213).

Пластинка листа анатомически состоит из мякоти, системы жилок, или проводящих пучков, и эпидермиса, покрывающего лист. Верхняя сторона пластинки по своему строению отличается от нижней. Верхняя сторона листа, обращенная непосредственно к свету, обычно гладкая, покрыта ровным слоем кутикулы, отчего поверхность листа становится как бы лакированной. Нижняя сторона листа обычно матовая, часто покрыта волосками, отчего становится бархатистой. У многих растений часто нижняя сторона мало отличается от верхней.

Для эпидермиса листа характерно наличие устьиц, но часто на верхней поверхности листа их бывает небольшое количество или же они совсем отсутствуют. По данным Заленского, у осокоя на 1 кв. мм на нижней стороне 115 устьиц, а на верхней 20, у картофеля — на нижней стороне 263 устьица, а на верхней их совсем нет.

На поперечном срезе листа видно, что между эпидермисом верхней и нижней стороны листа, расположена наиболее характерная для листа ассимиляционная ткань, или мезофилл, состоящая из живых клеток, содержащих хлорофилловые зерна.

Верхняя часть мезофилла, примыкающая к эпидермису верхней поверхности листа, состоит из одного или нескольких рядов паренхимных клеток, вытянутых в поперечном направлении по отношению к длине листа. Эти удлиненные клетки плотно примыкают друг к другу. Они густо заполнены хлорофильными зернами, лежащими в постенном слое цитоплазмы. Эта верхняя часть мезофилла играет большую роль в процессах ассимиляции, нежели нижняя рыхлая его часть. Верхнюю часть мезофилла называют столбчатой, или палисадной, тканью, что соответствует форме и взаиморасположению клеток.

Нижний слой мезофилла, или мякоти, листа состоит из округлых или неправильной формы клеток. Для него характерно рыхлое расположение клеток, сильное развитие межклетников и более бедное содержание хлорофилловых зерен в клетках. Его называют губчатой паренхимой. Нижние межклетники губчатой ткани способствуют более легкому проникновению в мезофилл воз-

духа, поступающего, главным образом, через устьица нижней поверхности листа, где они сосредоточены обычно в большем количестве. Через межклетники и устьица выходит из листа водяной пар. Хотя вода испаряется всей поверхностью листа, однако кутикулярное испарение значительно слабее устьичного.

Клетки палисадного слоя выполняют функцию фотосинтеза.

Под палисадным слоем расположены так называемые собирающие клетки. Они имеют воронкообразную форму и своей широкой стороной соприкасаются с 2—3 палисадными клетками. От последних поступают в собирательные клетки выработанные питательные вещества, откуда они переходят через почти бесцветные клетки, прилежащие к проводящим пучкам, во флоэмную часть этих пучков. Собирательные клетки или непосредственно примыкают к пучку, или через посредство облекающих пучок особых клеток, называемых обкладочными (см. рис. 77).

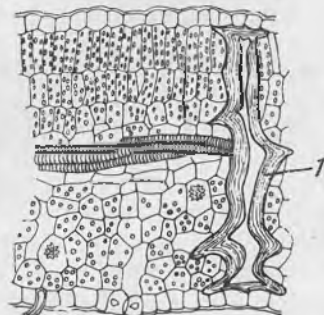


Рис. 234. Часть листа чайного куста (*Thea*). 1 — склеренхимо-каменная клетка. (По В. Л. Комарову).

Проводящие пучки, или жилки, пронизывают мезофилл листа по всем направлениям, образуя густую сеть анастомозов.

Проводящие пучки снабжают лист водой и растворами солей, а образуемые клетками палисадной ткани пластические вещества переходят во флоэмную часть пучка и оттекают по ней к основным частям растения.

Ксилемная часть пучка расположена сверху, а флоэмная — снизу пластинки листьев.

Проводящие пучки листьев обычно закрытые. Лишь пучки главных жилок листьев некоторых деревьев, а также листьев зимующих и многолетних бывают открытыми. Отходящие от главной жилки боковые постепенно утончаются. В пучке при этом исчезают ситовидные трубки, затем сосуды, и остаются лишь трахеиды. Жилки листа, кроме проводящей, выполняют и механическую роль, служа опорой листу. Жилки укрепляются развитыми вокруг пучка механическими клетками. Механическую роль выполняют также склеренды — каменные клетки, расположенные в мезофилле листьев некоторых растений (рис. 234).

Некоторые проводящие пучки, доходя до края листа, заканчиваются, примыкая непосредственно к водоотделительному аппарату — гидатоме.

В мезофилле некоторых листьев (например, верблюжьей колючки) развиты одиночные крупные клетки — идиобласты, содержащие воду. Эти клетки у других растений иногда содержат дубильные вещества, кристаллы оксалата кальция, эфирные масла и другие продукты секреторной деятельности организма.

Под верхним эпидермисом некоторых листьев развивается водоносная гиподерма.

Вообще строение листа сильно изменяется под влиянием условий. Вместо дорзовентрального он может быть изолатеральным, или равносторонним, как, например у эвкалиптов, многих бобовых и других растений, растущих в условиях яркого освещения. Даже на одном растении, например в кроне дерева, листья могут иметь разную структуру, в том случае когда у теневых листьев совсем не развивается палисадный слой.

Особенно сильные изменения происходят в строении пластинки листа у растений, обитающих в засушливых условиях.

В пластинке таких листьев увеличивается длина жилок на единицу поверхности, число устьиц, сильнее развивается палисадная ткань и сохраняется, или совсем не развивается, губчатая, слабее развиваются межклетники, размер клеток уменьшается, стенки клеток эпидермиса уплотняются и т. д.

Анатомическое строение черешка листа сходно с первичным строением стебля. В нем проводящие пучки располагаются полукольцом. Средний пучок, переходящий в главную жилку пластинки листа, крупнее остальных. Ближе к основанию черешка проходящие пучки меняют свое расположение из полукольцевого в плоскостное.

ПОБЕГ

Морфологическое определение. Побегом называется часть тела растения, состоящая из стебля с расположенными на нем листьями, развитыми в той или иной мере. Многообразие формы побега зависит от формы, степени развитости стебля и листа. В зависимости от изменений, претерпеваемых стеблем и листом, изменяется и побег, как их производное. Часть побега, несущая лист, называется узлом, так как на этом месте стебель несколько вздут, а часть стебля, расположенная между узлами, называется междоузлиями. Побег, таким образом, состоит из чередующихся узлов и междоузлий. Нижнее междоузлие простирается от основания стебля, т. е. от корневой шейки до первого листа, или узла, а верхнее междоузлие — от последнего узла до верхушки побега.

Онтогенез. Зачаточный побег является частью зародыша, заключенного в семя, и состоит из семядолей, стебелька и почечки. Стебелек и почечка представляют собой зачаток главного побега. При росте побег обычно принимает вертикальное направление, т. е. обратное росту корня. Это явление носит название отрицательного геотропиза. При росте побега почечка становится верхушечной почкой. Пригнутые вначале к верхушке побега зачаточные листья верхушечной почки защищают коническую верхушку стебля, называемую конусом нарастания, а также молодые верхние листья, от вредных воздействий окружающей среды (рис. 235).

По мере роста побега листья верхушечной почки увеличиваются

в размерах. Их верхняя сторона растет быстрее нижней, и они отгибаются наружу.

В пазухах первичных бугорков листьев верхушечной почки закладываются вторичные бугорки, которые по мере развития превращаются в боковые, или пазушные, почки, из которых затем развиваются боковые побеги, или ветви.

Почки. Почки (рис. 236) как верхушечные, так и боковые, или пазушные, представляют собой зачаток побега с укороченными междоузлиями и зачаточными листьями. Пазушные, или боковые, почки, расположенные в пазухе листьев, называются также *глазками*. Пазухой листа называется угол между листом и стеблем, в котором расположена почка. Лист, в пазухе которого расположена почка, называется *кроющим*, или *подпирающим*.

Если в пазухе листа имеется несколько почек, расположенных по длине побега, их называют *вертикально рядовыми*, или *серийными*, а расположенные поперек называют *горизонтально рядовыми*, или *коллатеральными*. Эти боковые почки иногда образуются вне пазухи листа, и тогда они называются *внепазушными*.

Почки, как зачаточные побеги с укороченными междоузлиями и зачатками листьев, могут закладываться, кроме пазухи, на любом месте стебля, листа побега и на корне. В последнем случае из них развиваются отпрысковые побеги,

или отпрыски. Они возникают обычно без всякой морфологической правильности расположения их по отношению к листьям побега. Отпрысковые почки отличаются от нормальных почек, обуславливающих форму побега,— это *придаточные почки*. Они могут

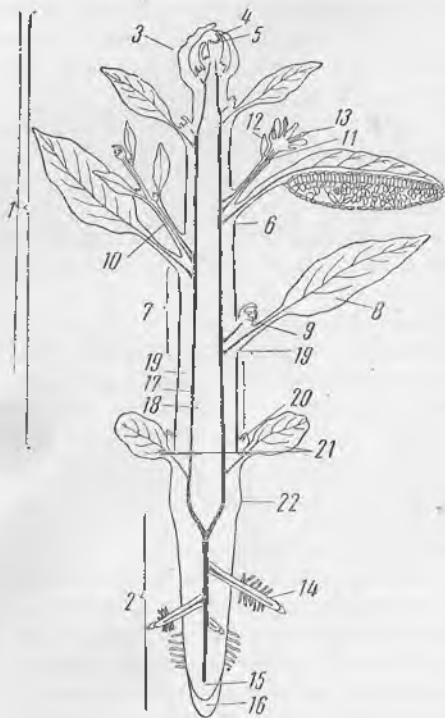


Рис. 235. Двудольное растение и его части (схема).

- 1 — побег, 2 — корень, 3 — верхушка побега с зачаточными (4) листьями и конусом нарастания (5), 6 — узел, 7 — междоузлие, 8 — кроющий лист, 9 — пазушная, или боковая, почка, 10 — пазушная, или боковая, ветвь, 11 — цветonoсный побег (цветonoс) с с прицветным листочком (12) и цветком (13), 14 — боковой корень с корневыми волосками, 15 — кончик корня, 16 — чехлик, 17 — проводящие сосуды, 18 — сердцевина, 19 — покровные ткани (эпидермис, кора), 20 — почка в пазухе семядольного листа (21), 22 — корневая шейка

быть внеродного происхождения, т. е. образовываться из поверхностных тканей органа, или внутриродного происхождения, когда они образуются из элементов внутренних тканей растения, например, из перидикла, или камбия. Побег, возникающий из такой почки, называется **придаточным**. Придаточные почки образуются часто при искусственном срезании веток, например при стрижке декоративных деревьев и кустарников. На срезе образуется валик (наплыв), несколько выше его развиваются придаточные почки. Из этих почек развиваются придаточные побеги. То же наблюдается и при порубках, когда на пне возникает пневая поросль. Придаточные почки и побеги возникают на месте повреждения стебля уколом насекомого или развития паразитного гриба. На этом месте возникает несколько побегов — ведьмина метла или громовой куст. Иногда они носят название **ивовых розеток**. Свойство побега и стебля образовывать придаточные побеги, отпрыски используется при вегетативном размножении.

Если в одном месте зарождается множество почек, то они, развиваясь, сливаются вместе и образуют побег с фасцированным стеблем, который становится уплощенным.

Придаточные почки нельзя смешивать со спящими почками. Спящие почки — это нормальные почки, но остающиеся на долгое время неразвитыми в побег. При утолщении стебля они ежегодно нарастают своей осью на толщину прироста стебля. При обламывании ветви или вымерзании ее, ниже расположенные на побеге спящие почки начинают развиваться и образуют волчки, или водяные побеги (например, на толстых ветвях дуба, вяза, клена, тополей, плодовых деревьев и на других древесных растениях). Водяные побеги иногда принимают участие в развитии пневой поросли.

Выводковые почки образуются благодаря отложению питательных веществ в листьях при соответствующих в связи с этим изменениях почки. Почки эти легко отделяются от материнского растения. Они служат для вегетативного размножения растения. Выводковые почки развиваются в пазухах листьев: у лилий (*Lilium bulbiferum*), зубянки (*Dentaria bulbifera*), в соцветиях лука, мятлика и других растений (см. рис. 139).

Почкосмыкание и листосложение. Развивающиеся под чешуями почки листья в начале своего роста обычно свернуты, или сложены, что называется **листорасположением**. Расположение листьев по отношению друг к другу в почке называется **почкосмыканием**.

Листосложение бывает плоское, если лист не свернут (сирень, ясень), складчатое, когда он сложен вдоль (дуб, бук), согнутое, когда он сгибается поперечно и его верхняя половина прилегает к нижней (борец), многократно складчатое, или опахальное, когда лист складывается многократно наподобие веера (пальма, береза, ива, виноград, смородина), завер-

нутое, если обе половинки его скручены внутрь, т. е. к верхней поверхности (тополь, груша, бузина), а если наружу, то сложение получается отвернутое (шавель, гречиха). Если лист завернут в трубку, то говорят о свернутом листосложении (слива, барбарис) (рис. 237).

В почке, по отношению друг к другу, листья располагаются различно. Если они, касаясь, не покрывают друг друга, то почкосмыкание называется створчатым; если внешний круг листьев прикрывает внутренний их круг, то почкосмыкание называют черепитчатым; если при этом листья имеют пяти-

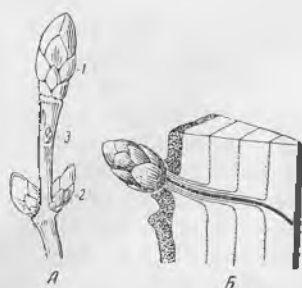


Рис. 236. Почки растений. А — зимние почки; Б — спящие почки и подрастание их оси (стебля) по годам.

1 — верхушечная почка, 2 — пазушная, 3 — придаточная.

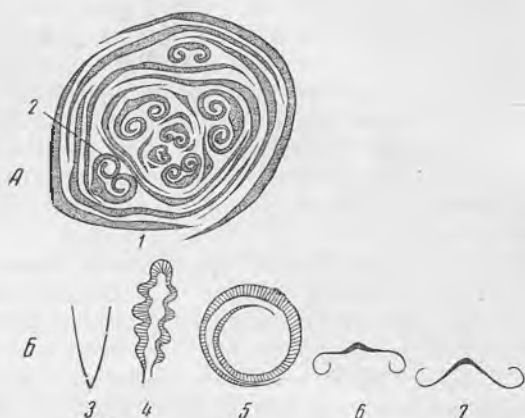


Рис. 237. Листосложение. А — поперечный разрез через почку тополя черного (*Populus nigra*). Почечные чешуйки расположены черепитчато, зеленые листья имеют завернутые края (листосложение), у каждого листа имеется по два прилистника (увел. 15); Б — способы листосложения.

1 — почечные чешуйки, 2 — зеленые листья, 3 — простое, или двоянное, листосложение (у липы), 4 — опахальное (у ольхи), 5 — трубчатое (у вишни), 6 — завернутое (у тополя, груши), 7 — обратно завернутое, или отвернутое, (шавель, гречиха).

рядное расположение, то получается почкосмыкание пятерное. Когда наружный лист охватывает обеими половинками внутри расположенные листья, то такое почкосмыкание носит название объемлющего; если каждый лист почки своею половиною пластинки прикрывает соседнюю, то такое почкосмыкание называется полувобъемлющим (рис. 238).

Ветвление побега. Из каждой пазушной почки может вырасти боковой побег, верхушка которого также заканчивается почкой, дающей начало новому побегу. Таким образом, побег становится разветвленным. Если молодые, вновь возникающие побеги короче первичного, то при таком ветвлении растение приобретает форму конуса. Чем скорее перестают расти вторичные побеги, тем более острой получается форма этого конуса.

Но главный, или первичный, побег может отставать от вторичных в своем росте, и конус становится более притупленным, что свойственно обычно кустарникам.

Все побеги, образующиеся в процессе ветвления, называются ветвями первого, второго и последующих порядков. Небольшие ветви называются ветками.

Преобладают два способа ветвления: моноподиальный и симподиальный (см. стр. 191).

Моноподиальный способ ветвления (стр. 91) свойствен некоторым нашим древесным и кустарниковым растениям, например, осине, дубу, буку, клену, а также и хвойным. Симподий, или сим-

подиальное (попеременное) ветвление характерно для липы, вяза, граба, орешника, ивы, березы и других древесных пород.

Развилки, или ложную дихотомию, или ложнодихотомическое (ложновильчатое) ветвление, можно видеть, например, у сирени, омелы, бузины.

Эти же способы ветвления свойственны и травянистым растениям, но они труднее у них различаются.

Метаморфоз. Очень часто в процессе приспособления к различным условиям существования побеги претерпевают сильные изменения, так что нелегко установить их настоящую природу и происхождение. Меняется не только их форма, но и функция.

Широко распространенным изменением побега является его превращение в корневище — подземный побег, приспособленный для отложения и хранения запасных питательных веществ и для вегетативного размножения растения. По внешнему виду корневище узнается потому, что на нем листья не достигают нормального развития и замечаются лишь в виде слабых зачатков чешуй. На поверхности корневища, в его кожистых устьищах не развиваются. От корня корневище отличается отсутствием чехлика, а также и тем, что на своем конце всегда несет верхушечную почку. У некоторых растений не развивается при этом корней, и тогда корневище выполняет функции всасывания воды и почвенных растворов, покрываясь корневыми волосками наподобие корня. Часто корневище, образуя придаточные корни, продолжает свой рост, ветвась под поверхностью почвы в горизонтальной плоскости. Если некоторые промежуточные части корневища при этом отмирают, оно разъединяется и тогда образуются самостоятельные особи растения. Таким способом с помощью корневища растения обычно размножаются вегетативно, занимая

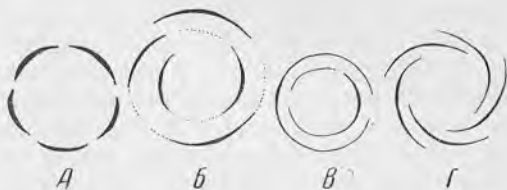


Рис. 238. Способы почкосмыкания. А — створчатое; Б — полуприкрывающее, или пятерное (два наружных листа свободны, третий прикрыт с одного края, а четвертый и пятый с двух краев); В — объемлющее, или обвернутое (у ириса); Г — полуобъемлющее, или полуобвернутое (у гвоздики, шалфея).

иногда обширные площади. Возникает множество особей, являющихся потомками одной особи. Это потомство носит название **клона**.

Корневища одних растений растут непрерывно под землей, не выходя на поверхность почвы, например, корневища сусака и других растений. Воздушные нормально развитые побеги их возникают как боковые ветви из пазух его недоразвитых листьев. Из этих же пазух и на следующий год в том же месте выходят новые побеги.

У других растений конец самого корневища выходит на поверхность земли и развивается в нормальный побег, отмирающий к осени. Но ближайшая пазушная почка разрастается в новый подземный побег, конец которого затем выходит на поверхность почвы. Развивается снова нормальный воздушный побег, который осенью также отмирает, и т. д. Таким образом, верхушка корневища отмирает, а ближайшая почка развивается. По существу у такого растения проявляется симподиальный рост. На корневище остаются следы от отмерших побегов. По следам, остающимся на корневище от отмерших побегов, можно определить величину нарастания корневища и его возраст, например у купены (рис. 239).

В анатомическом отношении корневище отличается от стебля тем, что в нем сильнее, нежели в стеблях, развита система покровных тканей, более утолщена первичная кора; сильнее развита паренхима с питательными запасами и, наоборот, слабее представлены механические ткани. Вторичная древесина в корневище двудольных отличается обилием паренхимы и слабым одревеснением клеточных стенок. В зависимости от условий обитания строение корневища изменяется. У осок, например развиваются воздухоносные каналы и крупные воздухоносные межклетники.

Выполняя функции хранилища запасов питательных веществ, главная ветвь подземного побега, или боковые (у некоторых растений), образуют **клубни**. Иногда при образовании клубней часть побега на протяжении нескольких междоузлий сильно вздувается, и его ткань пополняется запасными питательными веществами.

Клубни могут быть подземные и надземные. Они обособляются после созревания от растения и, образуя стебли и придаточные корни, развиваются в новую особь растения.

Клубни образуются различным способом. У картофеля утолщение и образование стебля происходит на конце длинного подземного побега (корневища), называемого **столоном**, или более короткого, как у земляной груши — **топинамбура**. Клубень у картофеля можно получить и на надземных ветвях стебля, если их хорошо затенить (рис. 240). Листья на клубне, как и на корневище, находятся лишь в виде чешуйчатых зачатков, в пазухах которых расположены почки, называемые **глазками**. У картофеля в пазухе чешуйки находится обычно три глазка в углублениях поверхности клубня, а у топинамбура, наоборот, на возвышениях. У других растений в клубень вздувается лишь одно междоузлие, его верхняя часть, например у цикламена, и несет только одну почку.

В морфологическом отношении клубни могут быть разного происхождения. У цикламена клубень образуется через разрастание подсемядольного колена. У других растений в образовании клубня

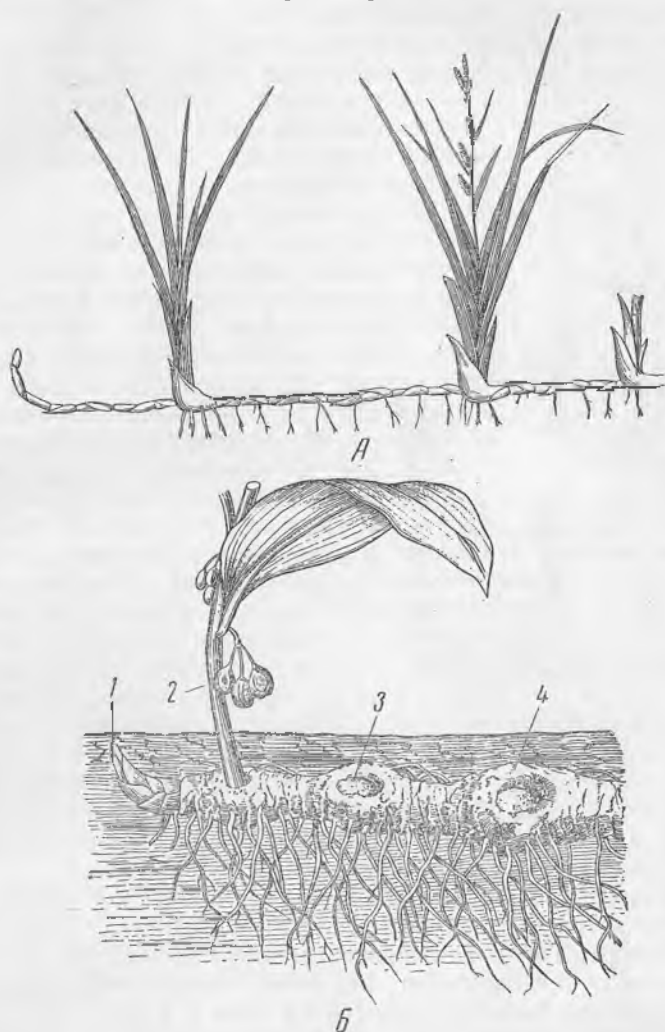


Рис. 239. Корневище. А — корневище осоки с чешуйчатыми листьями, придаточными корнями и воздушными побегами; Б — корневище купены (*Polygonatum multiflorum*). 1 — верхушечная почка, 2 — побег этого года, 3, 4 — следы побега прошлых лет.

принимает участие не только подсемядольное колено, но и часть корня, так что клубни у таких растений двоякого происхождения (стеблевого и корневого). Это «корнеплод», или клубневидный корень, как у моркови, редьки, репы, свекловицы.

Клубень некоторых растений образуется из пазушных почек надземного побега, как у живородящей гречихи (*Polygonum viviparum*) и у зубянки (*Dentaria bulbifera*), что дает возможность растению вегетативно размножаться.

Побеги часто изменяют свою форму потому, что листья у них недоразвиваются, их функции выполняет стебель, образуя филло-

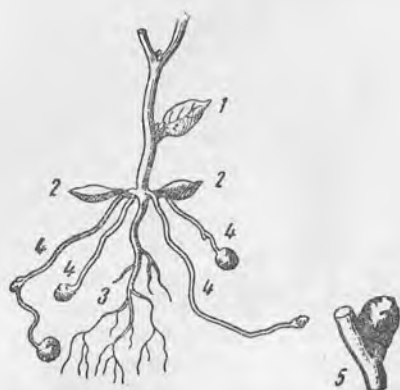


Рис. 240. Образование клубней картофеля у шестинедельного растения, выращенного из семени.

1 — лист на воздушном стебле, 2 — семядоли, 3 — корень, 4 — stolony с развивающимися на их концах клубнями, 5 — отрезок stolона с чешуйчатым листом, в пазухе которого развивается клубень.

кладии, или кладодии, которые являются утолщенными стеблями. Они развиваются в пазухе остающихся в зачаточном состоянии листьев. У спаржи, например, в пазухах листьев, остающихся зачаточными, развиваются безлистные укороченные ветви, исполняющие функцию листьев.

У некоторых растений филлокладии принимают форму листьев, располагаясь по обеим сторонам стебля. Но развитие на них цветков выдает их стеблевую природу, а также и их пазушное положение, например, у *Ruscus*, *Phyllanthus*, *Peireskia*. У других растений фотосинтез, т. е. основную функцию листьев, выполняет стебель, а листья скоро опадают, например, у испанского дрока (*Spartium junceum*), у джугунов —

неазиатских песчаных пустынь ((*Calligonum*), у кактусов, африканских молочаев, стапелий и т. д. Часто одновременно происходит и метаморфоз стеблей, они становятся мясистыми, содержат большое количество воды. Такие растения называются стеблевыми суккулентами в отличие от листовых суккулентов, у которых листья становятся сочными.

Очень своеобразно приспособительное изменение ветви, когда она превращается в орган прикрепления основного побега к той или иной опоре. Такие измененные тонкие спиральные ветки, служащие органом прикрепления растения, называются усиками, а побег такого растения становится лазающим.

В усик может превратиться одно междоузлие побега, очень удлиненное, как у страстоцвета (*Passiflora*), и тогда он не ветвится. В усик превращается иногда целая ветка, и тогда он становится ветвистым, как это имеет место у культурного и дикого винограда, у *Ampelopsis*, *Bignonia* и других растений (стр. 205).

В начале своего роста усик остается прямым, а затем верхушка усика приходит в круговое движение. В это время небольшое давление на усик, или даже прикосновение к нему, вызывает замедление роста со стороны прикосновения. Тогда усик благодаря продол-

жающемуся росту начинает с противоположной стороны плотно прижиматься к опоре и закручиваться вокруг нее. Свободная часть усика через некоторое время скручивается наподобие штопора, благодаря чему стебель приподнимается по направлению к опоре.

Усики ампелопсиса, бигонии вырастают по направлению к опоре и, достигнув ее, касаются ее поверхности. Кончики усиков заметно вздуваются и сплющиваются в ярко-красный кружок. При помощи этого кружка они прикрепляются к поверхности предмета, служащего им точкой опоры. Вероятно, что при этом вырабатывается клейкая жидкость или же они прикрепляются пневматически.

После прикрепления усик утолщается, скручивается штопором и притягивает растение к точке опоры. Затем усик подсыхает, но продолжает выполнять роль прицепки. Если усик не коснулся твердого предмета, он подсыхает и отмирает, а затем отпадает.

Усы и плети представляют собой стелющиеся надземные, укореняющиеся в узлах побеги. Если такие побеги имеют короткие междоузлия, они называются плетями, а побеги с удлиненными междоузлиями, как, например, у земляники, костяники и др., называются усами.

У многих наших деревьев (береза, плодовые деревья, осина и др.) некоторые ветви нарастают очень ограниченно и становятся короткими (рис. 241). Прирост их очень мал. Благодаря этому образуется густая крона. У многих плодовых растений, как яблоня, груша, на этих укороченных побегах развиваются цветки, а затем плоды, почему они и называются плодушками.

У других растений на укороченных побегах отмирает верхушечная почка, они засыхают и отпадают.

Разница между удлиненными и короткими ветвями особенно заметна у травянистых растений. Так, у земляники удлиненными побегами с зачаточными листьями являются усы. В узлах такого побега разрастаются розетки листьев, представляющие собой укороченный вертикальный побег земляники.

Луковица является укороченным видоизмененным подземным побегом. Она состоит из укороченного стебля, называемого донцем, на котором плотно расположены листья побега, превратившиеся в сочные и толстые чешуи, вместившие запасные питательных веществ. Только наружные из них — сухие и пленчатые —

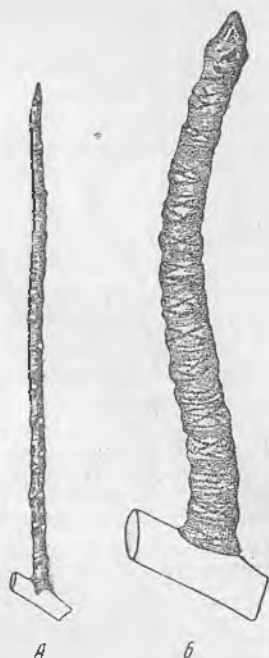


Рис. 241. Укороченные побеги. А — семнадцатилетний побег бука с короткими междоузлиями; Б — укороченный двенадцатилетний побег — «плодушка» яблони.

служат защитным покровом. Различают луковицы пленчатые, плотные (лук, спазинт), у которых наружные чешуи имеют вид сухих пленок, а внутренние мясистые плотно охватывают друг друга, и луковицы чешуйчатые (у лилий), или черепитчатые, у которых чешуи расположены рыхло, черепитчато. Некоторые чешуи луковиц в своих пазухах имеют дочерние луковицы, называемые детками, или зубками (например, у чеснока). Чешуи луковиц при возобновлении роста развиваются в зеленые листья, а почка на вершине донца развивается в стрелку или в побег. От донца отходят придаточные корни.

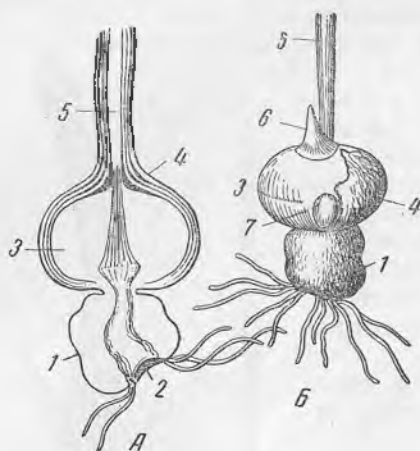


Рис. 242. Луковицеобразная шишка (клубнелуковица) шпажника (*Gladiolus*). А — продольный разрез через шишку; Б — внешний вид шишки.

1 — прошлогодняя шишка (участки стебля) со следом (2) отвалившегося участка стебля прошлого года, 3 — стеблевой участок этого года, вздутый в виде шишки, с одевающими его листьями (4). 5 — цветоносный стебель, 6 — заменяющая почка, 7 — почка-детка.

Чаще всего луковица является подземным побегом, но нередко случаи образования луковиц на той или иной части надземного побега, например, в соцветии, как у чеснока, у сорного лука, или в пазухах листа, как, например, у зубянки. В последнем случае луковицу можно считать почкой, которая развивается, так же как и детки, или зубки, в пазухе чешуй подземной луковицы. Луковки, опадая с побега, затем развиваются в новое растение, которое

таким способом (следовательно, вегетативно) размножается.

Клубнелуковица (рис. 242) является переходным образованием от корневища к луковице. Она развивается у зимовников, у шафранов, у шпажников (*Gladiolus*). Внешне она похожа на луковицу, но на продольном разрезе видно, что главную ее часть составляет короткое вздутое основание стебля. Листья внизу подсыхают и образуют покров клубнелуковицы.

Замечательное приспособительное изменение побега представляет собой цветок покрытосеменных растений, который далее рассматривается особо.

Происхождение побега. Микрофильный и макрофильный типы растений. Побег свойствен сухопутным растениям, и основным его признаком надо считать наличие листьев, расположенных на осевом органе — стебле.

Изучение древних ископаемых растений (псилофиты девона и силура) показывает, что структура первых сухопутных растений была очень проста и в основном в ней можно различать корневище с ризоидами и надземный цилиндрический орган — внешне нерас-

члененный, покрытый эпидермисом с устьицами, с примитивной проводящей системой и колосками спорангиев на вершине (см. рис. 161).

Такой примитивный стебель — телом — некоторых древних ископаемых растений из псилофитовых, например, ринии (*Rhynia*), горнеофитон (*Horneophyton*), имел способность дихотомически ветвиться.

Из дихотомически ветвящегося стебля при неравномерном развитии боковых стеблей возник другой способ ветвления, при котором сильнее разрастается то один, то другой из двух развилков. Из этого способа ветвления путем «перевершинивания» выработался симподиальный тип ветвления.

Телом одних растений, более примитивных, можно ставить рядом со слоевищем, поскольку он не имеет листьев. На теломе других ископаемых растений, например у астероксилон из псилофитовых, видны изменения вследствие появления на их поверхности мелких чешуевидных выростов — «листьев», сравнимых с листьями современных мхов, хвощей и плаунов, а также некоторых голосеменных, например, хвойных. Эти мелкие чешуевидные выросты никогда не разрастаются в крупный лист и не развивают сложной сосудистой системы, которая свойственна крупным листьям сухопутных растений. Проводящая система чешуевидного мелкого листа состоит из листового пучка. Но он не примыкает к проводящей системе теломы или только соприкасается с ней. Растения, имеющие такие чешуевидные мелкие листья, микрофиллы, называются микрофильными. Растения, обладающие крупными листьями, макрофиллами, с хорошо развитой сетью проводящей системы из сосудисто-волокнистых пучков, называются макрофильными.

Лист макрофильного типа растений имеет другое происхождение, нежели лист микрофильного типа растения. Он сформировался вследствие развития и сращивания ветвей теломы и образования — «плосковеток» (Козо-Полянский, 1927), т. е. приобретения спинно-брюшной симметрии. Таким образом, макрофильный лист произошел из стебля путем его уплощения. Этим объясняется развитие спорангиев на листе (вае) папоротника, а наличие на его черешке чешуевидных пленчатых выростов приравнивается к листьям-чешуйкам (микрофиллам) теломы, из которого через уплощение произошла вая папоротника.

Проводящие пучки макрофильных листьев непосредственно связаны с проводящей системой стебля и входят в ее состав. Из проводящих пучков сосудистой системы листа, входящих в стебель, складывается теперь его проводящая система, если рассматривать макрофильный лист, как видоизмененную (уплощенную) ветвь стебля. В силу этого значительная часть пучков, обслуживающих лист, представляет собой листовой след.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ. ЦВЕТОК, СЕМЯ, ПЛОД

ЦВЕТОК

Морфологическое определение, функции. Образование спор и гамет, половой процесс, а затем и развитие семян и плодов у цветковых растений происходит в цветке. Цветок есть видоизмененный неразветвленный спороносный побег с укороченными междоузлиями и ограниченным ростом, листья которого, вследствие приспособительного изменения для целей размножения, превратились в члены цветка. В цветке сильно изменились обычные свойства стебля и листа: назначение и отправление их стало иным, а потому цветок наравне с листьями, стеблем и корнем является особым и своеобразным органом.

Считается, что в противоположность вегетативным органам цветок мало зависит в своем строении от условий существования (почвенных, климатических), что его строение характерно для различных систематических групп, отличающихся иногда очень резко друг от друга по строению вегетативных органов. Поэтому морфология цветка используется для выяснения родственных связей эволюции растений при решении вопросов систематики покрытосеменных растений. Направленность приспособления цветка иная, нежели у вегетативных органов растения. Цветок приспособлен к выполнению ряда функций, связанных с размножением: к образованию спор полового размножения и гамет, к переносу различным способом пыльцы, оплодотворению, воспроизведению зародыша с образованием семени и плода, а также к рассеиванию семян и плодов. Этим объясняются особенности его приспособительных форм. Он почти не имеет приспособлений для фотосинтеза (ассимиляции) и является лишь потребителем питательных веществ, вырабатываемых вегетативными органами, с которыми цветок неразрывно связан и без которых не может существовать. Замечательное подтверждение этого мы находим в цветке паразитического растения — раффлезии, — состоящего лишь из одного цветка и присосок, питающих цветок за счет растения, на котором паразитирует цветок раффлезии, с полной потерей всех вегетативных

частей (кроме присосок). Вместе с этим ни один из органов растения не достигает в своих приспособительных изменениях такого разнообразия, как цветок. В этом отношении с ним может соперничать только лист. Но сам цветок является результатом особых приспособительных изменений главным образом листа.

Части и члены цветка. Несмотря на разнообразие устройства цветка, в его строении отмечается определенная закономерность.

В полном цветке наблюдается смена частей цветка от наружных кругов к внутренним. Каждый круг, или часть цветка, состоит из членов цветка. Наружный круг, называемый чашечкой, состоит из листочков, обычно зеленых, сросшихся между собой или свободных. Они называются чашелистиками. Следующий за ними круг из листочков, обычно более крупных, нежели чашелистики, окрашенных в другой (не зеленый) цвет, называется венчиком и состоит из лепестков. Оба эти круга не принимают непосредственного участия в половом процессе и в образовании семян. Они могут и не быть в цветке. Оба эти круга вместе называются цветочным покровом, или околоцветником.

Третий круг, следующий за околоцветником вовнутрь, состоит из сильно измененных листьев, называемых тычинками (или микроспорофиллами), которые вместе составляют андроцей. Тычинки покрытосеменных можно рассматривать как результат дальнейшей специализации и, в связи с этим, изменения микроспорофиллов примитивных голосеменных. У некоторых, менее развитых, покрытосеменных растений тычинки лентовидны, пластинчатые, у более высокоразвитых цветковых растений тычинки состоят из длинной и тонкой тычиночной нити и из небольшой пластинки — связника, прикрепленной сверху к тычиночной нити. По сторонам связника образуются четыре мешкообразных выроста. Эти мешковидные выросты составляют пыльник, а каждый из его четырех выростов называется пыльцевым гнездом. В них образуется значительное количество обособленных (чаще) зернышек — пылинков (микроспор), которые вместе называются пылью (см. рис. 254).

В центре цветоложа располагаются пестики или один пестик, состоящий из плодолистиков (мегаспорофиллов). Пестики составляют гинецей цветка. Нижняя вздутая часть пестика называется завязью, внутри которой на плодолистиках расположены семязачатки с находящимися в них яйцеклетками. Плодолистики сверху утончаются и образуют столбик с находящимся на нем рыльцем (рис. 243). Если рыльце сидит непосредственно на завязи, оно называется сидячим.

В семязпочке развивается зародыш, с которым семязпочка образует семя. Пестик (или плодник) с находящимися в нем семенами образует плод.

Околоцветник, защищающий расположенные в центре цветоложа андроцей и гинецей, называется двойным, если он состоит

из чашечки и венчика, и простым, если один или оба его круга состоят из однородных и одинаково окрашенных листочков. Если в простом околоцветнике оба круга состоят из яркоокрашенных листочков, то его называют лепестковидным, или венчиковидным (гусиный лук, тюльпан, ирис и др.). В случае, если

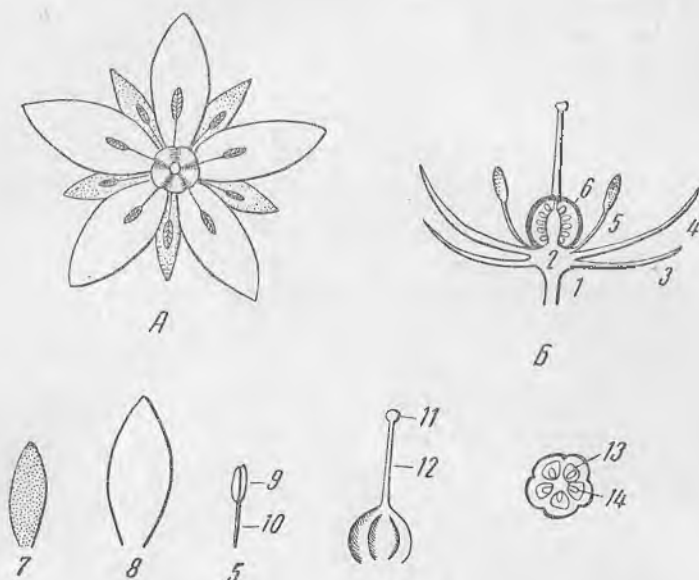


Рис. 243. Строение цветка покрытосеменного растения (схематически). А — чашечка с пятью чашелистиками, венчик с пятью лепестками, десять тычинок и пестик; Б — продольное сечение, показывающее взаимоотношение частей.

1 — дриконожка, 2 — цветоложе, 3 — чашечка, 4 — венчик, 5 — тычинка, 6 — пестик с завязью, 7 — чашелистик, 8 — лепесток, 9 — пыльник, 10 — нить, 11 — рыльце, 12 — столбик, 13 — гнезда завязи, 14 — семязпочка.

один или оба круга листочков простого околоцветника, окружающих гинецей и андроцей, имеют зеленую окраску, его называют чашечковидным (свёкла, лебеда, крапива).

Если околоцветник состоит из одного круга листочков, то какова бы ни была его окраска, он принимается за чашечку (а венчика в этом случае нет). Такой цветок называется безлепестным, или однопокровным.

Цветки, не имеющие совсем околоцветника и состоящие лишь из андроей и гинецей, либо только андроей или гинецей, называются голыми, или беспокровными.

Все члены цветка — чашелистики, лепестки, тычинки, пестики — представляют собой метаморфизированные листья. Вследствие этого их иногда называют цветолестиками.

Цветок до своего распускания образует цветочную почку, или бутон.

Тычиночные и пестичные цветки. Растения **однодомные**, **двудомные**, **многодомные**. В цветке развивается иногда только гинецей, а андроцей отсутствует. Такой цветок называется **пестичным**, или **женским**. Он обозначается значком ♀. В обратном случае, т. е. при наличии только андроеца, он называется **тычиночным**, или **мужским** и обозначается значком ♂. Вообще такие цветки, в которых развивается или андроцей, или гинецей, называются **однополыми**, в отличие от **обоеполых** цветков, где развиты и гинецей и андроцей в одном цветке. Их обозначают значком ♂.

Однополые цветки происходят из двуполых, что доказывает наличием недоразвившихся частей отсутствующего пола.

Растения, у которых однополые цветки как женские, так и мужские развиваются на одной и той же особи, называются **однодомными** (лещина, кукуруза, осока, дуб, ольха, бук, огурцы и т. д.). В случае, если мужские цветки развиваются на одних особях, а женские на других, то такие растения называются **двудомными** (тополь, ива, фисташка и др.). **Многодомными**, или **многобрачными**, растениями называются такие растения, у которых наряду с однополыми цветками имеются и обоеполые.

Расположение частей и членов цветка. Члены цветка подобно листьям побега располагаются на цветоножке либо чередующимися мутовками (кругами), либо рассеянно (спирально), с расхождением в $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$, $\frac{5}{13}$ и т. д. (см. стр. 382), образуя последовательные циклы в 5, 8, 13 и т. д. листьев.

У большинства растений члены цветка расположены кругами, кольцами или мутовками в том или ином количестве (разном — от 1 до 30 членов цветка). Такие цветки называются **круговыми**, или **циклическими**. Они могут содержать различное количество частей цветка. Развитый цветок, в котором имеются все части, может быть пятикруговым или четырехкруговым. В пятикруговых цветках имеются два круга околоцветника (простого, как у лилейных или двойного, как у гвоздичных, вересковых и др.), два круга андроеца и один гинецей. Четырехкруговые цветки образуются главным образом за счет недоразвития одного из кругов андроеца, чаще внутреннего (как у пасленовых, бурачниковых и др.). Число кругов может быть пять и выше или сократиться до одного.

В других цветках части их располагаются по спирали с очень сдвинутыми ее оборотами (у некоторых лютиковых, магнолиевых). Такие цветки называются **спиральными**, или **ациклическими**. Иногда околоцветник располагается по кругам, а остальные части цветка имеют спиральное расположение. Такие цветки называются **полукруговыми**, а расположение частей цветка **смешанным** (как, например, лютики, калужница, магнолии и др.) (рис. 244). Цветки со спиральным и смешанным расположением частей имеют обычно неопределенное число членов цветка (тычинок, пестиков, членов околоцветников).

Сращение частей и членов цветка. Члены цветка могут быть свободными либо в той или иной мере срастаться друг с другом.

При сращении лепестков друг с другом цветки называются сростолепестными (рис. 245), а в том случае, когда они свободны и не сращены, — свободнолепестными. Чашелистики также могут срастаться друг с другом, и тогда чашечка называется сростолистной. Срастаться могут между собой члены различных частей цветка: тычинки с лепестками, тычинки

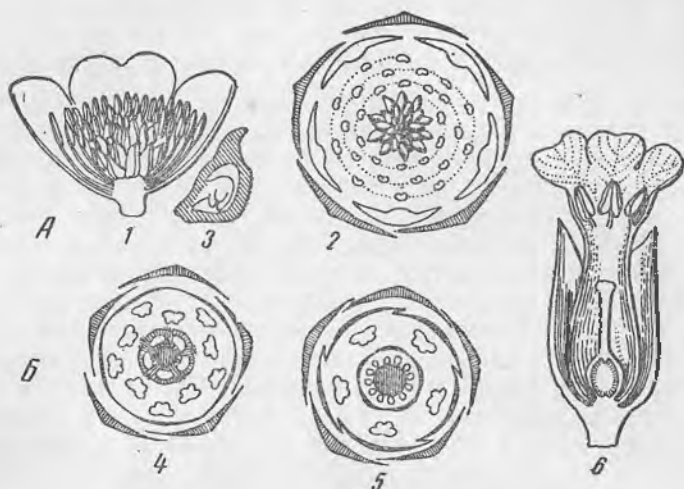


Рис. 244. Расположение частей цветка. А — полуспиральный цветок лютика; Б — план кругового, или циклического, цветка брусники и примулы. На рисунке два круга околоцветника, в центре — пестики, тычинки между ними и околоцветником.

1 — цветок в разрезе, 2 — план цветка, 3 — отдельный пестик в продольном разрезе, 4 — цветок брусники, 5 — цветок примулы, 6 — цветок примулы со сросшимися лепестками.

с плодолистками, в нижней части члены цветка срастаются вообще друг с другом, в случае так называемой нижней завязи, или лепестки срастаются в той или иной мере с чашелистиками.

Число членов цветка в кругах и их взаиморасположение. Иногда число членов цветка одинаково во всех его кругах (или частях). Для большинства лилейных и касатиковых характерно три члена в каждом круге, а для майника — по два, для вереска — по четыре, а для толстянковых — по пять. Такие цветки называются **равномерными**. Это так называемое **правило кратных отношений**. Число членов гинецея часто не бывает кратным. Так, у пасленовых, например, за пятью тычинками следует два плодолистика. Такие цветки называются **неравномерными**.

Взаиморасположение членов цветка бывает различно. Но большей частью члены каждого круга расположены в промежутке по отношению к членам соседнего круга, что называется **правил**ом **чередования**. В случае расположения внешнего круга тычинок

в цветке против промежутка между лепестками, а внутреннего — против лепестков — цветок называется **диплостемонным** (удвоеннотычинным). Если же из двух кругов тычинки наружного круга расположены против лепестков, а внутреннего — против промежутков между лепестками (у вересковых, гвоздичных), такой цветок называется **обдиплостемонным**.

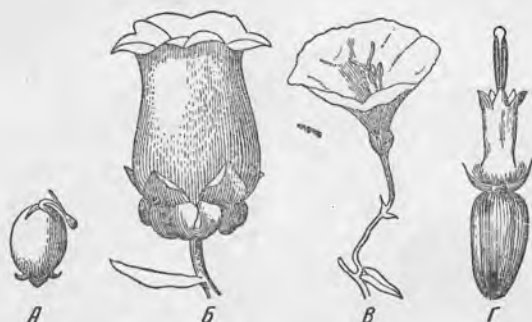


Рис. 245. Сростнолепестность венчика. А — цветок вереска; Б — цветок колокольчика; В — цветок выюнка; Г — цветок подсолнечника.

Первый тип цветка (диплостемонный) развит чаше, а второй (обдиплостемонный) — реже. Чередования во взаиморасположении членов в спиральных цветках, естественно, быть не может. Если в цветке развит один круг тычинок, он называется **гаплостемонным** (одинарнотычинным).

Итак, в цветке с мутовчатым, т. е. круговым, расположением цветостликов следует различать части цветка, или круги, в их последовательном расположении, а в кругах — члены цветка. Круговые цветки могут быть четырех-пятикруговыми или реже в них бывает более пяти или менее четырех кругов.

В кругах следует различать члены цветка т. е. цветостлики, которых может быть в круге пять, четыре, три, реже больше пяти и меньше трех. Большой частью цветки бывают пятичленные, четырехчленные и трехчленные. Последний тип цветка характерен для однодольных, особенно для лилейных и ирисовых. Определенное число членов цветка, как это было указано, обычно относится ко всем его кругам (правило кратных отношений) (см. рис. 244).

При очередном расположении цветостликов, т. е. в спиральных, или смешанных цветках (которые можно назвать полуспиральными, или полукруговыми), когда внешние цветостлики мутовчатые, т. е. расположены по кругам, а внутренние — по спирали, такой определенности и закономерности в числе членов цветка быть не может.

Цветки с круговым расположением его частей и с определенным числом членов в кругах свойственны растениям наиболее развитым

в эволюционном отношении и, наоборот, цветки спиральные свойственны растениям менее развитым, т. е. наиболее древним группам среди цветковых, например, магнолиевым, некоторым лютиковым.

Заложение и рост цветолистиков. Верхушка укороченной оси, имеющая коническое или шарообразное расширение стеблевой части цветка, сплюснутая в виде блюдца или вогнутая в виде чаши, называется **цветоложем**, или **тором**.

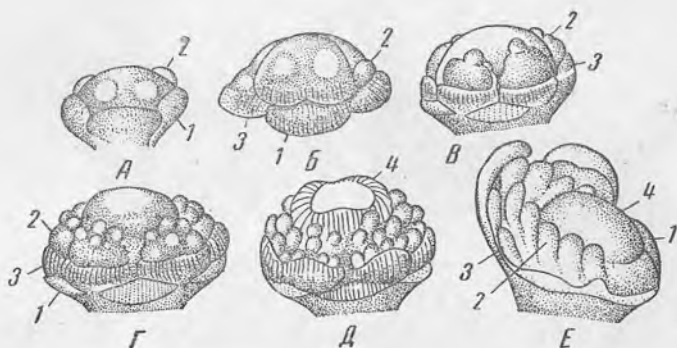


Рис. 246. Развитие правильного цветка (А—Д) и развитие неправильного цветка (Е).

1 — чашечка, 2 — тычинки, 3 — лепестки, 4 — пестик. (По М. И. Голенкину).

На цветоложе в виде бугорков закладываются члены цветка, начиная с внешних кругов к внутренним (рис. 246). Бугорки внешнего круга, соответствующие чашелистикам, вскоре прекращают верхушечный рост и в дальнейшем происходит только вставочный рост. Если вставочный рост происходит у основания каждого чашелистика, то они растут независимо друг от друга и остаются разъединенными, и тогда чашечка оказывается **раздельнолистной** (у крестоцветных, лютика). Если же вставочным ростом захватывается весь круг чашелистиков, то они оказываются **взаимносоединенными**, и такая чашечка называется **спайнолистной**, или **сростнолистной**. Если вставочный рост появился рано, то чашечка вырастает в виде трубочки с различной формой зубцами долей чашелистиков по краю (у губоцветных, бобовых и др.). По числу зубцов и лопастей такой спайнолистной чашечки можно определить число чашелистиков, сросшихся своим основанием.

Обособленный круг бугорков, заложившихся лепестков венчика, также вскоре прекращает свой верхушечный рост и затем разрастается с помощью вставочного роста. Приостановка роста происходит вскоре после закладки бугорков и бывает продолжительной, так как вставочный рост наступает после того как остальные части цветка закончили свой рост. Тогда начинается быстрый

рост лепестков. В зависимости от того, где происходит вставочный рост, как и в случае с чашечкой, лепестки или растут порознь и тогда образуется раздельнолепестный венчик (у крестоцветных, розанных, гвоздичных, мотыльковых), или весь круг растет одновременно и тогда образуется спайнолепестный венчик, который имеет вид трубки, воронки или колокольчика (у сирени, выюнка, колокольчика). Число лопастей венчика будет свидетельствовать о количестве сросшихся лепестков (см. рис. 245).

Круг андроец закладывается в виде бугорков вслед за кругом венчика. При дальнейшем росте сначала развивается пыльник, а затем вырастающая нить приподнимает его. Если тычиночная нить остается тонкой, то тычинки не срастаются своим основанием и такой андроец называется раздельнотычиночным, а тычинки раздельными, или свободными. Иногда основание нити тычинок расширяется, и они срастаются на ту или иную высоту между собою, образуя трубку, по краю которой сидят на продолжении нитей пыльники (кислица). Такой андроец называется сросстотычиночным. В случае срастания всех тычинок в трубку андроец называется одиобратственным (лимон, кислица, раkitник). Иногда срастаются не все тычинки, а часть, например, у многих мотыльковых (клевер, фасоль, горох) свободной остается задняя тычинка. Такие тычинки и андроец называются двубратственными.

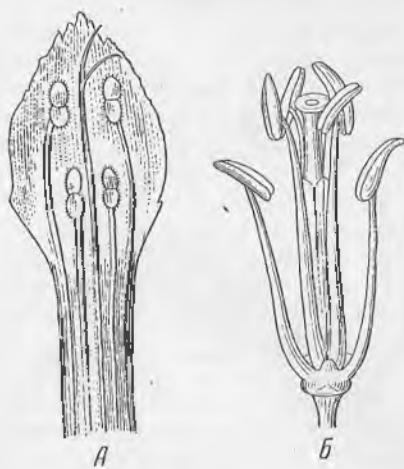


Рис. 247. Цветки с двусильными (А) и четырехсильными (Б) тычинками.

Иногда тычинки срастаются по несколько, образуя пучок.

У некоторых растений пыльники тычинок слипаются своими краями, образуя пыльниковую (не пыльцевую) трубочку (например, у сложноцветных). Такие тычинки называются сросстопыльниковыми.

Тычинки не всегда одинаковой длины. Так, у львиного зева, у многих губоцветных две тычинки длиннее двух других. Такие тычинки называются двусильными. Если из 6 тычинок 4 вырастают более длинными, как у крестоцветных, то они называются четырехсильными (рис. 247).

Развитие круга гинецея также начинается с образования бугорков, которые у основания вскоре расширяются в виде чешуек. Расширенная часть затем образует завязь, а верхняя часть — столбик и рыльце.

Чашечка. Наружный круг цветолостиков двойного околоцветника носит название чашечки, а составляющие его цветолостики называются чашелистиками. Чашелистики — это сидячие цветолостики с пластинкой, прикрепленной к цветоложу широким основанием, с суженной или заостренной верхушкой. Основание чашелистика иногда образует сильный вырост в виде шпорца, как

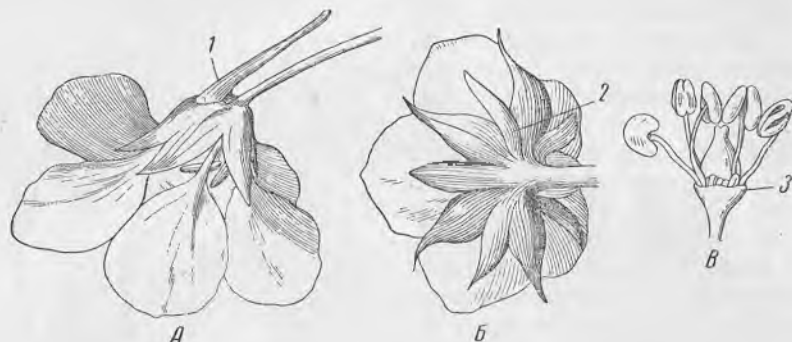


Рис. 248. Изменение в строении чашечки. А — чашечка со шпорцем (1) у настурции (*Настуртум мажус*); Б — чашечка с подчашием (2) у цветка земляники; В — чашечка в виде закраин (3) у цветка винограда (*Витис винифера*).

у живокости и капуцина (*Настуртум*). Чашелистики обычно зеленого цвета, но иногда бывают окрашенными или лепестковидными, и такая чашечка называется венчиковидной.

По своему строению чашечка бывает правильной, когда ее можно расщепить несколькими плоскостями на симметричные части, или неправильной, когда такую плоскость можно провести лишь одну.

У основания чашелистиков иногда развиваются прилистники (например, у земляники, лапчатки) или прицветники (у мальвовых) в одинаковом числе с чашелистиками, правильно с ними чередуясь. Они срастаются между собою и образуют так называемую наружную чашечку, или подчашие (рис. 248).

Чашелистики в круге до распускания бутона располагаются известным способом, что называется цветосложением (это относится и к другим частям цветка). Так же как и в листовой почке, здесь различают несколько типов сложения. Распускание цветка начинается с раскрытия чашелистиков. Чашелистики распустившегося цветка, например у птицемлечника (*Mirabilis*), способны закрываться и открываться в определенные часы дня или в зависимости от погоды, что вызывается неравномерным ростом основания чашелистика то с внутренней стороны, то с наружной.

Чашечка служит защитой для внутренних частей цветка в состоянии бутонизации, а впоследствии во время цветения. Этому служат, помимо разрастания тканей, волосистой покров, железистость и т. д. Чашечка часто остается и при плоде. Защитная роль — это основное назначение чашечки. Изменяясь, чашечка ста-

новится приспособленной к выполнению других функций, как, например, разнос плодов (крючки у чашечки череды, хохолок у сложноцветных, вздутые чашечки у физалис, астрагалов).

Яркоокрашенная чашечка, как и венчик, привлекает насекомых. Иногда при недоразвитии венчика в основании чашелистиков развиваются нектарники, привлекающие насекомых.

Некоторые из чашелистиков в чашечке иногда недоразвиваются (например, у балзамина вполне развит лишь один из чашелистиков), или вообще чашелистики развиты слабо (например, у винограда вся чашечка сводится к небольшой закраине с пятью едва заметными зубцами) или, наконец, чашечка совсем не получает развития (как у большинства зонтичных, иногда у сложноцветных и др.).

Венчик. Наиболее яркой, заметной и разнообразной по форме частью цветка является венчик. Он составляет второй круг двойного околоцветника и состоит из свободных или сросшихся между собой лепестков. Верхняя часть лепестка обычно расширена. Основание лепестка нередко сильно оттянуто и утончено. Утонченную часть называют тогда ноготком (например, у гвоздики), а расширенную верхнюю — отгибом (рис. 249).

Иногда происходит разрастание какой-либо части лепестка или у его основания в виде шпорца, выступающего наружу (водосбор, льнянка, живокость), или у верхушки в виде капюшона (например, борец) и т. д.

Лепестки венчика могут быть несросшимися, образуя свободнолепестный венчик, или сросшимися у спайнолепестного, или сростнолепестного венчика. Основание сростнолепестного венчика, т. е. сросшаяся его часть, называется трубчочкой. Несросшаяся часть его составляет отгиб, часто отвернутый наружу, а основание отгиба при переходе его в трубочку называется зевом (у бурачниковых). Иногда лепестки венчика сростаются не между собой, а с чашечкой (у капюшина).

В случае, если все лепестки венчика одной формы и одного размера или, если они и различаются, но правильно чередуются в круге, и венчик может быть разделен несколькими плоскостями на симметричные части, то такой венчик называют правильным, или актиноморфным. Если же один или два лепестка развиты сильнее или имеют иную форму, то венчик становится симметричным в одной плоскости и его называют неправильным, или зигоморфным. Через такой венчик можно провести лишь одну плоскость симметрии (мотыльковые, орхидные и др.) (рис. 250).

В таком случае можно среди отдельнолепестных и спайнолепестных венчиков различить четыре формы: 1) отдельнолепестный правильный (крестоцветные, розоцветные, гвоздичные); 2) отдельнолепестный неправильный, например, венчик мотыльковых состоит из одного непарного лепестка-паруса, или флага, двух боковых парных — крыльев, или

весел, и двух парных нижних лепестков, сложенных и отчасти сросшихся между собой в так называемую лодочку; 3) сростнолепестный правильный (сирень, колокольчик, вьюнок, пасленовые, бурачниковые); 4) сростнолепестный неправильный, как, например, двугубый с верхней губой или шлемом и

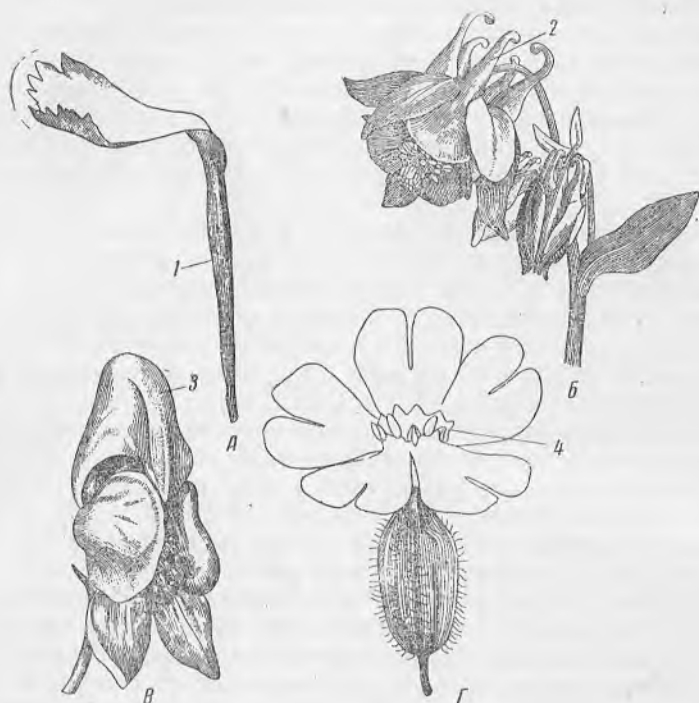


Рис. 249. Изменение в строении лепестков. А — лепесток с ноготком (1) у гвоздики (*Dianthus*); Б — лепесток со шпорцем (2) у водосбора (*Aquilegia*); Б — лепесток околоцветника со шлемом (3) у борца (*Aconitum*), — двулопастные лепестки с придатком (4) в зеве у зорьки (*Lychnis*).

нижней губой у губоцветных, ложноязычковый у сложноцветных при срастании отгибов трех нижних лепестков в язычок, язычковый — у них же при срастании отгибов всех пяти лепестков.

Иногда на одном и том же растении и даже в одном и том же соцветии могут быть правильные и неправильные венчики, как в корзинке у сложноцветных (василек, подсолнечник).

У некоторых растений верхушечный цветок, заканчивающий собой ось (льнянка, наперстянка), развивается как правильный, а остальные цветки неправильные. Иногда симметрия венчика не совпадает с симметрией всего цветка. Например, у картофеля венчик правильный, а завязь имеет только одну плоскость симметрии, и потому весь цветок также имеет одну плоскость симметрии, т. е.

он неправильный, или зигоморфный, при правильном, или актиноморфном, венчике. Некоторые растения (канна) имеют венчик, через который нельзя провести ни одной плоскости симметрии. Такие венчики называются асимметричными.

Правильность формы цветка, а также орастание или обособ-

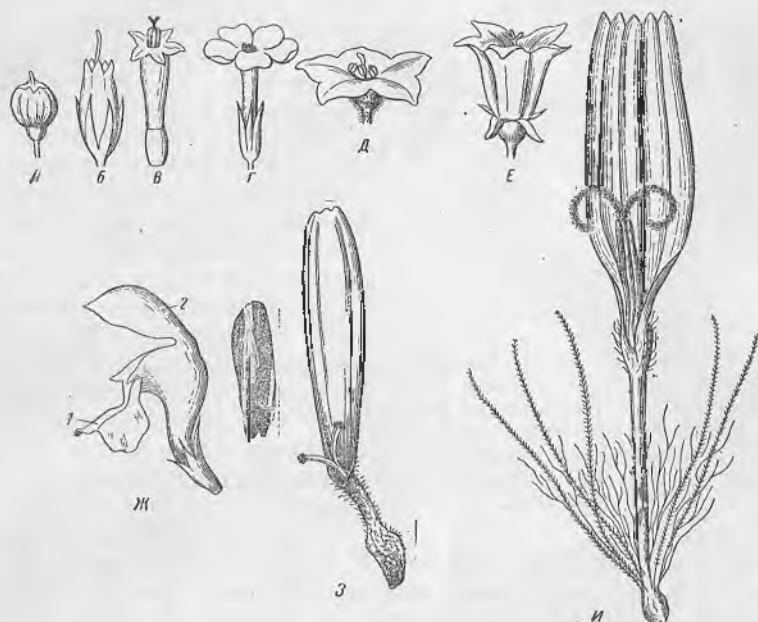


Рис. 250. Симметрия сростнолепестных цветков. А—Е — правильные цветки: А — черники (*Vaccinium myrtillus*); Б — вереска (*Calluna vulgaris*); В — подсолнечника (*Helianthus annuus*); Г — флокса (*Phlox*); Д — физалиса (*Physalis*); Е — колокольчика (*Campanula*); Ж — И — неправильные цветки: Ж — двугубые у губоцветных; З — ложноязычковый у ноготков (*Calendula*), И — язычковые цветки у тау-сагыз.

1 — губа, 2 — шлем.

ленность лепестков служат важным признаком для подразделения растений на группы в систематике цветковых растений.

Лепесток венчика не всегда бывает цельным. Край его пластинки могут быть зубчатыми или лепесток может быть глубоко разделен на лопасти (у звездчатки) или бахромчато надрезан (у резеды).

Иногда на поверхности лепестка образуются бахромки, или чешуйки в виде язычков. В случае сильного их разрастания (у смолевки, мыльнянки) они образуют коронку. У нарцисса выросты язычков образуются на внешнем круге его простого околоцветника

(лепестковидной чашечки), сросшемся с внутренним кругом околоцветника (венчиком). Эти выросты, срастаясь между собой, образуют крупную коронку (у *Narcissus Pseudo-Narcissus*), или при-венчик, придаточный венчик, составляющий его декоративную особенность.

Цветки некоторых растений совершенно не развивают венчика

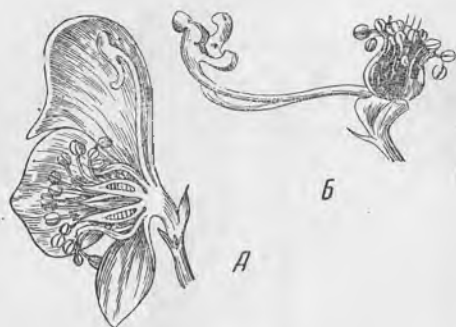


Рис. 251. Недоразвитие лепестков у борца (*Aconitum*). А — цветок в продольном разрезе; Б — лепестки венчика, превращенные в «шпорцы», выделяющие мед, и тычинки после удаления лепестковидных листьев наружного круга околоцветника.

или его лепестки недоразвиваются, такие цветки носят название безлепестных, или однопокровных. Совершенно не развивается венчик у маревых, плюсконосных, из, злаков и других растений. Недоразвитый венчик имеют, например, некоторые лютиковые, когда развито лишь основание лепестков в виде полого рожка, где образуется и скопляется нектар (например, у *Eranthis*, *Nigella*, *Helleborus*). У тех же лютиковых развиваются лишь некоторые лепестки круга, а остальные недоразвиваются (у *Aconitum* из восьми лепестков развиваются два задних (рис. 251), у *Delphinium* развивается

один большой задний лепесток, а четыре остальных недоразвиваются. У некоторых лютиковых же лепестки совсем неразвиты (у анемон, ломоноса, калужницы), а развита лепестковидная чашечка. Почкосложение венчика сходно с почкосложением чашечки, но на одном цветке оно может быть различным в его кругах, например, у мальвы почкосложение чашечки створчатое, а венчика — скрученное.

Венчик распускается в силу роста лепестков, особенно с внутренней их поверхности. Иногда венчик опадает, не распускаясь, т. е. не раздвигаясь целиком в верхней части, как у винограда.

В своем анатомическом строении лепестки имеют некоторое сходство с обычными листьями. В них развита основная ткань (мякоть) и проводящие пучки. Кожица с развитыми в ней устьицами с обеих сторон покрывает лепесток. Клетки кожицы иногда вырастают сосочками, что придает ей бархатистость (у фиалок).

Обычно лепестки окрашены в яркий заметный цвет. Окраска лепестков венчика зависит от антоцианов клеточного сока, дающих синюю окраску в нейтральном и щелочном растворе, и красную в кислом. Желтая окраска зависит от находящегося в растворе антохлора или от наличия хромопластов. Окраска лепестков имеет место в том случае, когда поверхностью кожицы отражаются не все лучи спектра, а часть их поглощается пигментом, имеющимся в лепест-

ке. Белый цвет зависит от отражения всех лучей спектра поверхностью кожицы.

Иногда цвет лепестков меняется во время цветения (из красного в синий — у незабудки и медуницы, из желтого — в розовый у хлопчатника).

Число лепестков может сильно увеличиваться в цветке и тогда они становятся махровыми. Махровость (рис. 252) есть результат превращения в лепестки тычинок (пионы, розы, маки) или плодолистиков; это может быть причиной увеличения кругов простого

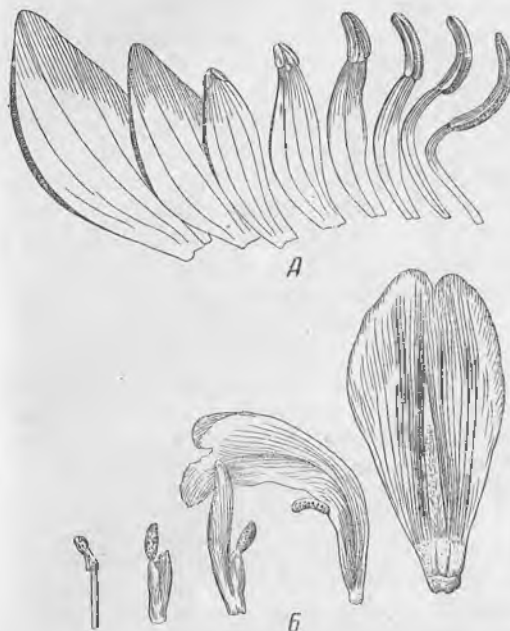


Рис. 252. Махровость цветков. А — последовательное превращение лепестков в тычинки в цветке у белой кувшинки (*Nymphaea alba*); Б — переход от нормальных тычинок к лепесткам в махровых цветках тюльпанов.



Рис. 253. Прорастание оси побега (пролификация) у земляники сквозь ее ягоду (ложный плод).

околоцветника (тюльпаны). Махровые цветки с превращением андроцея и гинецея цветка в лепестки перестают выполнять роль размножения, т. е. становятся в биологическом смысле ненормальными. Таково большинство наших декоративных махровых растений.

Образование махровых цветков, у которых тычинки превращаются в лепестки, подтверждает возможность превращения (метаморфоза) листьев в лепестки, тычинок в плодолистики, т. е. подтверждает предположение о том, что цветок является укороченным побегом. Это же подтверждается позеленением тычинок и плодолистиков в болезненных случаях у растений, случаев пролификации, т. е. прорастания цветка, когда ось, укороченная и прекратив-

шая рост, вновь начинает удлиняться и превращаться в обычный побег (рис. 253).

То же доказывается и постепенными переходами лепестков цветка в тычинки, например, у белой кувшинки.

Те или иные изменения в цветке, приведшие к столь большому разнообразию в их строении, касаются главным образом венчика,

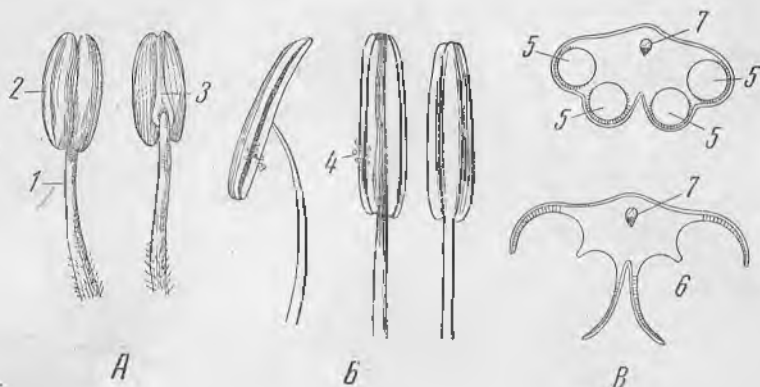


Рис. 254. Строение тычинок. А — тычинки белены (*Hyoscyamus niger*); слева — вид спереди, справа — вид сзади; Б — прикрепление пыльника к тычиночной нити: слева — срединной, справа — основанием; В — поперечный разрез через гнезда пыльников.

1 — тычиночная нить, 2 — пыльник, 3 — связник, 4 — высыпавшаяся пыльца, 5 — гнезда пыльника еще не вскрылись, 6 — гнезда пыльника вскрылись, 7 — сосудистый пучок в связнике.

как аппарата не столь защищающего, сколь привлекающего насекомых для опыления. Все в строении венчика приспособлено к обеспечению опыления, что особенно ясно выражено у целого ряда специализированных цветков, о чем будет сказано дальше.

Андроцей. Третий, а иногда и четвертый круг в круговом цветке, составляют а н д р о ц е й, т. е. совокупность тычинок цветка. В спиральном цветке андроцей состоит из спирально расположенных тычинок. Тычинок в цветке может не быть совсем или же их имеется от одной тычинки до нескольких сотен (рис. 254).

Тычиночная нить обычно длинная и нитевидная, но иногда расширенная и сплюснутая в виде ленты (см. стр. 407). На нити у ее основания иногда образуются выросты, волоски, придатки (у лука), шпорцы (у хохлаток). Иногда нить развита неодинаково у отдельных тычинок андроцея и в некоторых случаях вообще слабо развита и даже совсем неразвита. Тычинка, нить которой неразвита, называется сидячей (у магнолий). Внешнее строение нити тычинки представляет довольно большое разнообразие и характерно для той или иной группы растений. Анализ анатомического строения показывает, что тычиночная нить состоит из паренхимных клеток и одного проводящего пучка. Поверхность покрыта кожей с устьицами.

Связник имеет также различную форму: остается очень узким или сильно расширяется, разъединяя обе пары гнезд (у кендыря, барвинка, анемоны), иногда разрастается наподобие коромысла (у шалфея) или вытягивается над пыльниками (у копытня, у олеандра).

Связник может срастаться с нитью тычинки и тогда пыльники становятся неподвижными, или приросшими. Место прикрепления связника к нити бывает расположено по его середине и такой пыльник называется вислячим (у грушанки, толокнянки). Иногда тычиночная нить наверху утончена и срастание ее со связником происходит лишь в одной точке, благодаря чему пыльник получает возможность приходить в движение, например от ветра. Такой пыльник называется колеблющимся (у злаков). Все подвижные пыльники, и особенно колеблющиеся, способствуют выносу и рассеиванию пыльцы, образующейся в пыльцевых гнездах, или пыльцевых мешках.

Обычно пыльцевых гнезд бывает четыре, но иногда два (у *Royala*), восемь (у лавра, акации), а на широком связнике омелы их неопределенное количество.

У некоторых растений обе половинки гнезда сливаются и пыльник становится одногнездным или же гнезда делятся поперечными перегородками, благодаря чему количество гнезд иногда сильно увеличивается.

Пыльца из пыльцевых гнезд освобождается вследствие образования продольной трещины или путем различных специальных способов вскрытия пыльников (рис. 255).

Тычинки растений могут быть не только простые, но и сложные, когда их нити ветвятся и каждая ветвь заканчивается пыльником. Ветвление происходит различным образом, поэтому и вид ветвистых тычинок различный: они могут быть перистые, многократно дихотомически разветвленные (у зверобоя — *Hypericum*, клещевины — *Ricinus*) или лишь вильчато разветвленные (большие тычинки у крестоцветных).

Часто тычиночные нити срастаются между собой, с венчиком или чашечкой, даже в том случае, если лепестки и венчики свободны. Обычно срастание тычиночных нитей происходит со сростнолепестным или с простым сростнолистным околоцветником (рис. 256).

В том случае, когда некоторые тычинки не производят пыльцы, их называют стаминодиями. Иногда стаминодии становятся лепестковидными или превращаются в железки и становятся нектарниками (как у купальницы).

Строение пылинки. Пылинки очень различны по величине — от тысячных долей миллиметра до видимых невооруженным глазом (пылинки тыквенных, мальвовых). По форме пылинки также бывают разнообразны: эллиптические, палочковидные, тетраэдрические, кубические, нитевидные (как, например, у *Zostera*), но чаще всего они шаровидны (рис. 257).

Пылинка имеет две оболочки — наружную толстую, называемую

эксинной, и внутреннюю тонкую, называемую интиной. Внутренняя оболочка, т. е. интина, состоит из пектиновых веществ, а оболочка внешняя, т. е. экзина, является кутинизированной целлюлозной оболочкой, но она вместе с тем проницаема для воды. На наружной оболочке пылинки обычно имеются разнообразные выросты в виде сеточки, бугорков, шипиков и т. д. Неутолщенные

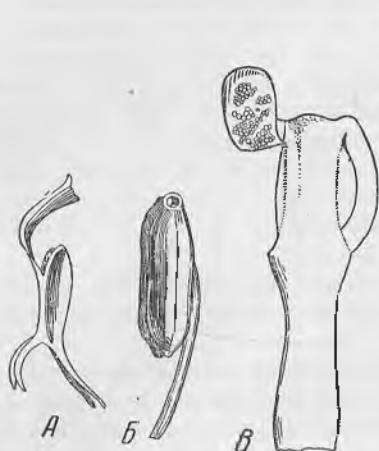


Рис. 255. Различные формы пыльников и способы их вскрытия. А — рожки у пыльников вересковых; Б — вскрытие пыльников дырочками у картофеля (*Solanum tuberosum*); В — вскрытие пыльников створочками у барбариса (*Berberis*).

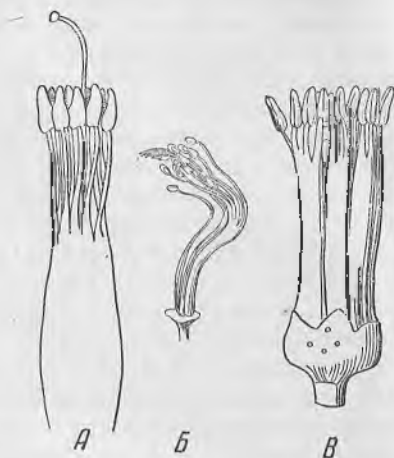


Рис. 256. Срастание тычиночных нитей. А — у мотыльковых в трубку; Б — срастание оснований девяти тычиночных нитей при одной свободной (у мотыльковых); В — срастание групп тычиночных нитей между собой у померанца.

места оболочки представляют собой поры. Через поры в экзине выступают выросты интины в виде трубочки при прорастании пыльцы на рыльце перед оплодотворением (рис. 131). Форма и внешнее строение оболочки пылинки характерны для тех или иных растений, а потому по пыльце можно узнать, какому растению она принадлежит. Эта особенность пыльцы используется для выяснения состава растений, населявших в различные моменты, часто отдаленного прошлого, тот или иной район суши, так как оболочки пылинки очень хорошо сохраняются (хотя и не всех видов растений) при некоторых условиях, например, в торфяниках.

Пыльца не всегда состоит только из одиночных клеток. Иногда в ее состав входят по 4, 8, 16, 32 и более клеток, и тогда пыльца называется сложной. У орхидных вся пыльца гнезда, склеиваясь, соединяется в одну общую массу и называется поллинием.

Попав на рыльце, пылинка прорастает. Для прорастания спор мхов, папоротников требуется наличие влажной среды. Наоборот, для

пылинок покрытосеменных влажная среда играет отрицательную роль. Пылинки, попав в воду, набухают и лопаются. Поэтому цветки покрытосеменных имеют ряд приспособлений, защищающих пыльцу от попадания на нее каплей дождя или росы. Пыльники у ирисов защищаются расширенными лепестковидными лопастями рыльца, которыми они прикрываются; у ландыша и многих других

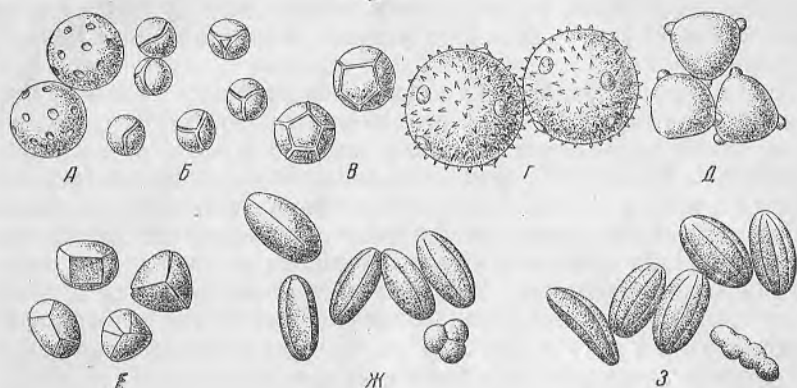


Рис. 257. Различные формы пылинки. А — у вьюнка (*Convolvulus sepium*); Б — у конопли (*Cannabis sativa*); В — у гвоздики (*Dianthus carthusianorum*); Г — у тыквы (*Cucurbita pepo*); Д — у цирцеи (*Circaea alpina*); Е — у хохлатки (*Corydalis lutea*); Ж — у горечавки (*Gentiana rhaetica*); З — у шалфея (*Salvia glutinosa*); то же, у различных родов семейства акантовых (*Acanthaceae*).

растений сrostнолистный цветок принимает поникшее положение, у сложноцветных пыльники слипаются в пыльниковую трубку, у мотыльковых, у губоцветных — прикрываются приспособленными к этому лепестками, у других растений цветки закрываются в дождливую погоду и т. д. Защита пыльцы от случайных неблагоприятных влияний обеспечивает возможность нормального прохождения процесса опыления и последующего оплодотворения.

Пестик, или плодник. Гинецей. Завязь. Пестик, или плодник, состоит из одного или нескольких сросшихся между собой цветостебельчиков, называемых **плодолистниками**. Совокупность пестиков в цветке называется **гинецеем**.

Плодолистник — это видоизмененная пластинка листа без черешка. К утолщенным краям нижней стороны плодолистника прикреплены семяпочки. Выrost в виде нити, который поддерживает семяпочки, называется **семянной ножкой**. Утолщенный край плодолистника, на котором сидят семяпочки, называется **семяношением**, или **плацентой**. Иногда семяпочки располагаются по внутренней поверхности плодолистника, а не только по его краю. Расположение семяпочек на плодолистнике называется **плацентацией**.

Семяпочки располагаются иногда по средней жилке плодолистника, как у кактусов. Такое семяношение называется **срединным**.

Иногда же семяпочки располагаются на поверхности плодолистика, не только по краю, но и рассеянно над жилками по поверхности плодолистика. Такое семяношение называется сетчатым, или рассеянным (например, у мака, *Nymphaea*, *Butomus*). Эти оба типа плацентации объединяются под названием ламинальной плацентации.

Различные типы краевого семяношения, когда семяпочки расположены по краю плодолистика, называются сутуральным типом плацентации, куда входят угловая, париетальная и центральная плацентация.

Если каждый плодолистик завязи, завертываясь своими краями, становится вогнутым, а края его сходятся, срастаются, то образуется замкнутая полость — гнездо завязи, а на месте сращения краев плодолистиков брюшной шов. Такие плодолистики называются замкнутыми. Благодаря скручиванию краев плодолистика срастание происходит в месте соприкосновения их нижних поверхностей (как цветостистиков). Утолщенные края, по которым располагаются семяпочки, т. е. семяносы, оказываются вдвинутыми внутрь полости или гнезда завязи. Другой тип плодолистиков называется открытым, когда их края не скручиваются и, находясь внутри завязи, не срастаются друг с другом.

В цветке может быть всего один пестик, состоящий из одного плодолистика, как, например, у мотыльковых, пестик которых, развиваясь, образует плод — боб. Такой гинецей, состоящий из одного пестика с одним плодолистиком, называется простым. Если пестиков в цветке много, то такие цветки называются в зависимости от их количества двух-, трех-... многопестичными, а гинецей сложным.

Если в цветке много пестиков, не спаянных между собой, каждый из которых состоит только из одного плодолистика, то такой цветок называется раздельнопестичным, или апокарпным, как, например, у зимовника, лютика, гравилата, земляники. В том случае, когда пестик состоит из нескольких плодолистиков, спаянных между собой и образующих одну завязь, такой цветок называется сростнопестичным, или ценокарпным, как, например, у тюльпана. Таким образом, цветки со сложным гинецеем могут быть раздельнопестичными и сростнопестичными (рис. 258).

Если в цветке пестик один (состоящий из одного, например у мотыльковых, или нескольких сросшихся плодолистиков), то такой цветок называется однопестичным.

Завязь со сросшимися плодолистиками обычно имеет один столбик, но срастание плодолистиков в завязи может не распространяться на столбики. Тогда столбики будут свободными (например, у гвоздики). Срастание столбиков может идти снизу вверх не до конца, рыльца их могут не срастаться, такие рыльца называются раздельными, чаще двух-трехраздельными.

Форма пестиков может быть очень различной и характерной для

той или иной группы растений, что используется в систематике растений.

Среди ценокарпных (сросстнопестичных) цветков различают три типа завязей.

Когда завязь образуется благодаря срастанию между собой нескольких замкнутых плодolistиков, то ее полость становится многогнездной, а гинеей синкарпным. Число ее гнезд равно числу сросшихся плодolistиков. Гнезда разделены перегородками, образующимися от взаимного срастания боковых поверхностей соседних плодolistиков. Плаценты с семяпочками находятся тогда во внутренних углах завязи, по краям плодolistиков, почему такая плацентация и называется угловой.

Когда завязь образуется из нескольких открытых плодolistиков и они срастаются между собой своими краями, то стенка полости или гнезда завязи образуется из нескольких плодolistиков. Такая завязь из открытых плодolistиков называется одногнездной, а гинеей парикарпным. Семяносы с семяпочками располагаются по внутренней стенке завязи и каждый из них образуется на месте срастания краев соседних плодolistиков. Такие семяносы и их расположение называется стенным, постенным, или париетальным.

Иногда при развитии завязи перегородки между гнездами исчезают, завязь становится одногнездной, а семяносы располагаются на колонке, образовавшейся от срастания краев плодolistиков, являющейся продолжением оси цветка. Такая плацентация называется свободной, центральной, или колончатой.

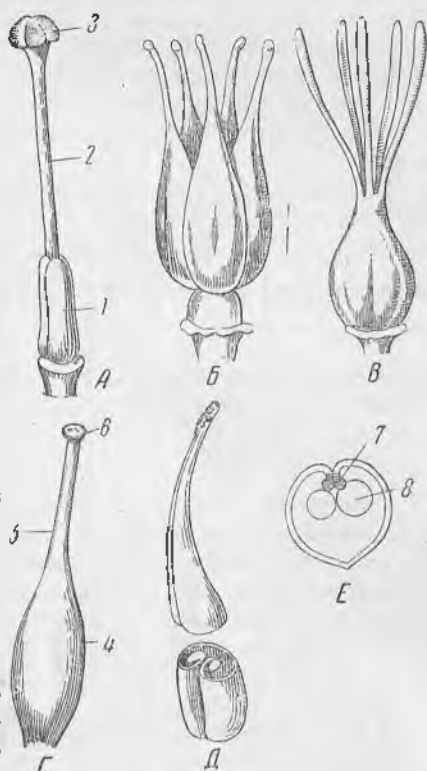


Рис. 258. Пестики и составляющие их плодolistики. А — пестик лилии (*Lilium*) из трех плодolistиков; Б — пестик (гинеей) из 5 несросшихся между собой плодolistиков (апикарпный гинеей) у зимовника (*Helleborus niger*); В — пестик (гинеей) из 5 сросшихся между собой плодolistиков (синкарпный гинеей) у льна (*Linum usitatissimum*); Г — отдельный пестик со столбиком зимовника с завязью, столбиком и рыльцем; Д — тот же пестик с разрезанной поперек завязью; Е — поперечный разрез через завязь одногнездного пестика, образованного одним плодolistиком; на сросшихся краях плодolistиков (семяносах) сидят семяпочки.

1, 4 — завязь, 2, 5 — столбик, 3, 6 — рыльце, 7 — семяносы, 8 — семяпочки.

Гинецей с такого рода плацентацией называется **лизикарпным**.

В некоторых цветках плодолистики совсем не развиваются, даже не закладываются. В других цветках развиваются не все плодолистики, как, например, в цветке вишневых из розоцветных развивается лишь один плодолистик из пяти. Из пяти плодолистиков типа цветка мотыльковых развивается только один передний, а остальные остаются неразвитыми (в роде *Affonsea* развиваются все пять).

Взаимоотношения типов гинецея и плацентации можно представить на следующей схеме:

Типы гинецеев	Апокарпный	Синкарпный	Паракарпный	Лизикарпный
Типы плацентации	Ламинальная и угловая	Угловая	Париетальная	Свободная, центральная (колончатая)

Семяпочка, или семязачаток. Семяпочка развивается из выроста, возникающего под кожицей по краям плодолистика или по его внутренней поверхности. Семяпочка сидит на семяножке. Внутри семяпочки проходит тонкая жилка, являющаяся продолжением жилки плодолистика. В семяпочке она продолжается, разветвляясь (реже остается простой в покрове семяпочки или совсем не переходит в покров). Место прикрепления семяпочки к семяножке называется **рубчиком**.

В начале формирования семяпочки, в результате деления нескольких подкожных клеток появляется конический сосочек, который развивается в мегаспорангий, или нуцеллус (*nucellus*), или ядро семяпочки. Он состоит вначале из эмбриональных клеток, а затем из массы паренхимных клеток и покрыт кожицей. Одновременно у основания обозначившегося нуцеллуса семяпочки начинает развиваться кольцевой валик.

Из этого валика развиваются **покровы** (один или два) семяпочки, или **интегументы**, охватывающие в виде бокала нуцеллус (ядро) семяпочки. Наверху над семяпочкой они не замыкаются, оставляя отверстие, называемое **пыльцевходом** (микропиле).

Развитая семяпочка состоит из следующих частей: семяножки, при посредстве которой она прикрепляется к семяносу, или плаценте, покрова, или интегумента, прикрепленного к семяножке на месте рубчика, с открытым пыльцевходом (микропиле), мегаспорангия, или нуцеллуса, обращенного к пыльцевходу и прикрепленного своим основанием, так называемой **халазой**, к покрову семяпочки.

У некоторых немногих растений (гречишные, крапивные, грецкий орех и др.) семяпочка развивается равномерно со всех сторон,

и ее мегаспорангий находится на прямом продолжении оси семяножки, а ее основание (халаза) непосредственно над рубчиком, отделяясь от него толщею покрова. Такая семяпочка называется прямой, или атропной.

Иногда семяпочка развивается неравномерно: одна сторона ее растет сильнее, так что семяпочка сгибается в области рубчика, и ее основание вместе с рубчиком отходит от семяножки, а одной

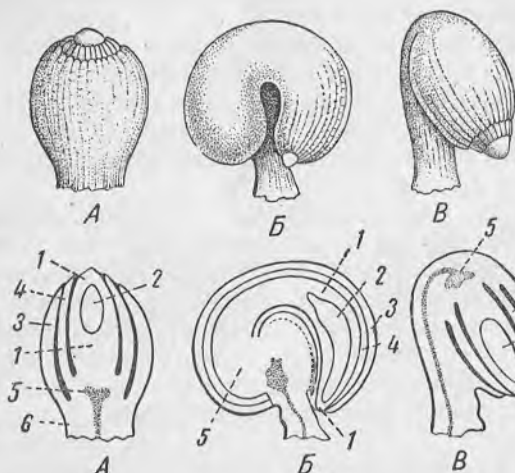


Рис. 259. Форма семяпочек и их продольные разрезы. А — прямые; Б — согнутые; В — обратные (сверху — общий вид, внизу — продольный разрез).

1 — нуцеллус, 2 — зародышевый мешок, 3 — интегумент наружный, 4 — интегумент внутренний, 5 — халаза, 6 — семяножка.

своей стороной, т. е. боком, она прилегает к семяножке, срастаясь с ней. Такая семяпочка называется обратной, обращенной, или анатропной. Иногда семяпочка растет сильнее на одной своей стороне и поэтому целиком сама искривляется в виде подковы, благодаря чему микропиле становится сближенным в своем расположении с основанием и рубчиком. Такая семяпочка называется согнутой, или кампилотропной. Она встречается реже предыдущей (например, у крестоцветных, гвоздичных, маревых, частуховых) (рис. 259).

У семяпочек развивается один покров (например, у пасленовых, бурачниковых, норичниковых) или два, реже покровы не развиваются.

У большинства растений развиваются два покрова: внутренний и наружный (как у многих однодольных, а из двудольных — у большинства раздельнолепестных). Пыльцевход тогда имеет форму канала. Покровы и основания срастаются между собой на большую или меньшую высоту. Семяпочки, имеющие два покрова, называ-

ются в двухпокровными. Иногда покровы семязпочки совсем не развиваются. Такая семязпочка называется голой, а растения, у которых развивается такая семязпочка, называются беспокровными (например, у *Santalaceae*). Ядро у таких семязпочек сидит непосредственно на семязножке, так как халаза (основание семязпочки) и рубчик в этом случае сливаются.

Ядро семязпочки, или нуцеллус, состоит из паренхимной ткани, покрытой кожицей. В нем происходит образование мегаспор, а затем развитие зародышевого мешка.

Во время развития зародышевого мешка и его разрастания им вытесняется ткань нуцеллуса, и он прилегает к интегументу семязпочки, оттесняя остаток клеток нуцеллуса. Если же ткань нуцеллуса семязпочки еще сохраняется, то в этом случае зародышевый мешок окружается слоем клеток, который соответствует выстилающему слою гнезда пыльника.

Завязь. Нижняя, расширенная часть пестика называется завязью (рис. 260). Внутри ее находятся семязпочки. Завязь продолжается в утонченную часть, называемую столбиком, вверху расширенным или разветвленным. Это верхушка столбика называется рыльцем. Форма рыльца, его неровность, выделение им липкой жидкости — все это способствует улавливанию и удержанию попавшей на него пыльцы. Столбик иногда может и не развиваться, и тогда рыльце становится сидячим, например, у тюльпана, мака (см. рис. 258).

Обычно завязь своим широким основанием сидит на цветоложе. Иногда основание завязи несколько сужается, и тогда завязь приподнимается над цветоложем. Но в редких случаях она может отделяться от остальных кругов цветка длинным междоузлем, называемым столбцом — гинофором (например, у каперцев).

Чаще всего завязь сидячая. Она называется верхней, если свободно располагается на выпуклом, плоском или вогнутом цветоложе, а ее стенки состоят только из плодолистиков, не сросшихся с остальными кругами цветка, и последние располагаются свободно вокруг завязи. Если члены цветка расположены на уровне основания завязи или ниже его, то такие цветки называются подпестичными, а если выше основания завязи и даже на уровне ее вершины, то такие цветки называются околопестичными. Тогда, следовательно, завязь располагается свободно на дне вогнутого цветоложа. Такую завязь называют средней, например у сливы. В том случае, когда завязь срастается своими плодолистиками с цветоложем и основаниями частей цветка (андроцея и околоцветника), то такая завязь называется нижней, например у яблони, а цветок — надпестичным.

Если завязь отрастает с цветоложем и другими частями цветка только нижней своей частью, то она называется полунижней. Остальные части цветка располагаются на уровне середины завязи. В таком случае цветок называется полунадпестичным (например, у жимолости, крушины) (рис. 261). В некоторых случаях

завязь занимает переходное положение, и бывает затруднительно отнести ее к тому или иному из указанных типов. Положение завязи в цветке важно знать потому, что оно является типичным для многих больших групп растений и используется в систематике растений.

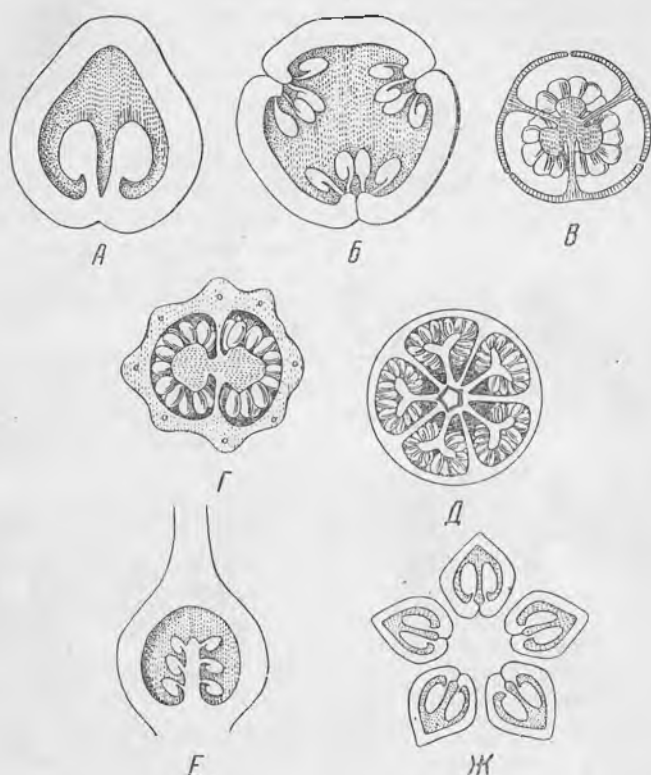


Рис. 260. Схематическое изображение различных завязей в поперечном разрезе. А — одногнездная завязь из одного плодолистика; Б — одногнездная завязь из трех плодолистиков; В — трехгнездная завязь из трех плодолистиков; Г — двухгнездная завязь из двух плодолистиков с центральными семяносецами (у лобелии); Д — пятигнездная завязь из пяти плодолистиков с ложными перегородками у рододендрона; Е — продольный разрез через одногнездную завязь с центральным семяносецем; Ж — поперечный разрез через апокарпный гинецей (из 5 пестиков)

Анализ положения завязи в цветке важен еще и в том отношении, что он дает основание судить о степени развития той или иной группы растений в эволюционном отношении. Так, группы растений, цветки которых имеют верхнюю завязь и раздельнопестичный гинецей, считаются более примитивными, более древними группами.

Завязь, состоящая из нескольких плодolistиков, может быть одногнздой или многогнздой. Если плодolistики, срастаясь своими краями, не вдаются сильно во внутреннюю полость завязи и не разделяют ее на отдельные гнезда, то такая завязь называется **одногнздой** (например, у фиалок, смородины).

Если края плодolistиков при срастании сильно вдаются внутрь полости завязи и делят ее на отдельные камеры, то такая завязь называется **многогнздой** (у лилейных, колокольчиковых). Примером переходного типа завязей может служить мак, у которого плодolistики, срастаясь своими краями, сильно вдаются в полость завязи, но не делят ее на отдельные гнезда.

Иногда перегородки в завязи возникают не из-за разрастания краев срастающихся плодolistиков, а из-за образования

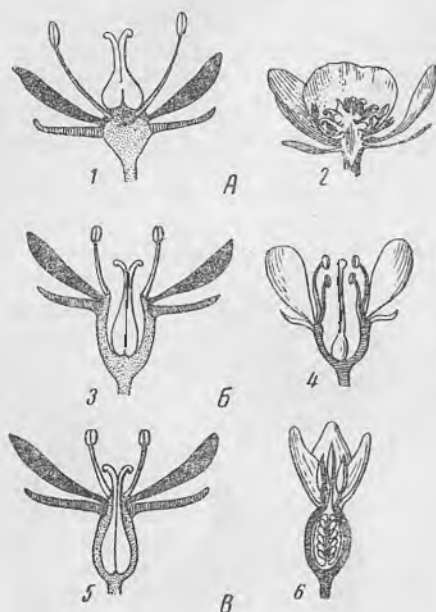


Рис. 261. Схемы продольных разрезов цветка с различным положением завязи по отношению к частям цветка. **А** — цветок подпестичный с верхней завязью; **Б** — цветок околопестичный; **В** — цветок надпестичный, или с нижней завязью.

1 — схема цветка, 2 — подпестичный цветок лютика, 3 — схема цветка, 4 — околопестичный цветок вишни, 5 — схема, 6 — надпестичный цветок беланки (из амариллисовых).

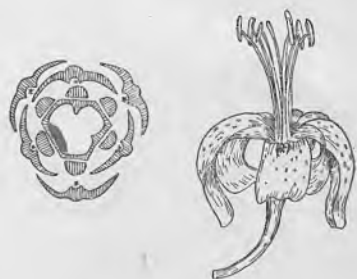


Рис. 262. Расположение нектарников в цветке. Нектарники цветка лилии (*Lilium Martagon*) в основании лепестков в цветке и на схематическом разрезе основания цветка обозначены звездочками.

выростов их внутренних стенок (например, в стручке крестоцветных, бобе некоторых мотыльковых). Такие перегородки называются **ложными** (см. рис. 260).

Нектарники. Нектарники являются железистыми образованиями, выделяющими сахаристый сок — нектар. Нектар как источник пищи привлекает некоторых насекомых, которые из-за нектара посещают цветки растений. Нектар перерабатывается в зобике пчелы в мед и откладывается ею в сотах.

Нектарники развиваются на цветolistиках цветка или непосред-

ственно на цветоложе. Место развития медовиков очень постоянно и определено для тех или иных видов растений.

На листовых органах цветка нектарники возникают: 1) на чашелистиках, например, у многих мотыльковых, у липы на поверхности чашелистика или у других в шпорце, на дне которого скапливается нектар (у капуцина); 2) на лепестках при их основании, в особой ямке (у лютика) или на дне шпорца (у водосброса и борца — *Aconitum*); 3) на тычинках в виде особого придатка, возникающего как ветвь тычиночной нити и находящегося в какой-либо части тычинки; 4) на плодолистиках при самом основании завязи в виде придатка или в виде особого шпорца (у львиного зева), в верхней части плодолистиков или по бокам, где не происходит их орастания; само рыльце иногда также выделяет сахаристую жидкость (рис. 262).

На цветоложе и между кругами цветка часто возникают нектарники в виде разнообразных выростов. Их называют цветочным диском. Чаше всего диск развивается между андроцеом и гинецеом, иногда между венчиком и андроцеом или между чашечкой и венчиком. Иногда нектар выделяется на всей поверхности цветоложа без участия особых выростов, т. е. цветоложе представляет собой сплошной нектарник.

Нектарники состоят из паренхимной тонкостенной ткани, мелкие клеточки которой содержат в клеточном соке сахарозу, фруктозу, немного белковых веществ и растворов минеральных солей. Выделение жидкости происходит благодаря действию водяных устьиц, которыми бывает покрыта паренхима.

Количество нектара, выделяемое одним цветком различных растений, далеко неодинаково. У липы обыкновенной один цветок выделяет от 0,15 до 7,46 мг нектара, а у липы крупнолистной — от 0,5 до 11,54 мг.

Иногда количество нектара, выделяемого одним цветком, невелико. Например, у донника 0,16 мг, но при расчете на гектар, исходя из количества цветков, число которых доходит до 1,800 млн, продукция нектара достигает 286 кг. Гектар посева фацелии дает 300—500 кг.

Расположение нектарников во внутренних частях цветка имеет то значение, что насекомое при посещении нектарника должно встретить по пути части цветка, а из них именно андроцей и гинецей. Перелетая с цветка на цветок, насекомое переносит пыльцу с одного цветка на другой и производит перекрестное опыление. Пчела способна за одну минуту посетить 17—24 цветка. Пчела и цветок представляют замечательный пример симбиотических отношений между организмами.

Цветоножка, кроющий лист, прицветники, обертка. Цветок появляется на месте пазушных или реже верхушечных почек. Он всегда заканчивает ось и никогда не бывает расположен на листе. Часть оси побега, которая находится под чашечкой и заканчивается цвет-

ком, называется цветоножкой. Иногда она не развивается, тогда цветок называется сидячим.

Более или менее измененный лист, из пазухи которого выходит

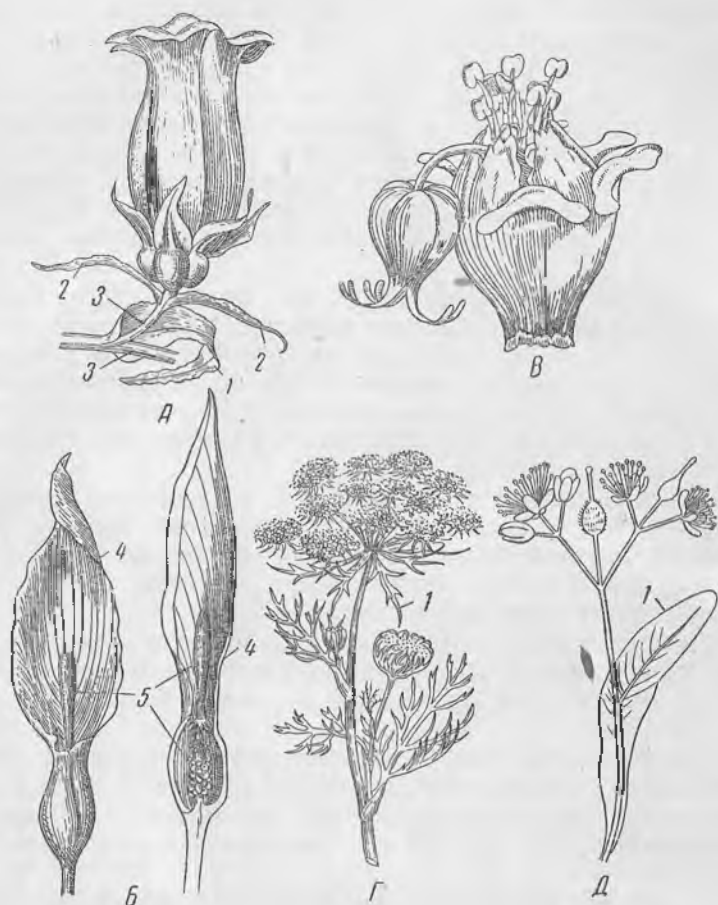


Рис. 263. Кроющий лист, цветоножка, прицветники и цветок. А — цветок колокольчика (*Campanula media*); Б — крыло (кроющий лист) соцветия аронника; В — мужские цветки и женский цветок молочая (*Euphorbia*), окруженные общим покрывалом и имеющие сходство с соцветием (антодий); Г — обертка из кроющих листьев у зонтичных; Д — цветоножка, сросшаяся с кроющим листом у соцветия липы (*Tilia*). 1 — кроющий лист, 2 — прицветники, 3 — цветоножка, 4 — крыло, 5 — соцветие.

цветоножка, называется кроющим, или подпирющим листом, но он не всегда развивается. Конечные цветки такого листа не имеют. Измененные листочки, развивающиеся на цветоножке как

на оси цветка, по одному (у некоторых однодольных) или по два, или в большем числе, например, у мальвовых, называются прицветниками, или прицветничками. Иногда их не бывает совсем.

Кроющий лист иногда сильно разрастается и облегает все соцветие, защищая молодые цветки. Затем он раскрывается, и цветки освобождаются. Такой лист носит название крыла, например, у пальмы. У аронниковых он окрашивается в яркий цвет. Кроющий лист может не разрастаться и облекать лишь один цветок. Тогда он носит название одноцветковой обертки (у нарцисса, гвоздики и др.).

Иногда сближенные кроющие листья различных цветоножек образуют обертку вокруг, например, соцветий зонтика у зонтичных и обверточки при основании каждого простого зонтика в случае соцветия сложного зонтика. Оберткой также называются листочки, покрывающие соцветие, корзинку, у сложноцветных. Если кроющие листья срастаются краями между собой, то они образуют бокальчик под группой цветков (как у молочая) или под одним цветком (как у *Mirabilis*). Особое образование получается благодаря разрастанию коры цветоножки вокруг цветка сначала в виде валика, а потом в виде чаши с чешуйками на наружной стороне, или же, по мнению некоторых, благодаря срастанию прицветников. Оно носит название плюски (у дуба, каштана, бука). Наконец, цветоножка, выходя из пазух кроющего листа, срастается с ним на некотором протяжении (у липы) или же цветоножка срастается на некотором протяжении со стеблем и обособляется несколько выше основания кроющего листа.

Положение цветка и его составных частей в отношении кроющего листа и побега. Если цветок возникает на ветви или на цветоножке в пазухе кроющего листа, то считается, что цветоножка или ветвь, на которой развит цветок, находится позади и сверху по отношению к кроющему листу, а сторона цветка, обращенная к кроющему листу, является передней, или нижней. Сторона, обращенная к оси главного побега, является задней, или верхней.

Если представить себе вертикальную плоскость, рассекающую кроющий лист по его средней жилке и продолженную через середину цветка и ось цветочной ветки, то такая плоскость называется срединною, или медианною, а сечение цветка срединным.

Такая же плоскость, проходящая через ось цветочной ветви, но перпендикулярно к предыдущей, называется поперечною, или боковой плоскостью, сечение поперечным, или боковым, а части цветка, рассекаемые ею, — боковыми частями (рис. 264).

План строения цветка. Для обозначения отношений, числа, положения и симметрии в строении разнообразных цветков пользуются условными знаками, применяя которые составляют план цветка с изображением его на горизонтальной плоскости. Этот план назы-

вается диаграммой цветка. План строения цветка можно выразить с помощью букв, цифр и значков. Такое выражение плана называется формулой цветка. В последнем случае морфологически различные части цветка обозначаются буквами, условно принятыми для этой цели.

Пользуются обычно следующими буквенными обозначениями: простой околоцветник — Р (Perigonium), или Ок, чашечка — К (Ca-

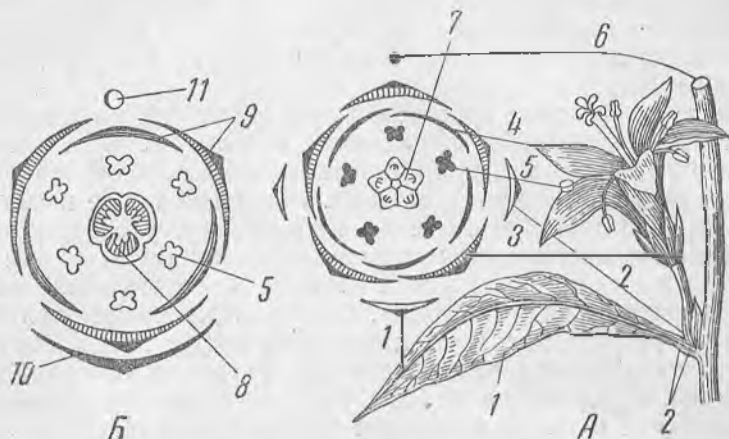


Рис. 264. Положение цветка и его основных частей в отношении кроющего листа и побега двудольного растения. А — цветок и диаграмма; Б — построение диаграммы цветка однодольного растения.

1 — кроющий лист, 2 — прицветники, 3 — чашечка, 4 — венчик, 5 — тычинки, 6 — стебель, 7—8 — завязь, 9 — простой околоцветник, 10 — кроющий лист, 11 — ось побега.

lux), или Са (Calyx), или Чш, венчик — С (Corolla), или Внч, тычинки (андроцей) — А (Androeseum), или Тч, плодолистки (гинецей) — G (Gynoeeseum), или Пл.

Число членов в круге обозначается цифрами, а при неопределенной множественности числа того или иного члена круга его обозначают значком бесконечности — ∞ . При отсутствии членов круга ставится нуль. Скобки употребляются для обозначения сращения членов круга между собой. Расположение по кругам обозначается значком +, который ставится между цифрами, обозначающими число членов в круге. Неправильный цветок с одной плоскостью симметрии (зигоморфный) обозначается стрелкой — $\uparrow$ или вертикальной чертой с двумя точками по сторонам $\vdash$. Правильный цветок, многолучевой, имеющий несколько плоскостей симметрии (актиноморфный), обозначается значком звездочки * или кружком с крестом $\oplus$. Тычиночные цветки — значком σ , пестичные φ , а обоеполые $\sigma + \varphi$. Черточкой под цифрой (обозначающей число плодолистиков) при буквенном обозначении гинецея отмечают верхнюю завязь, а над цифрой — нижнюю завязь. Иногда для обозначения

нижней завязи всю формулу заключают в скобки. При применении этих условных обозначений и получают формулу цветков:

✱ <i>Осока</i>	$P_0 A_{3+0} g_0$ (цветок ♂)	или $Ok_0 T_{ч3+0} Пл_0$
	$P_0 A_0 g_{(3)}$ (" ♀)	" $Ok_0 T_{ч0} Пл_{(3)}$
✱ <i>Касатик</i>	$P_{3+3} A_{3+0} g_{(3)}$	" $Ok_{3+3} T_{ч3+0} Пл_{(3)}$
✱ <i>Тюльпан</i>	$P_{3+3} A_{3+3} g_{(3)}$	" $Ok_{3+3} T_{ч3+3} Пл_{(3)}$
✱ <i>Лилия</i>	$P_{3+3} A_{3+3} g_{(3)}$	" $Ok_{3+3} T_{ч3+3} Пл_{(3)}$
✱ <i>Яблоня</i>	$Ca_5 C_5 A_{10+5+5} g_{(5)}$	" $Чш_5 Внч_5 T_{ч10+5+5} Пл_{(5)}$
⊕ <i>Лютик</i>	$Ca_5 C_5 A_{\infty} g_{\infty}$	" $Чш_5 Внч_5 T_{ч\infty} Пл_{\infty}$
↑ <i>Наперстянка</i>	$K_5 C_{(5)} A_4 g_{(2)}$	" $Чш_5 Внч_{(5)} T_{ч4} Пл_{(2)}$
✱ <i>Огурец</i>	$K_5 C_{(5)} A_0 g_{(3)}$ (цветок ♀)	" $Чш_5 Внч_{(5)} T_{ч0} Пл_{(3)}$
✱ <i>Горох</i>	$Ca_5 C_{1+2+(2)} A_{1+(5+4)} g_1$	" $Чш_5 Внч_{1+2+(2)} T_{ч1+(5+4)} Пл_1$

Более наглядное и полноценное представление о строении цветка дает его диаграмма, т. е. схематическая проекция цветка на плоскости, перпендикулярной к оси цветка, на которой изображается, помимо частей и членов самого цветка, также расположение оси кроющего листа и прицветников по отношению к цветку.

Диаграмма составляется так, что кроющий лист всегда находится внизу, а ось вверх, и по отношению к ним ориентируется расположение частей цветка. Ось не рисуют, если цветок верхушечный. Не рисуют иногда и кроющего листа. Но всегда в диаграмме нижняя часть соответствует передней части цветка. Диаграмма отражает как бы картину строения бутона при вскрытии его поперечным разрезом. Ось обозначается маленьким кругом, кроющий лист — в виде дуги с килем, как и прицветники. Чашелистики также в виде дуги с килем, а лепестки — без киля. Тычинки обозначают фигурой, сходной с очертаниями поперечного разреза через пыльники, причем выпуклая сторона его отражает обращенность пыльника к цветку или наружу. Ветвление тычинок обозначается скучиванием их отдельных фигур. Гинецей обозначается фигурой поперечного сечения через завязь, а семязпочки обозначаются мелкими кружками с указанием их расположения на плодолистиках. Неразвитые части цветка указываются звездочками. Стаминодии указываются заштрихованными фигурками дуги. Срастание членов цветка в круге обозначается черточкой, соединяющей значки в круге или непосредственным примыканием значков друг к другу (рис. 264).

Диаграмма называется эмпирической, если построена по распустившемуся цветку без учета истории развития цветка, и теоретической, когда учитывается история развития цветка. На

такой диаграмме может быть обозначен тот или иной член или круг цветка, которые видны только в начальных процессах образования цветка, и в дальнейшем не получают развития и отсутствуют в распустившемся цветке.

Изменения в строении цветка. Изменения в строении цветка могут происходить оттого, что в нем иногда развиваются не все части и члены цветка.

Часто на одном и том же растении или даже в одном соцветии цветки построены не по одному типу, что носит название **диморфизма**.

Диморфизм может касаться формы околоцветника (например, у краевых и внутренних цветков в соцветии подсолнечника) либо проявляется в наличии или отсутствии тычинок и пестиков.

У орхидей цветки по своей форме иногда настолько различны, что растения, имеющие такие цветки, относили к разным родам, и только одновременное нахождение на одном и том же растении таких различных цветков выявило принадлежность их к одному роду.

Изменения в типе цветка могут касаться андроеца и гинецея (см. стр. 408).

Так, на особях растений одного и того же вида могут быть различные типы цветков. Например, у подорожников, душицы, тимьяна и других — одни растения с обоеполюми цветками, а другие только с женскими. У других видов растений одни особи только с мужскими цветками, другие только с женскими, а наряду с ними у некоторых особей развиваются обоеполые цветки.

У некоторых растений, кроме обычных цветков, нормально распускающихся (хазмогамных), развиваются цветки, которые всегда остаются закрытыми. Они называются **клеистогамными** (закрытыми), а это явление называется **клеистогамией**, например, у фиалки, кислицы и др. Клеистогамные цветки имеют иную форму и внешний вид. Они похожи на почки. Лепестки у них зачаточны или неразвиты, тычинки с небольшими пыльниками, столбик и рыльце слабо развиты. Эти цветки не имеют запаха, не выделяют нектара. Но все же они приносят всхожие семена иногда в большом количестве. Часто такие цветки находятся скрытыми в почве. У одних особей растений одного и того же вида появляются только клеистогамные, у других — и те и другие или же только открытые цветки.

Как особый вид полиморфизма можно рассматривать наличие различной окраски цветков в соцветии (у моркови). У некоторых растений одни цветки соцветий пятичленные, а другие четырехчленные и т. д.

Различные формы цветка часто зависят от степени развития столбика у цветков различных особей одного и того же вида, как, например, у примулы. Это явление носит название **разностолбчатости**, или **гетеростилии**.

Все эти морфологические изменения цветка имеют большое

биологическое значение, что выявляется в многообразии процесса опыления.

Расположение цветков на растении. Соцветие. Размещение цветков по отношению к вегетативным органам растения носит название **цветорасположения**. Цветки редко располагаются поодиночке, а в большинстве случаев группами. В том случае, когда на ветвях, несущих группы цветков, нет обычных вегетативных листьев, а развиты только прицветники и прицветнички, то такая ветвь с цветками называется **соцветием**, например у смородины. В том случае, когда ветвь заканчивается одним цветком, такой цветок называется **одиночным**, например, у тюльпана, мака. Если соцветие (или один цветок) развивается в пазухе листа и представляет видоизменение всей ветви, то оно называется **пазушным**, например у губоцветных, если же заканчивает собой только верхнюю часть главного побега или некоторые из его обыкновенных ветвей, оно называется **конечным**, например, у ржи, сирени.

Различают два основных типа соцветий: **простые и сложные**. К простым соцветиям относятся такие, на верхушках ветвей которых или в пазухе их прицветников находятся отдельные цветки. К сложным соцветиям относятся те, у которых на верхушках ветвей или в пазухе кроющих листьев находятся группы цветков в виде вторичных соцветий того или иного типа.

Среди простых соцветий различают два главных типа:

1. **Верхоцветное соцветие** (цимозное, верхоцветник, предельное, ограниченное соцветие), когда боковые ветки развиваются сильнее, пересиливают главную ветвь и выдаются над ней. Этот тип соцветия можно назвать **симподиальным** (рис. 265).

2. **Бокоцветное соцветие** (ботрическое, бокоцветник, беспредельное, неограниченное соцветие), когда главная ветвь растет сильнее боковых и превышает их. Этот тип можно назвать **моноподиальным**.

В верхоцветном соцветии главная ветвь быстро прекращает свой рост, в бокоцветном соцветии рост главной ветви продолжается неограниченно долго. Это происходит потому, что верхоцветное соцветие образуется путем симподиального ветвления (или ложнодихотомического). Первым в верхоцветном соцветии распускается цветок, которым заканчивается главная ось соцветия, прекращающая свой рост (порядок распускания базифугальный, или центробежный, при укороченных осях, т. е. от центра к периферии).

Бокоцветные же соцветия (рис. 266) образуются путем моноподиального ветвления, когда главная ось продолжает свой рост, не уступая боковым ветвям, и цветок главной оси распускается поэтому последним. Нижние цветки распускаются первыми (акропетальный порядок распускания, или центростремительный, при укороченной главной оси).

Простые верхоцветные соцветия (симподиальные) делятся по числу боковых ветвей на три группы: 1) **многолуче-**

ные (плеюхазий), когда боковых ветвей (лучей) больше двух, такое соцветие называется многолучевым верхоцветником, ложным зонтиком (рис. 267); 2) двулучевые (дихазий, рис. 267), когда боковых ветвей только две; соцветие носит название двулучевого верхоцветника, полузонтика; 3) однолучевые (монохазий,

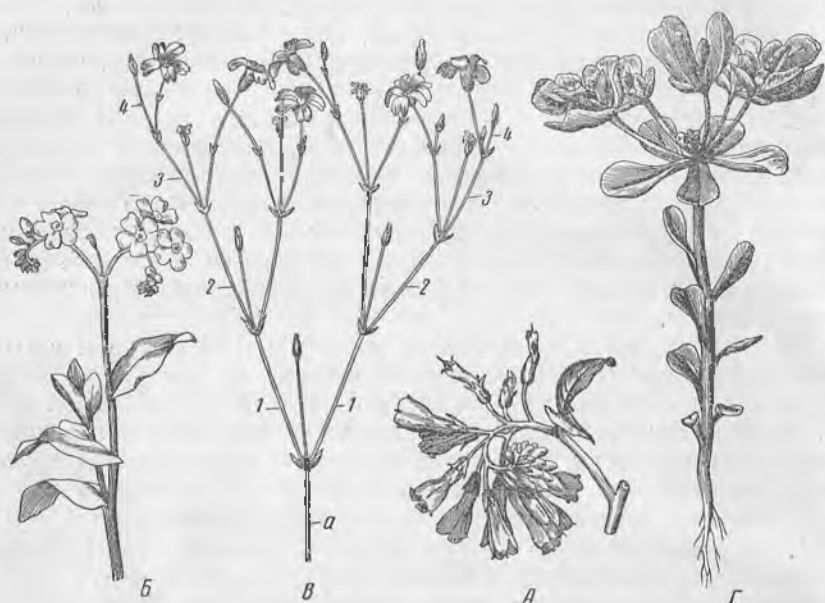


Рис. 265. Примеры простых верхоцветных соцветий. А — завиток окопника (*Symphytum officinale*); Б — завиток незабудки (*Myosotis*); В — дихазий ясколки (*Cerastium collinum*); Г — плеюхазий молочая (*Euphorbia helioscopia*).

1—4 — последовательные оси.

рис. 267), когда боковая ветвь только одна, или однолучевой верхоцветник.

Однолучевые верхоцветники образуют соцветие **завиток** — когда боковые ветви последовательно появляются только с одной и той же стороны. Тогда ветвь соцветия загибается улиткообразно в одну сторону. В том случае, когда боковые ветви развиваются попеременно то с одной, то с противоположной стороны, образуется **извилина**.

К верхоцветным однолучевым соцветиям относится еще так называемый **клубочек** (у свеклы), когда цветки соцветия сильно скучены. От тесно располагающихся цветков соцветие принимает округлую форму, а если оно принимает форму укороченного зонтика, то такие соцветия называют **пучками** (гвоздика, мята и др.). Часто принадлежность соцветия к верхоцветному типу можно выяснить лишь на основании порядка распускания цветков.

Среди простых бокоцветных соцветий (рис. 268) различают:

1. Кисть,— когда на удлинённой оси в пазухах прицветников сидят на цветоножках одиночные цветки (смородина, резеда, черемуха, ландыш, люпин, белая акация и др.).

2. Колос,— когда на удлинённой оси в пазухах прицветников

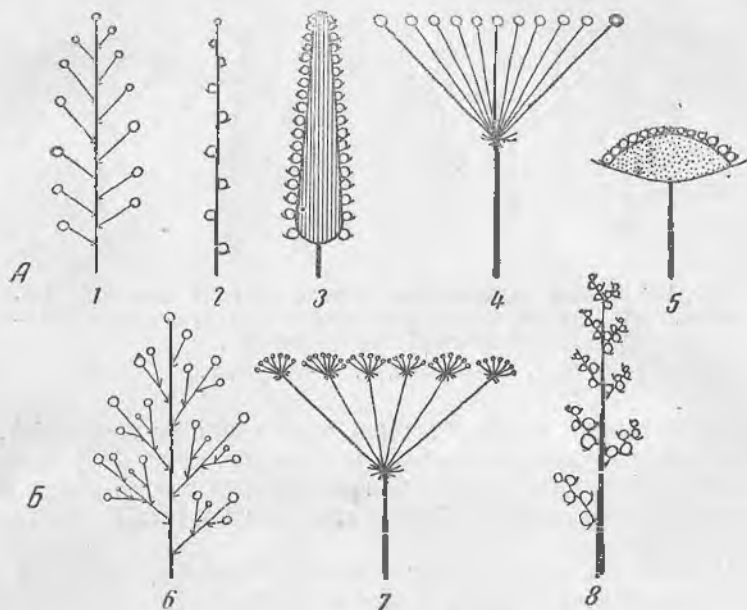


Рис. 266. Схема простых и сложных бокоцветных (моноподиальных) соцветий. А—простые соцветия; Б—сложные соцветия.

1 — кисть, 2 — колос, 3 — початок, 4 — зонтик, 5 — головка, или корзинка, 6 — метелка, 7 — сложный зонтик, 8 — сложный колос.

расположены сидящие цветки (подорожник, вербена, граб, мужские соцветия осок и др.).

3. Початок,— когда ось соцветия колоса становится мясистой, толстой (белокрыльник, женские соцветия кукурузы и др.).

4. Щиток,— та же кисть, но нижние цветоножки удлиняются и доходят последовательно до уровня верхнего цветка, поэтому все цветки располагаются на одном уровне (груша, яблоня, сливы и др.).

5. Зонтик,— когда цветоножки все одинаковой длины и расположены на верхушке главной оси (примула и др.).

6. Головка,— со скученными, рыхло расположенными на верхушке оси цветками на короткой ножке (клевер, ворсянка, скабиоза и др.).

7. Корзинка,— с тесно скученными цветками на верхушке блюдцевидно расширенной и утолщенной оси, прикрытой с внешней стороны тесно расположенными, налегающими друг на друга

кроющими листьями, называемыми оберткой (подсолнечник, одуванчик, ромашка, василек, полынь, тысячелистник). Тесно расширенное окончание оси составляет общее цветоложе для цветков в корзинке. Оно бывает конусообразным, выуклым (у ромашки, тысячелистника), сплюснутым в виде блюдца

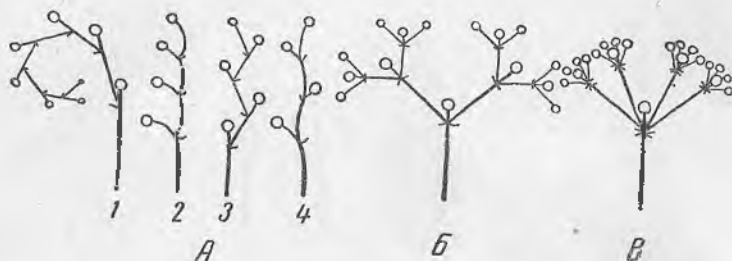


Рис. 267. Схема верхоцветных (симподиальных) соцветий. А — монохазий (однолучевое); Б — дихазий (двулучевое); В — плейохазий (многолучевое).

1, 2 — завиток, 3, 4 — извилины.

(у подсолнечника), вогнутым в виде чаши (у Ambrosia).

Сложные соцветия состоят из простых (рис. 269) и образуются в том случае, если цветоножки ветвятся много раз и на них развиваются вторичные простые соцветия того или иного рода. Сюда относятся:

1. Метелка, являющаяся сложной кистью, когда из пазух прицветников главной оси развиваются боковые ветви того или иного рода соцветий (виноград, сирень и др.).

2. Сложный колос, — когда на оси сидят колосообразно простые колоски (пшеница, рожь и другие злаки).

3. Сereжка, — соцветие большей частью сложное, сходное с колосом или кистью, но имеет ось повислую и все соцветие по отцветании и по созревании плодов опадает. Цветки одиночные мелкие или сereжку составляют мелкие соцветия (береза, тополь, осина, мужские соцветия лещины, грецкого ореха и др.).

4. Сложный зонтик, состоящий из простых зонтиков, называемых тогда зонтичками (морковь, укроп и другие зонтичные).

5. Сложный щиток, когда соцветие типа простого щитка состоит не из простых цветоножек с одиночными цветками, а из ветвящихся, и в свою очередь образующих то или иное соцветие. Но цветки этих простых соцветий располагаются в одной плоскости (калина, частуха, черная бузина и др.).

Можно различать и другие сложные соцветия, когда, например, при ветвлении на цветоножках развивается не тот род соцветия, что образуется ветвлением главной оси, а другой. Так боковые веточки (цветоножки) кисти могут заканчиваться другим типом соцветия, например, колосом, зонтиком и др. Тогда получаются соцветия: кисть колосков (овес), кисть зонтиков

(плющ) и др. В ином случае это может быть, например, щиток корзинок (у тысячелистника) и др. Такие соцветия называются смешанными.

Расположение цветков в соцветии имеет большое биологическое значение. Несмотря на малую величину околоцветника, цветки,

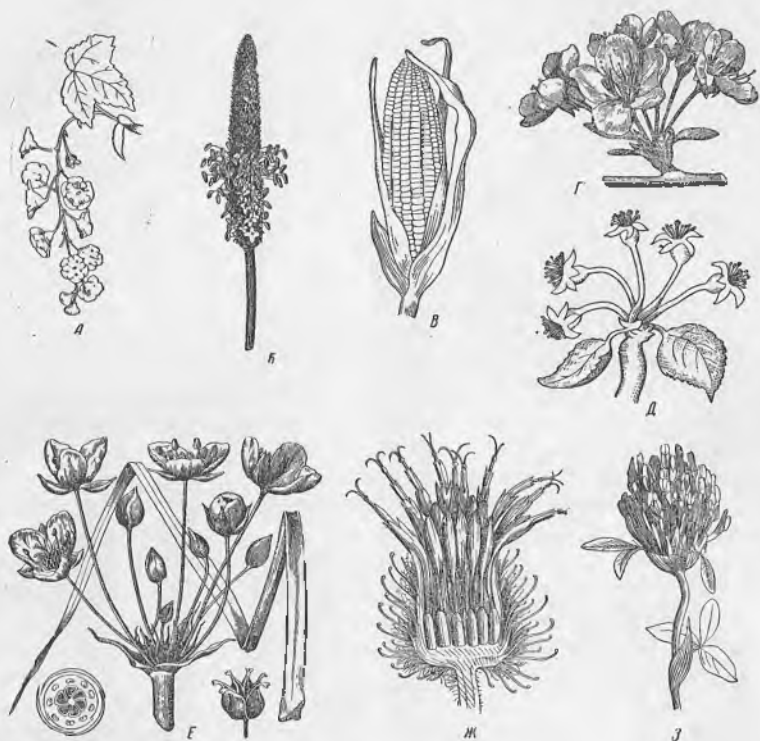


Рис. 268. Примеры простых бокоцветных соцветий (моноподальных). А — кисть (висячая) смородины (*Ribes*); Б — колос подорожника (*Plantago lanceolata*); В — початок кукурузы (*Zea Mays*); Г — зонтик цветков у вишни; Д — щиток яблони (*Malus*); Е — щиток сусака (*Butomus umbellatus*); Ж — корзинка у лопуха (*Lappa*); З — головка у клевера (*Trifolium*).

расположенные в соцветии, становятся легко заметными для насекомых. Близкое их расположение друг к другу облегчает возможность их опыления насекомым. При развитии соцветий сильно увеличивается количество цветков. Число цветков в соцветии может доходить до десятков тысяч (пальмы, агавы). В таком случае при повреждении отдельных цветков, все же большое число их в соцветии остается, чем обеспечивается возможность опыления даже в случае гибели части цветков.

При образовании соцветий, несмотря на большое число цвет-

ков, пластических веществ затрачивается меньше на развитие одного цветка в соцветии, нежели в случае развития одиночных цветков. Одиночные цветки всегда значительно крупнее цветков соцветия.

При расположении цветков в соцветии они иногда более про-



Рис. 269. Примеры сложных бокоцветных соцветий. А — метелка овса (*Avena sativa*); Б — сложный зонтик петрушки (*Petroselinum*); В — сложный колос ячменя многозерного (*Hordeum vulgare*); Г — сережка лещины (*Corylus*).

1 — колос, 2 — схема поперечного разреза колоса многозерного ячменя, 3 — три колоска на уступе стержня и часть стержня колоса.

сто и легко защищаются от неблагоприятных погодных условий (например, у одуванчика соцветие закрывается).

Цветение. Состояние цветения, т. е. готовность элементов цветка к опылению, у одних видов растений наступает в первый год жизни его особи (у однолетников через 3—5 недель после прорастания семян), а у других — по прошествии многих лет. Период в жизни растения до наступления цветения называется вегета-

тивным периодом (не смешивать с вегетационным периодом). Некоторые многолетние растения цветут один раз в своей жизни, и после цветения жизнь данной особи прекращается. Такие растения называются монокарпиками (т. е. однажды плодоносящими). Другие за время своей жизни, иногда очень продолжительной, зацветают неоднократно, такие растения называются поликарпиками (т. е. многократно плодоносящими).

Во многих случаях важно ускорить развитие растения и приблизить срок наступления его цветения и плодоношения. Для сокращения вегетативного периода и приближения срока наступления цветения И. В. Мичурин разработал метод ментора. Роль ментора в этом отношении незаменима, что доказал своими замечательными работами И. В. Мичурин. Он прививал в крону гибридных 6—7-летних сеянцев методом копулировки три-четыре черенка, взятые с плодоносящего дерева заведомо урожайного сорта. Сеянец под влиянием привитого на него сорта ментора в последующие два года приносил плоды. Иначе эти сеянцы приступили бы к цветению и плодоношению лишь на двадцатый год своего роста.

Т. Д. Лысенко своими работами по яровизации растений показал и доказал, что воздействиями определенных внешних условий можно сокращать или, наоборот, удлинять вегетативный период однолетних растений. Сокращение вегетативного периода у растений, в частности у пшениц, имеет огромное практическое значение, так как дает возможность продвинуть озимую пшеницу в районы с суровыми зимами и более коротким вегетационным периодом.

Опыление. По созревании пыльца пыльник растрескивается и созревшая пыльца тем или иным способом попадает на рыльце завязи цветка растения. Перенос пыльца на рыльце составляет процесс опыления, а рыльца цветка с перенесенной на них пылью называются опыленными. Существуют различные способы переноса пыльца.

Перенос пыльца может совершаться в пределах одного цветка и такое опыление называется самоопылением. Если же пыльца переносится с одного цветка на другой, такая форма опыления называется перекрестным опылением.

Перекрестное опыление может происходить в пределах одного и того же растения путем переноса пыльца с одного из его цветков на рыльце другого. Такой способ опыления носит название гетерогамии. Он, так же как и самоопыление, имеет отрицательное биологическое значение.

Собственно перекрестное опыление, т. е. перенос пыльца с цветка одной особи растения на рыльце цветка другой особи растения, носит название ксеногамии.

Наибольшего разнообразия у растений достигают приспособления для осуществления перекрестного опыления. Этот способ значительно чаще встречается, и широко развит у различных групп растений. У многих растений существуют приспособления, ограждающие их от самоопыления. Так, если на рыльце и попа-

дает пыльца того же цветка (собственная пыльца), то часто семян все же не образуется вследствие того, что пыльца или не прорастает, или ее прорастание замедлено, и трубка не достигает яйцеклетки. В то же время пыльца, попавшая с другого цветка, быстрее развивает пыльцевую трубку и опережает действие собственной пыльцы, в результате чего оплодотворение производят спермии пыльцы цветка другого растения. Такие растения называют с а м о б е с п л о д н ы м и, или с а м о с т е р и л ь н ы м и. Часто самобесплодность проявляется в условиях хорошего роста и особенно в начале цветения растения. Но известны растения, как ячмень, горох, просо, многие сорта пшениц и др., у которых вполне всхожие семена или плоды с нормально развитым зародышем получают путем самоопыления.

У некоторых растений, например недотроги (*Impatiens*), фиалки, наряду с нормально развитыми цветками открытого цветения, имеются цветки нераскрывающиеся (клеистогамные), в которых происходит самоопыление (рис. 270). Самоопыляющиеся цветки также иногда дают нормальные семена, а яркоокрашенные и раскрывающиеся цветки часто бесплодны.

В других случаях самоопыление происходит в цветках раскрывающихся, но еще до того, как они открылись, т. е. процесс опыления происходит до раскрытия цветка, в бутоне, как в приведенных выше примерах растений-самоопылителей (горох, чина, пшеница, просо и др.). Наконец, самоопыление происходит в том случае, если не произошло перекрестного опыления и раскрытый цветок не был посещен насекомым. В таком случае тычинки, изгибаясь, прикасаются пыльниками к рыльцу (например, у манжетки, белозора, камнеломки, луговой герани), или лопасти рыльца, закручиваясь, улавливают пыльцу, задержавшуюся между волосками столбика под рыльцем при его продвижении внутри пыльниковой трубки, во время роста (например, у ромашки, из сложноцветных) и т. д. (см. рис. 270).

Ч. Дарвин считает, что самоопыление не способствует процветанию вида, ограничивая его приспособительные возможности. Эти возможности расширяются при перекрестном опылении, т. е. когда зародыш обогащен разной наследственной основой отца и матери, сложившейся под влиянием различных условий существования.

При перекрестном опылении, организм с обогащенной наследственной основой получает большие возможности к изменчивости и приспособлению к условиям существования, т. е. к биологическому прогрессу. В силу этого в природе преобладает перекрестное опыление. Поэтому Дарвин считает, что в природе и у самоопылителей в какой-то мере осуществляется перекрестный способ опыления.

Лысенко показал, что сорта культурных растений-самоопылителей возможно оградить от вырождения, если искусственно произвести внутри сорта перекрестное опыление. Это повысит жизнестойкость растений, их жизненность, что будет способствовать об-

новлению сорта. Практика показала, что такое перекрестное опыление внутри сорта в применении к пшеницам способствует повышению жизнеспособности сорта, следствием чего является повышение урожая пшеницы.

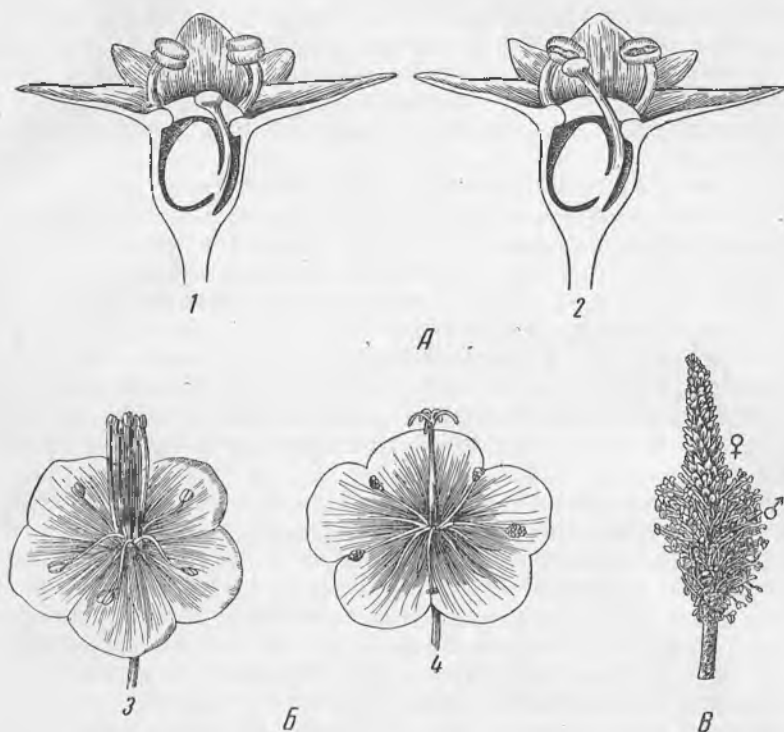


Рис. 270. Примеры самоопыления и перекрестного опыления при изменении положения столбика, рыльца и тычинок. А — цветок манжетки (*Alchemilla*); Б — цветок герани луговой (*Geranium pratense*); В — соцветие (колосок) подорожника (*Plantago*), одновременность зацветания цветков и созревания тычиночного и пестичного аппарата: распускание цветков идет снизу вверх, из средних, еще закрытых цветков выставляется готовый к опылению столбик (♀); у нижних цветков столбики завяли, а длинные тычинки развернулись (♂).

1 — в начале цветения возможно перекрестное опыление, 2 — вследствие роста столбика рыльце приходит в соприкосновение с пыльниками и происходит самоопыление, 3 — вертикальное положение тычинок (сначала пять, как показано на рисунке, а затем и остальных пяти) при закрытости воспринимающей поверхности пяти рылец благодаря их смыканию, 4 — горизонтальное положение тычинок после опорожнения пыльников при раскрытом положении воспринимающей поверхности рылец.

У многих растений имеются различные приспособления, препятствующие самоопылению. Так у однополых цветков не может быть самоопыления и эти цветки по необходимости являются перекрестноопыляемыми. Но и у обоеполых цветков некоторых расте-

ний самоопыление не происходит благодаря особенностям устройства цветка. Так, например, у первоцветов, у гречих, медуницы, незабудки столбики вырастают так, что у одних цветков они превышают уровень расположения пыльника, а у других наоборот. Это явление носит название разностолбчатости (гетеростилии). Такое расположение устраняет возможность самоопыления. Пыльца короткостолбчатого цветка обладает такими биологическими особенностями, которые дают ей возможность, попадая на пестики длинностолбчатых цветков, способствовать лучшему образованию семян.

У других растений самоопылению препятствует одновременное созревание пыльников и рылец. Такая одновременность созревания пыльников и рылец называется диогогамией. При этом может быть раньше созревание пыльников (протерандрия), такие цветки называют раннетычинковыми, а если раньше созревает рыльце (протерогиния), то их называют раннестолбчатыми. К раннетычинковым относятся многие лилейные, сложноцветные, губоцветные, мотыльковые, гвоздичные и многие другие, а к раннестолбчатым — многие крестоцветные, пасленовые и другие, у которых иногда столбик с рыльцем высовывается еще до раскрытия бутона.

Способы перекрестного опыления. Цветки и соцветия приспособлены к различным способам перекрестного опыления. Растения, пыльца которых переносится с цветка на цветок с помощью ветра (анемофилия), называются ветроопыляемыми, или анемофильными. Ветроопыление менее развито в растительном мире, нежели насекомое опыление, но оно все же свойственно и травам, и кустарникам, и деревьям. Иногда у определенных систематических групп растений перекрестное опыление происходит лишь с помощью ветра, как то у злаков, осоковых, ореховых, березовых, буковых, ивовых (за исключением некоторых видов), крапивных и др. Некоторым растениям свойственно одновременно опыление с помощью ветра и насекомых (например, василистник). Вследствие приспособления к ветроопылению в строении цветка и соцветия у ветроопыляемых растений имеется ряд морфологических особенностей. Цветки их всегда собраны в особые, большей частью для них характерные соцветия (колос, сережка). Цветки таких соцветий мелкие, часто с неполным числом частей (кругов) или неполночленными кругами, т. е. в той или иной степени неполноценные, редуцированные. У многих растений (злаки, осоки, пальмы) околоцветник состоит из чешуек. Пыльники сростаются с тонкой тычиночной нитью в одной точке, свешиваются вниз во время цветения и поэтому они легко колеблются ветром (колеблющиеся пыльники), что способствует высыпанию пыльцы (например, у рейграса, ржи) (рис. 271).

Легко раскачиваются ветром сережки лещины, осины, тополя и других растений. У крапивы, стенницы, шелковицы пыльца выбрасывается благодаря быстрому раскручиванию тычиночной нити при

раскрывании бутона и разносится ветром. Рыльца у некоторых ветроопыляемых растений выставляются из цветка, например у злаков, и имеют перистое строение, что способствует улавливанию пыльцы, разносимой ветром. У ветроопыляемых растений, имеющих соцветие сережку, расцветание происходит ранней весной, когда еще деревья не покрыты листвой. Это способствует более легкому разносу пыльцы ветром на далекое расстояние.

Пыльца образуется у этих растений в большом количестве. Так пыльцевая продукция некоторых растений в пересчете на одно соцветие определяется следующими цифрами:

клен	—	25 000 000	пыльцевых зерен
береза	—	5 450 000	» »
дуб	—	1 250 000	» »
лещина	—	3 930 000	» »
ольха	—	4 445 000	» »
рожь	—	4 250 000	» »

Пылинки ветроопыляемых растений мелкие, гладкие, легкие и переносятся ветром на очень большие расстояния. Так пыльца ольхи и осок в большом количестве отмечалась в воздухе над поверхностью океана на расстоянии 250—660 км от берега. Некоторые факты позволяют сделать заключение, что пыльца таких растений, как береза, ива (как и сосна), может переноситься на расстояния в тысячу километров.

У растений, обитающих в воде, опыление совершается с помощью воды (гидрофилия). Это водоопыляемые растения, как, например, роголистник, морская трава (*Zostera*) и др. У этих растений пыльцевые зерна переносятся водой и потому они имеют особенности в своем строении. Экзина, внешняя оболочка у них отсутствует, а есть только внутренняя (интина). Они имеют нитевидную или лентовидную форму. Пыльца водоопыляемых растений, имея один и тот же удельный вес с водой, находится в ней во взвешенном состоянии.

У двудомного подводного растения валлиснерии цветки образуются под водой. По созревании мужские цветки отрываются от цветоножки и благодаря появлению воздушных пузырьков в середине закрытого в то время цветка, они поднимаются на поверхность воды. Здесь они раскрываются. В это время спирально закрученные цветоножки женских цветков раскручиваются и женские цветки также появляются на поверхности воды, где они раскрываются и выставляют свои бахромчатые рыльца. Раскрывшиеся мужские цветки свободно плавают на водной поверхности. Их подгоняет или течение воды, или ветер, так как раскрывшийся околоцветник играет роль паруса. Плавая, они встречаются со всплывшими на поверхность воды женскими цветками, но прикрепленными к своему растению. Маленькие мужские цветки (около 1 мм в поперечнике), гонимые ветром, подплывают к женским цветкам,

прикасаются своими пыльниками, расставленными в стороны на тычиночных нитях. Липкая пыльца пристает к бахромчатым рыльцам и происходит опыление. После этого женские цветки закрываются, цветоножка вновь спирально закручивается и под водой происходит созревание семян и образование плода (рис. 271).

Большая часть ($\frac{9}{10}$) цветковых растений опыляется с помощью насекомых (энтомофилия). Это насекомоопыляемые растения, или энтомофильные. Насекомых привлекает в цветке или пыльца или, большей частью, нектар. Пыльца поедается насекомыми, а шмели и пчелы собирают пыльцу и откладывают в сотах. Она служит пищей для личинок пчел и носит у пчеловодов название перги, или хлебны. К растениям с большим числом тычинок в цветке, которые дают массу пыльцы, относятся ветреницы, маки, шиповники, мимозы.

Но все же, число растений, привлекающих насекомых своей пылью, невелико по сравнению с растениями, привлекающими насекомых нектаром, которым они питаются, и который пчелы перерабатывают в мед, откладывая его в соты. Нектарники обычно расположены в глубине цветка, а если они образуются во внешних кругах растения, то все же насекомое, чтобы достигнуть нектара, должно неминуемо коснуться пыльников и рылец цветка. Этому способствует устройство цветка, его различные выросты, волоски, форма околоцветника и взаимное расположение его элементов и т. д.

Насекомоопыляемые растения имеют обычно крупные цветки или, если цветки мелкие, то они собраны в соцветие, а потому заметны издали. У многих растений в соцветии или некоторые цветки, или околоцветник, или прицветники выделяются своей величиной и окраской. Например, у ромашки, у васильков, у подсолнечника, у моркови выделяются по своему более крупному размеру цветки внешнего круга соцветия. Эти цветки иногда иначе окрашены, часто у них развит лишь околоцветник, т. е. они бесплодны, но при их наличии соцветия на большом расстоянии становятся более заметными для насекомого. Ту же роль приманки выполняют окрашенные кроющие листья, например, у шалфеев, иван-да-марьи, или листочки прицветников в виде обертки, как у бессмертника.

Насекомые не летают беспорядочно с одного цветка на другой, а ищут и избирают для посещения только цветки определенного вида растения. Это имеет большое биологическое значение, так как иначе не был бы обеспечен процесс перекрестного опыления между особями растений, относящихся к одному и тому же виду растения.

На лепестках цветков часто имеется рисунок в виде заметных, иначе окрашенных полос, пятен, сходящихся к месту расположения нектарников и вместилищ нектара, как бы указывающих насекомому направление к нектару, или, наоборот, выросты, препятствующие его движению к другим частям цветка, как, например, у орхидей, капуцина (настурции).

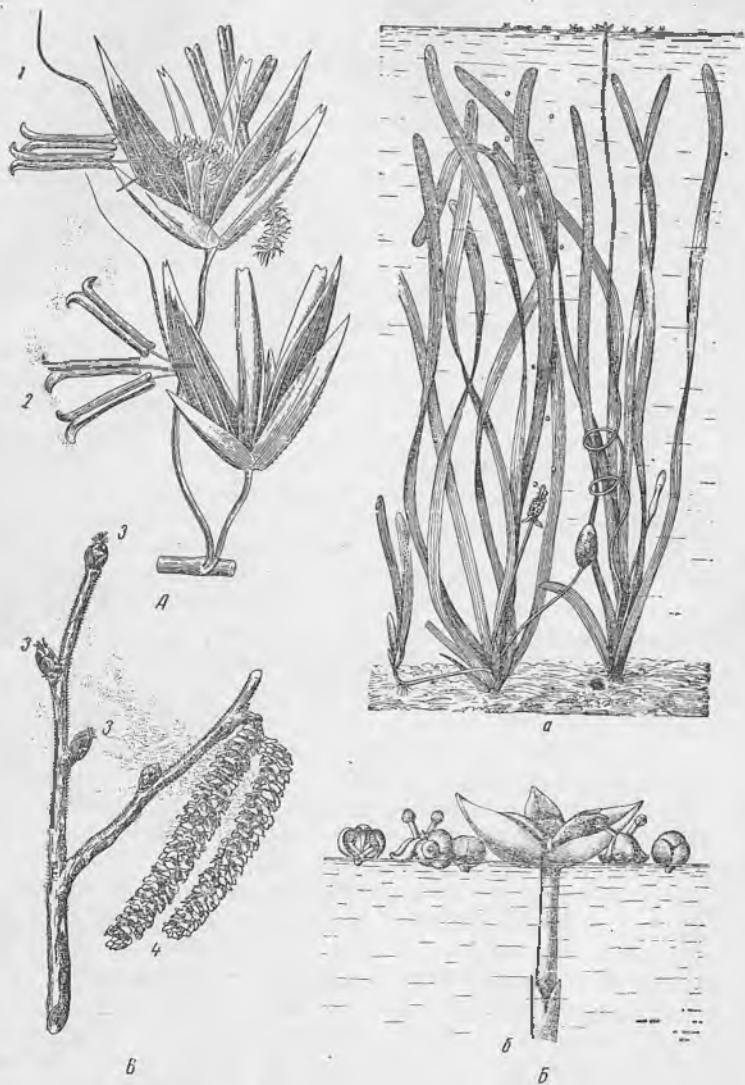


Рис. 271. Ветроопыление. А — колоски злака рейграса (*Arrhenatherum elatius*) с цветками, отцветшими, цветущими, с качающимися от ветра пыльниками, отчего распыляется пыльца; Б — цветение и опыление двудомной валлиснерии: а — валлиснерия в цвету, слева тычиночный экземпляр, от соцветия отрываются цветки и всплывают на поверхность воды; справа пестичный экземпляр с цветками женскими на длинных спирально закручивающихся цветоносах; б — цветки валлиснерии на поверхности воды, по середине женский цветок, справа мужской цветок прикасается к женскому и оставляет на его рыльце пыльцу; В — сережка орешника (*Corylus avellana*); во время цветения происходит распыление пыльцы с помощью ветра.

1 — отцветшие цветки, 2 — цветущие цветки, 3 — соцветие с женскими цветками, 4 — сережки с мужскими цветками.

Эти приспособления способствуют заходу насекомого в те части цветка, посещением которых обеспечивается перекрестное опыление. Многие цветки посещаются различными насекомыми, которые могут пользоваться их нектаром и производить перекрестное опыление. В устройстве таких цветков нет особых приспособлений специально к посещению определенными насекомыми. Другие же растения имеют более специализированные цветки, приспособленные к посещению лишь определенными насекомыми.

Поверхность пыльцы насекомоопыляемых растений обычно неровная, с разнообразными выростами на ее эквине или клейкая, что способствует переносу ее насекомыми.

В процессе перекрестного опыления, кроме насекомых, иногда принимают участие, и другие животные. Так, например, цветки некоторых орхидей и других растений опыляются небольшими, но имеющими длинный клюв птицами пропиков — колибри. Они не садятся на цветок, а, держась в воздухе, с помощью своего клюва высасывают нектар, пыльца же в это время пристаёт к перьям их головы. Указывается, наконец, на участие в перекрестном опылении и других животных (австралийского животного — кенгуру).

Насекомоопыляемые растения, привлекающие насекомых своей пылью, как пищей для них, имеют обычно более простое строение, неспециализированное, но оно соответствует строению ротового аппарата посещающих эти цветки насекомых.

Цветки, посещаемые насекомыми, имеющими короткие хоботки или ротовые части (мухи, жуки), имеют нектарники, расположенные открыто, как, например, у зонтичных. Другие цветки, посещаемые насекомыми, имеющими длинный хоботок (пчелы, шмели и осы), имеют ряд особенностей в своем строении. Нектар у них скрыт на дне шпорец или венчиков, суженных в нижней части наподобие трубки большей или меньшей длины.

В строении цветков имеется и ряд других особенностей, благодаря которым они приспособлены к посещению только определенными насекомыми.

Венчик львиного зева имеет большую нижнюю губу, плотно прилегающую к верхней губе. Достать нектар может только сильное насекомое, например, шмель, который садится на нижнюю губу и, раздвинув верхнюю и нижнюю губу, проникает внутрь венчика, в шпорец, где находится нектар. Проходя, он прикасается своей спинкой к пыльникам и рыльцу.

Чтобы представить себе работу, выполняемую насекомыми по перекрестному опылению, следует учесть, что шмель в одну минуту может посетить 24 цветка льнянки (*Linaria*), пчела — 22 цветка лобелии или 17 цветков живокости (*Consolida*). Для одного килограмма меда пчела должна собрать нектар, посетив около шести миллионов цветков клевера красного.

Цветок первоцвета посещается пчелами и бабочками, т. е. длиннохоботковыми насекомыми, так как венчик его длиннотрубчатый. Уровень расположения пыльников одного цветка соответствует

уровню расположения рыльца другого цветка (коротко- и длинно-столбчатые цветки). Пыльца высокорасположенных пыльников, попадая на тело насекомого, переносится на рыльце другого цветка, расположенного на том же уровне. Опыт показал, что при переносе пыльцы с цветка, имеющего высоко расположенные пыльники, на рыльце другого цветка с высоким же пестиком, получается большее количество семян, и они обладают лучшим качеством (например, у первоцвета).

Цветок анютиных глазок имеет длинный шпорец, где собирается мед, вырабатываемый двумя железками. Проход в шпорец очень узок и расположен близ рыльца и пыльников. Проникая в шпорец, пчела задевает рыльце, которое имеет форму согнутого крючком носика. Продвигаясь под рыльцем к шпорцу, насекомое касается его и производит опыление, перенося пыльцу на рыльце с другого цветка. В то же время рыльце приподнимается насекомым вверх, благодаря чему утонченная часть столбика под рыльцем изгибается. Тем самым производится раздвигание пыльников, расположенных конусом вокруг столбика под рыльцем. Пыльники вскрываются с внутренней стороны. Но до раздвигания пыльца не высыпается, так как этому препятствуют пленчатые выросты пыльников, смыкающихся друг с другом краями. Насекомое, изгибаясь, приподнимает рыльце и столбик и производит разрыв этих пленчатых выростов. Пыльца высыпается, попадает на спилку насекомого и уносится им на другой цветок.

У кирказона (*Aristolochia Clematidis*) цветки грязножелтого цвета с нижней завязью. Они имеют форму кувшина с расширенным основанием, узким горлом и расширенным отверстием сверху наподобие скошенной воронки. Внутренняя поверхность узкого горлышка густо покрыта волосками, обращенными вниз (рис. 272).

В расширенном основании цветка находится толстый, короткий столбик с колесовидным рыльцем. Цветок кирказона, хотя и длиннотрубчатый, но посещается мелкими мушками, которые проникают по трубке цветка в его основание. Направленные вниз волоски трубки цветка препятствуют обратному выходу мушек. Ища выхода и ползая в расширенном основании цветка, они оставляют пыльцу на поверхности готового к опылению рыльца, если до того они посетили другой цветок, так как пыльники цветка, в котором находятся мушки в данный момент, еще закрыты (протерогиния). Вскоре после опыления рыльца вскрываются пыльники. Теперь к телу мушек, продолжающих ползать в основании цветка, пристаёт пыльца раскрывшихся пыльников. В это время волоски в трубке цветка подсыхают, затем отваливаются и мушки беспрепятственно выползают из цветка, перенося пыльцу этого цветка на другой цветок.

В устройстве цветка шалфея имеются особые приспособления для перекрестного опыления. В отличие от других губоцветных шалфей имеет не четыре, а только две тычинки. Эти две тычинки имеют особое устройство. Тычиночная нить их короткая и при-

креплезна у самого входа в трубку венчика. Гнезда пыльников далеко разъединены друг от друга разросшимся удлинением связником. Связник ниже своей середины срастается с тычиночной нитью. Верхняя удлиненная его часть приподнята дугообразно вверх и оканчивается вторым пыльником, вполне нормально развитым. Нижний же пыльник бесплоден и превращается в пластиночку, закрывающую вход в трубку венчика. Получается вид коромысла, прикрепленного ниже середины к тычиночной нити. Пчела, например, продвигаясь по трубке венчика к нектару, должна упереться и приподнять мешающую ей пластиночку недоразвитого пыльника. Отодвигая ее, насекомое приводит в движение коромысло, отчего верхняя его часть с развитым пыльником опускается вниз, и пыльник касается спинки насекомого.

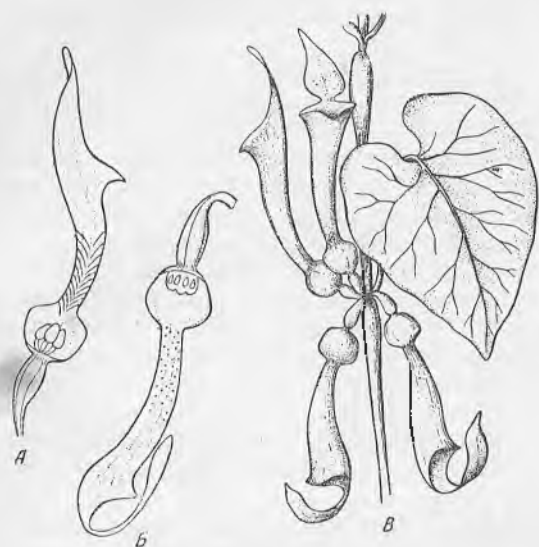


Рис. 272. Перекрестное опыление у кирказона (*Aristolochia clematitis*). А — цветок до опыления в продольном разрезе, волоски направлены внутрь цветка; Б — цветок после опыления в продольном разрезе; волоски в трубке увяли, флаг его опустился и закрывает вход в цветок; В — часть побега с двумя верхними цветками до опыления и двумя нижними, севившимися вниз, — после опыления.

изменяет положение. Он наклоняется вниз, и рыльце теперь занимает то положение, что занимал верхний пыльник. Посещая такой цветок, насекомое теперь касается рыльца своей спинкой, и пыльца со спинки попадает на рыльце. Происходит перекрестное опыление (рис. 273).

Сложное строение имеют цветки у орхидных в связи с процессом перекрестного опыления.

У видов ятрышника цветки снабжены шпорцем. Над входом в шпорец расположено рыльце. Выше рыльца расположен особого устройства пыльник. В его мешочках пыльца слипается в комочки, в основании которых имеется ножка с расширенным диском — прилипальцем. Насекомое при посещении цветка садится на губу и запускает свой хоботок в шпорец, касаясь при этом головкой осно-

вания прилипальца пыльцевых комочков. С помощью этих прилипальцев пыльцевые комочки прилипают к головке насекомого в виде рожек. Пыльца уносится на другой цветок.

Пока насекомое летит к другому цветку, ножка комочков пыльцы подгибается и комочки пыльцы теперь располагаются впереди головки насекомого. При посещении следующего цветка насе-

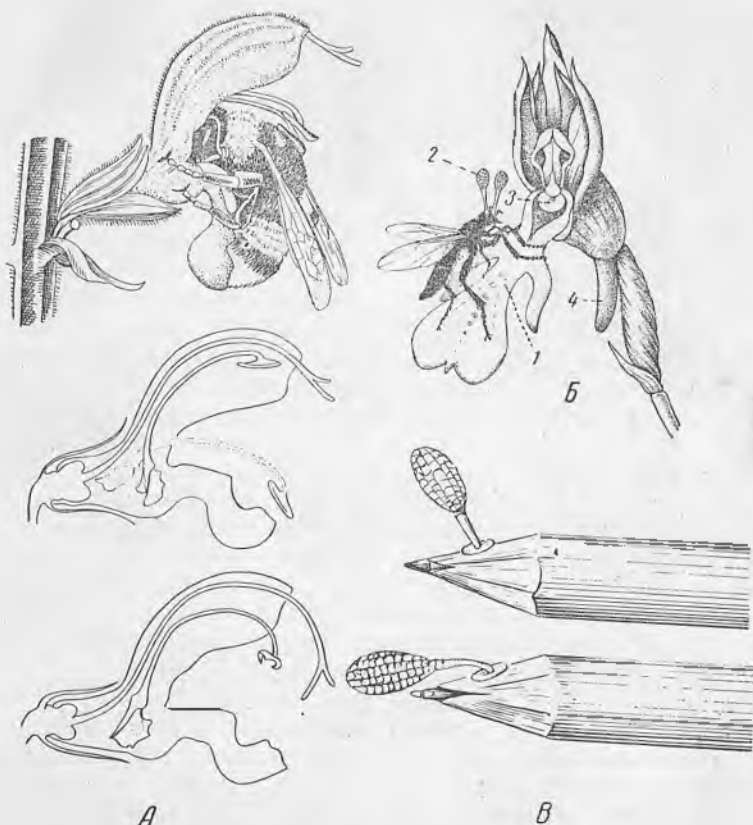


Рис. 273. Опыление растений с помощью насекомых. А — цветок шалфея (*Salvia*), опыляемый шмелем. Перенос пыльцевого комочка цветков орхидного; Б — цветок орхидного; В — поллинаруй на конце карандаша: справа — после извлечения поллинаруй, слева — несколько минут спустя. 1 — губа, 2 — поллинаруй, 3 — рыльце, 4 — шпорец. Насекомые с поллинаруями при первоначальном их положении.

комое касается своей головкой рыльца над входом в шпорец и клейкая пыльца пристает к поверхности рыльца, т. е. происходит перекрестное опыление.

Комочки пыльцы с ножкой и прилипальцем (поллинаруй) можно извлечь искусственно, касаясь, например, заостренным концом карандаша основания ножки комочка пыльцы. Поллинаруй прили-

пают своими прилипальцами к графиту карандаша и извлекаются из своих гнезд.

У других орхидных имеются более сложные приспособления для обеспечения перекрестного опыления.

Процесс перекрестного опыления с помощью насекомых прини-

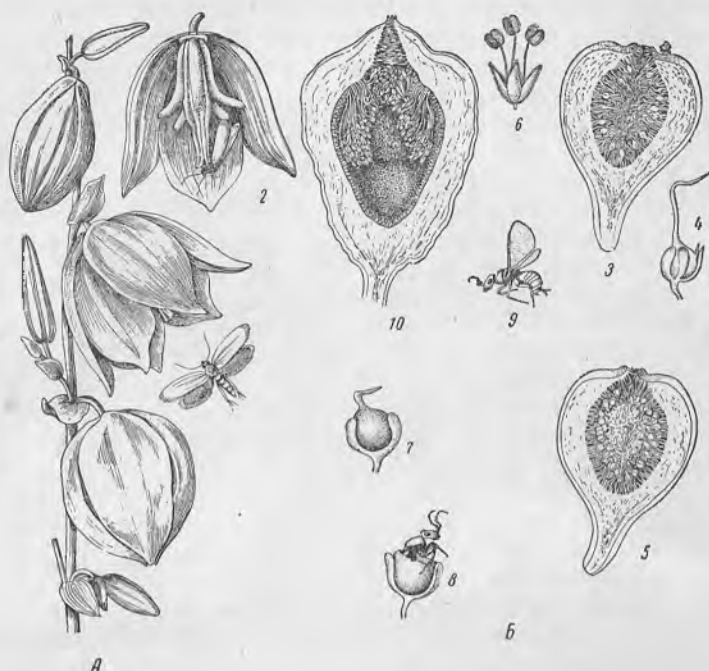


Рис. 274. Перенос пыльцы насекомыми, откладывающими в цветках яйца. А — опыление южки; Б — опыление инжира (*Ficus carica*).

1 — соцветие южки (*Jucca filamentosa*), 2 — ее же отдельный цветок с молью (*Pronuba laticincta*), три листа околоцветника удалены, 3 — соцветие инжира в продольном разрезе с длинностолбчатыми цветками, 4 — длинностолбчатый женский цветок инжира, 5 — соцветие инжира с короткостолбчатыми цветками и у выхода из полости цветоложа с тычиночными цветками, 6 — мужской цветок, 7 — женский цветок с коротким столбиком, 8 — женский цветок с коротким столбиком и выходящая из завязи ося (*Blastophaga priesneri*), 9 — ося-опылитель blastофага (в увеличенном размере), 10 — продольный разрез соцветия инжира с тычиночными цветками, расположенными у его отверстия, и короткостолбчатыми, занимающими всю остальную часть соцветия. (По В. Л. Комарову)

мают иногда еще более сложные формы. В некоторых случаях связь насекомого с растением более многосторонняя; нежели использование пыльцы и нектара. У некоторых насекомых посещение цветка связано с откладыванием яиц в завязи (например, южки, вишневой ятоды), сопровождаемым при этом сложным процессом опыления цветка (рис. 274).

Так, цветки видов винной ягоды, или инжира (*Ficus carica*), опыляются маленькими осами (*Blastophaga psenes*). Цветки инжира собраны в соцветия и располагаются на дне вогнутого наподобие кувшины мясистого цветоложа. Оно возникает благодаря срастанию и разрастанию мясистых ветвей соцветия. Образуются две формы соцветий: 1) каприфи́ги с тычиночными цветками, расположенными по стенкам шейки вогнутой полости цветоложа и с пестичными короткостолбчатыми цветками, развивающимися на дне вогнутой полости цветоложа, и 2) фи́ги с пестичными длинностолбчатыми цветками, расположенными на дне цветоложа, и неразвитыми тычиночными цветками по стенкам шейки полости цветоложа.

Цикл развития осы совпадает с циклами развития различных форм соцветий, которые образуются в течение вегетационного периода в известном порядке. Сменяя во времени друг друга, они развиваются на различных экземплярах дерева инжира. На одних экземплярах находятся соцветия только с женскими длинностолбчатыми цветками, т. е. фи́ги, а на других — каприфи́ги.

Весной самки осы проникают в каприфи́ги и откладывают яички, проникая с помощью своего короткого яйцеклада через столбик к завязи короткостолбчатых цветков. Тычиночные цветки в это время еще не завершили своего развития. Отложив яички, самки погибают, а из яичек развиваются личинки. Питаясь содержимым семязачатка, они превращаются во взрослых насекомых. Самцы здесь же оплодотворяют самок и погибают, а оплодотворенные самки вылетают из внутренней полости, образованной цветоложем. К этому времени в верхней части полости цветоложа вполне развиваются тычиночные цветки соцветия. Самки, пролезая из полости цветоложа наружу, обсыпаясь пылью тычиночных цветков. В это время на других экземплярах инжирного дерева развиваются соцветия из длинностолбчатых цветков, т. е. фи́ги. Оса входит внутрь соцветия, ползает по женским цветкам, оставляет на их рыльцах пыльцу и, не найдя короткостолбчатых цветков, вылетает. Перелетая в поисках этих цветков с соцветия на соцветие фи́ги, она производит опыление. Опыленные цветки развивают нормальные плодики в виде орешков, а мясистое цветоложе разрастается, в результате чего образуется «винная ягода».

Оса, продолжая свои перелеты, находит, наконец, каприфи́гу. Попадая внутрь полости цветоложа, оса откладывает яички в завязь короткостолбчатых цветков, проникая в нее с помощью своего короткого яйцеклада. Здесь самка погибает. Развившаяся теперь новая генерация самок после оплодотворения вылетает из каприфи́г. В это время развиваются новые осенние соцветия, представляющие собой одни каприфи́ги. В этих каприфи́гах осы перезимовывают в личиночной стадии или стадии яичек. Весной в перезимовавших каприфи́гах развивается новая генерация осы. Оплодотворенные самки вылетают, посещают развившиеся к этому времени каприфи́ги и откладывают в их короткостолбчатых цветках яички. Этим начинается заново

описанный выше цикл развития осы за вегетационный период, совпадающий с ритмом цветения и плодоношения инжирного дерева.

Иначе, но не менее сложно, происходит процесс опыления у юкки. Ее крупные цветки обоеполы. Самка насекомого из рода пронуба (*Pronuba jucatella*) прилетает на цветок и собирает в комочек пыльцу с его пыльников, помещает этот комочек себе на головку и перелетает на другой цветок. Здесь при помощи яйцеклада она проникает в завязь и откладывает яички в некоторые его семязпочки. Затем она поднимается к рыльцу и запикивает в пространство между его лопастями комочек пыльцы, производя таким образом перекрестное опыление. В завязи опыленного цветка часть развивающихся семян идет на питание личинок, а из части их, нетронутых насекомым, развиваются нормальные семена. Другие насекомые не могут опылить юкки, а потому плодоношение происходит лишь в том случае, если цветки юкки посещаются пронубой.

СЕМЯ И ПЛОД

Превращение семязпочки в семя. После образования семязпочки в нуцеллусе происходит развитие зародышевого мешка. Ткань нуцеллуса при этом часто разрушается и идет на образование разрастающегося зародышевого мешка. Запасным веществом в таком роде семенах является эндосперм (т. е. внутренний белок). Его называют вторичным эндоспермом в отличие от эндосперма голосеменных, являющегося по своему происхождению заростком (иногда эндосперм покрытосеменных называют внутренним белком). Наружные слои нуцеллуса затем обычно подсыхают и образуют вместе с покровами семязпочки семенную кожуру.

У других растений запасы в семени содержатся только в хорошо развитой ткани, образующейся из разрастающегося нуцеллуса, как например у канн. Тогда эта запасающая ткань носит название наружного белка, или перисперма (в отличие от внутреннего белка, или эндосперма). Иногда перисперм существует очень недолго и потребляется развивающимся зародышем, например у сливы. В других случаях он сохраняется в виде слоя между покровом семязпочки и зародышевым мешком. У некоторых растений развитие наружного белка (перисперма) не исключает образования эндосперма (внутреннего белка) в зародышевом мешке. Семена таких растений содержат вокруг зародыша и эндосперм, и перисперм, как, например, у кувшинковых, гвоздичных, перечных и пр.

Иногда наружный слой эндосперма во время развития зародыша разрушает не только ткани нуцеллуса, но и покровы семязпочки (интегумента) и настолько, что у некоторых семязпочек от двух покровов семязпочки остается только один (например, у мотыльковых, лютиковых, крестоцветных, лилейных, амариллисовых и др.). Иногда разрушение касается и наружного покрова семязпочки, так что от него остаются лишь самые наружные слои. То же происходит и в том случае, когда семязпочка имеет один покров. От него иногда

остается лишь наружный слой или еще достаточно толстый (у бурачниковых), или более тонкий (как у сложноцветных, губоцветных и др.).

Если сильно разросшийся зародыш семени при своем образовании поглотил весь эндосперм и перисперм, то он бывает покрыт только периферическим слоем эндосперма, который никогда не уничтожается, а также остатками ткани нуцеллуса и толщей простого или двойного интегумента семяпочки. Зародыш занимает иногда всю полость под покровами семяпочки. В нем самом заключаются и питательные вещества. Его окружает семенная кожура из покровов семяпочки и остатков ткани эндосперма и нуцеллуса. Это так называемые семена без эндосперма (их часто называют безбелковыми). В другом случае небольшой зародыш окружает эндосперм, остатки ткани нуцеллуса и покровы семяпочки. Такие семена с эндоспермом (неудачно) называются белковыми¹. Наконец, в случае большего или меньшего развития перисперма зародыш окружают слой эндосперма, перисперм и покровы семяпочки (один или два).

Так или иначе сформированный зародыш с питательными слоями или без них, одетый снаружи покровами семяпочки, превращается в семя. У многих растений семя по созревании легко отделяется от семяножки (исключение составляют односеменные плоды, например злаков, сложноцветных). На семени остается рубчик (след прикрепления к семяножке). У обращенных семяпочек образуется удлиненный рубчик — семяшов, как остаток ножки, приросшей к одному боку семяпочки. С противоположной стороны, в прямых семяпочках, а у обращенных — рядом с семяшвом — можно заметить микропиллярное отверстие, как место бывшего пыльцевхода. Рубчик и пыльцевход служат отверстиями, через которые до прорастания семян поступает воздух, а в период прорастания — вода. У согнутых и обратных семяпочек рубчик и пыльцевход образуют маленький вырост с углублением в середине (у фасоли, боба, люцерны) (см. рис. 259).

В созревающем семени ткани с пластическими веществами (крахмальные, алейроновые зерна) уплотняются до твердого состояния. Вода утрачивается, семя уменьшает свой вес. В созревшем семени в среднем остается воды до 4% его веса, колеблясь от 8% (*Ricinus*) до 0,5% (*Erysimum*). В таком состоянии семя может лежать, иногда очень долго сохраняя всхожесть (десятки и более лет), чтобы затем в подходящих условиях прорасти и развиваться в новую особь растения. У некоторых семян в период прорастания, протоплазма клеток зародыша и эндосперма выделяет фермент, аналогичный диастазу, превращающий запасную клетчатку оболочек семени в сахар, которым питается зародыш (например, у семян финиковой пальмы).

Зародыш вместе с питательными веществами защищен семенной кожурой или оболочкой семени. Кожура семени образуется из по-

¹ Название неудачное, потому что термин, применяемый для обозначения вещества, здесь употребляется в морфологическом смысле.

кровов семязпочки, из остатков тканей нуцеллуса и эндосперма и может состоять всего лишь из одного слоя (заразиха) (рис. 275).

У других растений (мотыльковые, крестоцветные, тыквенные) строение оболочки семени намного сложнее и обнаруживает несколько различных слоев.

Во многих семенах имеется разбухающий слой, сильно впитыва-

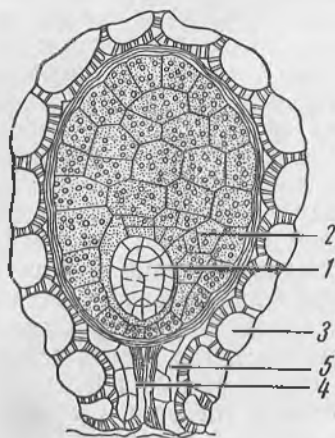


Рис. 275. Продольный разрез зрелого семени заразихи (*Orobanchae Hederacae*).

1 — зародыш, 2 — эндосperm, 3 — кожура, 4 — бесплодная часть зародышевого мешка, 5 — остатки нуцеллуса семязпочки.

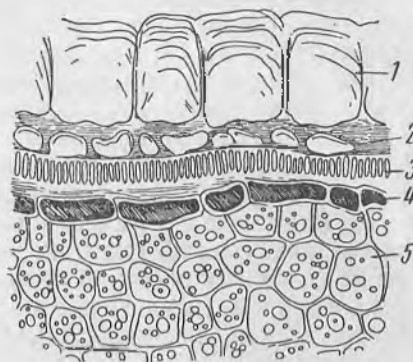


Рис. 276. Кожура семени льна на поперечном разрезе в разбухшем состоянии.

1 — ослизненная кожица, 2 — воздухоносный слой, 3 — твердый слой, 4 — пигментный слой, 5 — ткань эндосперма (увел. 600).

ющий воду. Он состоит из одного или нескольких слоев паренхимных клеток и может быть развит на поверхности семян, как, например, у ослизняющихся при смачивании семян льна, что способствует семенам приклеиваться к почве (рис. 276).

У некоторых растений клетки наружной кожицы семенной кожуры семени вытягиваются в волоски, иногда по всей поверхности семени, как, например, у семян хлопчатника. Иногда вырастают крылья (как у бегониевых). Эти выросты способствуют распространению семян. Иногда семенная кожура становится мясистой, как у граната и опунций. Такая кожура съедобна. У других растений она подсыхает, становится бумагообразной, как у дуба, миндаля, грецкого ореха, или деревянистой, как у винограда. Иногда наружный слой кожуры разрастается и образует различные выросты из семени, так называемые придатки семени, или присемянники. Иногда такие выросты образуют ложную кровельку, как у бересклета. Выросты близ пыльцевхода служат приманкой для животных, распространяющих семена. Они называются присемянниками, или карункулами (например, у клещевины).

Зародыш расположен в семени так, что его корешок направлен к пыльцевходу.

Чаще всего зародыш бывает прямой. Но иногда он согнут дугой, как у некоторых гвоздичных, или кольцом, как у маревых, или спирально, как у повилики.

Иногда корешок вместе с подсемядольным коленом загибается так, что располагается рядом с семядольными листьями или вдоль спинной их стороны, или вдоль краев, как, например, у крестоцветных. Тогда в первом случае семена называют **спиннокорешковыми**, а во втором случае **краекорешковыми**.

У некоторых покрытосеменных растений в семяпочке развивается несколько зародышей разной величины. У мимоз, например, развивается два, три зародыша: один из яйцеклетки, а один или два из синергид. У душистого лука, кроме нормального зародыша, развивается несколько придаточных зародышей из синергид или из периферических клеточек внутреннего покрова.

Особенностью некоторых покрытосеменных является отсутствие у семяпочек покровов, так что семяножка несет прямо нуцеллус. Такая семяпочка называется **голой** (например, у *Santalaceae*).

Развитие гинецея в плод. Развитие яйцеклетки после ее оплодотворения, т. е. зиготы и клетки со вторичным ядром, образующей внутренний белок (эндосперм), приводит к образованию зародыша семени. Завязь, заключающая внутри себя образовавшиеся семена, разрастается. Столбик также, по большей части, изменяется, а рыльце увядает. Таким образом в пестике происходят изменения, в результате которых образуется **плод**; поэтому плодом называется развившееся из цветка в результате оплодотворения образование, существенную часть которого составляет видоизмененный пестик, с развитыми и расположенными на его плодолистиках семенами. Часто плоды образуются только из гинецея, т. е. без участия других частей цветка.

В процессе развития и изменений пестика, при образовании плода, столбик иногда остается и разрастается, образуя или перистый придаток, как у ломоноса и анемоны, или согнутый клювик, как у гравилата и герани.

Иногда при развитии плода происходит отмирание части плодолистиков пестика вместе с семяпочками, и тогда образуется одногнездный плод вместо двугнездного (как, например, у ольхи, березы, граба, орешника) или вместо трехгнездного (как у дуба и бука) или даже вместо шестигнездного (как у каштана). У финиковой пальмы завязь состоит из трех плодолистиков и гнезд, но плод образуется лишь с одним гнездом (так называемый «финик»), как и у кокосовой пальмы (так называемый «кокосовый орех»).

В других случаях, наоборот, плодолистики образуют ложные перегородки, врастающие внутрь завязи, как бы увеличивающие число ее гнезд.

При созревании плода изменяются и сами плодолистики. Видоизмененные плодолистики, образующие стенку плода, называются **околоплодником**.

Наружная кожица околоплодника может быть гладкой (у сливы, винограда), образовывать игольчатые выступы (у конского каштана) или выросты в виде крыльев (у вяза, ясеня, клена). Все это в значительной мере определяет форму и вид плода.

Внутренняя кожица часто бывает усажена волосками, вдающимися внутрь плода, заполняя пространства между семенами. Они могут быть то сухими (как у толстянковых, *Crassulaceae*), то тол-

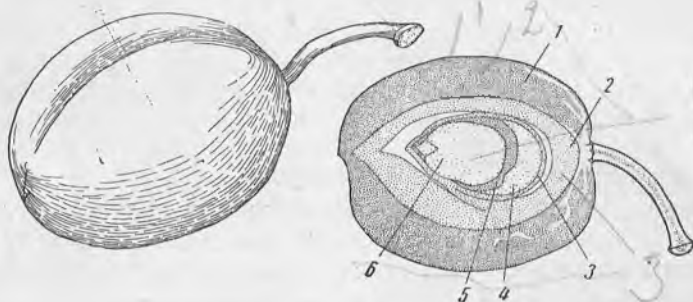


Рис. 277. Незрелый еще плод сливы — костанка.

1 — мясистый (сочный) слой оболочки плода — внеплодник, 2 — твердый слой оболочки плода — внутриплодник, 3 — семенная кожица, 4 — нуцеллус, 5 — эндосперм, 6 — зародыш.

стыми и сочными (как у апельсинов и лимонов, что и составляет съедобную часть этих плодов).

Разнообразие плодов создает и характер самой коры (паренхимы), заключенной между наружной и внутренней кожицей околоплодника. Она может быть однородной во всей толще, сухой и твердой или мягкой и сочной. Но иногда кора разделена на два слоя и даже на три слоя. В случае, если кора разделена на два слоя, то они резко разграничены. Внешний слой ее, называемый **внеплодником** (экзокарпий), может быть сочным и мясистым, а внутренний слой, называемый **внутриплодником** (эндокарпий), — твердым, деревянистым, облекать одно семя (у сливы) (рис. 277).

В случае, если оба слоя околоплодника тверды, то все же внеплодник менее тверд и здесь проходят сосудисто-волокистые пучки, а внутренняя часть околоплодника — внутриплодник — состоит из клеток с утолщенными и опробковевшими стенками (у мотыльковых).

В иных случаях в коре околоплодника можно различить три слоя: **внеплодник**, **межплодник** (мезокарпий) и **внутриплодник**, а если принять во внимание наружную и внутреннюю кожицы околоплодника, то возможно различать до пяти слоев.

Но разнообразие плодов обуславливается не только различными изменениями околоплодника, структурой его паренхимы, внутренней и внешней кожицы, но также и тем, что в образовании плода прини-

мают участие другие части цветка: цветоложе, андроцей и околоцветник. Иногда они образуют различные придатки плода и сильно изменяют его наружный вид и сложение.

Чашечка, иногда увеличиваясь в размерах и изменяясь, окружает плод в виде мешка, как, например, у физалиса (рис. 278) или плотно прилегает в виде твердой оболочки, как у *Mirabilis*.

В другом случае околоцветник плотно прилегает к околоплоднику, утолщается, становится мясистым, изменяет окраску, как, напри-

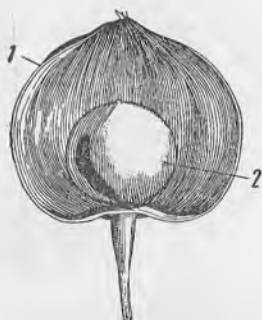


Рис. 278. Плод физалиса (*Physalis alkekengi*), состоящий из оставшейся и разросшейся чашечки (1) и из ягоды, развивающейся из завязи (2).

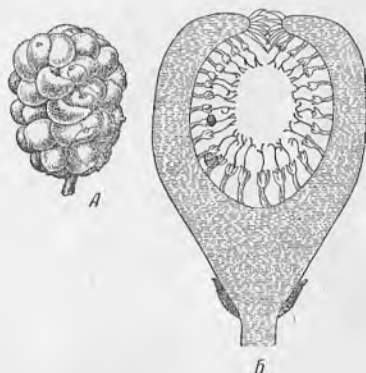


Рис. 279. Соплодие. А — соплодие шелковицы (*Morus nigra*), состоящее из маленьких костянок; Б — соплодие инжира, или винной ягоды, с плодиками внутри на замкнутой поверхности цветоложа.

мер, у *Blitum* — жминды или у шелковицы, у которой в соплодие превращается все соцветие из пестичных цветков, и образует тутовую ягоду (рис. 279).

У шиповника все части цветка, окружающие пестики, срстаются своими основаниями, образуя с разросшимся цветоложем мясистую толстостенную чашу, которая носит название г и п а н т и й. На внутренней ее поверхности размещаются плодики, а все вместе образует сборный ложный плод. Гипантий составляет съедобную часть плода шиповника, содержащую у некоторых видов витамин С.

У яблоневых, благодаря сращению чашечки, венчика и тычинок с разросшимся цветоложем, завязь оказывается погруженной в эти ткани. Образующаяся мякоть их тесно сливается с мякотью околоплодника плода, и образует нижнюю завязь ложного плода — яблока. Эндокарп его — кожистый, состоящий из механических тканей (рис. 280).

У некоторых плодов с нижней завязью (например, грецкого ореха), разрастается околоплодник, становится мясистым и срстается с вогнутым цветоложем. У таких плодов, образовавшихся при участии разросшегося цветоложа, как и у других, образовавшихся из

цветков с нижней завязью, наверху плода всегда заметен остаток чашелистиков в виде коронки (у груши, яблони, крыжовника).

Иногда цветоложе, разрастаясь, не облекает плод, а, наоборот, образует выпуклость, на которой сидят плодики, как это имеет место у земляники, малины или ежевики. Такие образования называют сборными плодами (рис. 281).

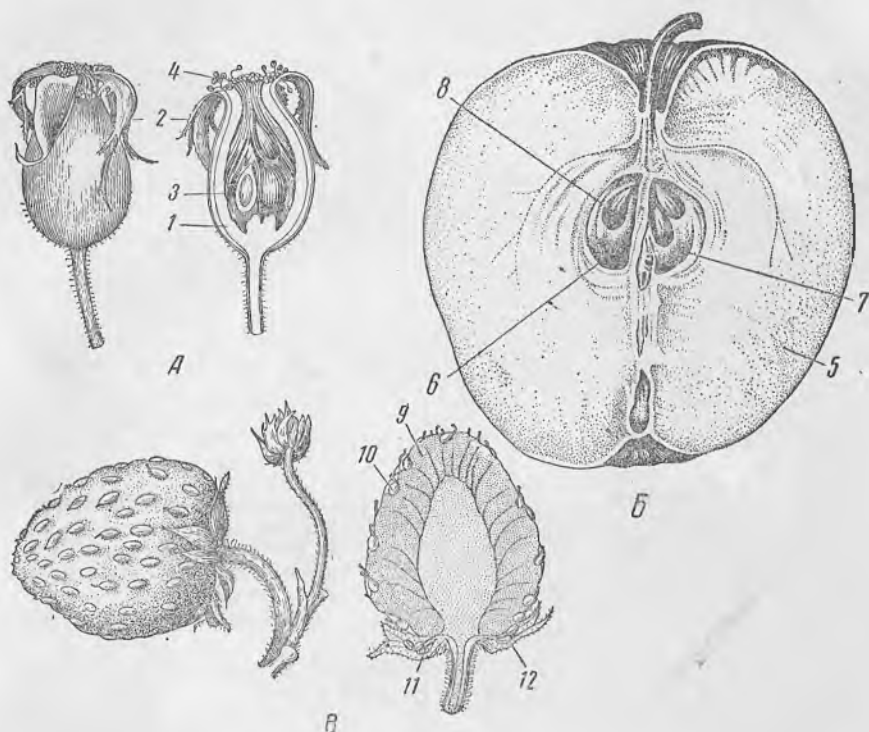


Рис. 280. Ложные плоды. А — плод шиповника (*Rosa alba*), состоящий из мясистого цветоложа, остающейся чашечки, плодolistиков и тычинки; Б — плод яблони «Антоновка шестисотграммовая Минчурина» (продольный разрез); В — сборный ягодообразный плод многосемянки у земляники.

1 — цветоложе, 2 — чашечка, 3 — плодolistики, 4 — тычинка, 5 — разросшееся мясистое цветоложе, облекающее плод, 6 — мясистый околоплодник (собственно наружная оболочка плода), 7 — кожистый внутриплодник, 8 — семена, 9 — цветоложе, 10 — семянки (орешки), 11 — тычинки, 12 — чашелистики.

В других случаях разрастается верхняя часть цветоножки, находящаяся под цветком, становясь сочной и толстой наподобие груши (у *Anacardium*, *Howenia*).

У ананаса сочной и съедобной становится ось колоса, а также прицветники. В остальном он представляет собой типичное со плод ие, так как в данном случае, как и у шелковицы, из каждого цветка соцветия образовался плод и соцветие превратилось поэтому в соплодие. Сюда же относится и фи́га (*Ficus carica*), или инжир, или

винная ягода, так как сама ягода образовалась сросшимися вместе и разросшимися мясистыми веточками соцветия, что и является съедобной частью плода.

Классификация плодов. Приведенные примеры, показывают, насколько разнообразны изменения всех частей цветка, участвующих в образовании того, что называется общим именем — плод. Поэтому трудно составить удовлетворительную классификацию плодов, особенно генетическую систему плодов, т. е. такую, основой которой было бы происхождение всего их разнообразия в связи с историческим развитием. Имеются попытки составить такую систему. Известны генетические системы плодов, составленные русскими ботаниками: Х. Я. Гоби, А. Л. Тахтаджяном и др. Эти системы сложны. Поэтому в морфологии пользуются наглядной и простой классификацией, которая позволяла бы различать плоды и составить группы по их сходству во всем этом разнообразии.

Вообще плоды можно разделить на простые и сборные, или сложные; те и другие могут быть настоящие и ложные. Особую группу составляют соплодия.

Простым плодом называется плод, развившийся из цветка с одним пестиком. Если же в цветке было несколько пестиков, то плод называется сборным или сложным, в нем каждый пестик сам по себе образует плодик (например, у лютика, малины, ежевики, калужницы, лапчатки и др.). Настоящим плодом называется тот, который образуется из завязи. Ложным плодом называется тот, в образовании которого участвуют не только пестик, но и другие части цветка (например, цветоложе у земляники). К ложным плодам относят яблоко, грушу, айву, так как в образовании этих плодов принимает участие разросшееся цветоложе. Соплодие образуется из соцветия, в котором цветки образовали плоды, тесно расположенные в отношении друг друга на оси соцветия, например, у ананаса, фигового дерева, шелковицы и др.

Среди простых плодов можно различать следующие типы: коробочка, орех, ягода и костянка.

Внутри этих типов различаются следующие изменения:

1. К типу плода **коробочки** (рис. 282) относятся:

а) **листовка** — одногнездный плод, образованный одним пло-

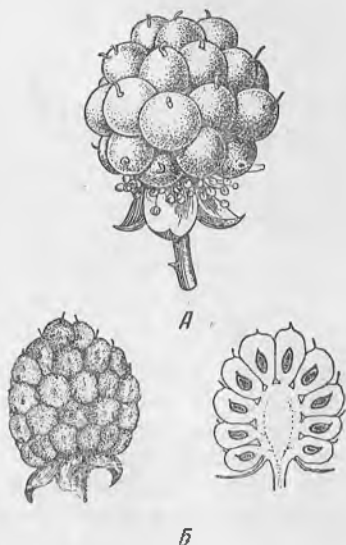


Рис. 281. Сборный плод. Сборная сочная многокостянка: А — ежевики (*Rubus fruticosus*); Б — малины; на продольном разрезе видно прикрепление к цветоложу.

Количество семян в плоде	Плод, обыкновенно, многосеменной; семена, обыкновенно, высевающиеся, обособляющиеся от околоплодника	Плод односеменной, изредка с немногими семенами; семена невысевающиеся, остающиеся одетыми околоплодником или зародыш вырастает в околоплодник
Характер околоплодника		
Околоплодник сухой и неяркой окраски (буроватый, желтоватый и т. п.)	1. Коробочка	2. Орех
Весь околоплодник или только его внешняя часть мясиста, обыкновенно яркой окраски	3. Ягода	4. Костянка

долистиком; вскрывается только по брюшному шву, как, например, у лютиковых (пион, водосбор, зимовник, калужница), у толстянковых и др.; при наличии нескольких листовок на цветоложе образуется сложный плод;

б) б о б — одногнездный плод, образованный одним плодолистиком, но вскрывающийся от вершины к основанию по двум швам — спинному и брюшному (две створки), например, у мотыльковых, мимозовых; бобы могут распадаться на поперечные отдельные, как у копеечника, сараделлы, и называются тогда ч л е н и с т ы м и;

в) стручок и стручочек — двугнездный удлинённый, узкий плод, образованный двумя плодолистиками, открывающийся двумя створками, отстающими от перегородки; семена прикреплены к краям ложной перегородки, а не к створкам, как у боба; плод называется стручком; такого же строения плод, но короткий и широкий называется стручочком; такие плоды характерны для крестоцветных; стручки иногда бывают членистыми, распадающимися на поперечные отдельные, например у дикой редьки; часто на вершине стручка имеется длинный мечевидный или острый вырост (носик);

г) к о р о б о ч к а — образуется двумя или многими плодолистиками, плоды одно или многогнездные, вскрывающиеся по перегородкам, по створкам, швам и дырочкам, как у мака, львиного зева, гвоздичных, лилейных, дурмана и др;

д) к у з о в о к, или к р ы н о ч к а, — также коробочки, но вскрывающиеся крышечкой, как у белены, подорожника (рис. 282).

2. К типу плода ореха (рис. 283) относятся:

а) с е м я н к а — с кожистым околоплодником, как плоды у сложноцветных, у некоторых розанных;

б) з е р н о в к а — особый тип плода; околоплодник кожистый, плотно срастается с зародышем, например у злаков;

в) крылатка — семянки, у которых околоплодник имеет кожистый или перепончатый вырост (например, у вяза, ясеня, березы);
 г) орех, или орешек — с твердым деревянистым околоплодником (орешник — лещина, дуб и др.);

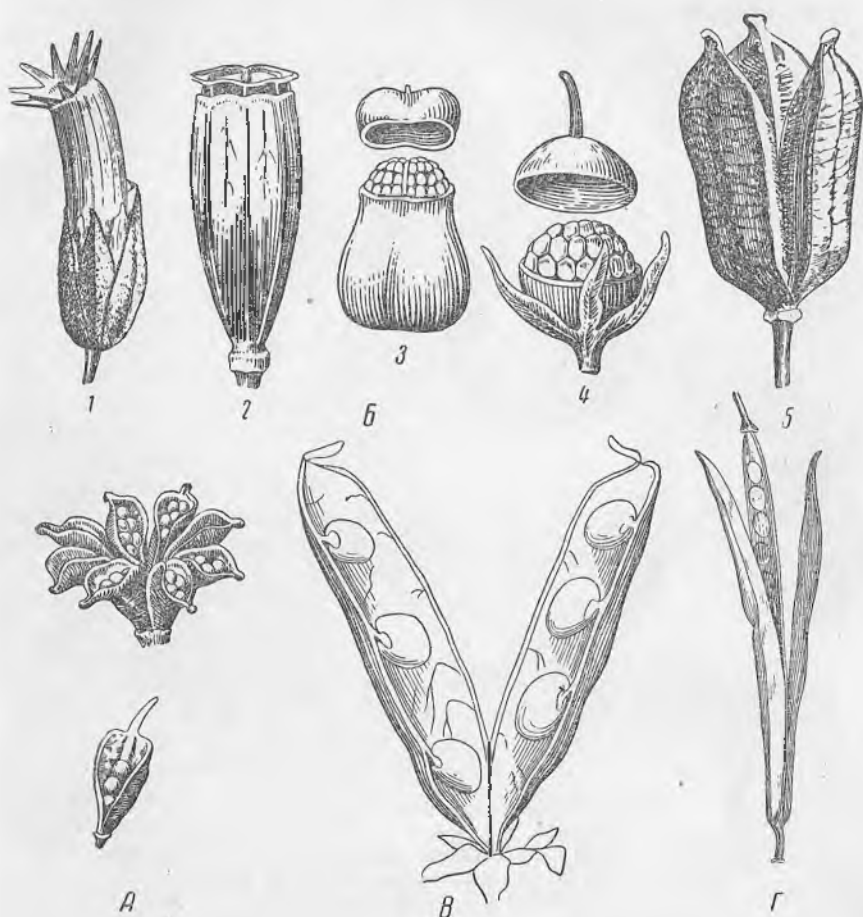


Рис. 282. Плоды, раскрывающиеся, сухие или кожистые. А — сложные листовки лютиковых (калужница) из свободных плодников-листочков; Б — раскрывающаяся дырочками коробочка: ясколки (1), мака (2), крыпичка, или кузовок белены (3), очного цвета (*Anagallis*) (4), коробочка тюльпана (5), раскрывающаяся створками; В — боб гороха; Г — стручок, двугнездный многосеменной плод, раскрывающийся створками.

д) дробные орехи: орех, распадающийся на четыре орешка, как, например, у губоцветных, двусемянка, или вислоплодник, как у зонтичных, крылатка двойная, как у кленов и др.

3. К типу плода ягоды (рис. 280, 284), т. е. плода с сочным око-

лоплодником, с плотной кожистой или жесткой кожицей, с многочисленными семенами или только с одним, как у финика, относятся:

а) **тыквина** — происходящая из трехгнездной завязи с жесткой или деревянистой наружной частью околоплодника, как у тыквы, огурца, арбуза, дыни и др.;

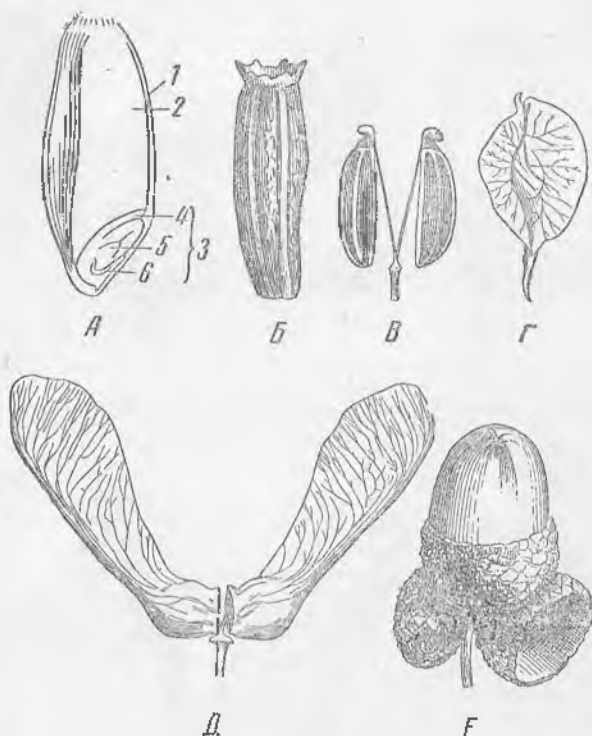


Рис. 283. Плоды сухие нераскрывающиеся. А — зерновка злаков, в разрезе; Б — семянка сложноцветных; В — двусемянка зонтичных; Г — крылатка вяза; Д — двукрылатка (двойной орешек) клена; Е — жолудь дуба.

1 — околоплодник, 2 — эндосперм, 3 — зародыш, 4 — щиток, 5 — почечка, 6 — корешок.

б) **померанец** — многосеменная, многосеменная ягода, происходящая из верхней завязи, с мясистой частью из разросшихся мясистых волосков внутренней кожицы, с сухой губчатой корой (лимон, апельсин, грейпфрут, померанец);

в) **ягода собственно** — многосеменной плод, образующийся из верхней или нижней завязи, сочная внутренняя часть которого развивается из разрастающегося внутриплодника или межплодника (виноград, смородина, спаржа, помидоры) (рис. 284);

г) **яблоко** — с мясистым образованием, одевающим собствен-

но плод, состоящий из мясистой наружной части околоплодника и жесткой внутренней — у яблони, груши, айвы и др. (рис. 280).

4. Среди плодов типа костянки различают плоды с сухим и сочным внеплодником (см. рис. 277).

а) сухая костянка односеменная (миндаль, грецкий орех, кокосовая пальма;

б) сочная костянка односеменная (сливы, вишни, абрикосы, персики);

в) сочная костянка многосеменная (крушина).

В плодах часто бывает обратное соотношение в наличии мягких и твердых тканей в околоплоднике и семенной кожуре. Так можно отметить, что у плодов с вполне твердым, деревянистым околоплодником или деревянистым только во внутренней его части кожура семян часто бывает мягкая, сочная, например, у граната, или очень тонкая, как у грецкого ореха, сливы. Если же околоплодник сочный, то кожура содержащихся в нем семян часто деревянистая, как, например, у винограда.

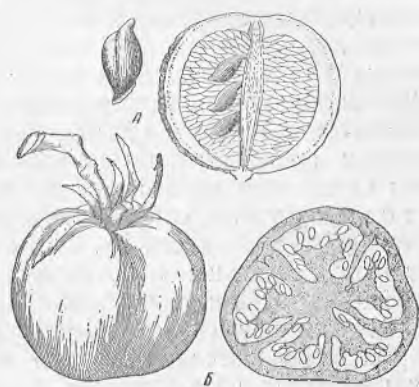


Рис. 284. Плод-ягода. А — кожистая ягода-померанец — плод апельсина с сочными волосками внутренней стенки завязи, сбоку — отдельно семя; Б — мясистая, с тонкой кожницей, ягода томата: слева — внешний вид, справа — поперечный срез, видны пять гнезд завязи.

Некоторые простые плоды очень похожи на семена. Таковы семянки сложноцветных, у которых околоплодник твердый, похожий на семенную кожуру, как, например, подсолнечника. На самом же деле у подсолнечника внешний покров, одевающий зародыш, является околоплодником с находящимся под ним зародышем, одетым семенной кожурой. Так же и у зерновок злаков.

Генетическая система плодов. Одна из последних по времени попыток разработки генетической системы плодов принадлежит А. Л. Тахтаджяну (1948). Он исходит из положения, что наиболее примитивные типы плодов образуются только из одного гинецея, что в процессе эволюции в связи со специализацией плодов в их образовании все в большей степени принимают участие и другие части цветка. Эта система основана на происхождении плода из тех или иных типов гинецея. В связи с этим различается четыре группы плодов: 1) апокарпные плоды, 2) синкарпные плоды, 3) паракарпные плоды, 4) лизикарпные плоды (см. стр. 422—425).

Апокарпные плоды. Наиболее примитивные, развиваются из цветков с верхним апокарпным гинецеем, в котором плодолистики сидят свободно и часто расположены спирально (у лютиковых, частуховых, розоцветных). Эти отдельные плодолистики называются

листовками. Исходным и примитивным среди апокарпных плодов надо считать плод многолистовку. Она чаще многосеменная (у многих лютиковых, розоцветных, толстянковых и др.).

К видоизменениям многолистонок относятся плоды: 1) сочная многолистовка (у схизандры, из магнолиевых); 2) многоорешек (у анемона, лютиков, лапчатки, частухи и др.) из отдельных односеменных орешков с кожистым или же более или менее деревянистым орешком (не должен смешиваться с орехом, стенка плода которого состоит из нескольких плодолистиков); 3) земляника с многочисленными орешками на разрастающемся мясистом цветоносе (у земляники); 4) цинарродий, когда орешки расположены на внутренней поверхности чашеобразного или кувшиноподобного «гилантия», как у шиповника; 5) однолистовка сухая, состоящая из единственной листовки, куда относится плод живокости (р. *Consolida*, из лютиковых); 6) сочная однолистовка у лютиковых же (у р. *Actaea*); 7) боб, отличающийся от листовки способом одновременного раскрытия по брюшному шву и вдоль спинки. Характерен для бобовых, среди которых встречаются следующие видоизменения боба: сочные бобы (у некоторых цезальпиниевых), нераскрывающиеся костянообразные бобы (у некоторых цезальпиниевых), членистые бобы (у некоторых мимозовых, у копеечника — р. *Hedysarum*), ореховидные бобы (у эспарцетов — р. *Onobrychis*, у аморфы — р. *Amorpha*, у клевера — р. *Trifolium*); 8) костянка (миндаль, персик, вишня и др.); 9) многокостянка (у малины, ежевики, костяники).

Синкарпные плоды. Возникли из апокарпных плодов типа многолистовки, т. е. они образуются из цветков с апокарпным многогнездным гинецеем благодаря боковому срастанию плодолистиков между собой. Наиболее примитивным из такого рода плодов является синкарпная многолистовка, у которой раскрытие плодов происходит через швы верхних свободных частей плодолистиков (как, например, у «девицы в зелени» — р. *Nigella* из лютиковых, у некоторых видов спиреи). К видоизменениям синкарпной многолистовки относятся: 1) коробочка (у табака, норичниковых, тюльпана, лилии, гиацинта, дурмана и др.); 2) крылочка, или кузовок (у подорожника, белены), открывающийся поперечной кольцевой трещиной; 3) дробная коробочка (у молочайных, у герани); 4) дробные орешкообразные плоды (у губоцветных, бурачниковых); 5) двукрылатка (у кленов) и крылатка (у вяза); 6) синкарпная костянка (у крушины, у некоторых пальм, например у латании); синкарпная ягода, как видоизменение синкарпной коробочки (например, у винограда, финиковой пальмы, ландыша, вороньего глаза, у цитрусовых); 8) нижняя синкарпная коробочка, образующаяся из цветков с нижней синкарпной завязью (например, у ириса); 9) гранатник с сухим околоплодником и с мясистой кожурой семян (у граната); 10) жолудь и орех, которые происходят из нижнего многогнездного синкарпного гинецея, через недоразвитие гнезд и

семязачатков (например, у дуба, орешника); 11) я блок о, много-семенной плод с хрящеватым внутриплодником и мясистым около-плодником, обрастающий мясистой тканью разросшегося гипантия (у подсемейства яблоневых, сем. розоцветных); 12) нижняя син-карпная ягода (у жимолости) и нижняя синкарпная костянка (у кофе); 13) двусемянка, или вислоплод-ник (у зонтичных).

Паракарпные плоды. Образуются из цветков с паракарпным гинецеем, т. е. с одногнездным гинецеем, состоящим из нескольких плодолистиков. Сюда относятся: 1) паракарпная коробоч-ка (например, у мака, названная Горяниновым маковкой) и пара-карпные орешки (у дымянки); 2) семянки сложно-цветных; 3) зерновка злаков; 4) стручок (у чистотела, у крестоцветных); 5) паракарпная ягода (у каперцев, у брио-нии); 6) тыква (у дыни, арбуза, огурца, тыквы); 7) пара-карпные костянки (у кокосовой пальмы).

Лизикарпные плоды. Происходят из цветков с лизикарпным гинецеем, т. е. одногнездным, как и паракарпный гинецей, но с колончатой, а не париетальной плацентацией. Сюда относятся: 1) лизикарпные коробочки (например, у примуловых); 2) лизикарпные крыночки (например, у анагаллис).

Вообще морфологические типы плодов определяются типом гинецея и цветка в целом, а так же приспособительными структу-рами, служащими для распространения плодов и семян. Тип плода является результатом приспособительной эволюции покрытосемен-ных растений.

Вскрытие (растрескивание) плодов. По созревании, сухие мно-госеменные плоды покрытосеменных так или иначе вскрываются и семена, содержащиеся в них, рассеиваются. Вскрытие плода про-исходит вследствие разрыва ткани, причем образуются поперечные или продольные трещины, или разрушения тканей в определенных местах, благодаря чему образуются отверстия. Продольное вскры-тие плода происходит различными способами. Плод вскрывается вдоль сп а й к и пло до л и с т и к о в (например, у пиона, калужни-цы) или вдоль срединной жилки плодолистика (как у фиалки), по створкам, или вскрытие плода бывает стенокотрывным, когда створки, разъединяясь, обнажают расположенные в центре и соединенные семяносные края (например, у гвоздичных) (рис. 285).

Распространение плодов и семян. В устройстве плодов и семян имеется целый ряд приспособлений, обеспечивающих сохранность, распространение и прорастание семян при наличии подходящих для этого условий. Зародыш растения имеет защитные покровы, он обеспечен питательными веществами, а в покровах семени имеются отверстия для доступа воздуха и необходимой при прорастании воды. Сам зародыш приспособлен к тому, чтобы при соответствующ-их условиях начать самостоятельную жизнь новой особи расте-ния. Мало того, плоды и семена имеют ряд приспособлений, обес-

лечающих их распространение и рассеивание. Здесь имеется большое разнообразие придатков и выростов, представляющих собой приспособления для разноса семян и плодов ветром. Мясистый околоплодник у некоторых растений служит пищей птицам и другим животным. Поедая такие плоды, животные способствуют распространению неперевариваемых в их пищеварительном тракте семян, зародыш которых защищен кожурой надежной структуры. У некоторых растений имеются приспособления в виде прицепков, крючков, которыми они зацепляются за шерсть животных, благодаря чему выпадающие постепенно плоды или семена при передвижении животного рассеиваются, например, лопух, репешок и др.



Рис. 285. Схематическое изображение способов раскрытия плодов в поперечном разрезе. А — по перегородкам; Б — по створкам; В — стенкоотрывно.

(рис. 286). При рассеивании семена и плоды попадают в различные условия как подходящие, так и неподходящие для прорастания, дальнейшего роста и развития. Устройство цветков и соцветий имеет ряд приспособлений для образования и развития большого количества семян и плодов. Урожай семян многих растений очень велик. Так, одно дерево тополя может ежегодно давать до 28 млн. семян, одно растение крапивы — до 100 тысяч, белена — до 450 тысяч и т. д. При рассеивании большого количества семян возрастают случаи, когда семена высеиваются в условиях, подходящих для прорастания, роста и развития растения. Хотя большое количество семян и гибнет, но плодовитость обеспечивает дальнейшее существование вида. Кроме того, большое количество семян биологически необходимо потому, что изобилие их обеспечивает множественность особей новых растений. Множественность растений — это один из способов создать себе подходящие условия для роста и развития, а также выдерживать конкуренцию в борьбе за жизнь среди многочисленных растений других видов.

Рассмотрим некоторые способы распространения плодов и семян в природе и в связи с этим их устройство. Имеется ряд приспособлений для саморазбрасывания семян. Известна в этом отношении особенность бешеного огурца (*Echallium*), у которого при созревании плод отпадает от цветоножки, околоплодник в этом месте раз-

рывается и содержимое вместе с семенами с силой выбрасывается наружу (рис. 287).

При созревании плодов недотроги (*Impatiens*) створки плодов мгновенно раскрываются и семена разбрасываются далеко в сторону. Створки бобов некоторых растений также мгновенно открываются и закручиваются, благодаря чему семена разбрасываются (желтая акация, чина). Многие плоды и семена имеют ряд приспособлений для рассеивания с помощью ветра. Некоторые семена — очень легкие, и потому далеко разносятся воздушными течениями. Так у эпифитных орхидей в одном грамме содержится до 500 тысяч семян. Иногда на плодах и семенах имеется ряд выростов, что способствует подхватыванию их ветром и переносу на большие расстояния. Это волоски на семенах ивы, тополей, осины, хлопчатника; летучки на плодах у сложноцветных (одуванчика, крестовника, осота, ястребинки и многих других); крылатые выросты околоплодника (вяза, клена, березы) или остающиеся на цветоножке (оси соцветия) прицветника у липы; выроста в виде перистой ости у чешуи, облекающей плод ковыля, плоды аистника, или изменившиеся и разросшиеся столбики у сон-травы, ломоноса, или щетинки околоплодника и крылья, как у джугзуна (*Calligonum*), или вздутые чашечки, как у некоторых астрагалов и т. д.

У некоторых растений по созревании плодов и семян стебель отламывается в основании. Благодаря силь-



Рис. 286. Распространение плодов с помощью животных. Плоды с прицепками, крючками: А — череды; Б — подмаренника; В — репашка; Г — дикой люцерны; Д — корзинка репейника с крючками на листочках обертки; плоды (семянки) заключены внутри корзинки; Е — цепляющиеся плоды лютика (*Ranunculus cornatus*).

ной ветвистости и округлой форме, принимаемой при росте растением, отломившийся побег легко переносится ветром по открытым равнинам, рассеивая постепенно высыпавшиеся семена (рис. 288).

Плоды и семена некоторых болотных, водных и прибрежных растений имеют ряд приспособлений для распространения течением воды (плавательные пузыри, несмачивающиеся волоски

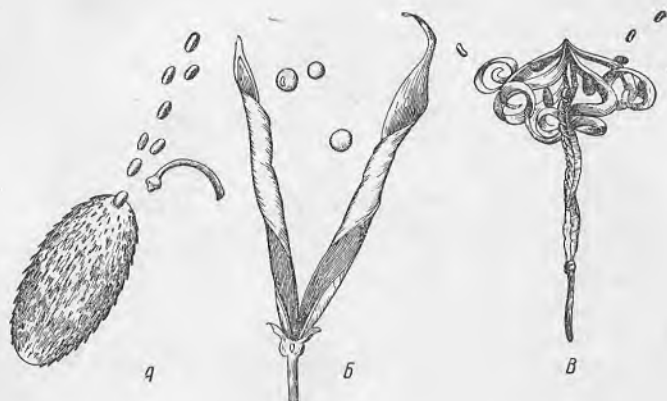


Рис. 287. Разбрасывание семян при вскрытии плода. А — бешеного огурца; Б — вики; В — недотроги.

у тамарикса) и т. д. Семена и плоды большого количества растений разносятся с помощью животных, о чем было сказано выше. Разносчиками семян являются муравьи. Они поедают выросты (придатки) семян и, растаскивая такие семена, способствуют их рассеиванию (например, фиалки, чистотела, гусиного лука и др.).

Обилие плодов и семян, т. е. плодовитость растений, приспособления к защите семян и зародышей от случайных вредных влияний, приспособления к длительному сохранению семян, к их распространению — все эти разнообразные свойства, выработавшиеся в процессе исторического развития покрытосеменных растений, обеспечили и обеспечивают жизнеспособность и процветание видов растений.

Плоды и семена покрытосеменных растений и их значение в жизни человека. Плоды и семена покрытосеменных имеют большое значение в жизни человека, так как составляют основу его жизни или составляют пищу разводимых им домашних животных, из-за чего человек культивирует большинство растений. Большое пищевое значение имеют хлебные злаки: пшеница, рожь, просо, кукуруза, рис, ячмень; плоды и семена других растений: гречихи, гороха, сои, бобов и др. В плодах и семенах этих растений содержится крахмал, белок, жиры. Другие растения — лен, конопля, подсолнечник, горчица, кунжут, грецкий орех, мак, отчасти хлопчатник культивируются ради получения пищевого растительного масла. Большое разнообразие плодовых культивируется из-за мясистого

околоплодника и мясистых образований, облекающих плоды: яблоки, груши, айва, персик, абрикос, виноград, лимон, апельсин, мандарин, вишня, черешня, смородина, малина, черника, брусника, хурма, авокадо, гранат, арбуз, дыня, земляника и многие другие.

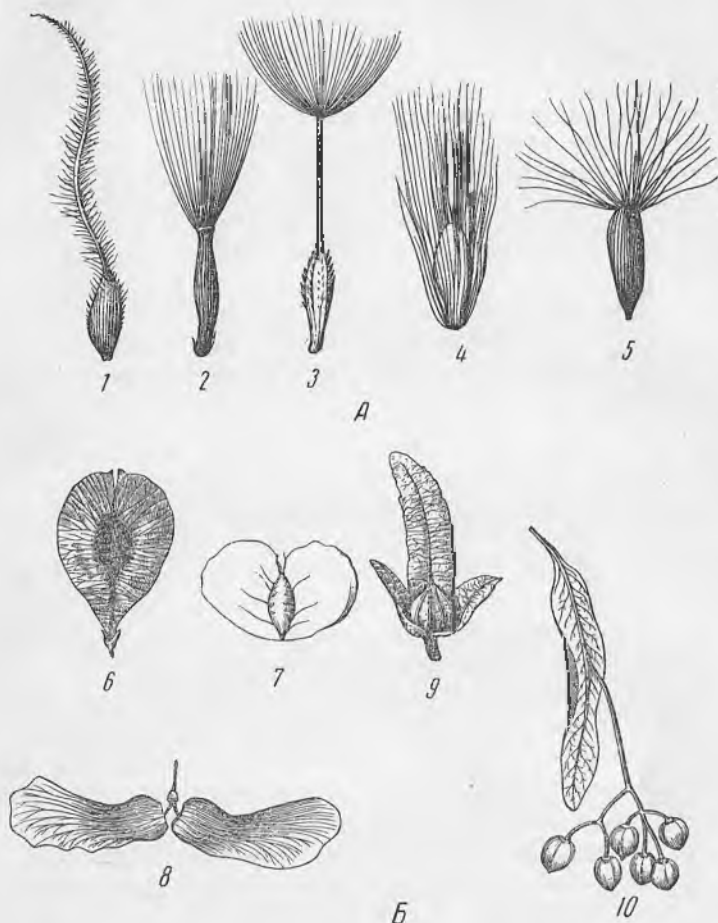


Рис. 288. Рассеивание плодов с помощью ветра. А — плоды с летучками из волосков; Б — плоды с крыльями.

1 — плод ломоноса, 2 — плод мать-мачехи, 3 — одуванчика, 4 — семя ивы, 5 — семя кипрея, 6 — плод вяза, 7 — березы, 8 — клена (двойной орешек), 9 — граба: крылатка из остающегося прицветника, 10 — липа с крылаткой из приросшего к цветоножке прицветника.

Некоторые растения культивируются также из-за мясистого околоплодника и используются как овощные растения: тыква, томаты, баклажаны, огурцы, горошки и др. Семена и плоды растений употребляются как овощ и как приправа — фасоль, бобы, анис,

чернушка и др. Семена и плоды многих растений имеют промышленное значение, как то: хлопчатник (выросты кожицы кожур его семян в виде волосков, употребляемых в текстильном производстве), соя (растительный казеин, масло для мыловарения и т. д.), клещевина, тунговое дерево и др. Плоды некоторых растений декоративны, из-за чего они и разводятся (барбарис, снежноплодник и др.). Большинство растений с такими свойствами плодов известны только в культуре. Они созданы руками человека. Человек создавал эти культурные растения отбором случайно появившихся форм. Теперь же человек новой эры, человек социалистического общества творит новые замечательные растения, сознательно переделывая их, изменяя в соответствии со своими потребностями, придавая им новые, лучшие качества. Этот путь, путь сознательного и активного творчества новых растений, открыт нашим великим ученым И. В. Мичуриным. Он поставил перед собой задачу: превратить нашу Родину в цветущий сад и много сделал для ее выполнения. И. В. Мичурин открыл новые пути к достижению этой великой цели, подчинив случайность, стихию природы творческой воле человека.

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ДРЕВЕСНОЙ, КУСТАРНИКОВОЙ И ТРАВЯНИСТОЙ ФОРМЫ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Покрытосеменные, или цветковые, растения заняли господствующее положение на земном шаре, как по числу видов, так и по преобладанию в растительном покрове земли. Они более других растений приспособлены к использованию лучистой энергии солнца и создают основную массу органического вещества на Земле.

В результате сравнительно-морфологических исследований современных цветковых растений и ископаемых их остатков установлено, что наиболее древние цветковые растения относятся к древесному типу. Кустарники, полукустарники, а особенно травы, развились под влиянием и в условиях похолодания климата северной умеренной зоны, а также вследствие развития климатов с сухим и жарким периодом года. Таким образом из древесных форм возникли многолетние травы, что можно выразить следующей схемой последовательного исторического развития структурных форм цветковых растений: деревья — кустарники — полукустарники — многолетние травы — однолетние травы и двухлетние травы.

Человек, используя приспособительную пластичность цветковых растений, закономерности их формирования, создал и создает ныне на основах мичуринской биологии новые формы культурных растений для удовлетворения потребностей социалистического хозяйства нашей Родины.

Рассмотрим несколько типичных примеров структур древесных, кустарниковых и травянистых форм растений, взяв для этого: из двудольных древесных растений — липу и шиповник, из двудольных травянистых — подсолнечник, свеклу, картофель, из однодольных древесных растений — драцену, а из однодольных травянистых — лук, кукурузу и пшеницу.

Липа сердцелистная (*Tilia cordata*) и шиповник (*Rosa*). Липа относится к группе широколиственных древесных пород нашей флоры, как дерево первой величины. Она достигает в высоту до 25 м и доживает до 300—400 и даже до 1000 лет (рис. 289).

Липе свойственно симподиальное ветвление. При разрастании побегов главная ось замещается боковыми, развивающимися в направлении главной оси, почему она является составной, т. е. состоит из осей разных порядков. Развивающиеся в дальнейшем боковые побеги на главной оси всегда будут короче ее, чем определяется широкая развесистая форма кроны липы.

На рисунке (рис. 290) видно, что верхушечная почка и короткое под ней междоузлие сильно отстали в росте; впоследствии междоузлие вместе с верхушечной почкой отпадает.

Почки расположены на ветви двурядно и помещаются над листовым рубцом, имеющим форму полумесяца, с тремя большими листовыми следами. Они все одинаковой величины, голые, тупые, яйцевидные, покрыты двумя неровной величины чешуйками, вначале зеленые, потом красные или бурые. Листосложение складчатое (рис. 237). Почкосмыкание полуобъемлющее. Молодой побег при своем росте весной раздвигает две бурые чешуйки почки. Между чешуйками выходит красновато-зеленоватый колпачок, прикрывающий нежный побег от неблагоприятных случайностей погоды. По мере роста побега вытягивается и колпачок, затем сверху он расходится, а вслед за этим показываются наружу молодые листья, побеги. Как теперь можно видеть, колпачок был образован прилистниками. Они защищали побег в первое время его роста. Впоследствии, по мере развития побега, чешуйки почки и прилистники опадают.

Листья дланенервные, широкоовальные, островершинные, с сердцевидным основанием, по краям мелко и дважды зубчатые, с черешком более коротким, нежели пластинка листа.

Зимних цветочных почек у липы не закладывается. Соцветия выходят из листовых пазух молодых побегов рядом с заложившейся здесь вегетативной почкой. Эта образовавшаяся в пазухе листа почка закладывается как боковая и заключает в себе побег следующего года. Таким образом цветение липы начинается лишь после того, как вполне сформируется молодой побег данного года. Только тогда на нем развиваются соцветия. Этим объясняется позднее цветение липы (обычно первая половина июля).

Соцветие — в виде 5—7-цветкового полузонтика на длинной общей цветоножке, к которой прирастает продолговатый крыловидный прицветник. По созревании плодов отпадает все соцветие вместе с цветоножкой и тогда прицветник служит парашютом при рассеивании плодов (рис. 291).

Цветки обоеполые, правильные. Чашечка пятилистная и венчик пятилепестной. Тычинок 5, супротивных лепесткам и до самого



Рис. 289. Дерево липы сердцелистной (*Tilia cordata*).

основания многократно расщепленных. Пестик с пятигнездной завязью с двумя семяпочками в каждом гнезде.

Из 10 семяпочек развивается одна или реже две. Плод односеменной (реже двусеменной), неясно четырех-пятигранный орешек. Семена с эндоспермом. Оболочка плода бурая, тонкая (рис. 292).



Рис. 290. Отрезки ветки липы (*Tilia cordata*). А — конечная часть весной с частично срезанными листьями; Б — конечная часть ветки осенью; В — конечная часть ветки следующей весной по окончании побегообразования.

1 — верхушечная почка, 2 — пазушные почки, 3 — листовый рубец, 4 — веточный рубец, 5 — покоящиеся почки, 6, 7, 8 — ветвь первого, второго, третьего годов, „ — обозначают возрастные границы побега.

Опыление при посредстве насекомых, особенно пчел. Цветки мало заметны для насекомых. Они привлекаются ароматом многочисленных сильно пахнущих цветков и легко достижимым нектаром, находящимся на выпуклых чашелистиках. Один цветок липы выделяет от 1,15 до 7,46 мг нектара.

Зародыш липы помещается среди эндосперма и имеет корешок, подсемядольное колено, две семядоли и почечку. При прорастании семени зародыш развивается за счет эндосперма, питательные вещества которого поглощаются зародышем с помощью семядолей. Они в этот период являются поглощающими органами. Корешок

зародыша удлиняется и внедряется в землю. Подсемядольное колено высвобождается из оболочки плода, раскрывается и выносит семядоли над поверхностью почвы. С этого момента зародыш начинает самостоятельную жизнь.

Семядоли липы плоские, крупные, пятилопастные, пальчатонервные. За семядолями начинается трогаться в рост почечка, развиваться стебелек и первые листья на нем. Первые листья черешковатые, а их пластинка имеет овальную форму. Она постепенно суживается к слегка притупленной на конце вершине и имеет по краям крупные немногочисленные зубцы. Основание пластинки листа выемчатое. От черешка, кроме толстого срединного нерва, отходят четыре звездообразно расходящихся боковых нерва (рис. 293).

В первые годы сеянцы растут медленно; с 4—5-го года, когда растение приступает к формированию кроны, рост идет быстрее.

На дереве липы, как и на всяком дереве, можно найти побеги разных



Рис. 291. Липа сердцелистная (*Tilia cordata*). А — соцветие; Б — плод в продольном разрезе; В — диаграмма цветка липы.

1 — цветенос, 2 — прицветный лист, 3 — зародыш, 4 — корешок, 5 — эндосперм, 6 — кожура семени, 7 — внеплодник, 8 — раздавленная перегородка плода и неразвившиеся семена семяпочки завязи.

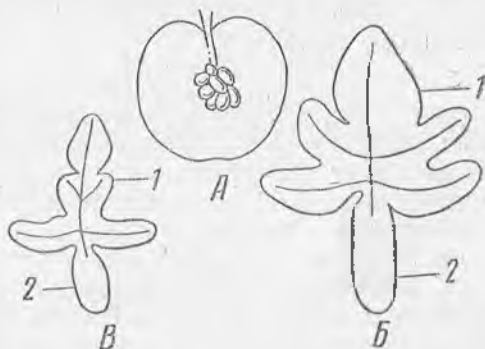


Рис. 292. Семя липы, после удаления семенной оболочки и зародыш после прорастания. А — семя липы после удаления околоплодника (и оставшиеся неразвившиеся семяпочки); Б и В — зародыш с семядолями (1) и корешком (2), из них на фигуре В более развитый.

возрастов, т. е. побеги этого года и прошлых лет, а поэтому возможно изучить изменение внутреннего строения стебля с возрастом, собрав для этого ветви разного возраста. По внешнему виду стебли этого года отличаются корой зеленого цвета. Это обуславливается

наличием в колленхиме и паренхиме первичной коры хлорофильных зерен.

На поперечном срезе ветви липы этого года хорошо видно первичное строение стебля древесного растения (рис. 294). В это время его строение сходно со строением стебля травянистого растения.



Рис. 293. Сеянец липы.

1 — семядоли.

В дальнейшем при развитии деятельности камбия начинается утолщение стебля и изменение его первичного строения. В результате этих изменений стебель получает вторичное строение.

На поперечном разрезе ветки липы трехлетнего возраста видны следующие элементы. (рис. 295). Снаружи желтоватый слой кутикулы прикрывает клетки эпидермиса. Полости клеток эпидермиса часто заполнены пробковыми выделениями, т. е. они мертвые. За слоем эпидермиса следуют слои желтоватобурой перидермы, состоящей из правильных коробкообразных опробковевших клеток коричнево-бурого цвета, переходящих глубже в слой феллогена (пробкового камбия) и феллодермы. Клетки феллодермы сходны по форме и расположению с клетками пробкового слоя перидермы, но они живые, хранят запасы питательных веществ и имеют белые стенки. Перидерма является наружной частью коры.

Вслед за перидермой внутрь идет ткань первичной коры, которая состоит из колленхимы и паренхимы. На свежем срезе они выделяются своим зеленым цветом, так как клетки их содержат хлорофильные зерна и нередко в них встречаются в изобилии зерна крахмала и друзы кристаллов. Стенки клетки колленхимы утолщены, состоят из клетчатки и сильно преломляют свет. Паренхимные клетки — тонкостенные.

К коровой паренхиме прилегают участки луба и сердцевинные лучи, т. е. вторичная кора. Кольца эндодермы и перицикла выражены неясно. Флоэмные участки имеют вид трапеций, узкой стороной обращенной наружу, а широкой внутрь.

Наружную часть лубяного участка, прилегающую к первичной коре, составляет блестящая белая или желтоватая ткань толстостенного луба (твердый луб) с признаками одревеснения; за ним внутрь следует полоса тонкостенного луба (мягкого луба), представляющего смесь лубяной паренхимы и ситовидных трубок с клетками-спутниками. Слои толстостенного и тонкостенного луба чередуются друг с другом.

Между участками флоэмы располагаются участки сердцевинных лучей, имеющих вид треугольника, прилегающего основанием к первичной коре.

Во внутренних частях флоэмы развиваются добавочные вторичные лучи. Участки флоэмы своей расширенной частью луба и участки сердцевинных лучей своей суженной частью прилегают к кольцу камбия. Клетки сердцевинных лучей содержат крахмал. За кольцом камбия следует древесина с древесинной частью лучей, рассекающих древесинные кольца на отдельные участки. Эти участки древесины имеют форму удлиненных трапеций. Трапеции подразделены по ту или другую сторону камбия вторичными сердцевинными лучами на еще более мелкие участки.

Стенки клеток древесины — тонкие одревесневшие, а полости их по большей части незаполненные, пустые. Они служат для проведения воды и растворов минеральных солей. Паренхимные клетки сохраняют живое протоплазматическое содержание. В них на зиму накапливаются запасные питательные вещества. В древесине различаются крупные пористые сосуды и трахеиды.

Древесина липы мягкая, так как в ней содержится мало волокон либриформа, т. е. механических элементов, придающих крепость древесине. Клетки либриформа в отличие от трахеид имеют не окаймленные поры, а целевидные.

Элементы древесины на срезе расположены концентрическими кольцами. Каждый круг начинается сонутри клетками более крупными с широкими просветами и заканчивается клетками более мелкими с узкими просветами. Внутри кольца крупные клетки сменяются мелкими постепенно, без заметных или резких переходов. Но от одного кольца к другому переход резкий. Он соответствует стыку клеток древесины, образованных камбием к концу

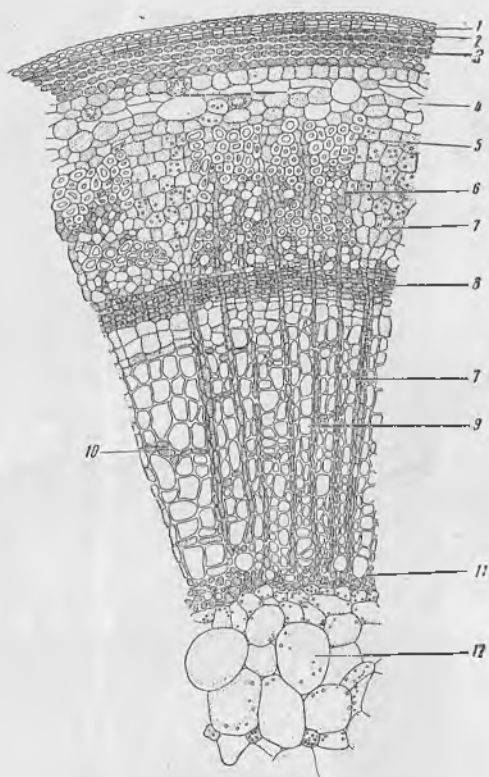


Рис. 294. Поперечный срез однолетней ветки липы:

1 — эпидермис, 2 — пробка, 3 — колленхима, 4 — паренхима первичной коры, 5 — твердый луб, 6 — мягкий луб, 7 — сердцевинный луч, 8 — камбий, 9 — сосуды древесины, 10 — древесинная паренхима, 11 — перимедуллярная зона, 12 — паренхима сердцевины.

прошлого вегетационного года (осенью) и началу последующего вегетационного года (весной).

Таким образом кольца древесины соответствуют годичной работе камбия (за один вегетационный период). Сами кольца могут быть

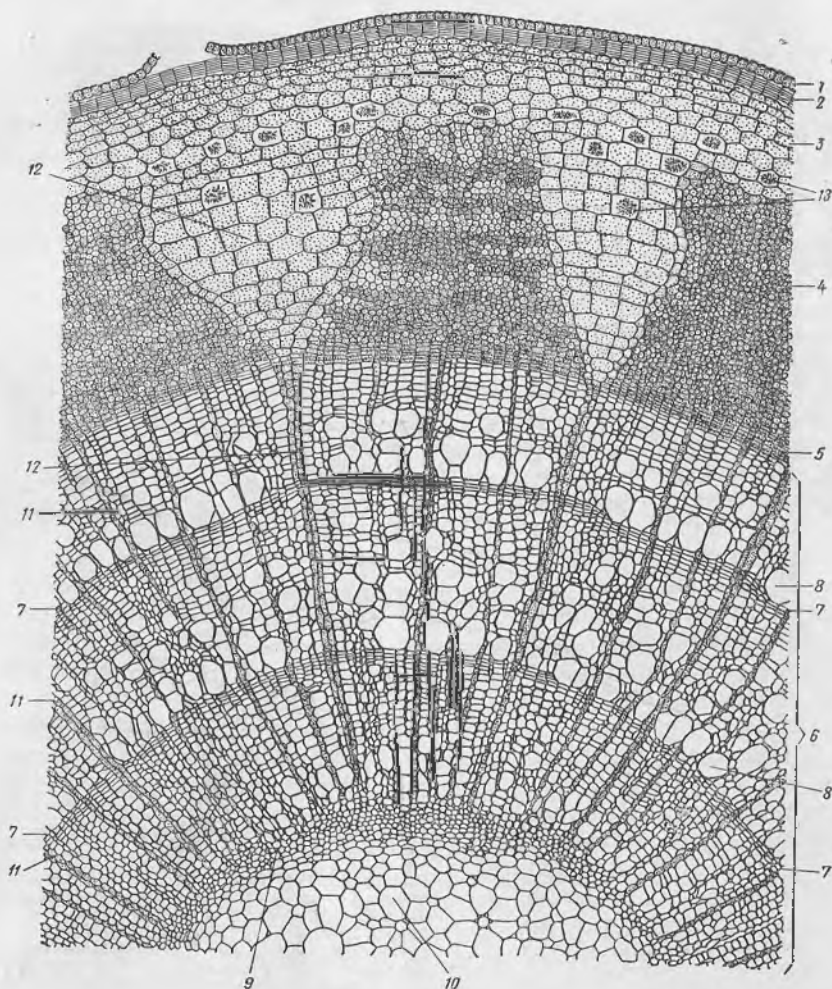


Рис. 295. Часть поперечного разреза через трехлетнюю ветку липы (*Tilia cordata*).

1 — кожа, 2 — перидерма, 3 — первичная кора, 4 — луб с чередованием твердого луба (лубяных волокон) и мягкого луба, 5 — камбий и примыкающие к нему слои нового вторичного прироста, 6 — три годичных слоя древесины, 7 — граница между ними, 8 — широкопросветные трахеи, 9 — первичная ксилема с первичной паренхимой в промежутках между ее участками и глубже перимедуллярная зона, 10 — сердцевина, 11 — вторичные сердцевинные лучи, 12 — первичные сердцевинные лучи, сильно расширенные в области луба, 13 — паренхимные клетки в ткани первичных сердцевинных лучей и первичной коры с друзами шавелевокислого кальция.

разной толщины, что зависит от интенсивности работы камбия. Работа же камбия зависит от условий вегетационного периода того или иного года, часто несходных друг с другом. Один год может быть более благоприятным, нежели другой. Толщина колец ствола деревьев одного и того же вида может различаться вследствие влияния различных климатических условий, в которых растет дерево. Прирост дерева в толщину, а, следовательно, и ширина колец может сильно колебаться.

Во флоэме годичный прирост трудно определить, но все же закономерность смены полос тонкостенного и толстостенного луба дает возможность установить, что за год образуется два слоя толстостенного луба.

Нарастание луба и древесины ветви происходит в большей мере на верхней стороне ветви.

Сердцевина состоит из крупных пустых клеток с порами в их стенках, а также более мелких клеток, рассеянных по одной или нескольку в сердцевине и выполненных мелкозернистым бурым содержимым, вокруг которых располагаются крупные клетки.

Между древесиной и сердцевинной расположена кольцо мелких плотно спаянных между собой клеток, наполненных мелкозернистым содержимым (перимедуллярная зона).

Весной первичная кора вместе с лубом очень легко отделяется от древесиной части благодаря слою нежных клеток камбия, залагающихся между древесиной и лубяной частью стебля. Эту легко сдирающуюся кору вместе с лубом обычно в быту и называют корой. Такова общая картина строения трехлетней ветви липы на поперечном разрезе.

Более детально строение отдельных элементов выделенных нами на поперечном разрезе ветки липы (первичной коры, вторичной флоэмы) видно на рис. 296, 297.

Снаружи первичная кора покрыта эпидермисом, или кожицей. Под кожицей лежит пробковая ткань, состоящая из плотно сомкнутых мертвых паренхимных клеток, с пропитанными суберинным стенками. Пробка образуется в наружном слое первичной коры непосредственно под кожицей благодаря пробковому камбию (феллогену), возникающему под кожицей из клеток первичной коры. Пробку легко узнать по радиальному расположению клеток в ее слое. Слой клеток пробкового камбия отделяют внутрь живые клетки феллодермы с целлюлозными стенками и протоплазмным содержимым, включающим хлорофилл. Ниже внутрь они граничат со сходными с ними, также живыми, клетками паренхимы первичной коры. Наружные клетки ее образуют слой колленхимы, а далее внутрь следуют паренхимные клетки коры, рыхло соединенные между собой, содержащие протоплазму с ядром, хлорофильные зерна, крахмальные зерна, т. е. эти клетки первичной коры живые и выполняют функцию ассимиляции, а потому их надо отнести к группе питательных тканей. Газообмен происходит сначала через устьица кожицы, а затем через образующиеся чечевички.

Среди клеток паренхимы имеются клетки, содержащие друзы, а также толстостенные склеренхимные клетки, содержащие желтобурое вещество тина камеи. Самым внутренним слоем первичной коры, отделяющим ее от центрального цилиндра, является слой крахмалоносных клеток, т. е. слой эндодермы, или крахмалоносного влагалища.

Во флоэмной части на поперечном разрезе стебля липы видны поперечные

прерывистые полоски, состоящие из плотно примыкающих друг к другу толсто-стенных клеток лубяных волокон, с одревесневшими клеточными оболочками. Полость клетки лубяных волокон благодаря утолщению стенок клетки нарастанием с внутренней стороны сведена до минимума и видна на поперечном срезе в виде точки. Лубяные волокна относятся к механической ткани. Они придают крепость флоэмной части пучка и защищают полоски проводящей системы пучка, лежащие между полосками лубяных волокон.



Рис. 296. Наружный край поперечного разреза ветки липы (*Tilia cordata*); I — перидерма, II — III — первичная кора, II — колленхима, III — тонкостенная паренхима, IV — луб.

1 — пробка, 2 — феллоген, 3 — феллодерма, 4 — крахмалоносный слой, 5 — толстостенные клетки, 6 — кристаллоносные клетки (увел. 160). (По Ростовцеву).

Отдельные клетки лубяных волокон сильно вытянуты, имеют заостренные концы и достигают величины более половины миллиметра при незначительном диаметре (при отношении длины к диаметру 50:1).

Проводящая часть пучка флоэмы состоит из тонкостенных более крупных и менее вытянутых клеток с тупыми концами, но различных между собой по форме и функции. Клетки одной группы составляют основную ткань флоэмы (паренхимы), содержат мелкозернистую протоплазму и несколько вытянуты по окружности стебля. Близ полосок лубяных волокон клетки паренхимы лишены протоплазмы, они пустые или содержат кристаллы. Вторую группу клеток составляют более широкие и многогранные клетки ситовидных трубок с тесно примыкающими к ним клетками-спутницами или сопровождающими живыми клетками, наполненными белковыми питательными веществами.

Ситовидные трубки вторичной коры недолговечны и функционируют всего лишь два-три года. Поперечные стенки их сильно наклонны и имеют несколько ситовидных пластинок, которые на зиму обычно закупориваются мозолистым телом, затем к весне растворяющимся. Впоследствии ситовидные трубки по мере образования новых слоев вторичной коры сильно сдавливаются и сплющиваются, образуя тонкие, наподобие роговых, пластиночки. Вся эта группа клеток,

расположенная между полосками дубяных волокон (твердого луба), в наружных слоях сильно смята, и клетки их становятся пустыми, т. е. они омертвевают (рис. 297).

Широкие участки сердцевинных лучей, расположенные между участками флоэмы, имеют форму треугольника, обращенного вершиной к камбию. Они состоят из клеток, сходных с клетками основной паренхимной ткани. Эти клетки четырехугольной формы и наполнены мелкозернистым протоплазменным содер-

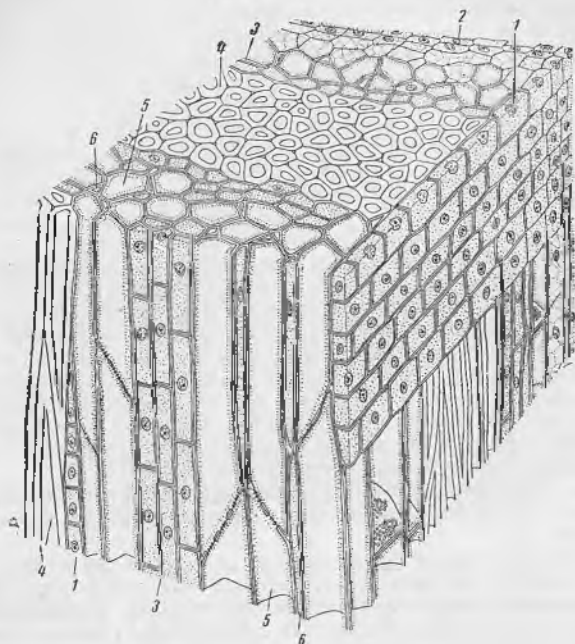


Рис. 297. Часть вторичной флоэмы липы.

1 — сердцевинный луч, 2 — камбий, 3 — паренхима, 4 — твердый луб, 5 — ситовидные трубки, 6 — сопровождающие клетки.

жимым, с включением крахмальных зерен. Серцевинные лучи расположены между участками вторичной флоэмы и ксилемы и в виде лент идут от сердцевины к коре и состоят из одного, двух или трех рядов клеток, служащих для проведения запасных питательных веществ от коры к древесине и обратно. Высота их по длине стебля всегда ограничена. Высота первичных лучей, образованных из первичной ткани, достигает 10—20 мм, а величина вторичных лучей, образованных из камбия, достигает всего лишь длины одной или нескольких клеток образовавшего их камбия.

Первичные сердцевинные лучи многослойны и тянутся непрерывно от сердцевины до коры. Вторичные лучи могут быть длинные или короткие в зависимости от времени их образования. Они не достигают сердцевины и первичной коры.

Вторичные лучи однослойны. Все клетки сердцевинного луча липы, как и вообще двудольных, живые, в отличие от хвойных, где не все клетки живые.

Кольцо камбия, расположенное между древесиной и лубом (т. е. ксилемой и флоэмой), производится сердцевинным лучом.

Клетки камбия мелкие и наполнены мелкозернистой протоплазмой. Они

слегка вытянуты в тангентальном направлении и слегка сплюснуты в радиальном направлении. Вторичная древесина, образуемая камбием, состоит из клеток разнообразных в морфологическом отношении и по выполняемым ими функциям. Одни из клеток вторичной древесины выполняют проводящую функцию, другие играют механическую роль, а в некоторых клетках отлагаются запасные питательные вещества.

У липы на поперечном разрезе хорошо видно расположение древесины в виде колец, а в пределах кольца по внутреннему его краю расположены более крупные клетки, широкие и пустые, являющиеся точечными сосудами с пористыми стенками и со спиральным утолщением. На наружном крае кольца группируются клетки более мелкие, с утолщенными стенками. Одни из них пустые с явно пористыми стенками. Это трахеиды со спиральным утолщением и окаймленными порами в стенках клетки. Другие клетки имеют плазматическое содержимое и содержат крахмальные зерна. Это клетки древесной паренхимы. Стенки их клеток почти гладкие, постепенно одревесневающие. Поры у них находятся на радиальных стенках. Как элемент древесины липы составляют клетки либриформа. Эти пустые многогранные клетки с гладкими одревесневшими стенками являются или механическим элементом, или проводящим в случае появления окаймленных пор в стенках их клеток.

Запасные питательные вещества в виде крахмала и протоплазматического содержимого, находящиеся в живых клетках древесины, зимой превращаются в масла. Весной они переходят в растворимое подвижное состояние (сахар) и поступают в сосуды, близ которых расположены клетки древесной паренхимы. По сосудам они поднимаются к почкам и молодым побегам, питая их.

Клетки древесной паренхимы сходны с клетками сердцевинных лучей по форме и выполняемым функциям, но если клетки древесной паренхимы способны проведению и распределению запасных питательных веществ в вертикальном направлении, то с помощью сердцевинных лучей питательные вещества передаются в горизонтальном направлении.

На границе с сердцевинной участки первичной древесины несколько вдаются острыми углами в область сердцевины и состоят здесь из кольчатых и спиральных сосудов.

Прилегающие к первичной древесине клетки сердцевинны мелки и наполнены протоплазмой (перимедуллярная зона). Основная же ткань сердцевины состоит из крупных клеток, лишенных содержимого и имеющих одревесневшие клетки. Среди этой ткани разбросаны поодиночке или группами более мелкие толстостенные клетки, наполненные дубильным веществом и имеющие желтобурую окраску. Эти клетки имеют толстую целлюлозную оболочку.

С возрастом, через 9—11 лет, у липы в строении коры происходят сильные изменения. По мере действия камбия ствол все более и более разрастается в толщину. Поверхность стебля (эпидермис и первичная кора) из-за утолщения стебля трескается, становится бороздчатой и начинает шелушиться. Перидерма первичной коры, защищающая стебель от высыхания, также трескается. Получаются разрывы, которые могли бы сильно нарушить нормальный ход жизненных процессов растения. Но этого не происходит потому, что еще до разрыва перидермы первичной коры в более глубоких слоях ее залагается новый пробковый камбий в виде дуг и дает начало новой перидерме, возникающей под местом разрыва первичной перидермы (рис. 298). В конце концов в толще первичной и вторичной коры возникает система дуг перидермы. Наружу от вновь возникших перидерм кора отмирает, но сохраняется на стволе дерева. Образуются между дугами более или менее глубокие борозды. Отмершая кора с полосками перидермы, первичной корой, флоэмными участками, с участками сердцевинных лучей

составляет третичную кроющую ткань, защищающую ствол от неблагоприятных внешних условий (от высыхания, резких перемен температур и др.) и превращается в корку. Вторичная перидерма у липы образуется в глубоких слоях коры из вторичного луба, а пробковый камбий залагается участками в виде смыкающихся друг с другом дуг.

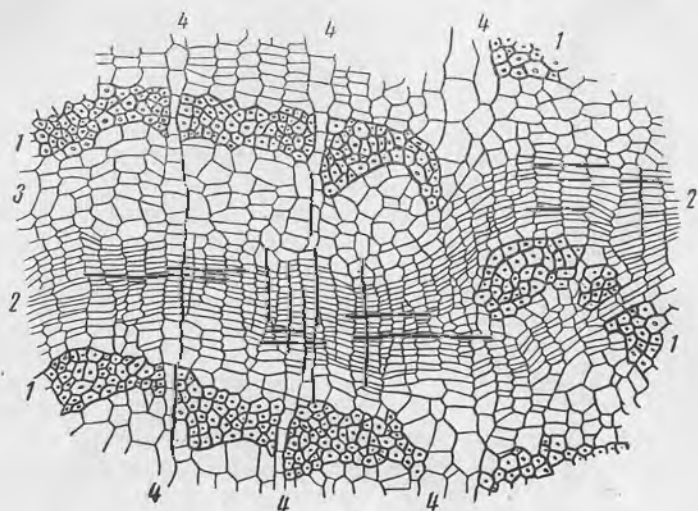


Рис. 298. Поперечный разрез корки липы.

1 — твёрдый луб, 2 — перидерма, 3 — мягкий луб, 4 — сердцевидные лучи (увел. 160).

В первичном строении корня липы на поперечном срезе в центре видна сосудистая система, отделенная перициклом от эндодермы и паренхимы первичной коры (рис. 299). Снаружи развит волосконосный слой с корневыми волосками. Изменения в эпидермальной части происходят вследствие развития эктотрофной микоризы, что видно на рисунке. Вторичное строение корня липы не отличается чем-либо особенным и в нем имеются все элементы тканей, что и в стебле, за исключением кожицы (рис. 300).

Корень от стебля отличается лишь первичной древесиной в виде пучков (семи на нашем рисунке), расположенных по периферии сердцевины, что хорошо видно (при большом увеличении) на рисунке поперечного разреза сердцевины и первичной древесины корня липы.

Корневая система липы хорошо развита. Она имеет внедряющийся в почву стержневой корень и расходящиеся далеко в стороны боковые корни.

Кустарники по анатомическому строению ветвей и стволов очень сходны с деревьями. Их отличает сильное развитие сердцев-

вины, чем они ближе подходят к строению стеблей трав и являются как бы промежуточным звеном между деревьями и травами. В древесине кустарников преобладают древесные волокна, или

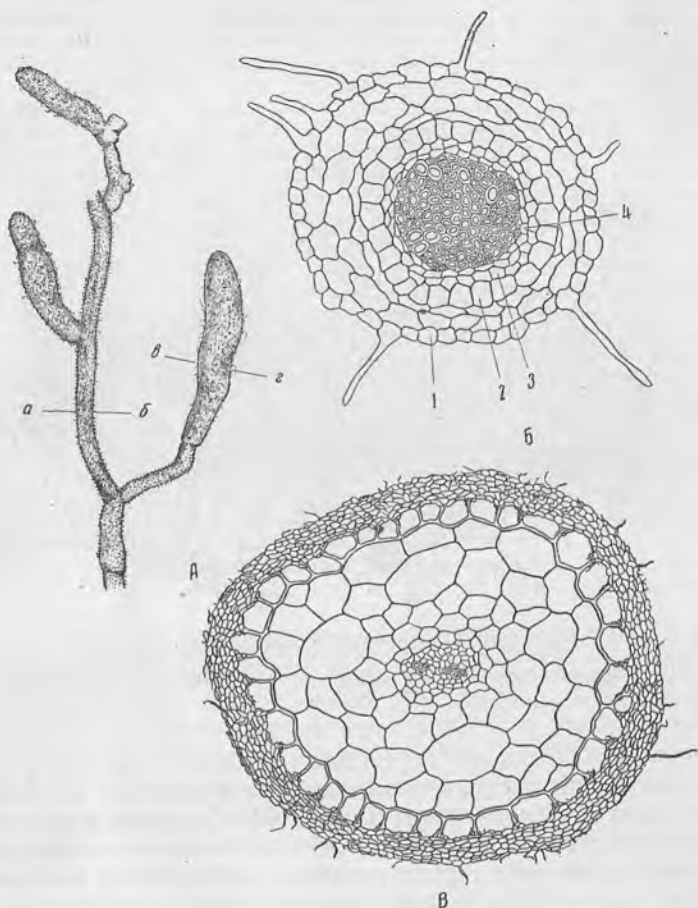


Рис. 299. Отрезок корешка липы (А) с указанием мест поперечных срезов; Б — поперечный разрез через корешок липы по линии а—б; В — то же, по линии б—г; виден чехол эктотрофной микоризы.

1 — волосконосный слой с корневыми волосками, 2 — паренхима первичной коры, 3 — эндодерма, 4 — перидерма; в центре сосудопроводящая ткань.

либриформ, среди которых вкраплены сосуды, что хорошо видно на поперечном срезе ствола шиповника.

В коре кустарников всегда хорошо развит слой колленхимы. В ней быстро появляется и проявляет свою деятельность пробко-

вый камбий, развивающийся из клеток наружного слоя первичной коры, а затем формируются чечевички.

Общую картину строения стебля кустарника можно видеть на поперечном разрезе стебля шиповника (рис. 301). В центре среза стебля шиповника хорошо видна крупноклеточная сердцевина, окруженная сплошным кольцом первичной и следующей за ним вторичной ксилемы. Кнаружи от древесины за кольцом камбия располагается вторичная и первичная кора, покрытая эпидермисом с сильно утолщенной внешней стенкой, со слоем кутикулы. Кое-где в эпидермисе расположены устьица. Снаружи к нему примыкает слой колленхимных клеток с неравномерно утолщенными целлюлозными стенками. Далее следует хлорофиллоносная паренхима.

Группы лубяных волокон вытянуты по окружности. Они прерываются узкими прослойками паренхимы сердцевинных лучей. Участки паренхимы как и у годовалых веток липы, имеют форму, сходную с треугольником. В вершине его, примыкающей к камбию, расположены ситовидные трубки с клетками-спутниками. Широким основанием паренхима сердцевинных лучей соприкасается с паренхимой первичной коры. Слой из нескольких рядов клеток камбия отделяет вторичную кору от древесины. Древесина состоит из сосудов и мощных прослоек, формируемых толстостенными клетками либриформа. Они вместе с сосудами образуют кольцо древесины, прорезанное сердцевинными лучами. Первичные сердцевинные лучи состоят из 3—4 рядов живых паренхимных клеток и, пронизывая в радиальном направлении древесину, выходят в коровую часть между склеренхимными пучками и ситовидными трубками. Вторичные сердцевинные лучи не доходят ни до сердцевины, ни до склеренхимных пучков и состоят из одного ряда паренхимных клеток. Хорошо развитая сердцевина стебля шиповника состоит из трех видов клеток: тонкостенных крупных (большой частью мертвых), толстостенных менее крупных, живых, служащих для отложения запасных питательных веществ и мелких выделительных клеток (с густыми желтыми комками), заполненных дубильными веществами. Иногда встречаются клетки с друзами щавелевокислой извести.

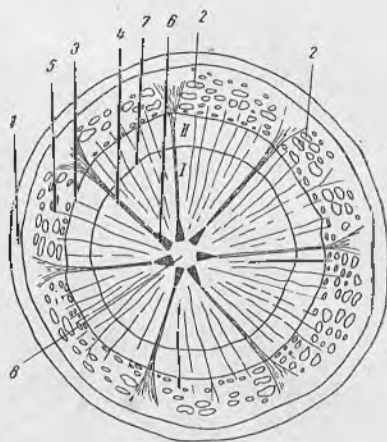


Рис. 300. Вторичное строение корня липы сердцелистной (*Tilia cordata*); на поперечном разрезе. I, II — годовичные кольца вторичной древесины.

1 — перидерма, 2 — вторичный луб, 3 — камбий, 4 — первичные сердцевинные лучи, 5 — вторичные сердцевинные лучи, 6 — первичная древесина, 7 — граница между годовичными слоями древесины, 8 — сердцевина.

Как видно, строение стебля шиповника очень сходно со строением годовалой ветви липы. Но мощное развитие сердцевинной ткани, ранняя закладка пробкового камбия и образование пробки отличает стебель шиповника от стебля липы.

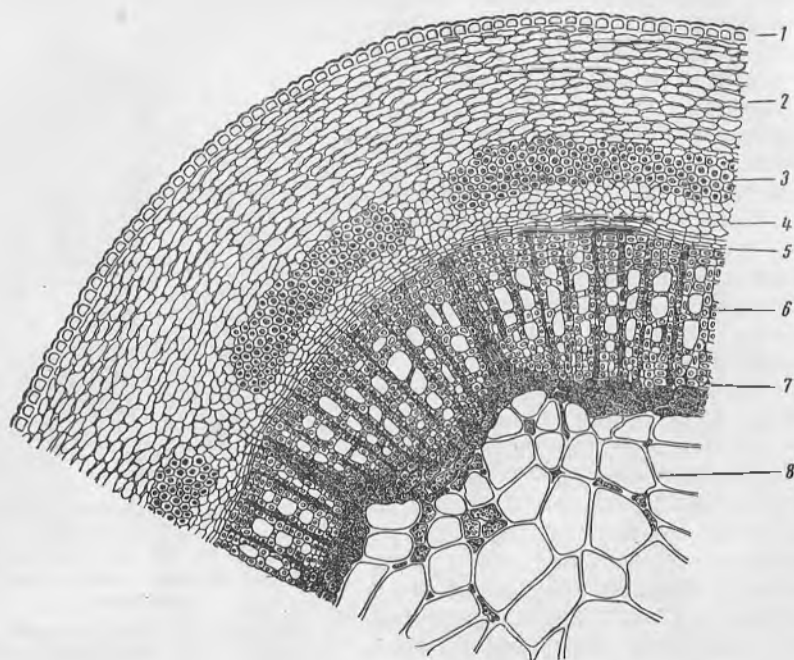


Рис. 301. Поперечный разрез стебля шиповника.

1 — эпидермис, 2 — коровая паренхима, 3 — пучки волокон, 4 — флоэма, 5 — камбий, 6 — вторичная ксилема, 7 — первичная ксилема, 8 — сердцевинная паренхима.

ТРАВЯНИСТАЯ ФОРМА ДВУДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

Среди голосеменных растений как ныне живущих, так и ископаемых, травянистые формы неизвестны. Все они древесные растения. Среди покрытосеменных преобладают травянистые растения, и они проявляют большое богатство приспособлений к различным условиям существования. Несмотря на сильное отличие древесных растений от травянистых, все же в их строении так много общего, что происхождение травянистых форм от древесных несомненно. Анатомическое строение нижней части стебля травянистых растений, нормально развитых, т. е. имеющих нормальный олиственный побег, сходно с анатомическим строением древесного растения.

С другой стороны годовалые ветви древесных растений имеют анатомическое строение, в основном сходное с анатомическим строением стебля травянистых растений. Центральный цилиндр стебля травянистого растения повторяет в своем строении струк-

туру первого годичного кольца годовой ветви древесного растения. Эта структура сохраняется у травянистых форм благодаря меньшей активности их камбия. У травянистых растений паренхиматизация стебля развивается еще в большей степени, нежели в стебле кустарников, а тем более древесных растений.

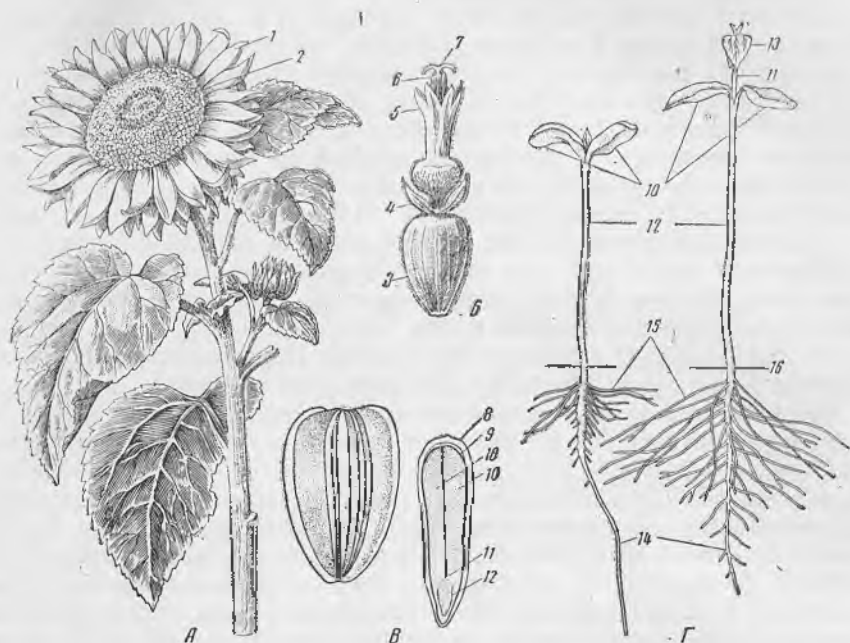


Рис. 302. Подсолнечник (*Helianthus annuus*). А — стебель и соцветие; Б — трубчатый цветок; В — плод подсолнечника и его прорастание. Слева — плод подсолнечника, справа — продольный разрез плода подсолнечника; Г — проросток подсолнечника с первыми листьями.

1 — язычковые цветки соцветия, 2 — трубчатые цветки соцветия, 3 — завязь, 4 — чашечка, 5 — венчик, 6 — тычинки, 7 — двухлопастное рыльце, выдвинутое из трубки пыльников, 8 — плодовая оболочка, 9 — семенная оболочка, 10 — семядоли, 11 — эпикотиль, 12 — гипокотиль, 13 — первые два настоящих листа, 14 — первичный корешок, 15 — боковые корешки, 16 — поверхность почвы.

Возникновение травянистых растений, несомненно, происходило под влиянием периодичности благоприятных климатических условий и смены их неблагоприятными для роста и развития древесных растений (зимний холод и сухость воздуха). У травянистых растений возникли приспособления к быстрому росту и развитию. Такими особенностями обладают некоторые однолетние, а также многолетние растения с запасными тканями в многолетних частях их тела, способствующими быстрому росту и развитию нового однолетнего побега, выполняющего роль ассимиляционного аппарата и обеспечивающего размножение и образование зародышей новых особей растения.

Из множества различных биоморфологических типов травянистых растений рассмотрим некоторые примеры.

Подсолнечник. Подсолнечник (*Helianthus annuus*) — это крупное (до 2,5 м) травянистое однолетнее растение с толстым стеблем и крупными с очередным расположением листьями сердцевидно-яйцевидной формы на сильном черешке (рис. 302). Все растение покрыто жесткими волосками. Стебель заканчивается крупным соцветием — корзинкой с многочисленными, тесно расположенными на цветоножке цветками, из которых краевые ложноязычковые бесполое и срединные трубчатые обоеполые; у основания столбика имеется нектарник. У трубчатых цветков на завязи имеются два редуцированных чашелистика в виде пленочек. Завязь нижняя одногнездная, с одной семяпочкой. Плод — семянка, без хохолка.

Плод подсолнечника (рис. 302) состоит из зародыша, покрытого внутренней пленчатой семенной оболочкой и наружной жесткой плодовой оболочкой. Зародыш, покрытый пленчатой оболочкой — кожурой, — является семенем плода. Зародыш семени состоит из двух семядолей, почечки и первичного корешка. Нераскрывающийся односеменной плод подсолнечника и называется семянкой.

При благоприятных условиях семянка начинает прорастать, т. е. зародыш впитывает воду, набухает, первичный корешок его быстро вырастает и выходит из плодовой оболочки. На нем развиваются корневые волоски, а между их зоной и основанием семядолей удлиняется подсемядольное колено. Оно выносит семядоли на поверхность почвы. Разрастаясь, семядоли разрывают плодовую оболочку, сбрасывают ее и зеленеют. Рост этот происходит за счет запасных веществ, имеющихся в семядолях; затем развиваются из почечки стебелек и первые постоянные листья на нем. Молодое растение, теперь вполне сформированное, начинает свой дальнейший рост и развитие.

Внутренняя структура развивающегося растения всецело зависит от образования листьев. Основным в этой структуре является образование центрального цилиндра из проводящих пучков. Начало их образования можно видеть в конусе нарастания стебля (см. стр. 356, рис. 197). Здесь образуются бугорки — зачатки листьев. Затем они разрастаются, дифференцируются и превращаются в листья. Клетки бугорков сначала все одинаковы, затем центральные клетки бугорка начинают удлиняться, определяя тем самым начало образования будущей проводящей системы. В самом стебле начинается закладка прокамбиального кольца, причем прокамбиальное кольцо начинает залагаться прежде всего на местах будущего вхождения сосудистых пучков из листа в стебель. Таким образом проводящие пучки стебля связаны в своем развитии с формированием определенных листьев.

Листовые следы, отходя от развивающихся листьев, и, продвигаясь далее по длине стебля, встречаются с листовыми следами нижерасположенных листьев и сливаются с ними, благодаря чему создается определенная структура в расположении сети листовых

следов в стебле, что соответствует и определяется закономерным расположением листьев на стебле.

Листовой след подсолнечника проходит от 2 до 5 междоузлий, не сливаясь с соседними пучками. От каждого листа подсолнечника в стебель внедряются три жилки (как вообще у большинства покрытосеменных).

Все это хорошо можно видеть на поперечных срезах через стебель подсолнечника на различных уровнях междоузлий, на ранних и более поздних фазах роста растения.

До появления листьев, когда растение состоит из корня гипокотилиа и пары семядолей, на поперечном разрезе стебля (т. е. гипокотилиа) видны лишь места проводящих пучков, отходящих по три от каждой из семядолей.

С развитием у растения первых двух пар настоящих листьев на поперечном срезе через стебель, выше двух семядолей, заметно появление двенадцати пучков, образовавшихся под влиянием роста первых двух пар листьев, т. е. по 3 пучка от каждого листа. Между этими крупными пучками заметно образование небольших пучков образующихся новых листьев в вышележащих междоузлиях (рис. 303).

По мере роста растения строение междоузлия усложняется тем, что в него проникают проводящие пучки листьев вышерасположенного узла. На срезе эти пучки листьев вышерасположенного междоузлия более мелкие, что видно на поперечном срезе верхней части междоузлия. На поперечном разрезе обнаруживается следующее строение стебля (рис. 304). Снаружи выделяется тонкая кожица (1) с крупными, жесткими, щетинистыми и с мелкими, мягкими волосками. Под кожицей располагается пластинчатая колленхима (2). Вглубь от колленхимы залегает слой паренхимы из тонкостенных, крупных и мелких клеток.

Крахмалоносное влагалище (3) отделяет центральный цилиндр от первичной коры. Все клетки первичной коры имеют целлюлозные неодревесневшие стенки. Центральный цилиндр состоит из расположенных в круг коллатеральных открытых пучков, обращенных древесиной (7) конутри и лубом (5) кнаружи. Пучки неравной величины: более крупные из них прокамбиального происхождения являются листовыми следами листьев ближайшего узла, а более

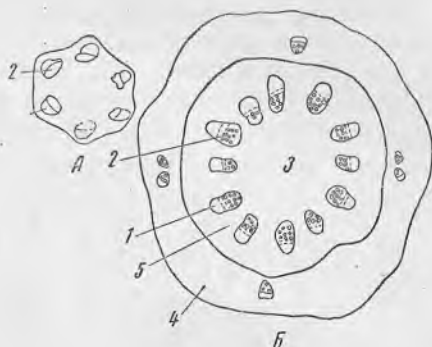


Рис. 303. Схема поперечного среза стебля подсолнечника. А — недельное растение, видно расположение пучков-жилок, спускающихся в осевой орган от двух семядольных листьев; Б — двухнедельное растение, в центре видны 12 пучков двух первых узлов, а по периферии 6 пучков от семядольных листьев.

1 — флоэма, 2 — ксилема, 3 — сердцевина, 4 — кора, 5 — лучи. (По В. Г. Александрову).

мелкие образовались позже из межпучкового камбия и соответствуют листовым следам вышерасположенных узлов. Снаружи от каждого крупного пучка видны полукруглые или овальные участки склеренхимы (4).

Сосуды в древесине располагаются радиальными рядами. Камбий расположен в виде волнистой полосы (6), выпуклой между пучками и вогнутой в пучке (сосудистый, или васкулярный камбий, или пучковый). Смоляные каналы в виде темных пятнышек (8) рассеяны в центральном цилиндре и первичной коре.

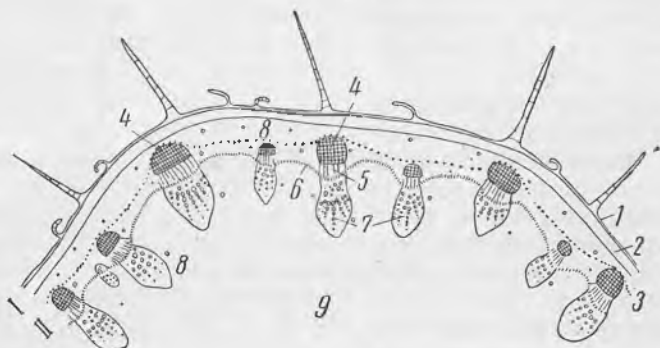


Рис. 304. Поперечный разрез стебля подсолнечника (часть схемы разреза). I — первичная кора, II — центральный цилиндр.

1 — эпидермис, 2 — пластинчатая колленхима, 3 — крахмалоносное влагалище, 4 — склеренхима, 5 — луб, 6 — межпучковый камбий, 7 — древесина, 8 — смоляные каналы, 9 — сердцевина.

Сердцевину (9) составляют крупные тонкостенные паренхимные клетки. Отдельные элементы тканей и их особенности видны на поперечном срезе подсолнечника.

Эпидермис состоит из небольших живых клеток с слабо развитой кутикулой. Пластинчатая колленхима состоит из нескольких слоев крупных клеток и соприкасается с паренхимой первичной коры.

Крахмалоносное влагалище состоит из одного слоя тонкостенных клеток с крупными зернами крахмала. Крахмал может исчезать, и тогда видны на радиальных стенках пятна Каспари, т. е. крахмалоносное влагалище является тогда типичной эндодермой.

Перицикл не выражен отчетливо. Клетки склеренхимы тесно расположены.

Флоэма сосудисто-волокнистых пучков имеет обычное строение. Ксилема в части, прилегающей к камбию, состоит из крупных сетчатых и точечных сосудов, между которыми расположены мелкие толстостенные живые клетки древесной паренхимы и пустые клетки либриформа, тоже с одревесневшими стенками. Это вторичная древесина пучка. Она примыкает к камбию. Внутрь от вторичной древесины расположена первичная древесина, образовавшаяся из прокамбия. Она состоит из мелкоклеточной, тонкостенной паренхимы и из кольчатых и спиральных трахенд, расположенных радиальными рядами.

Анатомическая структура стебля подсолнечника в молодом возрасте сходна с анатомической структурой однолетнего побега липы, что видно на поперечном разрезе такого побега (см. рис. 294).

В дальнейшем с возрастом анатомическая структура стебля подсолнечника меняется благодаря сильному развитию вторичной ксилемы. Она образует теперь сплошное кольцо, прерываемое узкими, состоящими из двух-трех рядов паренхимных клеток, сердцевинными лучами, вытянутыми, как обычно, в радиальном

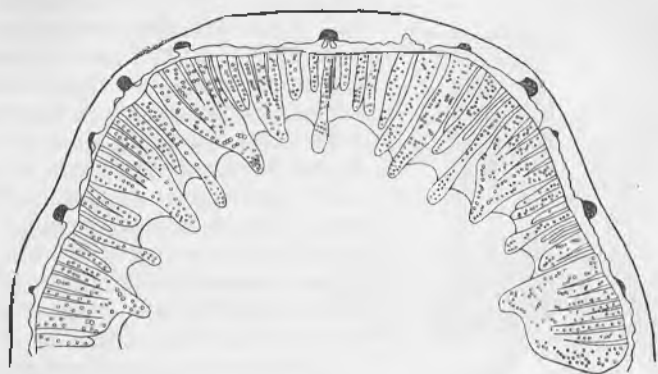


Рис. 305. Схема строения нижней части стебля подсолнечника. Видно сильное развитие вторичной ксилемы в виде кольца.

направлении. Внутри, в сердцевину от древесины пучков вдаются участки первичной ксилемы, из-за чего граница между сердцевинной и внутренним краем пучков становится очень неровной (рис. 305).

При внимательном рассмотрении видно, что появились и вторичные сердцевинные лучи. Они тоньше первичных лучей и не доходят ни до сердцевины, ни до паренхимы коры. Сплошное камбиальное кольцо расположено между кольцом ксилемы и расположенным снаружи сплошным кольцом вторичной флоэмы.

За кольцом флоэмы расположена кора, в которой заметны участки склеренхимы. Эндодерма лишена крахмала и на ее радиальных стенках видны пятна Каспари.

Таким образом на рассмотренном поперечном разрезе заметно сильное нарастание вторичной древесины благодаря деятельности камбия как в радиальном направлении, так и по окружности, что способствует утолщению стебля.

В верхних частях верхних междоузлий межпучкового кольца камбия не развивается, а имеется лишь пучковый или васкулярный камбий. За счет его деятельности утолщаются пучки, что является одной из причин некоторого утолщения стебля. Но основной причиной утолщения стебля в междоузлии является вхождение новых пучков развивающихся листьев и деятельность их пучкового камбия.

В верхней части даже самых нижних междоузлий (исследования В. Г. Александрова) никогда не бывает сплошного камбиального

кольца. Такое кольцо возможно лишь в нижней части междоузлия. Пучковый камбий широких пучков и межпучковый камбий проявляют свою деятельность лишь в нижних частях междоузлий и особенно хорошо развиты в междоузлиях нижней зоны стебля. Благодаря этому анатомическая структура стебля подсолнечника

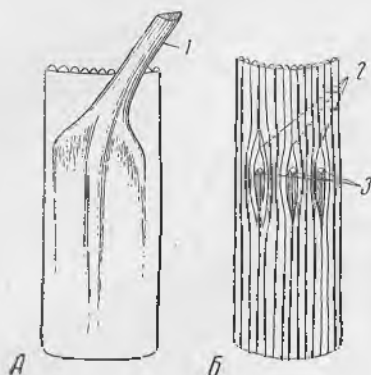


Рис. 306. Отрезок стебля с основанием листа на нем и частью черешка (А). Тот же отрезок после удаления коровой части (Б). Видна ксилемная часть цилиндра с продольно-вытянутыми и тесно расположенными пучками. Листовой прорыв состоит из среднего более крупного с двумя меньшими по бокам его. Они соответствуют трем сосудистым пучкам листа.

1 — черешок листа, 2 — листовые прорывы, 3 — листовые следы.

приняла сходство с анатомической структурой стебля древесного растения, что становится ясным при сравнении рассмотренного нами поперечного среза подсолнечника с таковым годовой ветки липы. Особенно ясно это сходство проявляется на поперечных срезах первых междоузлий (в основании стебля). Благодаря деятельности кольца камбия происходит вторичное утолщение стебля, отчего стебель подсолнечника в нижней части разрастается в толщину (см. рис. 294).

Правильность строения центрального цилиндра в местах расположения листьев нарушается вхождением идущих из листьев в стебель проводящих пучков, т. е. листовых следов.

Это нарушение заключается в том, что в центральном цилиндре образуются паренхимные прорывы благодаря расширению сердцевинных лучей и разрастанию паренхимной ткани. Эти прорывы называются листовыми щелями, которые образуются на месте вхождения сосудисто-волокнистых пучков листа в стебель.

На поперечном разрезе тогда ясно выступает разрыв кольца центрального цилиндра, что видно на приведенной схеме (рис. 306).

Если сделать поперечный разрез на уровне листового прорыва, то на нем будет видно расположение листового следа против прорыва, а на разрезе, расположенном несколько ниже, обнаруживается присоединение листового следа к центральному цилиндру.

Листовые прорывы и листовые следы на стебле подсолнечника хорошо видны, если на более зрелом участке стебля отделить и удалить слой коры вместе с основанием листа и черешком от древесинной части центрального цилиндра стебля (рис. 306).

От каждого листа подсолнечника вниз по стеблю спускаются 3 листовых следа. В месте прикрепления листа к стеблю листовые следы расположены отдельно от кольца сосудистых пучков стебля.

Черешок листа подсолнечника сильный, широкий и поддерживает крупную пластинку листа. На поперечном разрезе через чере-

шок хорошо видны три крупные жилки, т. е. три крупных проводящих пучка, переходящих в листовую след в стебле и входящих в пластинку листа (рис. 307). Таким образом через них происходит соединение проводящей системы листа с проводящей системой стебля. Пучок листа состоит из ксилемы и флоэмы, причем ксилемная его часть расположена с верхней стороны, а флоэмная — с нижней.

На разрезе через пластинку листа (рис. 308) видно двойное паренхимное влагалище вокруг жилки из перицикла и эндодермы и из малохлорофиллоносных клеток. Сам пучок в конечной своей части упрощается в строении: исчезает флоэма и остается лишь ксилемная часть, в которой сохраняются не сосуды, а трахеиды.

Трахеиды плотно соединяются с клетками паренхимного футляра.

Устьица расположены на нижней и верхней поверхности листа.

На одном квадратном миллиметре на верхней поверхности листа насчитывается от 172 до 216 устьиц и на нижней поверхности от 224 до 356.

Корень подсолнечника имеет стержень и боковые ответвления, отходящие от него. Кончики корня и его ветвей прикрыты корневым чехликом.

На поперечном разрезе молодого корня до начала его вторичного утолщения видно его анатомическое строение (рис. 309).

В дальнейшем в результате деятельности камбия, происходят изменения в строении корня вследствие развития его сосудистой системы и утолщения самого корня. Затем происходит образование боковых корней и окончательное формирование корня.

✓ Сравнение анатомического строения стебля подсолнечника как травянистого растения с анатомическим строением стебля (ствола, ветви) древесного растения показывает, что древесная структура в стебле подсолнечника возникает лишь в нижней части его стебля (в лучшем случае до 9-го междоузлия при хороших условиях культуры). Она создается, как и у древесных растений, вследствие дея-

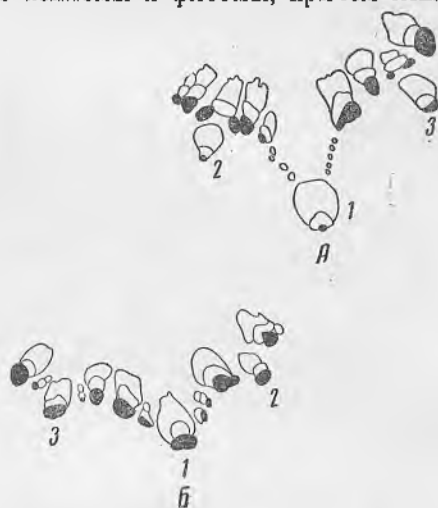


Рис. 307. Расположение листовых следов на поперечном разрезе (схема по В. Г. Александрову). А — входение листовых следов 18-го узла в стебель; Б — входение листовых следов в кольцо стеблевых пучков.

1 — след средней жилки листа, 2—3 — следы боковых жилок. Сплошным черным цветом обозначены группы лубяных волокон проводящих пучков листа и стебля.

тельности камбия. Травянистая же структура создается при ограничении деятельности камбия (по Александрову).

В стебле плодоносящего подсолнечника камбий прекращает деятельность на всем протяжении стебля. как в отдельных пучках, так и в образованных через их слияние кольцах проводящей ткани

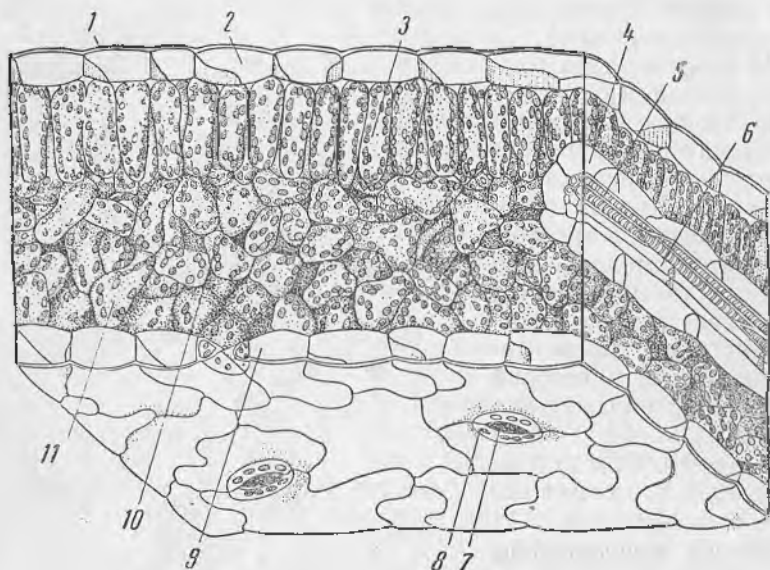


Рис. 308. Часть пластинки листа подсолнечника.

1 — кутикула, 2 — верхний эпидермис, 3 — палисадная паренхима, 4 — паренхимное влагалище жилки листа, 5 — ксилема, 6 — флоэма, 7 — устьице, 8 — замыкающие клетки, 9 — нижний эпидермис, 10 — подустьичная воздухоносная полость, 11 — губчатая паренхима (волоски с поверхности листа удалены).

(рис. 310). Надо предполагать, что ограничение камбиальной деятельности травянистого растения произошло под влиянием изменения климата в сторону засушливости и похолодания, что и вызвало образование травянистого типа растения.

Стебель подсолнечника по своему анатомическому строению является типичным для однолетних травянистых растений. У большинства однолетних травянистых растений из двудольных сосудистые ткани в своем расположении разбиты на сети или ряды продольных тяжей в верхних междоузлиях, а в нижних образуют сплошной цилиндр сосудистой ткани, не имеющий расчленений за исключением листовых прорывов и прорывов ветвления.

Так у подсолнечника в нормальных условиях его роста разъединение сосудистых пучков сердцевинными лучами отмечается лишь от 12—15-го междоузлия и выше.

Подсолнечник является примером однолетнего травянистого

двудольного растения с прерывистым цилиндром проводящей системы.

У других однолетних двудольных растений, например у льна, проводящая система образует непрерывный цилиндр.

Центральный цилиндр у подсолнечника получает сильное развитие, в соответствии с развитием листовых органов и их энергичной деятельностью. Но запасаящая ткань в стебле не выражена. Наоборот, паренхимные клетки сердцевины отмирают и наполняются воздухом.

Поэтому травянистый стебель подсолнечника, как и всех однолетних двудольных травянистых растений, получает упрощенное строение.

То же можно сказать и об их корнях.

Продуктивная деятельность листовых органов подсолнечника ведет к производству большого количества семян, где и развита запасаящая ткань.

Свёкла сахарная (*Beta vulgaris*). Особый практический интерес, а также биологический, представляют травянистые растения, развивающие в процессе метаморфоза запасящие органы и ткани. Из двудольных практически ценными являются те растения, у которых запасящие ткани и органы развиваются в подземных органах. Запасящим органом у них является или стебель, или корень, или запасящие ткани развиваются одновременно и в корне, и в стебле растений. Последние две группы относятся к корнеплодным растениям. Реже запасящие ткани развиваются у двудольных в листе, тогда как у однодольных это свойство развито очень сильно.

Как пример растения из группы корнеплодных, мы рассмотрим свёклу (*Beta vulgaris*), которая культивируется в различных сортах: сахарной, кормовой, и листовой (мангольд). Кроме свёклы к группе корнеплодных растений относятся: морковь (*Daucus carota*), брюква (*Brassica napus rapifera*), репа (*Brassica rapa rapifera*), пастернак (*Pastinaca sativa*), цикорий (*Cichorium inthybus*), редька (*Raphanus sativus*) и др.

Сахарная свёкла — растение двухлетнее. Нормально в первый

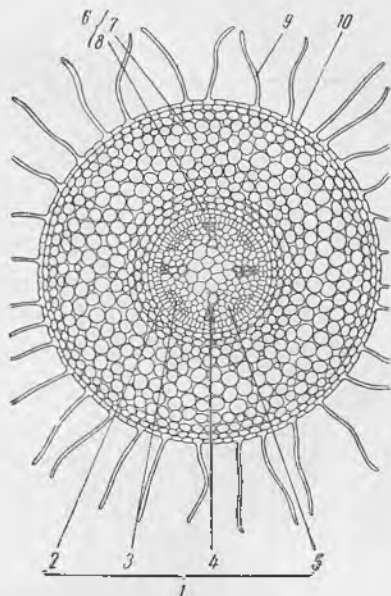


Рис. 309. Поперечное сечение через молодой корень подсолнечника.

1 — центральный цилиндр (первичное строение), 2 — перицикл, 3 — флоэма, 4 — ксилема, 5 — паренхима, 6 — кора, 7 — пеньима, 8 — эндодерма, 9 — корневые волоски, 10 — эпидермис.

год растение дает утолщенный корень с розеткой крупных прикорневых листьев с бледными или красными выдающимися жилками и черешками. Только на второй год за счет запасных веществ корня образуется прямой, высокий, олиственный ветвящийся в верхней части стебель (рис. 311).

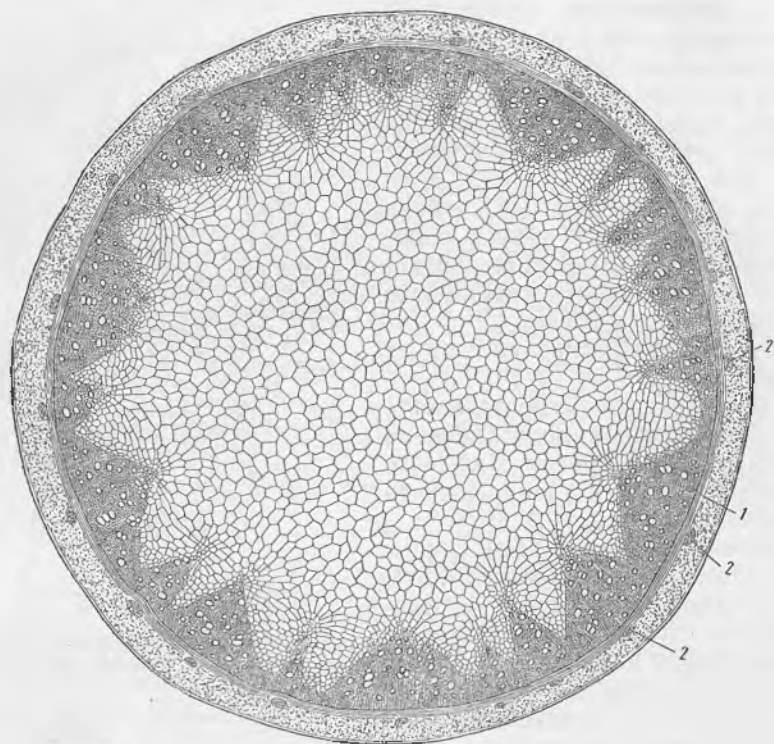


Рис. 310. Поперечный разрез стебля подсолнечника. Слияние сосудисто-волокнистых пучков наступило поздно, и массы первичной древесины резкими клиньями вонзаются в сердцевину, которая имеет поэтому вид звезды.

1 — узкое сплошное кольцо вторичной древесины, 2 — слабые пучки толстостенного луба в коре.

В листовых пазухах ветвей стебля развиваются по 2—8 обоеполых сидячих цветков, образующих головчатое соцветие, называемое клубочком. Клубочки в свою очередь образуют своим расположением на ветвях стебля метельчатое соцветие. По созревании плодов клубочки опадают целиком с созревшими плодами, что неправильно называется семенами свеклы, так как семена свёклы находятся внутри плодов клубочка.

Завязь — одногнездная с одной полуобращенной семязпочкой, из которой развивается семя.

Зрелое семя имеет плоскую, округлую форму размером от 1,5

до 3 мм в диаметре с блестящей, рыжеватобурой оболочкой и белым (крахмалистым) содержимым (рис. 312).

На продольном разрезе через семя свёклы видно, что его центральную часть занимает наружный белок (перисперм), который охватывается свернутым в виде неполного кольца зародышем.



Рис. 311. Сахарная свёкла (*Beta vulgaris*). А — корнеплод сахарной свекловицы с розеткой листьев; Б — лист, верхняя часть соцветия и верхняя часть корня с черешками листьев.

В зародыше имеются две семядоли, конус нарастания (почечка), подсемядольное колено (будущая шейка корня) и корешок. Клетки зародыша богаты белковым содержимым и жирным маслом. Клетки перисперма наполнены крахмалом. Снаружи зародыш покрыт слоем из остатков перисперма, охватывающего на срезе зародыш в виде полоски. Эта полоска составляет единое целое с периспермом, расположенным в центре семени. Кожура семени состоит из двух интегументов: наружного двуслойного и внутреннего однослойного, подстилаемого совнутри остатком перисперма. На месте прикрепления

семени к семяножке, т. е. на рубчике, имеется вырост — семяшов, являющийся приросшей к оболочке семени ножкой семяпочки.

При прорастании, после набухания корешок и подсемядольное колено трогаются в рост и разрывают семенную кожуру. Корешок выходит в полость завязи, приподнимает крышечку, состоящую из сросшихся плодолистиков, и выходит наружу.

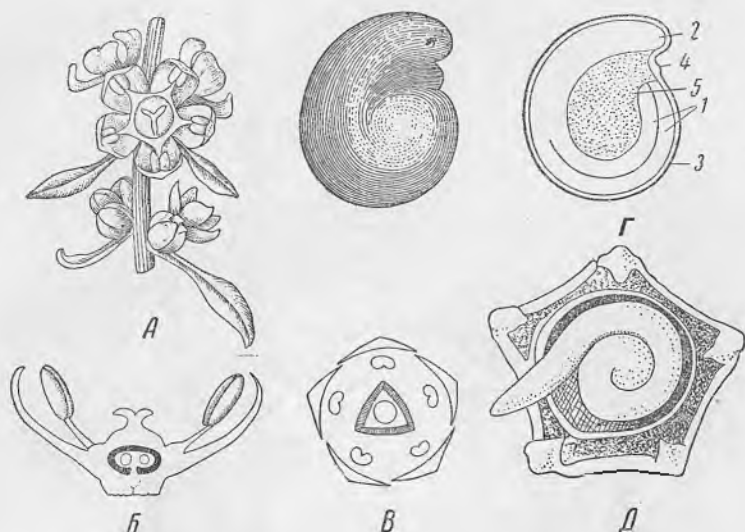


Рис. 312. Цветок и семя свёклы. А — отдельные цветки в соцветии; Б — продольный разрез через цветок; Г — семя; Д — прорастание семени.

1 — семядоли, 2 — корешок, 3 — семенная оболочка, 4 — рубчик, 5 — перисперм.

Семядоли остаются внутри оболочек семени и плода до тех пор, пока не будут использованы питательные вещества перисперма, всасываемые семядолями зародыша, прилегающими к перисперму. Затем семядоли высвобождаются из-под покровов плода и зеленеют. Этим заканчивается процесс прорастания семени, проросток начинает самостоятельную жизнь, вырабатывая питательные вещества для своего дальнейшего роста и развития (рис. 313).

В дальнейшем в конусе нарастания происходит образование прикорневых листьев и одновременно корень утолщается путем разрастания вторичных элементов его тканей (рис. 314). Образуется мощная корневая система, чем увеличивается всасывающая поверхность корня. В корне в первый год роста растения накапливаются вырабатываемые листьями питательные вещества. На следующий год растение, потребляя эти вещества, а также вещества, вырабатываемые новыми листьями, образует сильный цветonoсный побег.

Первичную анатомическую структуру корня можно видеть на поперечном разрезе через корень. Она обычна. Под однослойным

эпидермисом залегает крупноклеточная паренхима первичной коры. Кольцо клеток эндодермы отделяет ее от кольца перицикла. Внутрь от перицикла в паренхиматической промежуточной ткани — располагаются два участка флоэмы, а в центре — группа проводящих сосудов, вытянутых цепочкой в диаметральном направлении. Краевое положение в этой группе занимают проводящие сосуды протоксилемы, а центральное — метаксилемы.

Из первичного строения корень при деятельности камбия переходит во вторичное благодаря нарастанию ксилемы и флоэмы. Происходит увеличение проводящей способности корня и его утолщение.

Плоскость, в которой располагаются первичные сосуды в корне есть плоскость расположения семядолей. В этой же плоскости проходят боковые корешки двумя вертикальными рядами.

При дальнейшем развитии происходит сильное изменение строения корня, делающее его несходным с нормально развитым корнем обычного строения (рис. 315).

Деятельность первичного камбия затухает, как только образуются сосуды, идущие к первой паре листьев. Снаружи от флоэмы возникает из перицикла новый образовательный слой. Он производит слой паренхимы с погруженными в него и отстоя-

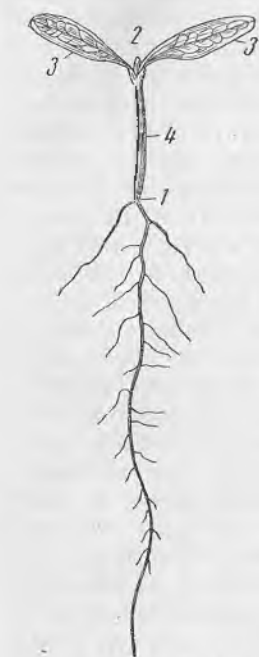


Рис. 313. Росток свёклы.

1 — граница между корнем и стеблем, 2 — верхушечная почка, 3 — семядоли, 4 — гипокотиль.

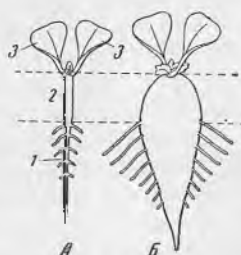


Рис. 314. Схема формирования корнеплода свёклы. А — проросток; Б — сформировавшийся корнеплод свёклы.

1 — корень, 2 — гипокотиль, 3 — семядоли.

щими друг от друга проводящими пучками, расположенными прерывистым кольцом. Вскоре за возникновением образовательного кольца снаружи и отдельно от него происходит образование второго такого же кольца и т. д. Образование колец и утолщение корня идет так быстро, что первичная кора трескается и отпадает, заменяясь вторичной корой, одетой тонким слоем пробковой ткани.

Образуется до 6—10 колец паренхимы. После образования колец рост корня в толщину происходит за счет разрастания самих клеток вновь образовавшихся тканей.

Изменения, происходящие в строении корня, можно видеть на схеме, отражающей постепенное разрастание корня свёклы и превращение его в корнеплод (рис. 315).

Сам корнеплод, однако, не имеет одинаковой анатомической структуры, на всем протяжении по вертикали. Внешнеморфологически и по происхождению в нем различаются: головка — верхняя

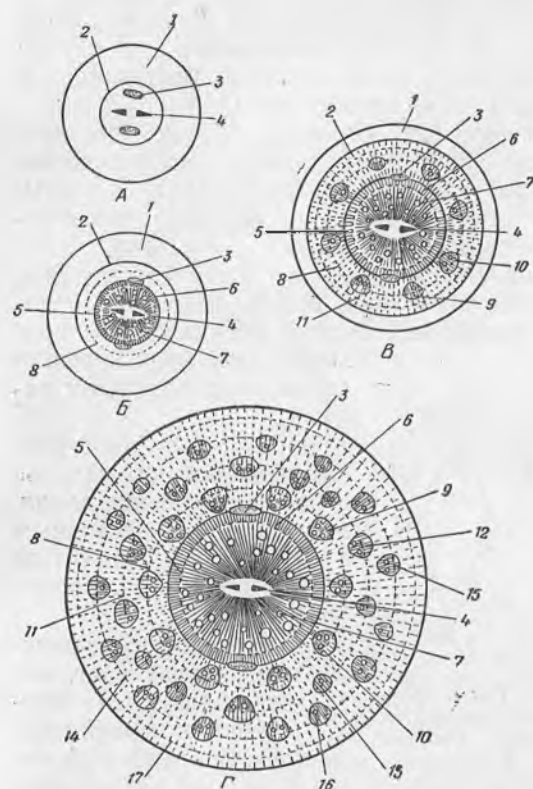


Рис. 315. Изменение в строении корнеплода сахарной свёклы по мере его разрастания, на поперечных разрезах. А — корень в стадии первичного строения; Б — образовался «нормальный» вторичный прирост; В — камбий произвел проводящие пучки, содержащие флоэму и ксилему, с паренхимными секторами между пучками, заложился второй дополнительный камбий; Г — строение корня при более позднем последующем его разрастании, после заложения и работы камбия (5, 8, 11, 14) камбий 14 образовал новый круг пучков (15, 16). Заложился четвертый дополнительный камбий (17).

1 — первичная кора, 2 — эндодерма, 3 — первичная флоэма, 4 — первичная ксилема, 5 — камбий, 6 — луб, 7 — древесина, 8 — заложившийся первый дополнительный камбий, 9 — флоэма, 10 — ксилема, 11 — второй дополнительный камбий, 12, 13, 15, 16 — пучки, 17 — камбий.

часть корнеплода, несущая розетку листьев и являющаяся стеблевым образованием (эпикотиль); шейка — средняя цилиндрическая часть корнеплода, образующаяся через разрастание верхней части подсемядольного колена (гипокотыля) и не несущая ни листьев, ни корней; собственно корень, нижняя коническая часть, несущая боковые корни, образующиеся с двух сторон в соответствии с радиально расположенными сосудистыми пучками корня. Самую нижнюю часть корня с диаметром меньше одного сантиметра называют в производстве хвостиком. Корень свёклы своей нижней частью способен углубиться на 1,5 м и более.

Внешняя верхняя граница шейки определяется листовыми почками, а нижняя — местами прикрепления верхних боковых корней, что, впрочем, не всегда точно удается установить.

Шейка и собственно корень являются самыми ценными частями корнеплода, дающими сырье для добывания сахара, который содержится в клеточном соке паренхимных клеток, образующих кольца в результате деятельности периккла. В головке содержится менее

всего сахара, почему она и отрезается у корнеплода перед отправкой для переработки на сахарный завод.

Разрастание корня свёклы зависит от количества образующихся в розетке листьев и их деятельности. Образованием все новых и новых листьев в прикорневой розетке определяется количество пучков и колец в корне свёклы, так как пучки связывают лист с собственно корневой частью корнеплода. В центре розетки, т. е. в конусе нарастания, происходит образование новых листьев. Короткие листовые следы проходят от основания черешков листьев к проводящим пучкам корня. В головке корнеплода происходит их пересечение, оттого и ее анатомическое строение отличается большой сложностью (рис. 316).

У других корнеплодов разрастание корня происходит через увеличение тех или иных элементов вторичных тканей корня.

Утолщение корня редьки (*Raphanus sativus*) происходит за счет разрастания паренхиматической части вторичной древесины. Главная масса корня редьки, как хранилища запасов, приходится на долю паренхиматической части вторичной древесины сердцевинных лучей, содержащих крахмал. На поперечном разрезе корня редьки в центре видно небольшое темное веретеновидное пятно первичной древесины. Они разьединены полосами сердцевинных лучей из крупных паренхимных клеток, содержащих крахмал. Эта масса ткани древесины и сердцевинных лучей окружена полосой камбия. Кнаружи от него следует кора, ситовидные трубки которой окружены крахмалоносной паренхимой. Первичная флоэма находится на периферии полосы вторичной коры в виде двух веретеновидных полосок, расположенных параллельно полоске первичной древесины в центре.

Иной способ утолщения корня мы видим у другого корнеплода — у моркови (*Daucus carota*) (рис. 317). Здесь на поперечном разрезе, в центре, так же как и у редьки, расположен небольшой участок первичной древесины веретеновидной формы. Его окружает вторичная древесина, состоящая из радиальных полос, разделенных сердцевинными лучами. Далее следует тонкое кольцо камбия, за которым расположена основная масса корня моркови, состоящая из разросшегося вторичного кольца луба, где ситовидные трубки чередуются с широкими полосками паренхимной ткани, содержащей запасные вещества. На границе луба (флоэмы) с паренхимой коры видны два веретеновидных участка первичной флоэмы. Кора покрыта вначале слоем эпидермиса, а затем перидермы.

В паренхимных клетках вторичной флоэмы, составляющих основную массу корнеплода моркови, имеются включения хромопластов с кристаллами каротина, чем обуславливается яркооранжевый цвет моркови.

Таким образом утолщение корнеплодов у растений осуществляется благодаря развитию запасующей паренхимной ткани, происхождение которой может быть различно, как то видно было на рассмотренных примерах корнеплодов свёклы, редьки и моркови.

Картофель (*Solanum tuberosum*). Паренхиматизация, как биологическая особенность, характерна для корня многих многолетних травянистых растений двудольного типа и даже полукустарников.

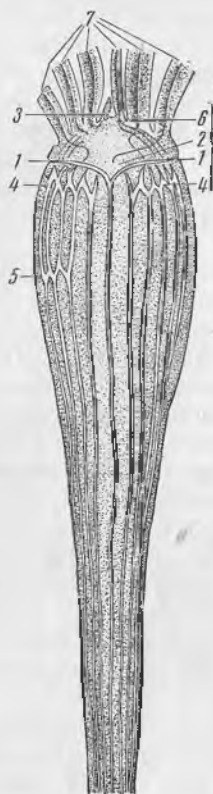


Рис. 316. Продольный разрез через корнеплод свёклы.

1 — первичные сосуды, отвечающие семядолям, 2 — сосудистые пучки, отвечающие следующему листу, 3 — зачаток нового листа, 4—5 — место соединения сосудистых пучков, 6 — конус нарастания, 7 — листовые черешки; скобой, обозначена головка корнеплода.

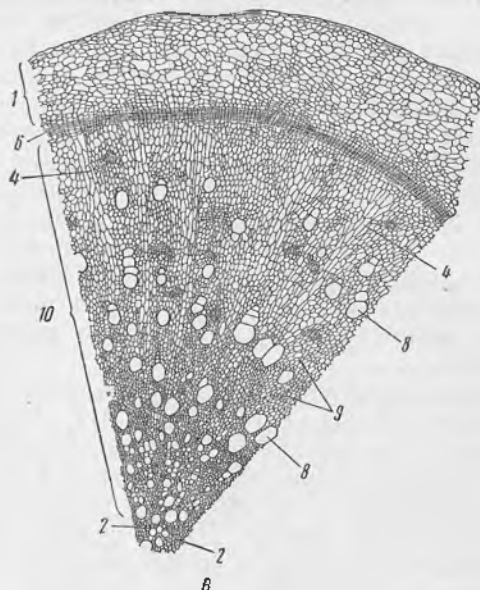
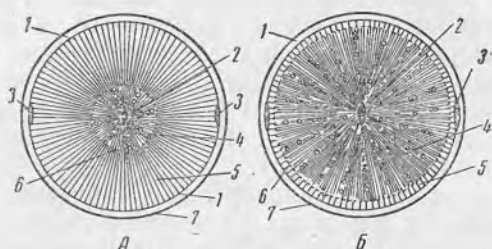


Рис. 317. Строение корнеплодов моркови (А) и редьки (Б и В) на поперечных разрезах.

1 — кора корня, 2 — первичная древесина в центре, 3 — первичные группы ситовидных трубок первичной флоэмы, 4 — сердцевинные лучи вторичной древесины, 5 — лучи вторичной флоэмы, 6 — камбий, 7 — эпидермис и перидерма, 8 — сосуды древесины, 9 — древесная паренхима, 10 — вторичная древесина.

Развитие паренхимных тканей оси дает возможность быстро отлагать запасные питательные вещества, выработанные ассимиляционной деятельностью листа. Сюда относятся такие растения как

свёкла, морковь, редька, репа, кок-сагыз, тау-сагыз, георгины, топи-
намбур, брioniя и др. У других растений паренхимные ткани раз-
виваются в стебле.

Наивысшей степени паренхиматизация стебля достигает у корне-
вищных двудольных растений, у бодяка, вьюнка, осота (и других) и
у клубневых, как, например, картофель.

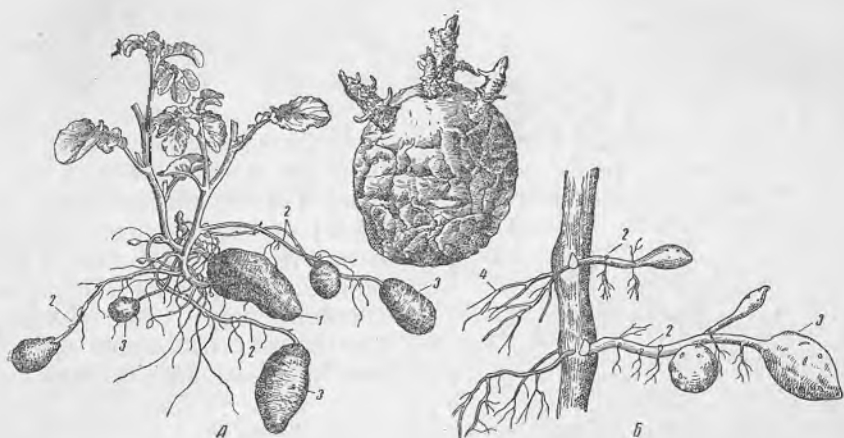


Рис. 318. Прорастание и образование клубней картофеля. А — проросший клубень (1) и образовавшиеся из материнского клубня стебли с развитыми на них столонами (2) с новыми клубнями (3), справа прорастающий клубень (прорастание почек); Б — нижняя часть стебля с молодыми столонами и образующимися клубнями; 4 — придаточные корни.

Культура картофеля основана на использовании способности его к вегетативному размножению клубнями. На клубне имеются глазки. При прорастании они дают начало новым побегам. Эти побеги растут вертикально и, появляясь на поверхности почвы, зеленеют. Другие побеги возникают из пазух зачаточных листьев основного побега и растут как горизонтальные побеги (простые, или ветвистые) в верхнем слое почвы (рис. 318). Это столоны. Они утолщаются на конце и образуют клубни. Корни (придаточные) развиваются у основания вертикальных побегов при глазке материнского клубня и из узлов как вертикальных, так и горизонтальных побегов.

К особенностям картофеля относится сильная паренхиматизация его столонов, влекущая за собой образование клубня. В клубнях картофеля паренхиматизация стебля достигает высокой степени, в чем легко убедиться при изучении анатомического строения клубня. В молодом возрасте анатомическое строение будущего клубня сходно с анатомическим строением стебля.

На поперечном разрезе через стебель картофеля виден центральный цилиндр, построенный по биколлатеральному типу (с внутренней флоэмой), с развитой сердцевинной и корой. Ткани стебля

на поперечном разрезе располагаются в следующем порядке, начиная снаружи вовнутрь. Под эпидермисом залегает паренхимная ткань из двух-трех рядов клеток, богатых хлорофильными зернами. Далее следует уголково-колленхима, а от нее вовнутрь расположена крупноклеточная рыхлая паренхима в несколько рядов клеток (рис. 319).

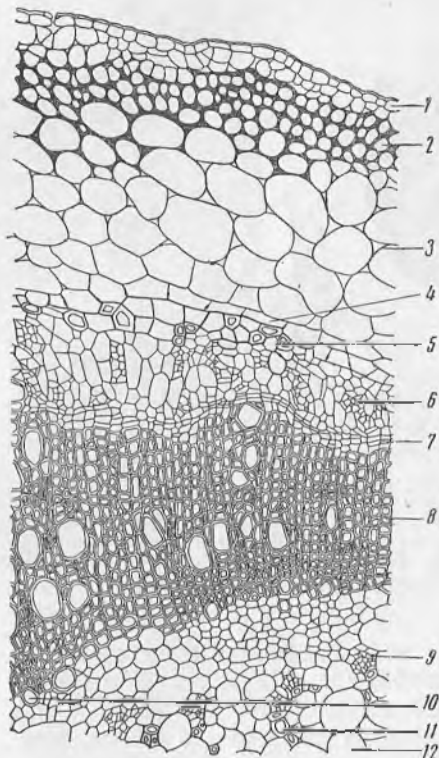


Рис. 319. Поперечный разрез зрелого стебля картофеля.

1 — эпидермис, 2 — колленхима, 3 — паренхима, 4 — эндодерма, 5 — перикцикл наружный (механ. волокна), 6 — флоэма наружная, 7 — камбий, 8 — вторичная ксилема, 9 — флоэма внутренняя, 10 — первичная ксилема, 11 — механич. волокна, 12 — сердцевина.

Все эти элементы составляют первичную кору стебля. Эндодерма отделяет кору от перикцикла.

Центральный цилиндр начинается с перикцикла в виде колец (разъединенных друг от друга) и единичных пучков, вытянутых по длине стебля механических волокон. Их разъединяет паренхима. Флоэму подстилают несколько рядов тонкостенных клеток камбия,

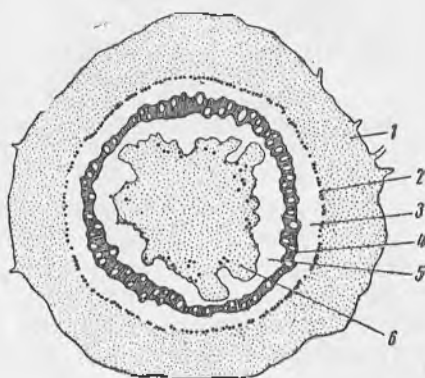


Рис. 320. Поперечный разрез столона картофеля.

1 — кора, 2 — эндодерма и перикцикл, 3 — внешняя флоэма, 4 — ксилема, 5 — внутренняя флоэма, 6 — сердцевина.

вовнутрь от которого расположено кольцо вторичной древесины (ксилемы). К нему вовнутрь примыкают участки первичной ксилемы. Вторичная ксилема играет роль проводящей системы, а ее мощное кольцо придает устойчивость стеблю.

Ксилема граничит с тяжами флоэмы, благодаря чему проводящие пучки картофеля должны быть отнесены к биколлатеральному типу. В центре стебля расположена сердцевинная паренхима из крупных тонкостенных клеток (рис. 319).

Подземный побег картофеля, т. е. стolon, имеет отличное от воздушного стебля строение. На поперечном разрезе через верхушку stolона видно сильное развитие паренхимной ткани, происходящее благодаря увеличению слоев паренхимных клеток коры и сердцевин. Сильнее развита флоэма. Значительно сокращается развитие ксилемы.

Паренхиматизация stolона по сравнению с воздушным стеблем видна из диаграммы поперечного разреза через stolон (рис. 320).

Паренхима коры на срезе занимает 51,3%, сердцевина — 16,3%, внутренний и наружный луб — 24,2%, а на долю ксилемы приходится лишь 8,2% площади.

В дальнейшем, по мере развития клубня, верхушки stolона претерпевают изменения. Если сделать разрез через молодой клубень, достигший 2,5 мм в диаметре, то на нем можно увидеть сходство со строением надземного стебля. Видно начало развития перидермы благодаря возникновению и деятельности пробкового камбия под эпидермисом. Частично участвует в образовании перидермы и недолго действующий феллоген эпидермального происхождения. В остальном нет отличия от строения stolона. Здесь мы найдем все те же элементы. В дальнейшем благодаря образовательной деятельности перицикла и разрастания прокамбиальных участков и лучей начинает сильно разрастаться паренхимная ткань. Паренхимная ткань разъединяет проводящие пучки. Сами по себе пучки становятся мелкими и состоят из разрозненных или из собранных небольшими группами сосудов с точечными и сетчатыми утолщениями. Сосудистый камбий расположен между наружной флоэмой и ксилемой, внутри от которой находится внутренняя флоэма, так что биколлатеральное строение пучка сохраняется. В центральной части клубня сохраняется крупноклеточная сердцевина. В коре среди паренхимных клеток встречаются крупные клетки с сильным утолщением оболочки, пронизанные многочисленными поровыми каналами. Это каменные клетки. Они встречаются не всегда.

Клетки паренхиматической ткани заполнены крахмалом, но клетки наружных слоев коровой паренхимы лишены крахмала и содержат кубические кристаллы белка.

По мере роста клубня на его поверхности, благодаря деятельности феллогена, развивается пробковая ткань из двух-пятнадцати слоев, тесно расположенных мертвых, опробковевших клеток. Клетки ее сплюснены и расположены радиальными рядами, изнутри ее подстилают клетки паренхимы коры с кристаллами белка.

В результате такого разрастания в зрелом клубне на поперечном и продольном разрезе видны следующие области:

- 1) пробковая ткань, покрывающая поверхность клубня;
- 2) кора клубня снаружи от прослойки проводящей ткани;
- 3) проводящие ткани в виде узкой прослойки на небольшом расстоянии от поверхности клубня;
- 4) большая и основная масса клубня из довольно плотной сердцевинной паренхимы перимедуллярной зоны с едва заметными мел-

кими группами флоэмных элементов сосудистых пучков (внутренняя флоэма) (рис. 321);

б) сравнительно небольшая масса паренхимных клеток сердцевинки в центре клубня.

Таким образом в строении клубня можно увидеть все основные элементы строения стебля и его изменения в соответствии с сильной паренхиматизацией и развитием запасочной ткани.

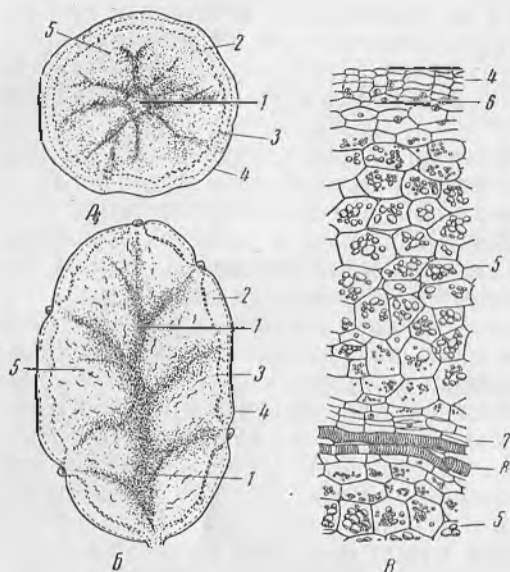


Рис. 321. Строение клубня картофеля. А — поперечный разрез клубня картофеля; Б — продольный (по Вальтеру); В — анатомическое строение клубня картофеля на поперечном срезе.

1 — сердцевина, 2 — кора, 3 — проводящие пучки, 4 — пробка, 5 — паренхима, 6 — пробковый камбий, 7 — камбий, 8 — сосудистые пучки.

ДРЕВЕСНАЯ ФОРМА ОДНОДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

Драцена (Dracaena).

До сих пор мы изучали типы строения двудольных растений (или двусемядольных), т. е. таких, проросток которых имеет два зародышевых листа, или две семядоли. Иной тип строения свойствен большой группе семенных растений, проросток которых несет один зародышевый нормально развивающийся лист, т. е. одну семядолю. Это группа однодольных (или односемядольных) растений.

У однодольных растений направление изменения структуры вследствие

разъединения проводящих пучков получило дальнейшее развитие. В стебле однодольного растения произошла дальнейшая паренхиматизация. У многолетних однодольных камбий, как единое кольцо из пучкового и межпучкового камбия, более не развивается. Камбий многолетних однодольных образует закрытые проводящие пучки, а также древесную и отчасти коровую паренхиму. Но деятельность его слаба и утолщение ствола однодольного многолетнего растения поэтому незначительно. Проводящие пучки образуют сечение лишь в узлах вследствие развития сети анастомоз. В стебле они следуют всегда раздельно от узла до узла, не сливаясь друг с другом. Такое разбросанное распределение определяется нарушением деятельности кольца камбия, как кольца вторичного утолщения. Благодаря этому стало возможным значительное увеличение числа листовых следов и повышение продуктивности однодольных.

Благодаря рассейному положению пучков типичное вторичное утолщение отсутствует у однодольных. У некоторых древесных форм из однодольных наблюдается особый тип вторичного утолщения благодаря образованию камбия в самом внутреннем слое коры или в перицикле. Клетки такого камбия несколько отличаются от типичного тем, что они короче и концы их не заострены, тупые. Ткани, образуемые камбием, характеризуются отложением пучков целиком к центру стебля. Они состоят из паренхимы, включающей систему сосудистых пучков. В сторону коры камбий откладывает небольшое количество паренхиматических клеток, едва отличимых от первичных клеток коры.

Такой тип вторичного роста является неограниченным как и вторичный рост нормального утолщения. Он идет медленно и обычно не образует толстых стволов. Годичных колец при этом способе утолщения также не образуется. Такой тип утолщения встречается у древовидных лилейных, как драцена, юкка, алоэ, агава, кордилине и др., а также, кроме лилейных, у некоторых пальм и некоторых других растений из однодольных.

Как пример формы биоморфологической структуры древовидных лилейных растений мы рассмотрим драцену.

Драцена (канарская, например) — древесное растение, достигающее свыше 15 м высоты со стволом до 4 м в диаметре, с большим количеством толстых, коротких ветвей. Листья мечевидные до 60 см длины и до 2,5 см ширины. Другие драцены имеют неразветвленный простой ствол меньшей высоты и небольшого диаметра (рис. 322).

При прорастании семян драцены, как и многих других лилейных, например луковичных, первичный корешок зародыша выходит из семенной кожуры, с корневым чехликом на своем кончике, и сбoku зародыша точка роста (эпикотиль). Вслед за ними из семенной кожуры выступает своим основанием семядоля. Верхний же ее конец остается внутри кожуры. Он высасывает (высасывающий орган) из эндосперма семени питательные вещества, и все это идет на питание развивающегося зародыша. Часть семядоли, выступающая из семенной кожуры, зеленеет, благодаря чему начинается одновременное и самостоятельное питание зародыша. Из точки роста развивается первичный стебелек и первый лист (рис. 323).

Еще в юношеской стадии у проростка обозначается довольно толстая ось. Позднее, когда разовьется главный корень и 6 настоящих листьев, оформляется первое междоузлие, имеющее форму клубня, которое внизу срастается с основанием листа проростка (семядолей). От первого междоузлия отходит придаточный корень. В основании проростка развит главный корень. Выше первого междоузлия развивается коротко расчлененный на междоузлия побег. Важно, что первое междоузлие клубнеобразно утолщено (рис. 324).

На поперечном разрезе стебля драцены среди паренхимной основной ткани видны разбросанные порознь проводящие пучки.

Такое расположение пучков является следствием того, что проводящие пучки, выйдя из листа, направляются наклонно внутрь стебля, приближаясь к его центру, на некотором расстоянии тянутся парал-



Рис. 322. Общий вид дерева драцены (*Dracaena*).

лельно оси стебля, а затем отклоняются к периферии и здесь при-
кладываются к другим пучкам.

В молодом возрасте растения в верхней части стебля из первичной образовательной ткани образуются общие проводящие пучки, направляющиеся в листья. Это — первичные пучки, образующиеся из первичной образовательной ткани. В это время стебель драцены на поперечном разрезе сходен по своему строению со стеблем куку-

рузы. Но затем наступают отличия в силу способности стебля драцены к утолщению. Утолщение происходит в силу того, что самые внутренние слои коры (а в корне клетки перидикла) начинают делиться тангентальными перегородками. Такое деление клеток происходит по всей окружности стебля.

Таким образом возникает деятельный слой меристематической ткани — так называемое кольцо утолщения. Это кольцо дает наружу лишь ограниченное число паренхиматических клеток. Но конутри кольцо утолщения производит паренхиматическую ткань со вновь образующимися среди нее проводящими пучками.

Вторичная древесина состоит из основной паренхимы, а проводящие пучки, так же как и первичные, состоят из центрального пучка ситовидных трубок, окруженных толстостенными волокнистыми трахеидами, т. е. они концентрические. Они располагаются в стебле радиальными рядами и являются специальными пучками, т. е. они не заходят в листья. Первичные же коллатеральные пучки снабжены сосудами и сходны с пучками куку-

рузы. Вторичные пучки лишены настоящих сосудов, и их древесина, окружающая нежный луб, состоит из трахеид (рис. 325).

Таким образом, утолщение стебля однодольных там, где оно имеется, не является следствием деятельности камбия открытых сосудисто-волокнистых пучков и межпучкового камбия, как это свойственно двудольным, а происходит от образования кольцом утолщения паренхиматической ткани, из клеток которой возникают закрытые проводящие (вторичные) пучки.

Стебель драцены в начале своего роста покрыт кожей, а затем его заменяет пробка, образуемая обычным путем.



Рис. 323.
Проросток
драцены.

1 — семя, 2 — основание семяздоли, 3 — утолщенная ось (побег), 4 — листья, 5 — главный корень. Верхняя часть семяздоли служит всасывающим органом.

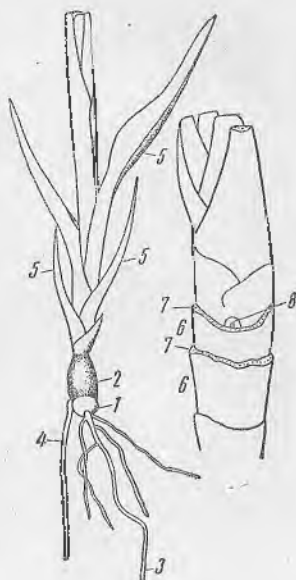


Рис. 324. Молодое растение драцены к концу первого года вегетации.

1 — семяздольный лист, 2 — утолщенное первое междоузлие, 3 — главный корень, 4 — придаточный корень от первого междоузлия, 5 — листья. Справа часть стебля двухлетнего растения: 6 — междоузлия, 7 — относящиеся к ним листья, 8 — пазушная почка.

У драцен, как и у некоторых других древесвидных однодольных, в соответствии с вторичным приростом стебля образуется вторичный прирост корня вследствие работы камбия. Так же как и в стебле, камбий снаружи производит вторичную паренхиму, а ко-
внутри — паренхиму вместе с разбро-

санными в ней сосудистыми пучками, заключенными в склеренхимные обложки. Камбий залагается в перicycle, или первичной коре корня. В корне однолетних однодольных камбия не образуется.

По строению своего цветка драцены относятся к большому семейству лилейных. Беловатые цветки драцены имеют простой околоцветник из 6 листочков, спаянных в основании в трубочку, 6 тычинок, трехгнездную завязь с одной семязпочкой в каждом гнезде.

ТРАВЯНИСТАЯ ФОРМА ОДНОДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

Лук репчатый (*Allium sera*). Такое же строение цветка, что и у драцены, имеют луки и в том числе репчатый лук. Поэтому он относится, как и драцена, к семейству лилейных. Но в остальном лук имеет мало сходства с драценой. Лук является многолетним травянистым растением, у которого все части растения и органы, за исключением цветка, претерпели сильное измене-

ние (метаморфоз) в процессе приспособления к условиям существования. Сильнейшему изменению подвергся побег растения благодаря сильному укорочению стебля и превращению листьев побега в запасающие органы. Корни — только придаточные, ежегодно отмирающие. Побег, благодаря такому метаморфозу, превратился в луковицу (рис. 326).

Типичные луковицы известны только для однодольных растений, что характерно для лилейных.

Луковица образуется вследствие укорочения междоузлий побега и утолщения листьев, превращающихся в запасающие органы. Строение луковичного растения вполне возможно уяснить, если проследить его последовательное формирование от зародыша до взрослого растения.

Семя имеет кубаревидную форму с твердой матовочерной обо-

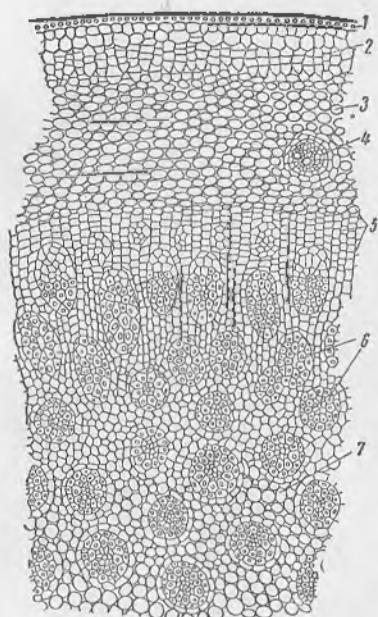


Рис. 325. Часть поперечного
разреза стебля драцены.

1 — кожица, 2 — пробка, 3 — первичная кора, 4 — разрез пучка, отходящего в лист, 5 — деятельное кольцо, 6 — пучки, 7 — мякоть.

лочкой. В питательной ткани семени лежит спирально свернутый зародыш (рис. 327).

Зародыш имеет червеобразную форму благодаря сильной вытянутости семядоли, в основании которой находится точка роста заро-

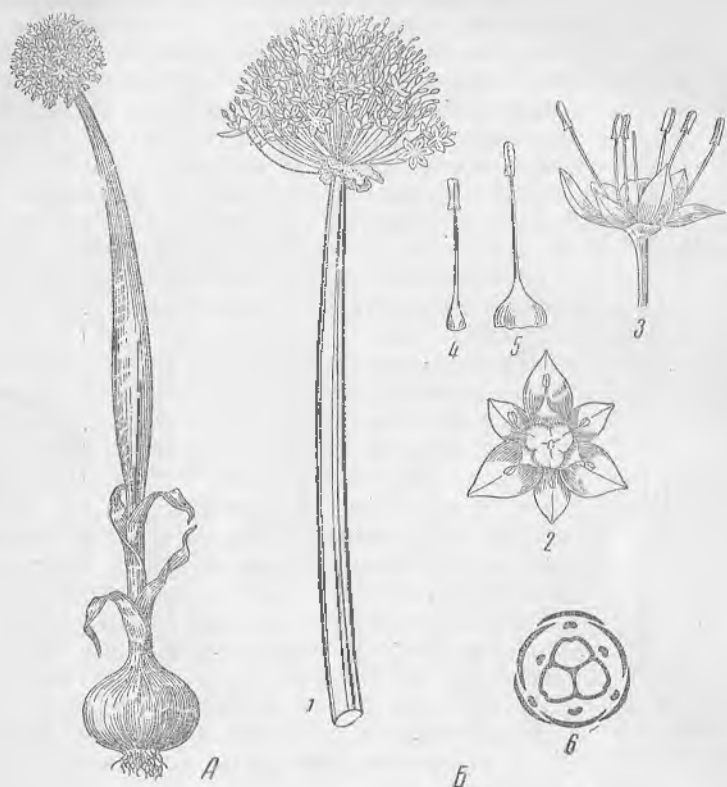


Рис. 326. Лук репчатый (*Allium cepa*). А — взрослое растение; Б — соцветие и цветок лука репчатого.

1 — стрелка с соцветием, 2—3 — цветок, 4 — внутренняя тычинка и 5 — наружная, 6 — диаграмма цветка.

дыша, а ниже — первичный корешок с корневым чехликом на конце. Всходы лука имеют вид петельки, которую образует семядоля; верхняя часть семядоли находится в кожуре семени и является органом, всасывающим питательные вещества семени. Затем через 3—5 дней семядоля выпрямляется и вытягивает наружу на своем всасывающем конце кожуру семени.

Дней через 10—15 после всходов, лук выбрасывает первый настоящий лист (перышко), выступающий через выемчатый прорез сбоку в основании семядоли. В дальнейшем происходит укороченный рост оси растения, на которой развиваются листья, плотно прилегающие своими основаниями друг к другу.

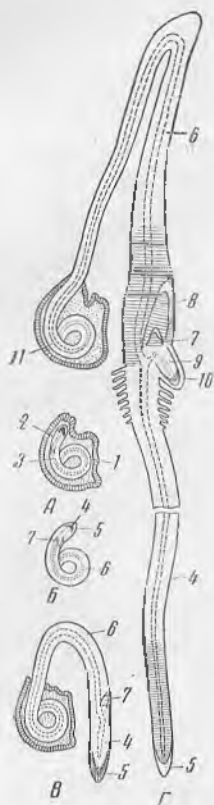


Рис. 327. Прорастание семян лука репчатого (*Allium cepa*). А — семя; Б — зародыш; В — проросток в начале роста; Г — значительно развитый проросток; все в продольном разрезе.

1 — семенная оболочка, 2 — эндосперм, 3 — зародыш, 4 — корешок, 5 — чехлик, 6 — семядоля, 7 — точка роста зародыша, 8 — первый лист, 9 — первый придаточный корень в корневом кармашке — 10, 11 — всасывающий конец семядоли.

Пластика внешних из этих листьев не развивается. Основания этих листьев остаются пленчатыми, окружая всю луковицу. Внутренние листья имеют развитую пластинку листа и мясистые, сочные основания, которые, окружая друг друга, образуют плотную, так называемую пленчатую луковицу (в отличие от чешуйчатой, как, например, у лилий). Выработанные в пластинке листа питательные вещества откладываются в тканях утолщенного мясистого основания листа, после чего, в конце вегетации, пластинка листьев отмирает, а плотно прижатые друг к другу замкнутые основания из листьев образуют луковицу. В первый год из семян (чернушки) получают мелкие луковички (2—5 г весом, 1—2 см в диаметре) так называемый лук-севок (рис. 328).

На следующий год из лука-севка вырастают одна или несколько крупных луковиц (лук-матка), и только на третий год высаженный маточный лук дает цветочные побеги и семена.

Зрелая луковица состоит из небольшого широкого донца (укороченный стебель), от которого отходят придаточные корни. На донце же сидят друг за другом и целиком окружая друг друга, замкнутые мясистые чешуи видоизмененных (метаморфизированных) листьев (рис. 329). На верхушке донца развиваются листья с трубчатой пластинкой и цветочные стрелки с головчатым соцветием из многочисленных мелких бело-зеленых цветков, сидящих на ножке. Соцветие до распускания прикрыто пленчатым покрывалом.

Вверху зрелая луковица несет буроватые остатки верхних частей зеленых листьев.

Надземный облиственный побег развивается из почки, которой заканчивается донце (стеблевая часть) луковицы. Пазушные почки (одна или несколько), сидящие в пазухе мясистых оснований листьев лука, образуют молодые (дочерние) луковицы. Старая луковица, развившая цветочный побег, засыхает и отваливается. Молодые луковицы образуются внутри старой. Они вырастают за счет питательных веществ, отложенных в мясистом основании внешних кругов листьев старой луковицы.

Стебель толстый, ниже середины вздутый, дудчатый, до 1 м высотой.

Изучение анатомического строения вегетативных органов лука мы начнем с листа. На поперечном разрезе через округлую дудчатую часть листа, соответствующую пластинке, можно видеть расположенные в мякоти листа проводящие пучки. Более детальный анатомический анализ позволяет установить, что снаружи лист покрыт эпидермисом из слегка радиально вытянутых клеток с хорошо развитой пластинчатой кутикулой. Хорошо видны устьица. Под эпидермисом находится слой палисадной паренхимы, к которой снизу примыкает губчатая хлорофиллоносная паренхима с расположенными в ней проводящими пучками. Далее вовнутрь лежит толща паренхимы из рыхло расположенных округлых клеток, образующих вместе с хлорофиллоносной паренхимой восемь или десять рядов. Внешние ее слои

покрыты эпидермисом из слегка радиально вытянутых клеток с хорошо развитой пластинчатой кутикулой. Хорошо видны устьица. Под эпидермисом находится слой палисадной паренхимы, к которой снизу примыкает губчатая хлорофиллоносная паренхима с расположенными в ней проводящими пучками. Далее вовнутрь лежит толща паренхимы из рыхло расположенных округлых клеток, образующих вместе с хлорофиллоносной паренхимой восемь или десять рядов. Внешние ее слои

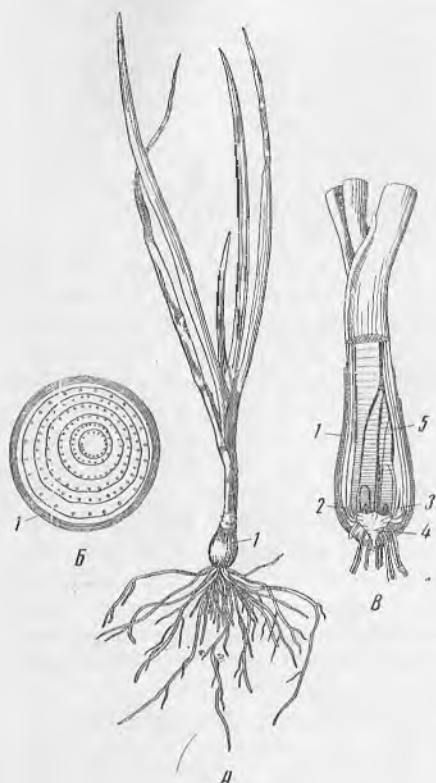


Рис. 328. Молодое растение лука репчатого (*Allium cepa*) с луковицей. А — целое растение; Б — поперечный разрез через луковицу; В — продольный разрез через молодую луковицу с сестринскими луковицами.

1 — периферическая высохшая оболочка луковицы, 2 — точка роста побега луковицы, 3 — то же, бокового побега (сестринской луковицы), 4 — донце (ось луковицы), 5 — листья побега луковицы.

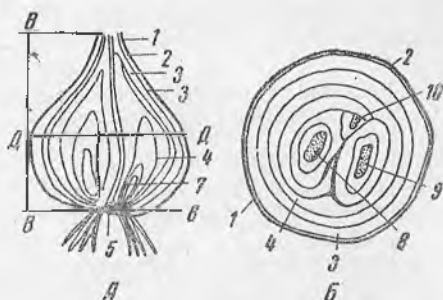


Рис. 329. Продольный и поперечный разрез через зрелую луковицу лука репчатого (*Allium cepa*). А-ВВ — высота луковицы; ДД — полный диаметр. Поперечный разрез.

1 — шейка луковицы, 2 — сухие чешуи, 3 — общие мясистые открытые чешуи, переходящие в шейку луковицы, 4 — замкнутые мясистые чешуи, 5 — пятка, 6 — донце, 7 — зачаток, 8-9 — детки этого года, 10 — детки будущего года (клинышек).

состоят из хлорофиллоносных клеток. От полости стебля их отделяет слой остатков паренхиматических клеток (рис. 330).

В семядолях, а также в листьях развивается продольный (по их длине) ряд млечных клеток. В основании листа они отделены от эпидермиса двумя рядами (реже только одним) паренхимы. В мя-

систой части листа эти клетки не имеют удлинённой формы. Они содержат более или менее зернистую мутную жидкость, которая выступает при разрезе основания листа как млечный сок, но она прозрачнее и более водяниста в зелёной части листа. Функция этих клеток выделительная (экскреторная).

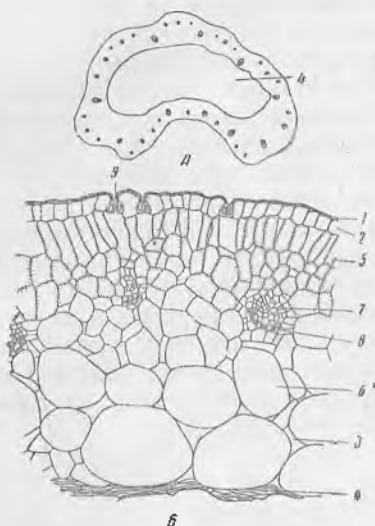


Рис. 330. Поперечное сечение через пластинку листа лука репчатого. А — схема; Б — анатомическое строение.

1 — кутикула, 2 — эпидермис, 3 — межклетники, 4 — полость (отмершие и сжатые клетки паренхимы у края полости), 5 — палисадные клетки, 6 — паренхима, 7 — флоэма, 8 — ксилема, 9 — устьице.

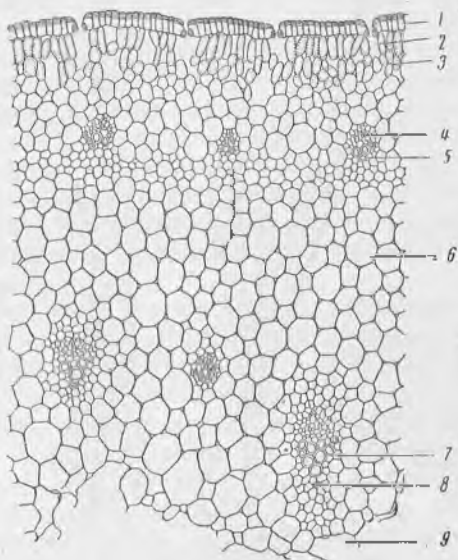


Рис. 331. Поперечный разрез через цветоносный побег лука репчатого близко к основанию.

1 — эпидермис, 2 — воздухоносная полость, 3 — хлорофиллоносная паренхима, 4 — флоэма, 5 — ксилема, 6 — паренхима, 7 — метаксилема, 8 — протоксилема, 9 — сердцевина.

В основании листьев, т. е. во влагалище листа, развивается паренхиматическая ткань, содержащая запасные вещества и влагу.

Анатомическое строение цветоносного побега во многом имеет сходство с анатомическим строением пластинки листа. На поперечном разрезе с внешней стороны располагается ряд несколько радиально вытянутых клеток эпидермиса с устьицами и сильно развитой пластинчатой кутикулой. Под эпидермисом располагается один или более слоев палисадных клеток и один или два ряда губчатой хлорофиллоносной паренхимы. Среди паренхиматической ткани разбросаны коллатеральные пучки, состоящие из первичных решетчатых трубок с сопровождающими клетками и первичной ксилемы из кольчатых спиральных и сетчатых сосудов (рис. 331).

Придаточные корни лука сочные и мягкие. На поперечном разрезе можно видеть, что с поверхности корень одет мелкоклеточным

волокнистым слоем, некоторые клетки которого вытянуты в волокни, затем идет пробковый слой из крупных толстостенных клеток. За ним следует первичная кора, у которой клетки наружного ряда более мелкие, а внутренние крупны и округлы, из-за чего они неплотно примыкают друг к другу (см. рис. 184). На продольном разрезе видна волнистость радиальных стенок, что обозначает собой появление пятен Каспари на поперечных срезах. Мелкоклеточный периксил, клетки которого чередуются с клетками эндодермы, отделяет центральный цилиндр. В нем видны радиальные ряды толстостенных древесинных пучков, сходящихся в центре, а между ними расположены пучки луба. Они отделены от древесины сердцевинными лучами.

Луковичные растения распространены преимущественно в местностях, где в течение года наступает длительный перерыв жизнедеятельности растения. Этот перерыв обуславливается наступлением холодов или засухи. Луковичные растения переносят неблагоприятное для вегетации время года в состоянии пониженной деятельности под защитой слоя почвы. Из органов растения живыми остаются лишь видоизмененные листья как хранилища запасов, укороченный стебель, заканчивающая его верхушечная почка, а также пазушные почки.

Таким образом у луковичных многолетность обусловлена остающимися живыми и зимующими метаморфизированными листьями, сидящими на укороченном стебле, в чем и выражен приспособительный метаморфоз луковичных растений.

Если сравнить и сопоставить схемы строения стебля драцены или кукурузы на продольном сечении и схему строения луковичи также на продольном сечении, то легко себе представить, что луковича образовалась благодаря укорочению междоузлий, утолщению влагалищ (оснований) листа с развитием в них запасающей ткани.

Стебель у луковичи превратился в донце.

Луковича (как и клубень) образуются в результате раннего метаморфоза побега. При недоразвитии оси, когда лист дает начало запасающим чешуйкам, образуется луковича. Когда же, наоборот, разрастается осевая часть почки, а листовые зачатки остаются неразвитыми — образуется корневище, клубень.

Кукуруза (*Zea Mays*). Среди однодольных растений по целому ряду анатомических и морфологических признаков, обособленную группу составляют злаки, выделяясь обычно травянистым членистым стеблем — с о л о м и н о й, особым строением плода, способом роста стебля (интеркалярный рост), кольцевым утолщением влагалища листа, образующим листовую, или влагалищный, узел. На границе между влагалищем листа и пластиной находится пленчатый вырост — я з ы ч о к, который препятствует проникновению дождевой воды в промежуток между стеблем и влагалищем.

Многие многолетние злаки образуют подземные стебли, т. е. корневища с развитой запасающей тканью или в сердцевине, или в коровой паренхиме; у других местом отложения запасов служат



Рис. 332. Кукуруза (*Zea Mays*). А — кукуруза в состоянии цветения; Б — мужское соцветие кукурузы (метелка) и колосок его.

1 — придаточные корни, 2 — листья, 3 — початок.

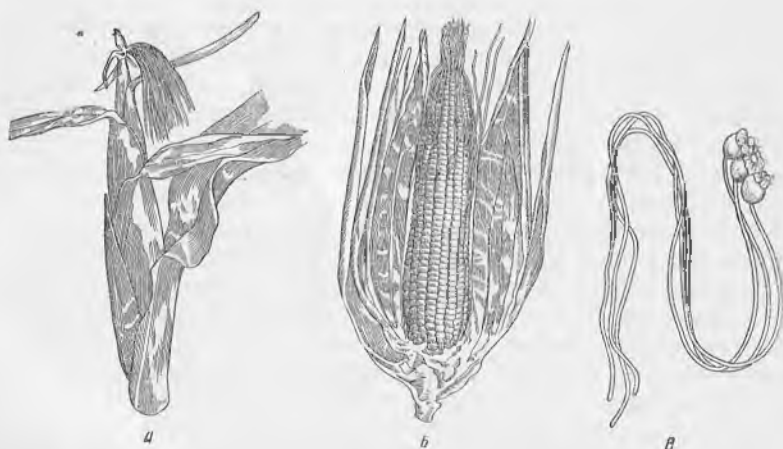


Рис. 333. Женское соцветие (початок) кукурузы в обертке (А) и с раскрытой оберткой (Б); В — три завязи кукурузы со столбиками.

нижние междоузлия стебля или даже одно междоузлие, которое тогда вздувается на подобие луковицы, например у луковичного ячменя.

Примером типичного злакового растения может служить кукуруза (рис. 332), стебель которой заполнен плотной, хорошо развитой сердцевинкой с пронизывающими ее сосудисто-волоконными пучками. Кукуруза относится к группе метельчатых злаков. Отличается кукуруза двоякого рода соцветиями: метельчатым, расположенным на верхушке стебля, состоящим из мужских колосков с тычиночными цветками и другими пестичными в виде початков, расположенных поодиночке в пазухе листа в нижней части растения. Снаружи початок с женскими колосками покрыт оберткой из видоизмененных влагалищ листьев кукурузы.

Таким образом, кукуруза имеет однополые цветки, но является однодомным растением (рис. 333).

Кукуруза — однолетнее растение с высоким (иногда ветвистым) стеблем, достигающим порою 6 м высоты. В нижней части стебля образуются придаточные корни, придающие устойчивость растению.

Плод кукурузы — зерновка — состоит из сильно развитого эндосперма и зародыша, расположенного в основании зерновки (рис. 334).

Зерновка сверху покрыта оболочкой, под которой лежит эндосperm, состоящий из алейронового слоя и крахмалистого содержания.

Эндосperm неоднороден. Часть его, прилегающая к зародышу, мучниста и состоит из рыхло расположенных зерен крахмала. Эта часть эндосперма используется в первую очередь развивающимся зародышем при прорастании зерна. В периферической части эндосperm более плотен и состоит из большого количества белка и тесно расположенных зерен крахмала. Это так называемая роговидная часть эндосперма. В зародыше содержатся запасные вещества в виде жирного масла.

Зародыш состоит: 1) из семядоли, прилегающей к эндосперму, т. е. щитка, и эпибласта; 2) из узла, продолженного с одной стороны в корешок с чехликом и прикрытым колеоризой, а с другой — в почечку с конусом нарастания и с зародышевыми листьями, прикрытыми колеоптиле. В узле заложена проводящая первичная система и меристематическая область под почечкой.

На развивающемся проростке можно ясно различить все части молодого растения (рис. 335).

По мере роста зародыша вырастает первичный корешок, появляются два придаточных корешка, удлиняется междоузлие, разрывается колеоптиле (перышко) и вырастают первые листья (рис. 336).

При дальнейшем росте из проростков формируется молодое растение. При этом сильное развитие получают придаточные корни, развивающиеся из оснований первых междоузлий. Стебель постепенно расчленяется, благодаря росту междоузлий, на узлы и междо-

узлия. Удлинение междоузлий происходит интеркалярным ростом. Интеркалярная зона остается долгое время способной к росту и поэтому стебель кукурузы растет не только верхушечной точкой роста, но и благодаря интеркалярному росту (рис. 337).

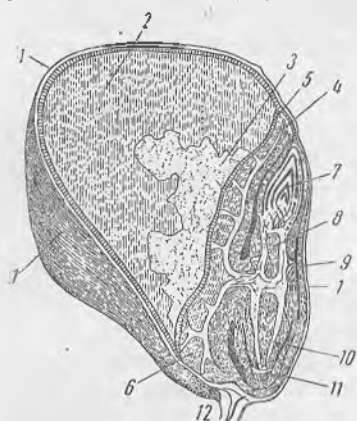


Рис. 334. Продольный разрез через плод кукурузы.

1—оболочки плода, 2—плотная жестковатая часть эндосперма, 3—белая рыхлая часть эндосперма, 4—вершина щитка, 5—поверхностный слой щитка, 6—щиток, 7—почечка, 8—эпикотиль, 9—зачаток придаточного корешка, 10—корень, 11—корневой чехлик, 12—рубчик.

У большинства однодольных трав, и именно у кукурузы, лист прикреплен широким основанием, окружая стебель в узле. Листья кукурузы имеют большое количество проводящих пучков (свыше 200), или жилок, с параллельным расположением. Они входят в стебель в узле, спускаются по коре вниз по стеблю к последующим междоузлиям и затем сливаются с пучками нижних листьев. Специальные проводящие пучки в узле тянутся более или менее горизонтально, иногда связывая колечком продольные общие пучки. Поэтому у кукурузы в узле оказывается густо разветвленная сеть пучков, а в междоузлиях пучки тянутся совершенно отвесно (рис. 338). Таким образом, в узле от каждого листа входит в стебель целая группа листовых следов. Сначала они сразу проникают глубоко внутрь стебля, а затем присоединяются к нижележащим междоузлиям к стеблевым пучкам, которые идут от

верхушки стебля до основания уже более или менее отвесно.

На поперечном разрезе междоузлия зрелого стебля видно, что стебель кукурузы одет снаружи однослойной кожицей с развитой кутикулой и редко разбросанными устьицами. За кожицей следует в молодом стебле слой хлорофиллоносной паренхимы, которая с возрастом постепенно заменяется кольцом механической ткани из склеренхимных волокон, в виде толстостенных, с одревесневшей оболочкой, плотно сомкнутых и вытянутых клеток с заостренными концами. Ковнури от кольца механической ткани стебель заполнен основной тканью (паренхимой) из более крупных клеток в середине и более мелких снаруж. Эти клетки содержат протоплазму и ядро. Среди паренхимной ткани рассеяны тяжи проводящих закрытых пучков различной величины. Крупные тяжи расположены в центре стебля. Форма пучков на поперечном срезе или овальная, или ромбическая.

Пучок кукурузы состоит из флоэмы, ксилемы, и окружен механической тканью из толстостенных одревесневших волокон с заостренными концами. Флоэма обращена к периферии стебля. Она состоит из клеток с тонкими, нежными стенками из клетчатки. Одни клетки видны на срезе как пустые и крупные. Это ситовидные

трубки, между которыми расположены клетки-спутницы. Они мелкие, наполненные протоплазмой, среди которой можно увидеть и ядро. В ксилеме среди толстостенной древесинной паренхимы из живых клеток видны два крупных пористых сосуда, расположенные тангентально. Далее внутрь два мелких — кольчатый и спиральный. К последнему с внутренней стороны примыкает воздушная полость (см. рис 65). Вследствие отсутствия камбия в строении стебля кукурузы изменений не происходит. Утолщение происходит лишь благодаря разрастанию клеток, особенно основной ткани, сильно развитой, состоящей из живых клеток. Эндодерма отсутствует. Границы коры, перицикла и сердцевинны часто неразличимы вследствие рассеянного положения пучков (рис. 339).



Рис. 335. Прорастание зерновки кукурузы.

1 — щиток, 2 — первичный корешок, 3 — придаточные корни,
4 — coleoptиле.

Пшеница (*Triticum*). Другим примером типичного по своим биологическим и морфологическим особенностям злакового растения, также однолетнего, может служить пшеница. Она относится, так же как и кукуруза, к хлебным злакам.

Корень мочковатый. Главный настоящий корень скоро прекращает свое развитие, и корневая система образуется за счет многих тонких придаточных корешков, расположенных по преимуществу в верхнем слое почвы. Придаточные корни возникают на нижних подземных узлах стебля, особенно из узла, близкого к поверхности почвы.

Стебель — соломина — прямой или внизу коленчатый, цилиндрический, узловатый, с 5—6 междоузлиями, обычно с полый, реже заполненной, сердцевинной. Вначале стебель вырастает оди-

ночным, т. е. простым, а затем начинает куститься (происходит кущение) с образованием боковых ветвей, отходящих от нижних узлов (одного или нескольких), находящихся под землей.

Лист пшеницы, как и лист кукурузы, состоит из двух частей:

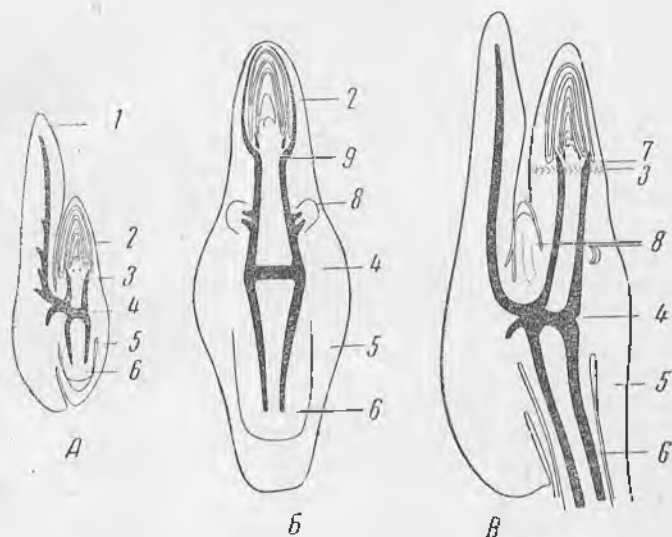


Рис. 336. Продольный разрез зародыша кукурузы, видна сосудистая система и меристематическая область. А — до прорастания, вид с боку; Б — до прорастания, вид спереди; В — после прорастания.

1 — щиток, 2 — coleoptиле, 3 — меристематическая область, 4 — сосудистый узел щитка, 5 — coleориза, 6 — первичный корешок, 7 — узел coleоптиля, 8 — зачатки придаточных корней, 9 — прокамбиальная ткань.

узкой линейно вытянутой листовой пластинки и листового влагалища, охватывающего стебель в виде незамкнутой трубки. Трубка листового влагалища защищает нежные образовательные ткани основания междоузлия, благодаря которым происходит путем вставочного роста (интеркалярного) удлинение междоузлий. Влагалище листа, охватывая нижнюю часть междоузлия, придает устойчивость стеблю, несмотря на отсутствие одревеснения и механических элементов в тканях нижней части междоузлия.

Влагалище листа прикрепляется к стеблю своей нижней частью и образует здесь утолщение — **листовой узел**. Этот листовой узел находится над стеблевым узлом, что хорошо видно на продольном разрезе через соломинку в месте перехода одного междоузлия в другое (рис. 340). Листовой узел способствует поднятию стебля при его полегании, когда происходит усиленный рост листового узла, обращенного к земле, благодаря чему стебель постепенно принимает вновь вертикальное положение.

На изгибе при переходе листовой пластинки во влагалище на

внутренней стороне последнего, в основании пластинки листа образуется более или менее заметный пленчатый вырост — так называемый язычок. С боков от язычка на месте перехода края пластинки листа во влагалище вырастают два небольших полулуной формы волосистых отростка — так называемые ушки, слегка охватывающие с двух сторон стебель, что способствует более прочному удержанию влагалища на стебле, а язычок затрудняет проникновение влаги во влагалище.

Соцветие пшеницы — сложный колос. На коленчатом стержне соцветия попеременно сидят колоски, состоящие из двух-пяти цветков, сидящих на стерженьке колоска. Каждый колосок замыкается с боков двумя колосковыми чешуями (или пленками), оканчивающимися вверху зубцом (рис. 341).

Каждый цветок¹ состоит из двух цветочных чешуй. Одна из них — наружная и носит название наружной, или нижней, цветочной чешуи. Она имеет выпукло-вогнутую форму и заканчивается на верхушке остью у остистых форм пшеницы.

Вторая чешуя цветка называется внутренней, или верхней, цветочной чешуей и имеет вид тонкой пленки с двумя киллами по краям. Внутри между этими двумя цветочными чешуями (верхней и нижней) помещаются три тычинки, пестик с верхней одногнездной завязью с одной семязачатком и двухлопастным перистым рыльцем.

У основания тычинок снаружки от них помещаются две небольшие цветковые пленки (называемые lodiculae, что в переводе значит одеяльца). В период цветения они разбухают, чем способствуют раскрытию цветка (рис. 342).

У пшеницы преобладает самопыление. При благоприятной температуре ($+16^{\circ}$), большей частью утром, цветочные чешуи раскрываются и становятся друг к другу под углом 45° , чему способствует набуха-

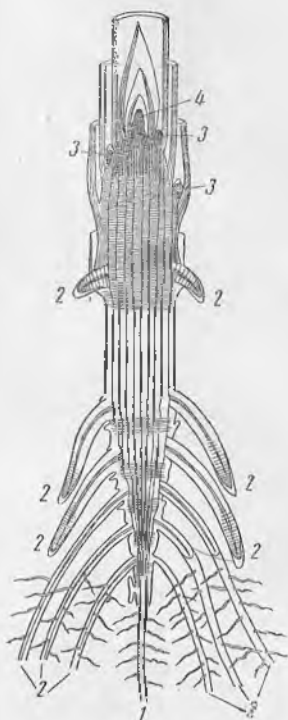


Рис. 337. Схема строения молодого растения кукурузы на продольном разрезе.

1 — главный корень, 2 — придаточные корни, отходящие от оснований междоузлий, 3 — боковые (пазушные почки), 4 — верхушечная почка. Продольные линии обозначают сосудистые пучки, которые в узлах соединены сплетениями; эмбриональные области побега и корни зачерчены, темные поперечные полосы в верхних междоузлиях обозначают области интеркалярного роста; листья нижних узлов побега уже отмерли.

¹ Цветок злаков, в том числе и пшеницы, по своему строению рассматривается как видоизмененный цветок однодольных, типа лилий, в котором мясистый простой околоцветник стал чешуйчатым и утратил некоторые свои части.

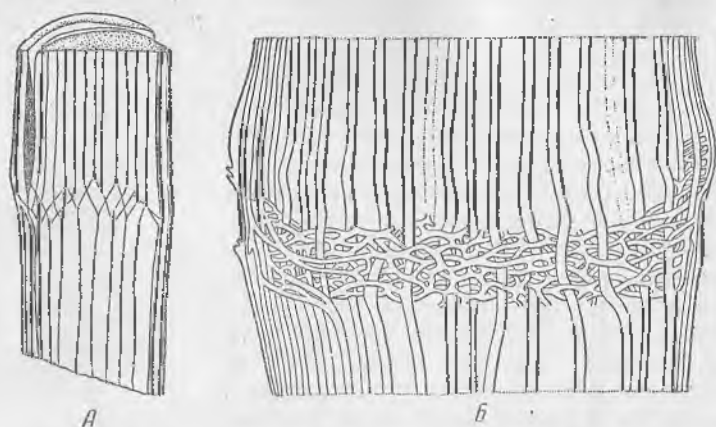


Рис. 338. Продольный разрез через узел стебля кукурузы. А — видно следование сосудистых пучков; Б — сплетение специальных пучков в узле кукурузы.

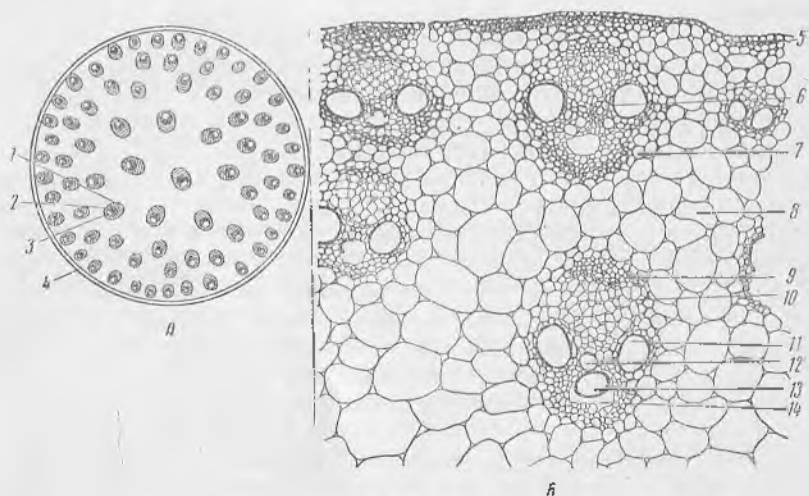


Рис. 339. Строение стебля кукурузы. А — схема поперечного разреза стебля кукурузы; Б — поперечный разрез через участок междоузлия стебля кукурузы.

1 — механическое кольцо, 2 — ситовидная часть пучка, 3 — водоносная часть пучка, пространство, оставленное белым — основная ткань, 4 — кольцо механической ткани под эпидермисом стебля, 5 — эпидермис, 6 — трахеиды, 7 — склеренхимное влагалище, 8 — паренхима, 9 — протофлоэма, 10 — метафлоэма, 11 — метаксилема, 12 — спиральные и 13 — кольчатые сосуды протоксилемы, 14 — воздухоносная полость (лакуна).

ние небольших пленочек (lodiculae), находящихся у основания тычинок. Нити тычинок при этом удлиняются, пыльники выделяют некоторое количество пыльцы, которая попадает на рыльце. Затем тычаночные нити отгибаются наружу, выступают между цветочными пленками, пыльники повисают на удлиненных нитях, а оставшаяся пыльца высыпается. При низкой температуре пленки не раскрываются, и вся пыльца попадает на рыльце.

Длительное самоопыление, как показал Дарвин, биологически вредно, а перекрестное опыление полезно. Может показаться странным, что этот закон не относится к пшенице. Однако Дарвин показал, что и у самоопылителей время от времени, хотя бы у самого незначительного процента особей, происходит перекрестное опыление. Основываясь на этом, Т. Д. Лысенко предложил производить искусственное перекрестное внутрисортное опыление у пшениц для ограждения сорта от вырождения и поднятия урожайности. Как показал опыт, посев зерном, полученным от внутрисортного скрещивания, действительно дал прибавку урожая. Самоопыление же гарантирует образование семян и плодов у растений в случае недостатка или отсутствия насекомых или ветра, производящих перенос пыльцы.

После опыления и оплодотворения начинается развитие плода, формируется зародыш, и клетки эндосперма наполняются крахмалом и белком.

В процессе созревания зерновки различают три состояния: 1) молочная спелость, когда зерна содержат еще значительное количество воды и наполнены как бы молочной жидкостью; 2) восковая, или желтая, спелость, когда зерна становятся желтыми, причем зерно желтеет сначала в верхнем конце со спинной стороны, а затем уже с брюшной стороны и в нижнем конце; содержимое зерна становится тягучим, а само зерно, в силу некоторой потери воды, становится твердым, как воск; приток питательных веществ в зерно заканчивается, ассимиляция прекращается, листья и стебли в нижней части становятся желтыми; 3) полная спелость, когда стебли становятся целиком желтыми, зерно в силу потери всей лишней воды, становится вполне твердым и уменьшается в объеме вследствие чего не так прочно

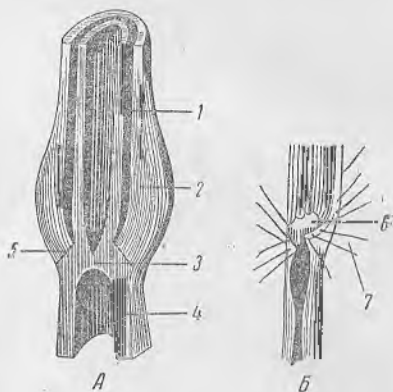


Рис. 340. Строение побега пшеницы. А — продольный разрез через узел стебля; Б — переход влагалища листа в пластинку, виден язычок и волоски на месте перехода.

1 — мягкая, способная к росту, нижняя часть стеблевого колена, лежащего над узлом, 2 — влагалищный узел, утолщенное основание влагалища, 3 — узловая перегородка, 4 — твердая, неспособная к росту часть стебля, лежащая под узлом, 5 — место прикрепления влагалища, 6 — язычок, 7 — волоски.

Содержание воды в зернах пшеницы при созревании (в %)

Спелость зерна		
молочная	восковая	полная
49,6	25,8	12,9

охватывается пленками. По мере созревания растет процент белковых веществ в зерне и уменьшается процент содержания воды.

Зерно пшеницы легко освобождается от чешуи при обмолоте и такие зерновки называются голыми в отличие от пленчатых, какие бывают, например, у ячменя.

В строении зерна можно различить три важнейшие части: зародыш, эндосперм и оболочку. В нижней части зернов-

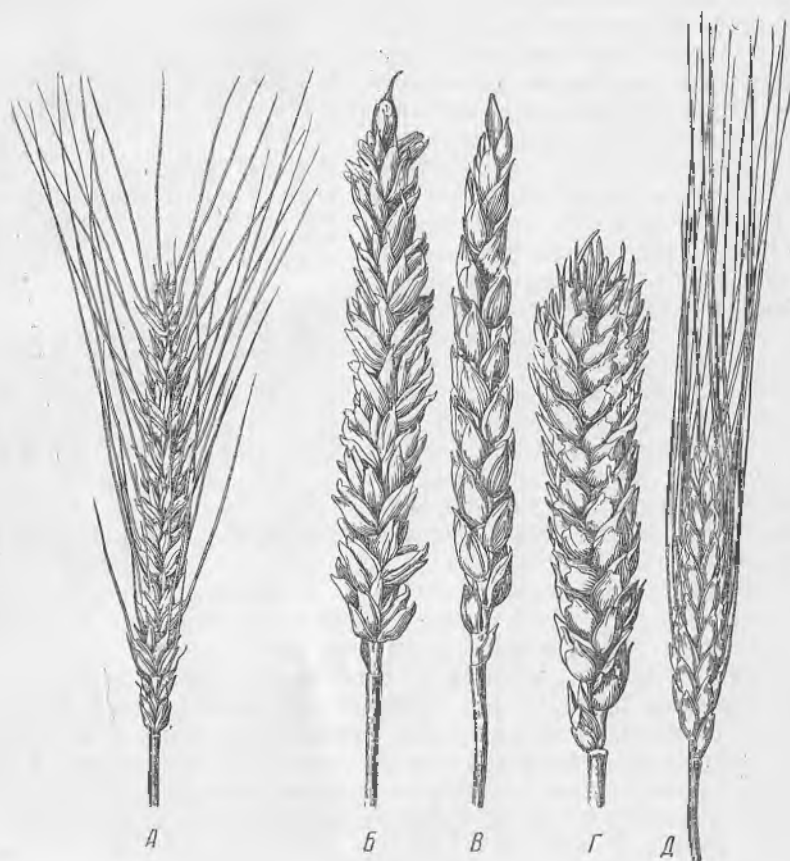


Рис. 341. Внешний вид с лицевой стороны сложного колоса: твердой (Д) и мягкой (А—Г) пшеницы. А — остистая; Б, В, Г — безостые формы мягкой пшеницы.

ки сбоку помещается ясно видимый снаружи зародыш, выступающий на скошенной поверхности в виде маленького бугорка.

Зародыш помещается косо на выпуклой, т. е. спинной стороне зерновки. На противоположной брюшной стороне зерновки проходит глубокая продольная бороздка. На верхнем конце зерновки заметен небольшой хохолок из волосков, особенно у мягких пшениц (рис. 343).

Зародыш, как зачаток нового растения, уже в зерне состоит из зачатков основных органов растения: первичного (зачаточного) корешка, шейки, или первичного стебля, заканчивающегося почечкой, состоящей из верхней части зачаточного стебелька и двух-четырех зачаточных листочков. Она покрыта первым или верхним пленчатым листом. Этот первый лист имеет форму удлинненного, конусовидного, обычно бесцветного колпачка. Он носит название влагалищного листа, или *колеоптиле*. С внутренней стороны зародыша развит так называемый *щиток*, имеющий вид пластинки, прикрепленной к шейке зародыша. Это единственная развитая семядоля зародыша, выполняющая роль всасывающего аппарата (ср. с луком, драценой).

С противоположной стороны шейки развивается эпибласт. Непосредственно к щитку прилегает эндосперм, составляющий основную массу зерна. Щиток состоит из паренхимных клеток угловато-округлой формы. Со стороны, обращенной к эндосперму, паренхимная ткань щитка имеет слой эпителиальных удлиненных клеток с головчатым окончанием. Роль этих клеток заключается во всасывании питательных веществ эндосперма и подаче их зародышу при прорастании зерна (рис. 344).

Первичный, или зародышевый, корешок расположен с противоположной стороны от почечки. Он состоит из главного зародышевого корешка с корневым чехликом на конце. Главный корешок

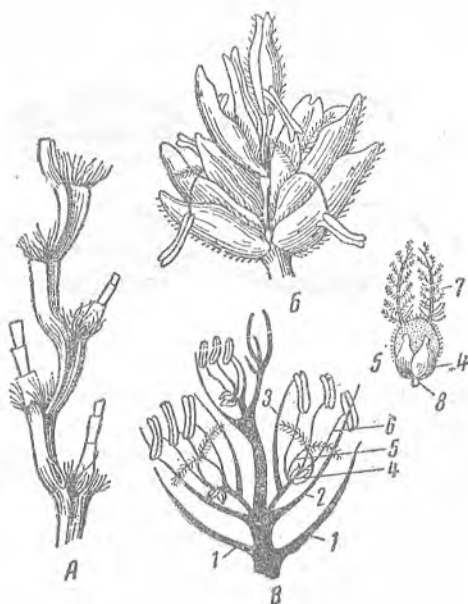


Рис. 342. Стержень, колоски и цветки пшеницы. А — стержень сложного колоса пшеницы, на уступах которого помещаются колоски; В — колосок пшеницы; С — схема колоска пшеницы и цветков.

1 — колосковые чешуи, 2 — нижняя цветковая чешуя, 3 — верхняя цветковая чешуя, 4 — лодулки (пленочки), 5 — пестик, 6 — тычинки, 7 — пестик с пленочками (4), рыльцем (7) и плодовой ножкой (3).

прикрыт пленчатым влагалищным колпачком (колеоризой) на подобие колпачка почки (т. е. колеоптиле).

При прорастании корешок прободает плодовые оболочки, и в то же время при его основании развиваются придаточные корешки, уже заложенные в виде зачатков в зародыше.

Эндосперм зерновки пшеницы состоит из клеток, набитых крахмалом. Внешний слой клеток эндосперма состоит из алейроновых клеток, содержащих алейроновые зерна. В слое крахмали-

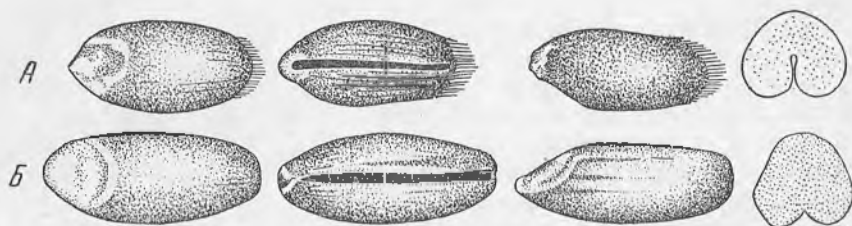


Рис. 343. Плоды (зерновки) пшеницы: А — мягкой; Б — твердой.

стых клеток эндосперма, прилегающих совнутри к алейроновому слою, находится еще так называемый эластический белок, или клейковина, от наличия которой зависит хлебопекарное качество пшеничной муки. Эндосперм вместе с алейроновым слоем примыкает к щитку зародыша и вместе с зародышем составляет существенную часть зерновки. Эндосперм развивается в результате образования и размножения клеток зародышевого мешка. Зародыш с эндоспермом с внешней стороны прикрыты остатками нуцеллуса и интегументов, т. е. семенной кожурой и слоем плодовой оболочки¹.

На поперечном разрезе через покровы зрелой зерновки пшеницы и эндосперма видна их анатомическая структура (рис. 345).

В строении зрелой зерновки можно различить, таким образом, следующие три области: 1) слой, из которого при размоле образуются отруби; в него включается перикарп, остатки семенной оболочки и нуцеллуса; 2) эндосперм; 3) зародыш. Перикарп состоит обычно из 5 клеточных слоев, различных по своей структуре: 1) эпикарпа, или верхнего эпидермиса, состоящего из клеток, вытянутых по оси длины зерна и с утолщенными стенками; 2) гиподермы — паренхимы нижнего эпидермиса; 3) поперечных клеток, характеризующихся поперечными порами и в молодости содержащих хлорофилл; 4) тонкостенных клеток промежуточного слоя; 5) клеток-трубок, являющихся внутренним эпидермисом перикарпа и состоящих из губчатой паренхимы с многочисленными межклетниками.

¹ В отличие от зерновки пшеницы, у зерновки кукурузы зародыш с эндоспермом непосредственно защищен плодовой оболочкой, так как клетки нуцеллуса и интегумент семяпочки совершенно растворяются при образовании зародыша и эндосперма.

Слой клеток оболочки зерновки в зрелости сильно сдавливается. Ткань пуцеллуса, или перисперм, по большей части поглощается по мере развития зерна и даже полностью отсутствует в зрелом состоянии.

В строении, форме и качестве зерна двух основных разновидностей пшеницы — твердой и мягкой — наблюдается разница.

Русские твердые яровые пшеницы издавна славятся прекрасным качеством зерна — стекловидностью и высокой белковостью (содержание сырого протеина). Это лучшее зерно для производства муки крупчатки, лучших кондитерских изделий, макарон, манной крупы и др. Азотистые вещества занимают все промежутки между крахмальными зернами в клетках эндосперма. В мягкой пшенице в клетках эндосперма вместе с крахмалом и белком содержится много мелких пустот, занятых воздухом. Поэтому зерно твердых пшениц полупрозрачное, стекловидное, а зерно мягких пшениц матовое, «мучнистое» (П. А. Костычев).

При прорастании набухание зерна твердой пшеницы идет более медленно, чем зерна мягкой пшеницы, которое отличается большей пористостью, и в нем содержится больше гигроскопической воды. Поэтому твердую пшеницу надо высевать на 1—3 дня раньше мягкой и глубоко (на 0,5—1 см) заделывать зерно в почву.

При прорастании зерновки пшеницы (как и других злаков), происходит ее набухание, т. е. поглощение воды, после чего клетки эпителия щитка начинают сильно удлиняться и внедряться в эндосперм. Под влиянием ферментов питательные вещества эндосперма растворяются и всасываются эпителиальными клетками щитка.

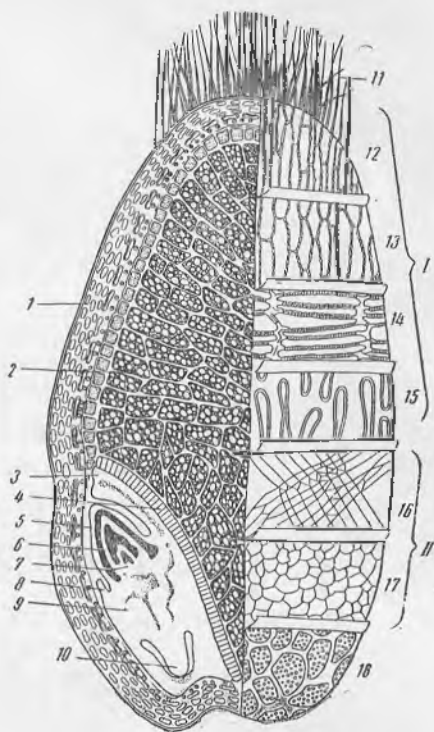


Рис. 344. Продольный разрез через зерно пшеницы (схема).

1 — оболочка, 2 — крахмалоносный эндосперм, или крахмалоносное тело, 3 — щиток, 4 — его эпителиальные клетки, 5 — coleoptиле, 6 — лист, 7 — точка роста, 8 — эпибласт, 9 — зародыш, 10 — первичный корешок, 11 — хохолок, 12 — верхняя кожица, 13 — гиподермис (средний слой), 14 — поперечные клетки, 15 — внутренняя кожица, 16 — верхний слой семенной кожуры, 17 — гиалиновый слой семенной кожуры, 18 — алеиновый слой. I — перикарп (плодовая оболочка) и его слои 12, 13, 14, 15; II — семенная кожура, включающая остатки интегумента и ткани пуцеллуса и его слои 16—17.

Через паренхимную ткань щитка и сосудистые ткани, развивающиеся в нем, они поступают в зачаточные органы зародыша, который начинает свой рост, т. е. зерновка прорастает. При прорастании прежде всего трогается в рост первичный корешок (главный

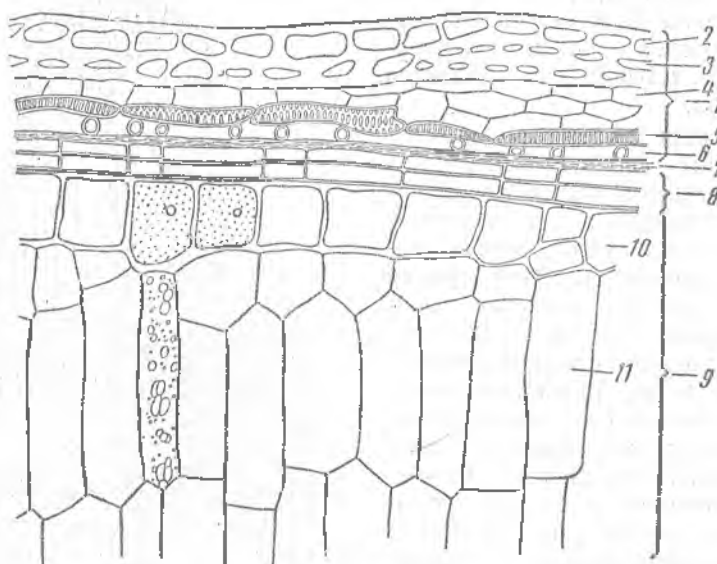


Рис. 345. Часть поперечного разреза через покровы зерновки (плода) пшеницы.

1—перикарп, или плодовая оболочка, в которую входят: 2—эпикарп, 3—гиподерма, 4—промежуточные клетки, 5—поперечные клетки, 6—трубчатые клетки, 7—семенная оболочка (интегумент), 8—остатки нуцеллуса, 9—эндосперм, состоящий из алеуронного слоя (10) и крахмалистого эндосперма (11).

зародышевый корешок), который, прободая корневые влагалища (колеоризу) плодовой оболочки, выступает наружу. Он вскоре отмирает, но одновременно развиваются придаточные корешки, которые замещают главный корешок. У пшеницы развивается обычно два придаточных корешка (а у яровых форм чаще 4), так что при прорастании зерновки вначале выступает 3 первичных корешка (или 5 у яровых). Из клеток кожицы корешков вскоре вырастают корневые волоски, которые начинают поглощать из почвы необходимые для роста зародыша воду и растворы минеральных солей (рис. 346).

Одновременно с развитием первичных корешков трогается в рост стебелек, и острый колпачок первичного листа прободает плодную оболочку и начинает разрастаться в длину и вверх путем вторичного (интеркалярного) роста своего основания и, пройдя слой почвы, прикрывающей зерно, выступает на 2—3 см над поверхностью почвы.

На продольных срезах через зародыш можно видеть изменения, происходящие с возрастом в его структуре (рис 347).

В результате роста второго междоузлия, почка вместе с coleoptile выносятся на поверхность почвы, а через coleoptile, наконец, прорывается первый лист, что знаменует появление всхода. Во время прорастания и удлинения стебелька влагалищный лист (coleoptile), облегающий весь конус нарастания, как клин пробивает почву. Влагалищный лист вскоре прекращает свой рост и отмирает. Вследствие удлинения первичного стебля образуется междоузлие. Затем рост междоузлия прекращается и под землей от первого узла стебля начинают развиваться придаточные корни. Стеблевой побег, следовательно, заканчивается узлом (рис. 348).

В узле имеется в середине главная почка, продолжающая главный стебель, а из двух боковых почек, расположенных в пазухах листьев, разовьются боковые стебли. Этот первый узел, находящийся под поверхностью почвы, дает начало подземному ветвлению стебля. Такое подземное ветвление носит название кущения (рис. 349).

Процесс кущения состоит в том, что на подземных узлах в листовых пазухах образуются почки, а из них развиваются боковые побеги. На подземных частях этих побегов могут образоваться таким же образом вторичные боковые побеги близ места выхода первичных боковых побегов. Таким образом происходит кущение, т. е. ветвление побега в основании главного стебля. Процесс кущения наиболее сильно проявляется в узле, ближайшем к поверхности почвы. Этот же узел дает наибольшую корневую массу. Образующиеся здесь корни пробивают основания листовых влагалищ, и, разрастаясь, распространяются преимущественно в верхних горизонтах почвы. Благодаря этому корневая система пшеницы принимает мочковатую форму. Затем она начинает углубляться и ко времени колошения достигает глубины до 120—130 см.

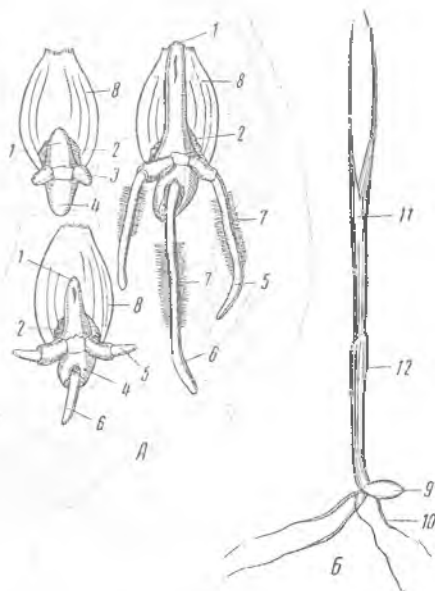


Рис. 346. Внешний вид зародыша пшеницы по мере прорастания, и всход пшеницы. А — зародыш пшеницы и его прорастание; Б — всход пшеницы

1 — coleoptile (влагалищный лист), 2 — шиток, 3 — боковые корни, заключенные во влагалище, 4 — влагалище (coleoptile) главного корня, 5 — боковой корешок, 6 — корневой чехлик главного корня, 7 — корневые волоски, 8 — оболочка плода, 9 — зерно, 10 — первичные корни, 11 — первый лист, 12 — coleoptile.

Суммарная длина корней одного растения достигает 453 м, на корнях образуется множество корневых волосков, число которых достигает 400 и более на 1 кв. мм поверхности корня.

Ветвлением корня и образованием корневых волосков создается

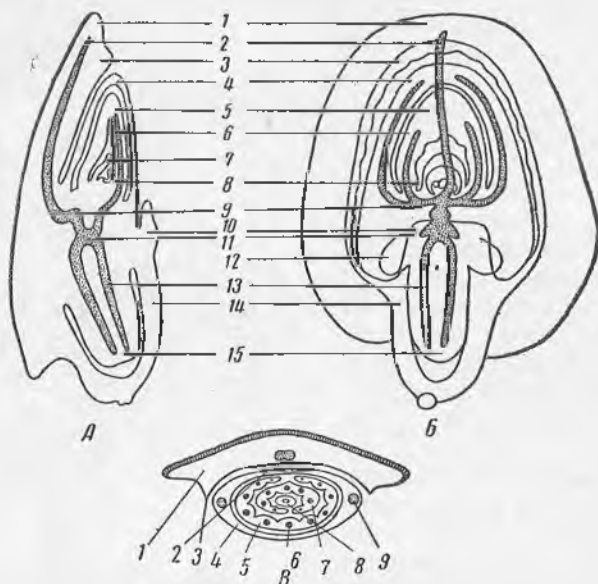


Рис. 347. Схема расположения основных органов зародыша пшеницы и проваскулярной меристемы в различных плоскостях: А — спинно-брюшной; Б — брюшной и В — поперечной.

1—диток, 2—проваскулярный пучок, т. е. зачаток проводящего пучка, идущий в щитке, 3—брюшная чешуйка-лигула, 4—coleoptile, 5—первый лист почки, 6—проваскулярный пучок первого листа почки, 7—второй зачаточный лист почки, 8—точка роста, 9—проваскулярные пучки coleoptile и место присоединения их к проваскулярному пучку щитка в районе coleoptиллярного узла, 10—эпибласт, 11—место прилегания проваскулярной меристемы щитка, первого листа и корешка в районе семядольной пластинки, 12—первая пара добавочных зародышевых корешков, 13—проваскулярная система центрального корешка, 14—coleorhiza, 15—центральный зародышевый корешок. (По М. С. Яковлеву).

большая всасывающая поверхность, достигающая на один экземпляр пшеницы 4—5 кв. м и более.

Очень важно отметить биологическую особенность и отличие первичных корней от узловых-придаточных. Первичные корни имеют по сравнению с придаточными в полтора раза большую усваивающую способность. Придаточные корни способны расти в более сухой среде, чем зародышевые корни.

Следует иметь в виду, что рост узловых корней становится интенсивнее при большей влажности поверхности почвы.

Вторичные корни помимо всасывания воды и минеральных солей служат опорой и придают устойчивость стеблю пшеницы.

Эпидермис корня не имеет ни кутикулы, ни устьиц. На некото-

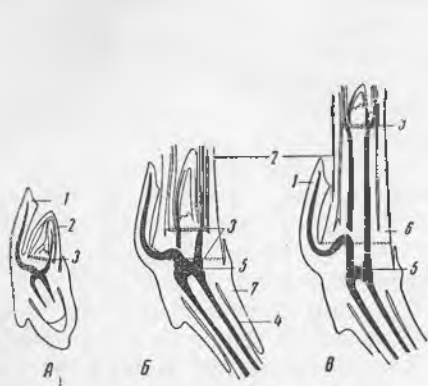


Рис. 348. Зародыш пшеницы и его изменения при прорастании; продольное сечение (схема). А — зародыш до прорастания; Б — зародыш после прорастания в течение семи дней; В — изменения проростка в результате роста в течение месяца.

1 — щиток, 2 — coleoptиле, 3 — меристематическая область, 4 — первичный корешок, 5 — узел щитка, 6 — стеблевой узел (coleoptиллярный), 7 — coleoptиле; меристематические области отмечены пунктиром, сосудистая система отмечена жирными линиями.

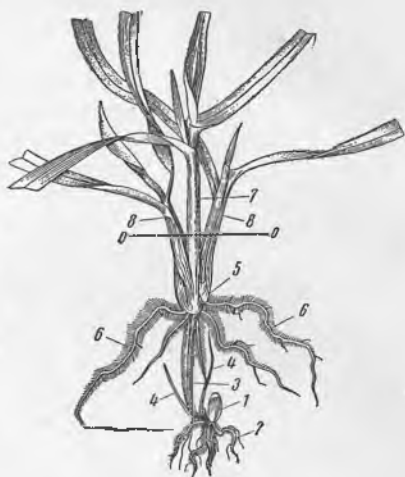


Рис. 349. Пшеница во время кущения.

1 — зерно, 2 — первичные корни, 3 — междоузлия первичного главного стебля, 4 — побеги зародыша, 5 — узел кущения, 6 — придаточные корни, развившиеся из узла кущения, 7 — главный стебель, 8 — боковые стебли, o-o — поверхность почвы.

ром расстоянии от кончика корня клетки эпидермиса корня превращаются в длинные одноклеточные корневые волоски, образуя поглощающую ткань, всасывающую воду и растворенные в ней минеральные соли. Она называется волосконосным слоем, или эпиблемой корня, и состоит из тонкостенных клеток, вытянутых по длине оси.

В удлинившейся клетке при образовании корневого волоска протоплазма в виде тонкого слоя прижата к стенке, с заметным преобладанием у самого кончика волоска. Внутренняя часть волоска заполнена клеточным соком, содержащим сахар и органические кислоты.

Очень скоро (через сутки) по мере роста корня корневые волоски отмирают, в то время как ближе к точке роста образуется новая зона с волосконосным слоем, и вновь образовавшиеся волоски вступают в соприкосновение все с новыми и новыми частичками почвы. Эпидермис на более взрослой части корня сбрас-

сывается и обнажает слой клеток первичной коры, пробковеет и образует пробковый слой, или экзодермис. Он выполняет защитную роль, являясь самым наружным слоем корня после сбрасывания эпидермиса.

К моменту колошения рост корней прекращается. Академик В. Р. Вильямс указывал на особую важность периода кущения в ин-

дивидуальном развитии (онтогенезе) пшеницы: «Это критический период их жизни, и в течение его растение потребляет больше всего воды. В тот период образуются новые побеги и листья, и молодые ткани испаряют больше всего воды»¹.

Первичное строение корня пшеницы, как и вообще у однодольных, сохраняется на всю жизнь. В первичном состоянии корня пшеницы можно различить следующие области: 1) эпидермис, 2) зону первичной коры, ограниченной с внутренней стороны эндодермой, 3) центральный цилиндр, окруженный слоем клеток перицикла, являющегося наружным слоем центрального цилиндра (рис. 350).

Кора состоит из живых паренхимных клеток с малоразвитыми межклетными пространствами. Они несколько угловаты и крупны. Эндодер-

мис (т. е. внутренняя кожица) состоит из тонкостенных клеток за исключением пятен Каспари. Но позднее радиальные и внутренние стенки утолщаются благодаря появлению новых слоев на стенках клеток. Неутолщенными остаются стенки пропускных клеток.

Клетки, из которых состоит перицикл, однородны, за исключением несколько меньших клеток, расположенных вблизи протоксилемы. У более зрелых корней, когда клетки коры разъединяются, стенки клеток перицикла лигнифицируются и становятся склеренхимными.

Протоконлема состоит из нескольких небольших спиральных и кольчатых сосудов. Центральный более крупный и обособленный сосуд составляет метаксилему корня. Попеременно между пучками протоксилемы расположены небольшие группы (от 2 до 4) клеток

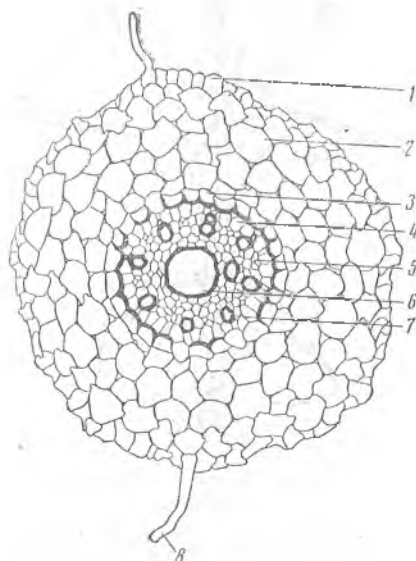


Рис. 350. Поперечный разрез первичного коренька всхода пшеницы.

1 — эпидермис, 2 — кора, 3 — эндодерма, 4 — перицикл, 5 — флоэма, 6 — метаксилема, 7 — протоксилема, 8 — корневой волосок.

¹ В. Р. Вильямс. Основы земледелия. 1940, стр. 42.

флоэмы. Пространство между ксилемой и флоэмой занимают клетки основной паренхимы корня, стенки клеток которой впоследствии утолщаются. Характер флоэмы и ксилемы остается без изменений.

На продольном разрезе корня виден на самом его конце корневой чехлик (калиптра), прикрывающий конус нарастания корня. Сам чехлик имеет форму заостренного конуса и состоит из прямоугольных клеток, содержащих ядро, протоплазму и вакуоли. Между собой эти клетки соединены слабо, а наружные клетки чехлика расслаиваются, опадают и заменяются новыми, лежащими над ними. Поэтому чехлик все время производит новые клетки. Его меристематическая ткань — калиптроген — находится в непосредственной близости к концу нарастания корня. Чехлик защищает нежные клетки конуса нарастания корня, т. е. образовательной ткани корня. Более старые элементы образовательной ткани превращаются в специальные ткани корня, которые были нами только что рассмотрены.

Боковые корешки возникают из перицикла и расположены прямо против участка флоэмы между двумя прилегающими протоксилемными элементами.

Придаточные корни возникают из интеркалярной меристемы основания междоузлия.

Стебель с очень короткими междоузлиями и зачаточным колосом начинает образовываться в период кушения. Междоузлия в это время очень короткие, их длина меньше ширины зачаточного стебля, узлы обозначаются в виде поперечных параллельных рубчиков, от которых отходят влагалища листа. Они охватывают последовательно друг друга, сидя вместе с тем друг над другом на оси развивающегося стебля. Таким образом влагалища листьев защищают нежные ткани образующегося стебля (рис. 351).

В междоузлиях зрелого стебля пшеницы (соломины) различается пять основных систем тканей: 1) эпидермис, 2) механическая ткань, 3) хлорофиллоносная паренхима, 4) основная паренхима, 5) проводящие пучки (рис. 352, А, Б).

Как видно из рисунка, проводящие пучки и механическая ткань располагаются по периферии пустотелого стебля пшеницы, как и у других злаков с подобным строением стебля. Такое расположение проводящих пучков и механической ткани придает устойчивость стеблю против излома и изгиба.

Эпидермис стебля пшеницы состоит из одного слоя клеток с утолщенными (особенно наружными) стенками, покрытыми кути-

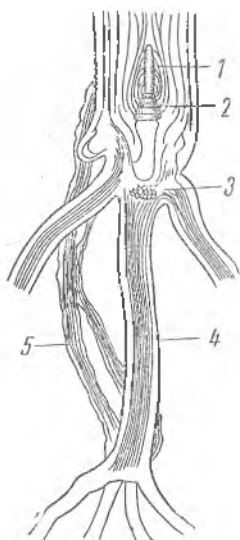


Рис. 351. Продольный разрез через нижнюю часть растения озимой ржи.

1 — зачаточный колос, 2 — пять стеблевых узлов, 3 — узел, 4 — междоузлие подземное, 5 — остаток колесониты.

кулой (надкожицей). Его составляют клетки двоякого рода: одни — вытянутые по направлению роста стебля и другие — короткие (кубической формы). Устьица имеют характерное для злаков строение. Под эпидермисом располагается хлоренхима, состоящая из нескольких слоев паренхимных клеток. Она прерывается меха-

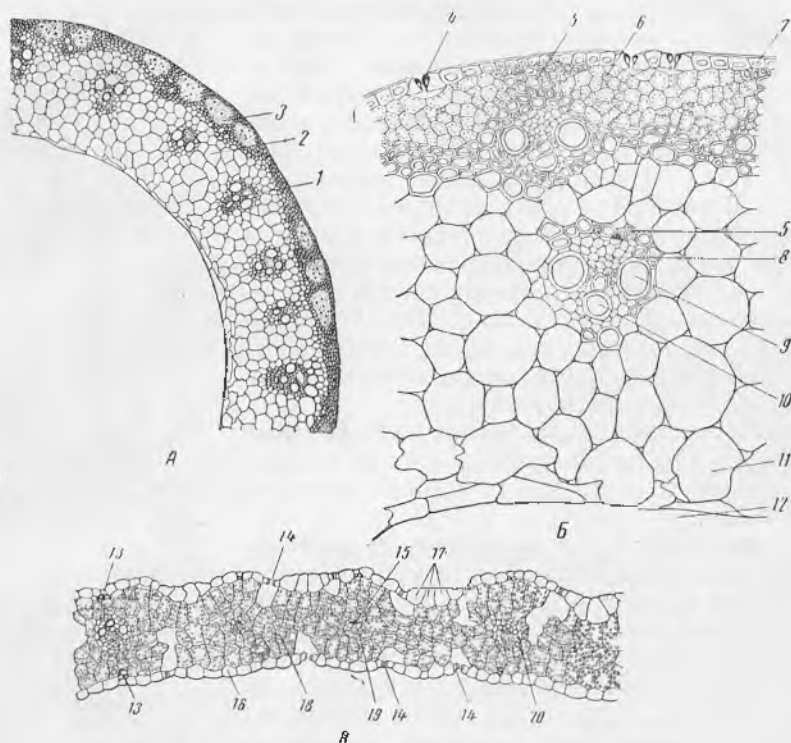


Рис. 352. Часть поперечного сечения через соломинку и лист пшеницы. А — распределение сосудистых пучков, хлоренхимы, механической ткани; полость в середине; Б — поперечное сечение стебля; В — поперечное сечение через часть пластинки листа.

1 — сосудистые пучки, 2 — хлоренхима, 3 — механическая ткань, 4 — устьице, 5 — механическая ткань, 6 — хлорофиллоносная паренхима, 7 — эпидермис, 8 — флоэма, 9 — метаксилема, 10 — протоксилема, 11 — паренхима, 12 — полость в центре стебля, 13 — механическая ткань, 14 — устьице, 15 — ксилема, 16 — эпидермис, 17 — шарнирные клетки, 18 — хлорофиллоносная ткань (мезофилл), 19 — флоэма, 20 — влагалище вокруг сосуда листа.

нической тканью, подступающей также к эпидермису. Устьица находятся в слое эпидермиса, прилежащем к хлоренхиме. В ней под устьицами образуются воздухоносные пустоты. Механическая ткань подэпидермальной области состоит из вытянутых клеток с утолщенными стенками и узкими просветами. В нее включено периферическое кольцо проводящих пучков меньших размеров. Основная паренхима располагается конутри от кольца механиче-

ской ткани. Она состоит из тонкостенных клеток полигональных на поперечном срезе и вытянутых в продольном направлении. В нижних междоузлиях стенки клеток основной паренхимы более или менее одревесневают и придают прочность узловой диафрагме.

Проводящая ткань междоузлий состоит из пучков, расположенных в два круга. Наружный круг состоит из небольших пучков, чередующихся в своем расположении с хлоренхимой, тогда как более крупные пучки внутреннего круга находятся в основной паренхиме.

Коллатеральные округлой формы проводящие пучки внутреннего круга заключены в футляр из механической ткани, состоящей из несколько вытянутых волокнистых клеток. Пучки внешнего круга меньше размером и заключены в кольцо механической ткани гиподермы.

Протоксилема пучков состоит из трахенд, одного или двух кольчатых или спиральных сосудов. Широкие пористые сосуды метаксилемы занимают боковое положение. Флоэма состоит из некрупных тонкостенных ситовидных трубок и сопровождающих клеток.

Линейно вытянутая пластинка листа на поперечном разрезе состоит из мезофилла, т. е. хлорофильной губчатой ткани с сосудистыми пучками, находящимися в ее толще. Губчатая ткань с той и другой стороны отграничена эпидермисом. В нем находятся устьица. Под устьищами в хлоренхиме образуются воздухоносные полости (рис. 352, В).

Яровые пшеницы, высеваемые весной, развивают сначала главную соломинку, затем, когда главный стебель достигнет окончательной своей длины, из пазух влагалищ основных листьев вырастают боковые побеги, которые вместе с главным в тот же год дают цветки и плоды.

У озимых пшениц, высеваемых осенью, в год посева происходит только кущение, а боковые ветви развиваются лишь весной следующего года. Развитие боковых побегов происходит одновременно с главным побегом. В период кущения закладывается зачаточный стебель с узлами и зачаточным колосом. Весной начинается постепенное развитие стебля в длину. Явление это носит название выхода в трубку.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ СТРУКТУРЫ ТРАВЯНИСТОЙ ФОРМЫ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Покрытосеменные растения господствуют на земле в большом разнообразии приспособительных форм. Высокая приспособляемость, пластичность покрытосеменных растений проявляется в большой способности к метаморфозу основных их органов: стебля, листа и корня.

В процессе приспособительной эволюции, от древесных форм возникли травянистые формы покрытосеменных растений. Образование травянистых форм растений происходило под влиянием воз-

никшей ритмичности климата северной умеренной зоны (еще во второй половине третичного периода).

Ритмичность климата проявляется в закономерной смене в течение года теплых периодов холодными, влажных и теплых — сухими и менее теплыми, влажных и холодных — сухими и жаркими.

В связи с этим жизнедеятельность растений становится также ритмичной, и эта ритмичность жизнедеятельности получает отражение в структуре растения.

Во влажных тропиках древесные формы растений отличаются тем, что сосудистая система благодаря непрерывному его развитию не образует годичных слоев.

Утолщение стебля древесных растений умеренной зоны происходит лишь весной и летом, когда возникает деятельность камбия. Вследствие этого в северной умеренной зоне появляются древесные растения с кольцевым расположением сосудистой системы, с ясно выраженными годичными слоями, что соответствует ритмичности деятельности камбия и ритмичной смене времен года.

Как приспособление к ритмичной смене времен года надо считать и возникновение формы растений с травянистым стеблем. Стебель травянистого растения функционирует лишь в благоприятное для вегетации время года. В неблагоприятное время года (или сухость при высокой температуре летом, или низкие температуры зимы) стебель травянистого растения прекращает свою деятельность и часто отмирает. Если при этом отмирает также и корень, то такие травянистые растения относятся к однолетним (или двухлетним). Если побег целиком или частично отмирает, а корень остается (или остается видоизмененный побег: корневище, клубень, луковица), то такие растения относятся к типу многолетних травянистых растений. Тогда у многолетнего травянистого растения обязательно остается почка возобновления, которая развивается на будущий год в благоприятное для вегетации время, образует новый побег, отмирающий затем вновь при наступлении холодов или сухого и жаркого периода года. В силу этого одревеснение стебля происходит лишь в его основании, где расположены почки, а выше он остается травянистым и отмирает.

Структура травянистого стебля соответствует первой фазе структуры побега древесного растения, что А. Л. Тахтаджян (1943) назвал юношеской (ювенильной) фазой структуры древесного растения. В приведенных выше примерах структурных форм покрытосеменных растений мы видим, что анатомическое строение однолетнего побега ветки липы принципиально сходно со строением стебля травянистого растения. Травянистые растения отличаются от древесных тем, что их камбий менее активен. У подсолнечника, например, он сохраняет активность лишь в нижней части стебля и в нижних зонах междоузлия. Структурно эти области стебля подсолнечника получают некоторое сходство со стеблем древесной формы растения. Благодаря меньшей активности камбия

кольцевые приросты стебля исключаются. Большие возможности получает развитие паренхимной ткани в силу расширения односторонних сердцевинных лучей.

Принципиальное сходство строения стебля травянистого растения с годовалым побегом ветви древесного растения допускает возможность и подтверждает правильность предположения о происхождении травянистых форм растения от древесных форм.

Происхождение травянистых форм растений связано с изменением структуры центрального цилиндра древесных растений. Это изменение выражается в развитии продольной и лучевой паренхимы и в разъединении пучков цилиндра, а также и уменьшения деятельности камбия у травянистых двудольных растений.

Большой интерес представляют травянистые растения с прерывистым кольцом сосудистой системы (диктиостелический тип, или эустелический тип). Такая структура способствует паренхиматизации стебля и большей в силу этого возможности отложения пластических веществ в стебле. Паренхиматизации стебля и возможности отложения в нем пластических веществ соответствует высокая способность листовых органов к образованию пластических веществ.

У однолетних растений паренхиматизация вегетативных органов при этом сильно сокращается, запасаящая ткань развивается в плодах, семенах. Это приводит к большей продукции плодов и семян, а особенно односемянных плодов типа семянки (подсолнечник) и типа зерновки (пшеница).

В структуре стебля однодольных растений уже совсем исчезает пространственная ограниченность кольцевого расположения сосудистой системы, свойственная двудольному типу. Такое распределение сосудистой системы сочетается с сильной паренхиматизацией стебля однодольных, что с биологической точки зрения представляет собой наиболее продуктивный тип растения.

Высокая продуктивность однодольных стала возможной благодаря многочисленности проводящих пучков.

Увеличение количества проводящих пучков произошло благодаря свободному их размещению по всей внутренней области стебля (атактостелический тип), а не только по периферии в виде кольца, как у двудольных.

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Приспособительные особенности растений и закономерности взаимосвязи их с условиями существования составляют область изучения экологии растений.

Растения находятся в прямой зависимости от физической среды, так как ее элементы составляют для растений условия существования и в ней содержится источник питания для них: свет, воздух, вода, минеральные соли. В этой же среде существуют растительные (например, бактерии, грибы) и животные организмы (например, насекомые), с которыми в той или иной мере связана жизнь цветкового растения.

Если мы рассмотрим с точки зрения этой зависимости от среды приспособительные структуры наземных цветковых растений, то увидим, что из-за необходимости добычи воды и растворов минеральных солей у них развилась корневая система, с помощью которой они внедряются в почву. Следствием этого явилась неподвижность наземных растений, рост и развитие на одном месте в течение не только одного года, но ряда лет: десятков, сотен лет, или как у секвой, даже нескольких тысяч лет.

Элементы пищи растения рассеяны в воздухе (углекислота, кислород), в почве (вода, минеральные соли), как и лучистая энергия солнца (свет). Эта рассеянность элементов пищи растения определяет необходимость создания большой поверхности соприкосновения с окружающей средой, образование множества одноименных органов, т. е. обуславливает метамерию, а потому растение образует множество листьев, разветвленный стебель и сильно разветвленную корневую систему. Разветвленность стебля также обусловлена необходимостью тесного соприкосновения со средой, что достигается через множество расположенных на стебле цветко-

вого растения листьев. Вместе с тем стебель не только является остоном для расположения листьев, но и вместилищем проводящей системы, защищенной покровными тканями от непосредственного соприкосновения с внешней средой.

Неподвижность растения вызывает возникновение ряда приспособлений для разноса пыльцы с помощью насекомых-опылителей, силы ветра, при посредстве воды, приспособлений для рассеивания плодов и семян с помощью животных, ветра, воды. В силу этих особенностей растение входит в тесное соприкосновение с животными и растительными организмами.

Неподвижность растения и изменения условий существования, их последовательная и закономерная смена обуславливают тесную зависимость и связь роста и развития растения с постоянно и закономерно меняющимися условиями существования. В связи с этим в онтогенетическом развитии растительного организма проявляется выработавшаяся исторически и наследственно закрепленная способность проходить процессы своего индивидуального развития только в определенной закономерной последовательности. Сущность этой приспособительной особенности вскрыта теорией стадийного развития Т. Д. Лысенко.

Растение в силу своей неподвижности не может укрыться, избежать воздействия смены благоприятствующих условий для его жизнедеятельности условиями неблагоприятствующими. Оно по необходимости должно приспосабливаться к этой смене условий, что кладет отпечаток на его биоморфологические черты.

У растений выработалась необходимость защиты от неблагоприятствующих условий среды, вызывающих часто почти полное прекращение жизнедеятельности растений и даже временную утрату органа. В силу этого происходит отмирание побегов, опадение листьев, отмирание корней, образование и защита почек возобновления (вегетативных) и т. д. У растений возникает образование защитных покровов (эпидермис, кора, корка и т. д.), или ряд приспособлений, способствующих регулированию функций в зависимости от смен условий, как, например, отверстость и замкнутость устьиц.

Поэтому в строении каждого из органов растений мы видим в единстве противоположные черты: защиту от среды и тесное соприкосновение с ней.

Все эти особенности отразились на внешнем облике растения, на его строении и этим особенностям подчинены процессы его роста и развития.

При этом надо всегда иметь в виду и руководствоваться положением Энгельса: «Вся органическая природа является одним сплошным доказательством тождества или неразрывности формы и содержания. Морфологические и физиологические явления, форма и функция обуславливают взаимно друг друга»¹.

¹ Ф. Энгельс, *Диалектика природы*, Госполитиздат, 1948, стр. 249.

Единство формы и функции. Приведем примеры единства и взаимообусловленности формы и функции растений, морфологических и физиологических явлений.

Растения существуют в разнообразных условиях, что отражается на внешнем их облике и строении, как следствии их приспособления к этим условиям. Особенно большое разнообразие приспособительных структур растений можно видеть по отношению к условиям водоснабжения. Одни растения могут существовать при засушливых условиях, они засухоустойчивы, а другие могут приспосабливаться к условиям избыточного увлажнения и даже к подводному существованию. В связи с такими различными требованиями к условиям влажности растения подразделяются на следующие группы.

1. **Ксерофиты** — засухоустойчивые растения, жизнедеятельность которых связана с условиями недостаточного увлажнения (воздуха, почвы).

2. **Гидрофиты**, или **гигрофиты** — водоназемные растения, живущие в условиях избыточного увлажнения, укореняющиеся в почве. Нижняя надземная часть растения часто находится под поверхностью воды. Гидрофиты обитают по берегам рек, водоемов или на болотах. Многие из них являются торфообразователями.

3. **Мезофиты** — растения, живущие в условиях достаточного увлажнения, но способные переносить недостаток влажности в различное время года и даже временную засуху.

4. **Гидатофиты** — растения, живущие погруженными в воду. Углекислоту они получают не из воздуха, а из воды, в которой она растворена; испарение у некоторых растений очень слабое или даже отсутствует; в их строении имеются приспособления для аэрации (аэренхима).

Кроме указанных групп, выделяются иногда растения **тропифиты**, куда относятся, например, наши лиственные породы, которые на зиму, после опадания листьев, превращаются в растения ксерофитного облика, а весной и летом принимают свойства мезофита или гигрофита.

Для растений ксерофитов характерны различные приспособительные структуры. Так типичный степной дерновинный злак — ковыль (*Stipa*) имеет узкие, жесткие листья, способные свертываться в трубку таким образом, что внутреннюю стенку трубки образует поверхность листа с расположенными на ней устьицами. Устьица расположены в углублениях по бокам выступов жилок листа. Испаряемая через устьица вода задерживается в трубке. Свертыванию листа в трубку способствуют группы тонкостенных клеток, расположенных на дне углублений между выступами. Они называются моторными клетками, или двигательными. При потере воды в периоды ее недостатка они сжимаются, благодаря чему выступы сближаются между собой, а лист свертывается, и его края сходятся друг с другом (рис. 353). Свертывание листа в трубку предохраняет лист от дальнейшей потери влаги.

Такое строение свойственно вообще многим пустынным и степным злакам, как, например, овсянице овечьей (*Festuca ovina*), чию (*Lasiagrostis*), колосняку, или волоснецу (*Elymus*), селину (*Aristida*) и др.

Лист злаков, относящихся к группе мезофитов, например, мятлика лугового (*Poa pratensis*), существенно отличается в своем

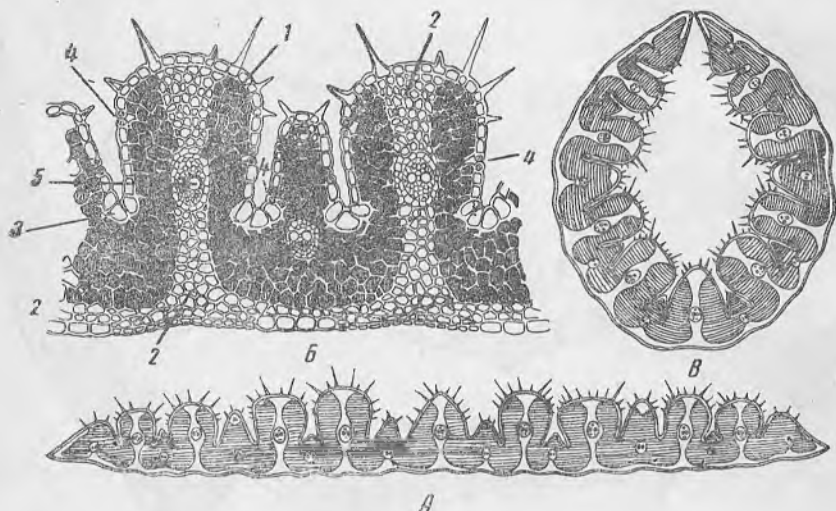


Рис. 353. Поперечный разрез листа ковыля (*Stipa*). А — развернутый; Б — часть листа при сильном увеличении; В — свернутый.

1 — хлорофиллоносная ткань, 2 — механическая ткань, 3 — моторные клетки, 4 — устьица, 5 — проводящие пучки.

строении от листа ковыля, хотя элементы структуры в основном остаются те же. В листе мятлика совсем не развиты выступы. Моторные клетки расположены только по бокам средней жилки, следовательно, лист не может свертываться в трубку, а лишь складывается под некоторым углом. Механические элементы развиты слабее, зато сильнее развита хлоренхима, и имеются воздухоносные полости в мякоти листа (рис. 354).

У пустынного шиповника персидского (*Rosa persica*), представляющего собой карликовый кустарник, распространенный в пустынях Средней Азии, лист состоит из одного листочка. Б. А. Келлер, изучавший это растение, отмечает для листьев этого шиповника сильное жилкование и большое количество устьиц. Длина жилок достигает более 3 м на 1 кв. см листовой площади — это самая большая соответствующая величина, которая до сих пор вообще известна для растений. Погруженные устьица расположены на обеих сторонах листа поровну. Их количество равно 328 на 1 кв. мм. И с той и с другой стороны листа сильно развита палисадная паренхима из плотно расположенных клеток. Таким образом расте-

ние может с наибольшей интенсивностью использовать благоприятное время для вегетации благодаря возможности усиленной транспирации. Вместе с тем растение способно противостоять жаре и засухе пустыни благодаря глубокой корневой системе, которая сосет воду из глубоких водоносных слоев почвы. Противостоять жаре и засухе помогают особенности строения кожицы листа. Стенки



Рис. 354. Поперечные разрезы листьев мятлика лугового (*Poa pratensis*), вверху при слабом, внизу при более сильном увеличении. А — пластинка в развернутом состоянии, моторные клетки наполнены водой; Б — лист в сложенном виде вследствие утраты моторными клетками части своей воды.

1 — устьица, 2 — хлоренхима, 3 — моторные клетки, 4 — волоски на жилках, 5 — эпидермис, 6 — проводящие пучки с лубяными обкладками, особенно на нижней стороне.

клеток кожицы очень толстые и неясно отграничены от полости богатой гидрофильными коллоидами (пектиновые вещества). Лист у шиповника обернут, как бы мантией, покровной тканью, которая очень богата водой и хорошо ее в себе удерживает.

Другого строения лист у кустарника шиповника собачьего (*Rosa canina*) (рис. 355) типичного мезофита, обитающего в условиях достаточного увлажнения. Он имеет непарноперистое строение. Листочки его тонкие, мягкие. Эпидермис тонкий. Один слой столбчатой паренхимы расположен неплотно и только с верхней стороны листа. Губчатая паренхима рыхлая. Устьица только с нижней стороны.

У водных растений — гидатофитов, погруженных целиком или частично в воду, часто с плавающими листьями, ассимилирующие клетки непосредственно соприкасаются с водной средой,

откуда они всасывают углекислый газ, находящийся в растворенном состоянии в воде. У одной и той же особи растения, живущего в воде, листья, погруженные в воду, отличаются по своему строению от листьев плавающих. Сравнение, например, строения листьев кубышки, погруженных в воду и плавающих, указывает на ряд отличий, связанных с приспособлениями к различным условиям су-

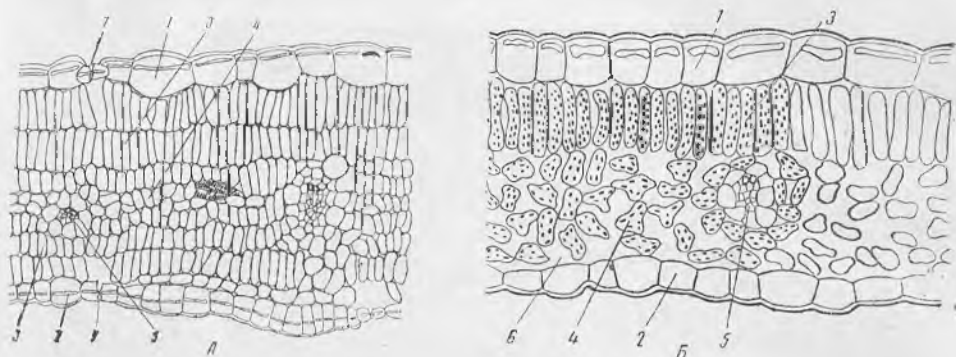


Рис. 355. А. Шиповник персидский (*Rosa persica*); Б. Шиповник собачий (*Rosa canina*). Поперечные разрезы листьев.

1 — эпидермис верхний, 2 — эпидермис нижний, 3 — столбчатая (палисадная) паренхима, 4 — проводящий пучок с бесцветной паренхимой вокруг него, 5 — межклетники, 6 — устьице.

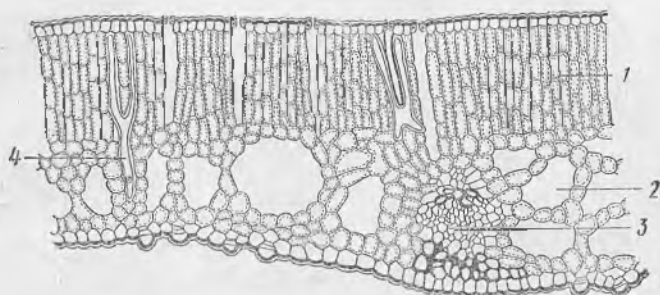
ществования. У подводных листьев устьица отсутствуют, а у плавающих они развиты на верхней поверхности листа, обращенной к воздушной среде. У плавающих листьев сильнее развита сеть жилок, что видно из таблицы.

Длина жилок и число устьиц у плавающих и погруженных листьев кубышки (*Nuphar luteum*) по Б. А. Келлеру

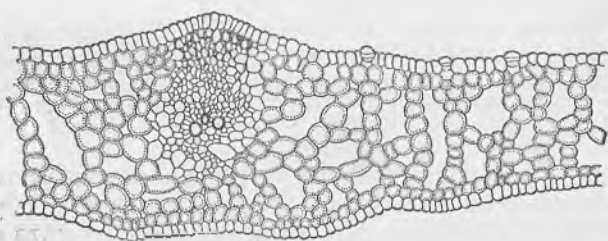
Название растения	Условия жизни листьев	Число устьиц на 1 кв. мм		Общая длина жилок на 1 кв. см площади листа (в мм)
		верхняя сторона	нижняя сторона	
Кубышка	Лист, погруженный в воду	0	0	96
(<i>Nuphar luteum</i> Sm.)	Лист, плавающий на поверхности воды	450	0	323

Плавающие листья хорошо освещены, отчего у них сильно развита столбчатая хлоренхима, а погруженные листья ее не имеют. У водных растений как в стебле, так и в листьях, сильно развита

система межклетных полостей, через которую происходит газообмен с наружным воздухом внутренних частей растений. Поступление воздуха обеспечивается многочисленными устьицами, развитыми на верхней поверхности плавающих листьев. Воздухоносные полости уменьшают удельный вес растения, что увеличивает возможность поддержания в вертикальном состоянии стеблей и



А



Б

Рис. 356. Анатомическое строение листа кубышки (*Nuphar luteum*). А — поперечный разрез плавающего листа кубышки; Б — поперечный разрез подводного листа кубышки. Столбчатая ткань отсутствует.

1 — столбчатая ткань, 2 — губчатая ткань с воздухоносными полостями, 3 — проводящий пучок, 4 — идиобласты.

листьев растений. Элементы механической ткани поэтому слабо развиты и расположены в центральной части стебля, что придает растениям большую гибкость в воде и увеличивает сопротивление к разрыву. Механическое значение имеют ветвистые толстостенные клетки — идиобласты, развивающиеся в межклетниках (рис. 356).

Зависимость строения различных водных растений от условий существования можно видеть на прибрежной водной растительности пресного озера. Смена глубины воды от берега к центру водоема и изменения характера субстрата дна водоема обуславливает возможность развития разнообразной по своему строению водной флоры. Прибрежные осоки сменяются тростником, затем камышом,

рогозом, т. е. растениями гидрофитами, водно-воздушными. За ними следуют гидатофиты: кубышки, кувшинки и другие растения с плавающими листьями, а затем погруженные в воду рдесты и другие растения, что видно на схеме (рис. 357).

По признакам приспособительной структуры к условиям обитания из группы ксерофитов выделяются растения: солончаковые,

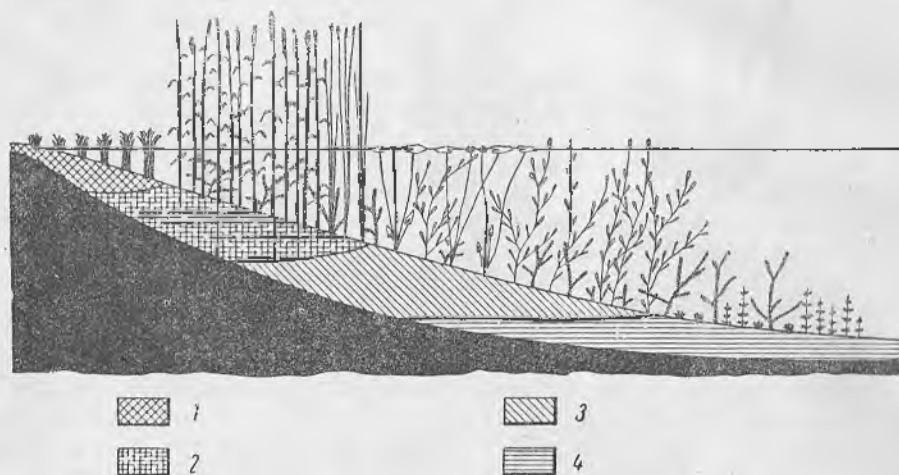


Рис. 357. Схема распределения водных и прибрежных растений в зависимости от глубины озера.

Начиная от берега — осока, заросли тростника и камыша с примесью погруженных в воду растений; кувшинки, кубышки и другие растения, погруженные в воду; донные мхи и водоросли (глубоководная часть озера).

1 — осоковый торф, 2 — тростниковый и камышевый торф, 3 — сапропелевый торф, 4 — сапропелит.

приуроченные к сильно засоленному субстрату, называемые галофитами, песчаные — к пескам — псаммофитами, арктические — к холодным почвам Арктики — психрофитами, болотные — к условиям болот — оксифитами.

Ксероморфная структура болотных растений, особенно сфагновых болот, обуславливается слабой возможностью транспирации, так как холодный субстрат сфагнового торфа, в котором расположена корневая система растений, не благоприятствует ее всасывающей функции. Особенности приспособительной структуры болотных растений видны на примере анализа анатомического строения листьев кустарничка водяники (*Empetrum nigrum*) (рис. 358). На поперечном срезе видно, что листовая пластинка растения свернута так, что нижняя поверхность листа замыкается в цилиндрической полости. На ее поверхности располагаются устьица и железки. Края свернутого листа вплотную не подходят друг к другу, благодаря чему образуется щель, через которую полость сообщается с наружной

средой. Но сообщение ограничивается не только узостью щели, а и волосками, развитыми по краю листа, прикрывающими щель. Эпидермис — с сильно развитой кутикулой. Сильно развита столбчатая паренхима, менее губчатая. На поперечном срезе видны три проводящих пучка: один крупный средний и два боковых мелких.

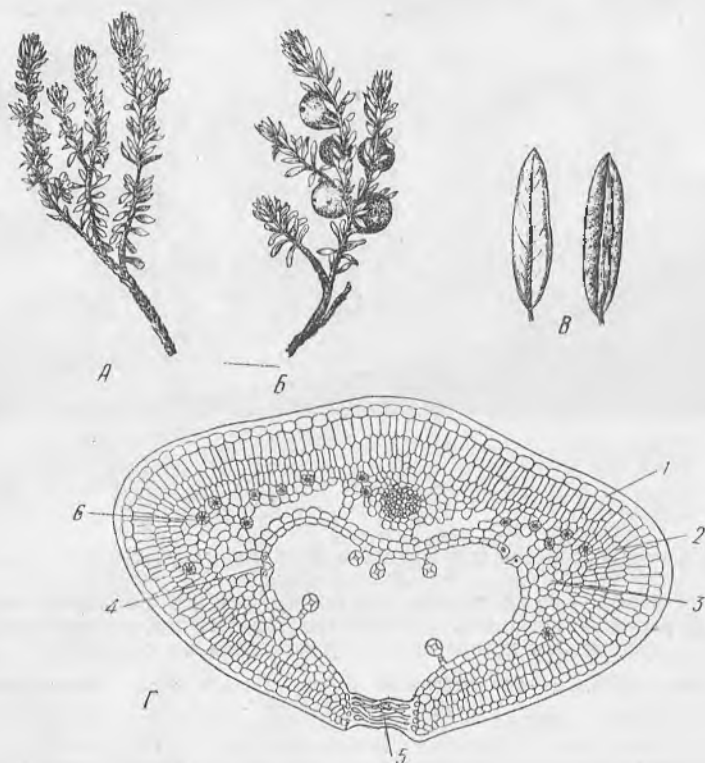


Рис. 358. Водяника (*Empetrum nigrum*). А — ветка с цветками; Б — ветка с плодами; В — листья с завернутыми краями; Г — поперечный разрез листа.

1 — эпидермис и кутикула, 2 — столбчатая хлоренхима, 3 — рыхлая губчатая хлоренхима, 4 — устьица, 5 — края свернутой листовой пластинки, 6 — друзы.

По морфолого-анатомическим и физиологическим приспособлениям среди ксерофитов выделяют два типа растений: суккуленты и склерофиты.

Суккуленты — это сочные, мясистые обычно многолетние растения с сильно развитой паренхимной водоудерживающей тканью или стебля, или листа. Поэтому различают листовые суккуленты, как наши виды очитков, молодила (*Sedum*, *Sempervivum*, *Cotyledon*), многочисленные солянки пустынной флоры Средней Азии и др., и стеблевые суккуленты, как кактусы, опунции и др. Водо-

нсной паренхимой заполнены или стволы, или листья суккулентов из более или менее тонкостенных клеток с водоудерживающей способностью клеточного сока.

Суккуленты обладают своеобразной особенностью в углеводном обмене и синтезе органического вещества. Транспирационная способность у кактусов, например, очень ограниченная. Так крупный шаровидный кактус (*Echinocactus*) весом в 37,5 кг в течение шести лет содержался в комнате без полива, и за это время он испарил 11 кг.

Противоположны суккулентам по своей структуре склерофиты. Сюда относятся растения сухие жесткотравные, с тканями из толстостенных клеток, с сильным развитием проводящих тканей, механической. Они устойчивы против завядания и способны терять до 25% и больше содержащейся в них воды, а гигрофиты и мезофиты быстро вянут при потере 1—2% воды. Таким образом протоплазма склерофитов выносит сильное обезвоживание, сохраняя жизнеспособность, на что не способны гигрофиты и мезофиты.

Для склерофитов характерна способность корневой системы к интенсивному всасыванию воды и растворов из почвы. Вместе с тем склерофиты способны к столь же интенсивному ее расходованию через транспирацию. В соответствии с этим и корневая система их располагается в тех слоях почвы, в которых более содержится воды или в период выпадения дождей, или благодаря близости грунтовых вод. К склерофитам относятся многие злаки, как ковыли, овсяница овечья, кузмычева трава (*Ephedra*), можжевельники, сосна, большинство многолетних трав, кустарники и полукустарники степей, пустынь и полупустынь, сухих склонов гор и вообще многие растения сухих местообитаний.

Периодические изменения структуры и функций растений. Сезонная периодичность у растений умеренных широт. Растения тесно связаны в своей жизнедеятельности с подвижной постоянно изменяющейся средой. Поэтому для растений характерны процессы постоянной закономерной перестройки в тесной зависимости от условий изменяющейся среды. Ткани, органы растений носят временный, иногда кратковременный характер, сменяясь в процессе отмирания и новообразования при ослаблении и возобновлении жизнедеятельности.

Среда отложила отпечаток на жизнь растений в процессе их исторического развития, и определенная смена условий среды стала им необходимой для прохождения жизненных циклов их развития, что доказано теорией стадийного развития Т. Д. Лысенко.

Растениям свойственны явления суточной и годовой периодичности в их жизни, во время которых они перестраивают свои жизненные процессы и даже изменяют в сильной степени свой внешний вид. Вместе с тем растение в процессах своего роста само постоянно изменяет среду и ставит себя в новые условия жизни. В силу всех этих особенностей для растений стали характерны явления роста и перестройки, преобразования, потери и возобновления органов и тканей, прекращения и возобновления жизнедеятель-

ности. Полное развитие растения может проходить лишь на основе движущейся, закономерно меняющейся среды. Среда все время вызывает перестройку внутренних реакций растения.

Периодическая смена времен года, периодическое наступление осени и зимы, смена их весной и летом наложили глубокий отпечаток на жизнь многолетних растений, в том числе и древесных пород, и вызвали у них чередование периодов возобновления жизнедеятельности и бурного развития и ее затухания или почти полного замирания жизненных процессов. Многолетние растения нашего умеренного климата осенью сбрасывают листву, даже многие из них теряют свои надземные побеги целиком или частично, приостанавливают свой рост и впадают в состояние покоя, которым охвачено все растение целиком или в какой-то своей части. Например, образующиеся в начале лета в пазухах листьев боковые, или пазушные, почки впадают вскоре в состояние покоя, тогда как верхушечная почка и листья продолжают свой рост. Но и во время состояния покоя растениям все же свойственно течение жизненных процессов: дыхание, химические превращения запасных веществ, когда в начале зимы в ветках и почках запасы крахмала заменяются сахаром и маслом, а к весне происходят обратные превращения. Но в покоящихся органах не происходит процесса роста, если даже предоставить для этого растению благоприятные условия. По миновании периода покоя, после его прохождения, рост растения, разворачивание почек, образование побегов нельзя задержать даже ухудшением условий.

Период покоя наступает при смене благоприятных условий для роста и развития растений неблагоприятными и представляет собой приспособление для выживания растения в этот неблагоприятный для жизнедеятельности период. В процессе перехода в состояние покоя растение проходит целый ряд изменений в своей внутренней структуре; в клетках его органов и тканях происходят химические изменения, растение изменяет свой внешний облик, теряет те или иные органы. Вместе с тем все эти изменения становятся необходимыми растению и включают в себя не только переход к покою, но и подготовку к возобновлению деятельности по миновании неблагоприятных условий.

К числу характерных явлений сезонной периодичности в развитии растений относится листопад.

Листопад. Осенью перед холодным зимним временем года в умеренных климатических зонах происходит массовое опадение листвы с деревьев и кустарников, что и носит название листопада. Происходит опадение листвы с деревьев и кустарников и в тропической зоне, когда наступает зимнее сухое время года. Тогда остаются покрытыми листвой лишь немногие жестколистные деревья и кустарники тропиков. У нас в умеренной зоне с листвой остаются на зимнее время лишь жестколистные деревья, кустарники и кустарнички: сосна, ель, пихта, брусника, можжевельник и др. Листва у брусники защищена от испарения снежным покровом, а хвоя хвой-

ных имеет ряд приспособлений, способствующих сокращению испарения воды. Их листья испаряет значительно меньше воды, нежели листья наших лиственных пород. Так дуб, для образования 100 г сухого вещества, испаряет в летнее время 54,6 кг воды, береза — 81,4 кг, ясень — 85,6 кг, сосна же испаряет всего — 9,4 кг. Лиственница, как хвойная порода с опадающей на зиму хвоей, испаряет воду с той же интенсивностью, как и лиственные породы: в десять раз больше, чем сосна.

Листья наших лиственных древесно-кустарниковых пород опадают еще задолго до наступления морозов. Причина опадения не отмерзание листы, а изменение условий водоснабжения растения вследствие того, что корни, расположенные в холодной почве, не способны подавать необходимое для транспирации количество влаги. Если бы листья оставались на растении и продолжали транспирацию, то это повело бы к иссушению растения. Таким образом сбрасывание листы представляет собой выработавшееся у растений приспособление для защиты растения от излишнего испарения. Это приспособление соответствует погодным условиям осени и зимы, как выражению ритма климата умеренной зоны. Опадение листы — одно из выражений ритмических изменений в жизненном цикле растения, одно из приспособлений к климатическим условиям.

Опадение листы не происходит одновременно у всех видов древесных растений. Даже у одного и того же вида растения наблюдаются формы с ранним и более поздним опаданием листы, как, например, у дуба («летний дуб» и «зимний дуб»).

Биологическое значение опадения листы состоит еще в том, что за время работы листа, под осень, в нем скапливается большое количество различных минеральных солей. Эти соли откладываются в листе растения, как неиспользованные им в процессе жизнедеятельности при переработке растворов солей, поступающих из почвы. Листья поэтому минерализуются, что нарушает их нормальную работу. Особенно сильна минерализация листы наших лиственных пород и у хвойных — у лиственницы, которая, как уже сказано выше, имеет опадающую хвою. Так, в хвое сосны накапливается к осени всего лишь 1,5% золы от сухого веса хвои, а у лиственницы 2,5%.

Наблюдениями установлено, что перед листопадом из листы происходит отток в ствол азотистых веществ, а также растворов ценных минеральных солей (фосфор, калий), которые затем потребляются растением зимой или же весной (наряду с другими запасными веществами) для построения новых органов — листы, ветвей или цветков и т. д.

Таким образом листопад представляет собой сложное биологическое явление, исторически сложившееся в процессе приспособления растения к ритмически меняющимся условиям существования.

При ослаблении жизненных процессов в листе во время, предшествующее его опадению, происходит разрушение пигментов и первым из них — хлорофилла. Долгие сохраняются более стойкие

пигменты — каротин и ксантофилл. Разрушение пигментов обуславливает изменение в окраске листьев.

При понижении температуры, затухании жизнедеятельности листа, происходит увеличение количества антоциана в клеточном соке тканей листа, что обуславливает багряную окраску листьев.

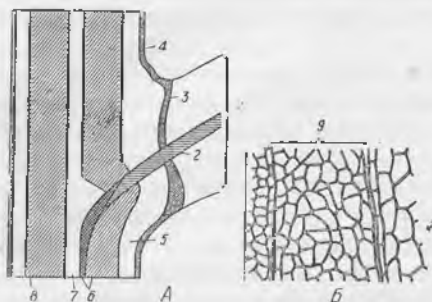


Рис. 359. А — схема продольного разреза ветки с основанием листа ореха серого (*Juglans cinerea*) в пору листопада; Б — часть поперечного разреза через отделительный слой.

1 — черешок листа, 2 — проводящий пучок, 3 — отделительный слой, 4 — перидерма, 5 — юра, 6 — листовая жилка, 7 — сердцевина, 8 — древесина, 9 — отделительный слой.

Опадающий лист перед опадением становится желтым, красным или бурым, так как хлорофильные зерна в нем разрушаются. Опадающий лист в большинстве случаев целиком отделяется от стебля, оставляя на нем рубец.

Ко времени осеннего листопада деревьев наших лиственных лесов между основанием листа и местом его прикрепления к стеблю образуется особая вторичная меристема, так называемый отделительный, или разьединяющий, слой клеток (или слой разьединения) (рис. 359). Он образуется у основания листа и состоит из живых тонкостенных паренхимных клеток в виде хорошо заметной поперечной пластинки. Отделительный слой может закладываться или в начале развития листа при разворачивании из почки или, чаще, незадолго до времени опадения листа. При своем образовании отделительный слой захватывает клетки кожицы, паренхимы листа, живые клетки проводящих пучков. К концу его формирования образуется несколько слоев клеток отделительного слоя. Клетки слоя имеют обычно целлюлозные стенки, иногда опробковывают. Ко времени листопада, межклетное вещество срединных пластинок претерпевает изменение и становится студенистым, клетки в центре отделительного слоя округляются, разьединяются, и лист при малейшем механическом воздействии может легко отпасть. Место прикрепления листа к стеблю зарубцовывается, проводящие сосуды закупориваются тиллами. Наружная поверхность стенок клеток, обнажившаяся после опадения листа на месте его бывшего прикрепления одревесневает или подвергается опробкованию. Зарубцовыванию обнажившейся после опадения листа поверхности способствует возникновение феллогена ниже отделительного слоя, который образует несколько слоев пробки. В сосудах растения образуются тиллы, решетчатые трубки перестают функционировать и затем растворяются.

Образуемая от листопада подстилка из опавших листьев на поверхности почвы способствует сохранению влаги в почве

и создает условия для деятельности почвенных грибов и бактерий. Благодаря их деятельности отмершие и опавшие листья минерализуются, чем повышается плодородие почвы. Листья, покрывая почву, утепляют ее, задерживая остывание почвы осенью и зимой, защищают корневую систему, корневища, клубни, почки возобновления от воздействия отрицательных температур, способствуют сохранению влаги в почве, создают лучшие условия для набухания, стратификации и прорастания семян и развития сеянцев. Вместе с тем опавшие листья, кроме золы, содержат некоторое количество углеводов, азотистых веществ и другие ценные для растений минеральные соли.

Опавшие листья представляют, таким образом, ценное удобрение. Поэтому сбор опавших листьев и удаление лесной подстилки ухудшает жизненные условия древесных растений и понижает прирост насаждения.

Подготовка растений к зиме, перезимовывание, весеннее распускание и возобновление побегов. Подготовка к зиме у древесных и кустарниковых растений начинается задолго до опадения листвы. Уже к середине лета происходит прекращение роста и закладка зимующих и вегетативных почек (глазков) у деревьев и кустарников умеренного климата. Внутренние части почки защищены от испарения, резких смен температур почечными чешуями, и только немногие из наших растений их не имеют, как барбарис, крушина ломкая, гордовина (*Viburnum lantana*).

Наряду с вегетативными почками происходит закладка и цветочных почек. Они обычно отличаются по своей форме от вегетативных почек. Например, у ивы, яблони, груши, осины они более толстые и только на верхнем конце слегка заострены. Ростовые же почки более узкие, сильно и постепенно заостряющиеся. Цветочные почки, например, у яблони, груши и других, располагаются на укороченных боковых побегах — «плодушках».

Летом закладываются и мужские соцветия-сережки у ольхи, орешника (лещины), не защищенные чешуями. Их женские соцветия закладываются также летом, но они защищены чешуями и становятся заметными лишь весной.

Само дерево способно выносить сильные морозы. Хвойные деревья в Восточной Сибири — даурская лиственница, сибирская ель, сосна противостоят морозам, достигающим — 62°. От резких смен температур и изменения испарения их защищают мощные покровы коры и корки.

Травянистые растения в лесу и мелкие кустарнички и полукустарники защищаются от резких смен температур и от иссушения слоем подстилки из опавших листьев, остатками отмерших листьев, подземным расположением почек возобновления. Зимой, кроме того, они защищены снежным покровом. Под снегом замерзшая с осени почва оттаивает за счет тепла более глубоких ее слоев и только самый верхний горизонт почвы остается мерзлым. Такие условия зимнего существования травянистых растений позволяют

им продолжать в той или иной мере свою жизнедеятельность. И зимой под снегом они продолжают свой рост и развитие. Но и у древесных растений, как выяснено исследованиями советских ученых, в течение зимнего периода жизнедеятельность не прекращается. В почках наших деревьев и кустарников зимой идет процесс дыхания, превращения веществ, деления клеток, образования пыльцы, развития семянпочек в зимующих цветках.

Зимний, а затем и ранневесенний, рост и развитие происходят за счет отлагающихся летом запасов в тканях стеблей растений и в специальных органах: корневищах, клубнях, луковицах. Поэтому растения не нуждаются в свете и вначале рост их мало зависит от внешних условий, составляющих элементы питания для растения.

Таким образом за зимнее время растения подготавливаются к весеннему пробуждению и многие из них находятся в полной к нему готовности еще задолго до наступления весны. Так ветки, срезанные зимой, быстро распускаются в комнатных условиях. На этом основана ранняя выгонка сирени, ландышей и других декоративных растений. Для ускорения процесса пробуждения растения погружают в теплые ванны (30—55°) на 6—12 часов, подвергают действию непрерывного электрического освещения, эфиризации, окулируют дымом и т. д.

В природе весеннее пробуждение древесных растений (у березы, остролистного клена) начинается еще ранее, чем это можно заметить по изменению почек. Оно начинается с сокодвижения, что легко обнаруживается при неглубоком поранении ствола. При сокодвижении из ранки выделяется прозрачная сладковатая жидкость — п а с о к а, представляющая собой раствор ферментированных запасных веществ. В состав пасоки входят сахара, яблочная кислота, белковые вещества и зольные элементы. Сокодвижение происходит в связи с тем, что корни из оттаивающей почвы начинают энергично подавать воду благодаря сосущей силе кроны и корневого давления. Вода растворяет зимние запасные вещества, а образовавшиеся растворы и вода передвигаются по древесине вверх по растению к распускающимся почкам.

Среди наших древесных и кустарниковых растений одними из первых проявляют весеннее пробуждение наши ивы. Сюда относится красная верба, или краснотал (*Salix purpurea*), введенная в культуру, а в природе встречающаяся на юге Европейской части СССР и доходящая в своем распространении до юга Московской области, козья ива, или ива-бредина (*Salix caprea*), широко распространенная в лесах пепельная ива (*Salix cinerea*), часто встречающаяся по сырым местам. Остальные наши ивы цветут позднее.

У этих рано цветущих ив период покоя продолжается до половины января, а затем чешуйка цветочных почек, которая у ив в отличие от близких к ним родов деревьев — тополей и осин, — имеет вид колпачка, в основании трескается и постепенно сдвигается разбухающей внутренней частью почки кверху и, наконец, к половине марта совсем сбрасывается. Следовательно, несмотря на морозы,

рост и развитие почек продолжается в течение зимы. После опадения обнаруживаются еще не развившиеся соцветия в виде пушистых белых шариков на одном растении из мужских цветков, а на другом из женских. Соцветие представляет собой сережку, цветки которой лишены околоцветника и прикрыты чешуей, покрытой

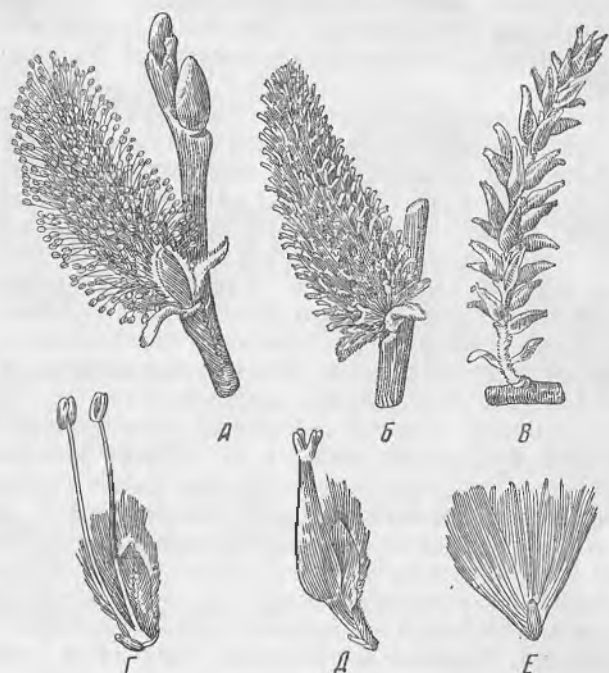


Рис. 360. Ива козья (*Salix caprea*). А — мужская сережка; Б — женская сережка; В — сережка с плодами; Г — тычиночный цветок; Д — пестичный цветок; Е — семя с летучкой.

сверху белыми волосками, что и придает ранней весной еще не распутившемуся соцветию вид белого пушистого шарика («барашки»). При основании чешуек имеются нектарники, ароматный нектар которых, как и обилие пыльцы, привлекает большое число видов насекомых (шмели, обыкновенные и земляные пчелы, бабочки, мухи и др.). Ими обеспечивается перекрестное опыление у ив, как двудомных растений (рис. 360).

Сережки, первоначально маленькие, затем разрастаются, вытягиваются в длину и в марте или в апреле ива цветет, раньше чем распускаются ее листья.

Ранней весной зацветает обычный кустарник наших лесов — лещина, или орешник (*Corylus avellana*). Его цветение начинается, так же как и у ив, задолго до распускания листвы. Но лещина во

многим отличается от ив. Соцветия — и мужские и женские — расположены на одном растении. Орешник — однодомное растение. Мужское соцветие — сережки — можно видеть на орешнике в течение всей зимы. Но они не защищены почечной чешуей, как у ив. Цветки в сережке перезимовывают вполне сформированными и поэтому, как только начнет пригревать солнце, сережки начинают расти, удлиняться, становятся рыхлыми, а стержень гибким. Сережка, удлиняясь, становится повислой и легко колеблется ветром.

Сухая пыльца легко высыпается в большом обилии из треснувших пыльников. До четырех миллионов пылинки производят цветки одной сережки. Это обилие пыльцы дают мужские цветки, состоящие из четырех тычинок (причем каждая тычинка расщепляется на две, почему их кажется восемь). Цветки прикрыты двумя прицветными и одной кроющей чешуей. При тихой солнечной погоде пыльца высыпается на кроющую чешую ниже расположенного цветка и остается здесь до того момента, как разнесет ее поднимающийся ветер. В ветреную погоду высыпавшаяся пыльца немедленно подхватывается и разносится ветром. Орешник — ветроопыляемое растение. Ранее цветение, пока еще не развились листья на орешнике и других древесных и кустарниковых растениях, способствует разносу пыльцы на далекое расстояние.

Женские цветки, в отличие от мужских, скрыты зимой в почке, имеющей форму маленькой шишечки, направленной вверх. Они разрастаются и становятся заметными лишь весной. Пестик цветков состоит из двух плодолистиков с плоской двухгнездной завязью с одной семязачатком в каждом гнезде и с двумя нитевидными красными рыльцами. Каждая цветочная почка включает несколько женских цветков. Красные нитевидные рыльца в виде кисточек выступают весной из почек и поэтому они становятся хорошо отличимыми от вегетативных почек. Цветки по два расположены в пазухе чешуйки и окружены особым покровом из прицветных листьев, которые затем, срастаясь и разрастаясь, образуют плюску, облекающую плод — орех.

Листья у орешника разворачиваются значительно позже цветков, когда мужские сережки отпылят и начнут опадать с ветвей.

В сезонной ритмике роста и развития много особенностей проявляется у травянистых растений. У многолетних травянистых растений покоящиеся почки, так называемые почки возобновления, образуются на корневищах, у основания стеблей, в нижней остающейся живой части побегов, на клубнях и т. д. Внутренние части их почек защищены почечными чешуями, но не бурого, а часто зеленого цвета. Снаружи почки защищены основаниями черешков отмерших листьев, их влагалищ.

Соцветия травянистых растений закладываются осенью или даже летом. Например, у копытня, медуницы, кашубского лютика, зеленчука, осоки волосистой, чистяка, ветреницы, земляники, сочевичника, хохлатки и других растений зачатки цветков уже хорошо

видны в конце лета и осенью. Звездчатка закладывает соцветия зимой. Следовательно, подготовка к зимовке у них происходит задолго до наступления зимы и даже осени.

Уходя под снег со сформировавшимися или едва тропувшимися в рост почками, многие травянистые многолетние растения выхо-

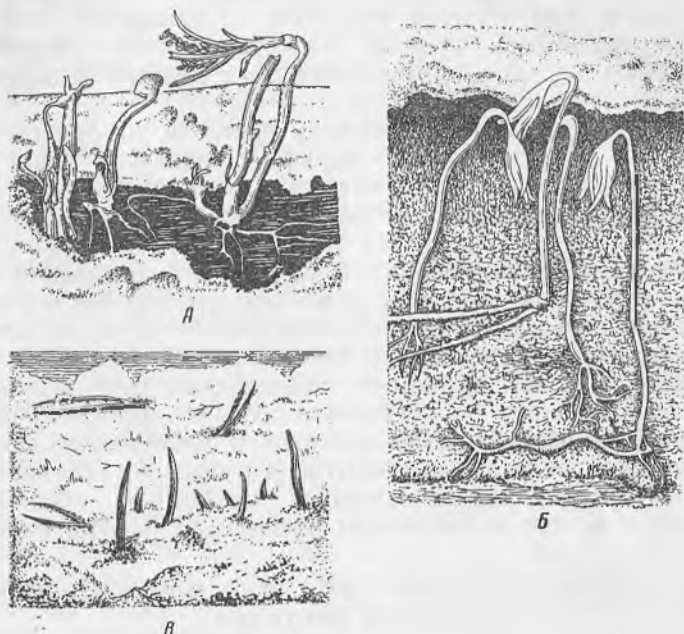


Рис. 361. Подснежное развитие растений:
 А — чистяка (слева) и пролески (справа); Б — ростки ветреницы, пробивающиеся на поверхность почвы под снегом зимой;
 В — позеленевшие листья лука гусиного, пробившиеся сквозь тающий снег.

дят из-под снега ранней весной уже с развернувшимися стеблями, листьями, бутонами. Молодые побеги растений иногда пробиваются сквозь снег. Все это говорит о том, что наши весенние растения находят условия для своего подснежного роста и развития (рис. 361). В основном возможность подснежного роста и развития обуславливается тем, что температура нижних слоев снега и верхних слоев почвы, прикрытых снегом, значительно выше температуры верхних слоев снега и часто бывает близкой к нулю или немного ниже.

Ранней весной, когда еще снег в лесу лежит ровным слоем, под снегом можно обнаружить крупные дугообразные ростки, пролески многолетней (*Mercurialis perennis*), молодые стебли с бутонами медуницы (*Pulmonaria obscura*), чистяка (*Ficaria ranunculoides*).

клубеньки которого начинают прорастать после летнего покоя еще с осени, ветреницы желтой (*Anemone ranunculoides*) (см. рис. 361).

Также и другие виды растений, которые заканчивают свою вегетацию еще в первой трети вегетационного периода, зацветают ранней весной, как различные виды хохлаток (*Corydalis*), голубые пролески (*Scilla*), гусиный лук. Позеленевшие части этих растений (гусиного лука, голубой пролески) пробиваются сквозь снег. Летом же весенние первоцветы остаются совсем незаметными, скрытыми под землей, где расположены их подземные запасающие органы с почками возобновления.

Подснежное развитие и рост этих растений, их раннее появление весной обуславливается наличием запасных питательных веществ в их запасающих органах: корневищах, клубнях, луковицах. За счет превращения уже готовых органических веществ происходит осенью, зимой и ранней весной их рост и развитие.

Особенности структуры растений, как приспособлений к условиям существования, ритмы их развития, ритмическое чередование хода их жизненных процессов в соответствии с периодической сменой времени года, позволяют установить характерные типы организации растений в зависимости от определенных условий жизненной среды, т. е. установить экологические типы растений. В рассмотренных выше примерах структур растений и жизненных циклов развития, растения отличаются друг от друга по своим приспособительным особенностям. Они относятся к различным экологическим типам растений, или к различным жизненным формам растений.

ПОНЯТИЕ ОБ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ТИПАХ, ИЛИ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМАХ, РАСТЕНИЙ

Каждая особь растения обладает определенными им свойственными чертами приспособленности к данным условиям существования. Форма и функция взаимно обусловлены в организме, поэтому внешне эта приспособленность выражается в морфологической структуре растений.

На основании изучения морфологии и приспособительных свойств выделяются группы растений, называемые **жизненными формами**.

К определенной жизненной форме относятся растения, сходные по своей морфологической структуре и приспособительным свойствам, благодаря чему на данном этапе своего исторического развития и в данных условиях, они способны к максимальной продуктивности. Продуктивность жизненной формы следует понимать как проявление способности образовывать живое вещество, т. е. растительную массу, и способности к размножению.

В природе жизненные формы вырабатываются исторически на основе приспособительных процессов, благодаря чему развиваются такие структуры и органы, которые оказываются биологически полезными растению.

На основе теории и методов мичуринской биологии мы можем придать в культуре определенную направленность продуктивности растения в нужную для человека сторону, вызывая и развивая у растений способность к максимальному продуцированию живого вещества определенного качества, заставляя развиваться тот или иной его орган.

Практика изменений растений человеком показывает, что растение может быть сильно преобразовано за счет развития одного какого-либо органа его, в котором заинтересован человек, будь то плоды, семена, запасающие органы вегетативного тела растения, будь то форма цветка, особенно, например, у декоративных растений или все растение целиком, как, например, хлопчатник, культивируемый, как травянистое растение, представляющий собой в природе древесную форму.

Классификация жизненных форм растений. Задача классификации жизненных форм растений состоит в объединении растений по сходству их приспособительных свойств, сложившихся исторически в результате взаимосвязи с условиями существования. Последние представляют собой комплекс отдельных факторов среды (тепло, влага, свойства почвы, минеральные соли и т. д.).

Вопрос классификации жизненных форм еще не может считаться удовлетворительно разрешенным, так как знания для этого еще недостаточны.

Русскими ботаниками — Вильямсом, Пачоским, Высоцким, Казакевичем, Келлером, Алехиным, Сукачевым и др., — а также зарубежными ботаниками — Шимпером, Вармингом, Друде, Раункьером, Дю Рье, Браун Бланке и др. — разработаны различные системы жизненных форм растений.

В экологических классификациях жизненных форм выделяются два направления: эколого-биологическое и эколого-морфологическое.

В. Р. Вильямс (1922) устанавливает жизненные формы на основе различных способов питания растений, определяя их место в жизненных процессах в природе и взаимосвязь между различными группами растений.

По способу питания Вильямс делит растения на две группы: зеленые, или хлорофильные, растения (т. е. фототрофные) и незеленые, бесхлорофильные (т. е. гетеротрофные), из которых он рассматривает группу сапрофитных растений, оставляя в стороне паразитические растения. Фототрофные растения рассматриваются Вильямсом не только со стороны взаимосвязи с условиями физической природы, но и во взаимоотношениях с сапрофитными организмами, с грибами и бактериями аэробными и анаэробными. Жизнедеятельность этих хлорофильных и бесхлорофильных растений взаимообусловлена в едином процессе и связана с физическими условиями среды. Поэтому жизненные формы Вильямса представляют собой неразрывные звенья в едином круговороте жизненных процессов этих столь отличных друг от друга растительных организмов.

Фототрофные растения подразделены Вильямсом на три группы: 1) деревянистые растения, 2) травянистые многолетние растения лугового и лугово-степного типа, надземная часть которых отмирает в конце вегетационного периода, 3) травянистые растения многолетние и однолетние пустынно-степного типа, надземные части которых отмирают в середине вегетационного периода.

Эти три группы жизненных форм Вильямса отличаются между собой не только морфологически, структурой своих органов, но и характером взаимосвязи с бесхлорофильными сапрофитными растениями.

Деревянистые растения в своей жизнедеятельности тесно связаны с грибами. Эта связь двоякого рода. Во-первых, деревянные растения, как береза, сосна, ель, дуб, ольха и другие лесные породы, это — микотрофные организмы. Переработка и всасывание питательных веществ распространенных в почве происходит только благодаря микоризным грибам, развивающим свои мицелии на корневых окончаниях древесных пород. Во-вторых, грибы способны разлагать лесную подстилку и деревянные отмершие части растений в создающейся кислой среде почвы, в которой не могут существовать бактерии. Таким образом грибы разлагают органические вещества и тем самым обогащают почву питательными солями, делая ее более плодородной.

Эти взаимообусловленные жизненные процессы деревянистых растений и грибов приводят к созданию особого, так называемого подзолистого типа почвообразования, свойственного нашим лесам.

Существенное свойство многолетней травянистой растительности луга и луговой степи состоит в неизбежном накоплении в почве мертвых растительных остатков и перегноя. Процесс накопления мертвого растительного вещества в поверхностном слое почвы носит общее название дернового почвообразовательного процесса. Он расчленяется на две стадии: луговую, когда накопление органического вещества происходит в массе почвы, и болотную, когда то же накопление происходит выше поверхности почвы, т. е. когда происходит отложение торфа.

Среди многолетней травянистой растительности Вильямс различает по способу питания три основные группы растений: автотрофные, микотрофные и бобовые. Среди автотрофных луговых трав основную роль в сложении растительного покрова играют злаки: длиннокорневищные, рыхлокустовые, дерновинные и плотнокустовые. Длиннокорневищные злаки (например, пырей — *Agropyrum repens*) характерны для начальных стадий развития дерново-подзолистого типа почвообразования, когда почва отличается рыхлостью и хорошей аэрацией. Их сменяют рыхлокустовые (например, луговая овсяница — *Festuca pratensis*) и дерновинные злаки (например, типчак — *Festuca ovina*), когда богатая гумусом почва более уплотняется, а степень ее аэрации уменьшается.

При развитии рыхлокустовых злаков, пока в массе почвы еще

не накопилось большого количества органического вещества, растения пользуются обильной минеральной и азотной пищей в силу того, что в почве преобладает процесс разложения органического вещества бактериями, живущими при доступе кислорода воздуха (аэробнозис) так называемыми аэробными бактериями.

Эти процессы составляют первую луговую стадию дернового почвообразования.

В. Р. Вильямс указывает, что в ходе этого процесса смен одних злаков другими, происходит восстановление почвенной структуры и плодородия почвы. В степных районах этот процесс происходит естественным путем на залежах и перелогах. Он складывается из следующих стадий: 1) бурьянный перелог, 2) пырейный перелог, 3) тонконоговый перелог, 4) типцовый и типчаковый перелог, 5) ковыльная степь. Появление на залежи ковыльной степи показывает, что плодородие почвы восстановилось и распаханная ранее ковыльная степь теперь снова в течение нескольких лет способна давать высокие урожаи хлебных растений, особенно яровых сортов твердой пшеницы и проса.

В природе этот процесс восстановления на перелогах плодородия почвы происходит в течение 15—20 лет. В. Р. Вильямс показал, что того же эффекта можно добиться в культуре в течение трех лет одновременным и совместным посевом рыхлокустовых злаков и многолетних бобовых. На этом основана травопольная система земледелия В. Р. Вильямса.

При последующем накоплении органического вещества происходит ухудшение аэрации. Основную роль в растительном покрове начинают играть плотнокустовые злаки (как, например, белоус — *Nardus stricta*) с микотрофным питанием. Это указывает на кислую почвенную среду, что в дальнейшем влечет за собой заболачивание и появление лугово-болотных осок, накопление торфа. Почвообразовательный процесс переходит в болотную стадию.

В создавшихся условиях в почве могут существовать только бактерии, живущие без доступа воздуха, так называемые анаэробные бактерии.

Большое количество органических остатков остается неразрушенным. Под влиянием анаэробнозиса усвояемые соединения пищи зеленых растений или разрушаются (нитраты), или переходят в бескислородные соединения (фосфора, серы), которые не усваиваются зелеными растениями. Их жизнедеятельность не может протекать из-за азотного, фосфорного и серного голода.

Эти отрицательные свойства почвы устраняются системой культурной обработки, основное назначение которой состоит в том, чтобы пропустить воздух во всю массу почвы луга и сделать тем самым возможной деятельность аэробных бактерий.

Жизнедеятельность трех основных типов фототрофных растений — деревянистых растений, пустынно-степных и лугово-степных трав — развивается в определенных климатических условиях, где главную роль играет влажность и почвенная среда. В результате

жизнедеятельности растений почвенная среда и климатические условия изменяются, что вызывает смену и последовательное замещение одних типов растительности другими: пустынно-степная сменяется лугово-степной, а последняя лесной и болотной.

Система жизненных форм Вильямса основана на одной из сторон биологии растения: способе питания. Поэтому она может быть по своему направлению объединена с системами эколого-биологического характера. Но система жизненных форм Вильямса среди подобного рода систем отличается не только шириной охвата, но и динамичностью. Она основана на идее развития. В этом ее главная особенность. Поэтому она может быть названа системой, в отличие от нижеприводимых классификаций жизненных форм. Эти последние не имеют в своей основе идеи развития, а поэтому они формальны, как, например, система Раункиера, и могут быть названы лишь искусственными классификациями, а не системами, в основе которых должна лежать идея развития, т. е. генетический принцип.

Эколого-биологический характер имеет классификация жизненных форм елового леса, предложенная В. Н. Сукачевым. Он устанавливает следующие жизненные формы.

1. Теневыносливые микотрофные растения (ель, пихта).
2. Длиннокорневишные микотрофные растения теневого типа (кислица — *Oxalis acetosella*, майник — *Majanthemum bifolium*, цирцея — *Circaea alpina*, кочедыжник — *Dryopteris Linnaeana* и др.).
3. Длиннокорневишные микотрофные травянистые растения с листьями брусничного типа (грушанки — *Pirola*).
4. Злаковидные и другие зимнезеленые растения затененных местообитаний (ожига — *Luzula pilosa*, вероника — *Veronica officinalis* и др.).
5. Травы с клейстогамными цветками затененных местообитаний (фиалка теневая — *Viola umbrosa*, кислица — *Oxalis* и др.).
6. Вечнозеленые микрофильные микотрофные травы (ликоподий — *Lycopodium annotinum*).
7. Зимнезеленые микотрофные кустарнички (брусника — *Vaccinium vitis idaea*, линнея — *Linnaea borealis* и др.).
8. Летнезеленые кустарнички (черника — *Vaccinium myrtillus*).
9. Полусапрофиты (орхидные: калипсо — *Calypso bulbosa*, рудера — *Goodyera repens*).
10. Сапрофиты (орхидные: эпипогон — *Epipogon aphyllus*, кораллориза — *Corallorhiza trifida*, грибы).
11. Полупаразиты (иван-да-марья — *Melampyrum*).
12. Лесные мхи.

Эта классификация жизненных форм дает возможность видеть основные приспособительные формы растений, выработавшиеся в своеобразных условиях елового леса (затененность, обилие влаги, кислая среда почвы, большое количество органических остатков, слабая минерализация почвы).

Из классификаций жизненных форм на эколого-морфологической основе выделяется своей последовательностью и стройностью классификация, составленная датским ботаником Раункьером (1905). Его классификация основана на анализе приспособлений к выживанию в неблагоприятное время года для жизнедеятельности растений (сухость воздуха и низкая температура зимнего времени, сухость воздуха и высокая температура лета). Показателем такого рода приспособительной структуры Раункьер считает защищенность и расположение на растении его органов возобновления, т. е. почек возобновления. На этой основе Раункьер различает 5 групп жизненных форм (он называет их биологическими типами) (рис. 362).

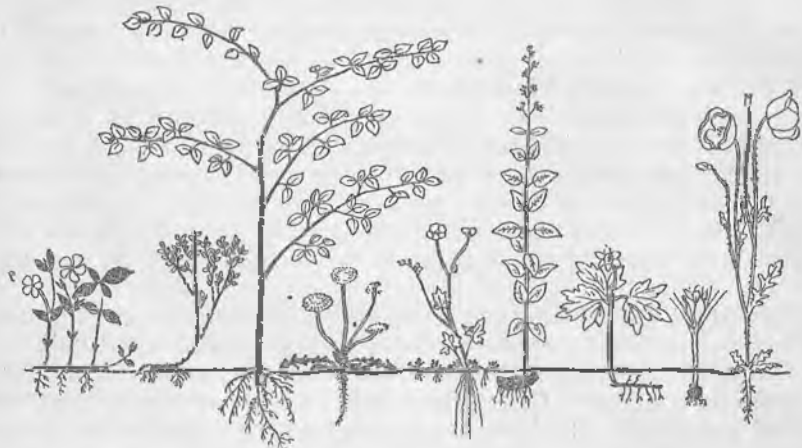


Рис. 362. Жизненные формы. Слева направо: два хамефита, фанерофит, три гемикриптофита, два геофита, терофит. Перезимовывающие части растений на рисунке зачернены, отмирающие на зиму — не зачернены.

К первым четырем группам относятся растения, многократно цветущие и плодоносящие в своей индивидуальной жизни, к 5-й группе относятся растения, один раз цветущие и плодоносящие в своей жизни, после чего все растение отмирает.

А. Растения, многократно цветущие и плодоносящие

1. **Фанерофиты**¹. Деревья, кустарники и лианы; растения деревянистые с неотмирающим на зиму стеблем; почки возобновления расположены высоко над поверхностью почвы: липа, береза, ольха, клен, лещина, жимолость, вишня, яблоня, смородина, калина, сосна, ель, пихта, лиственница, можжевельник и др. По высоте они подразделяются на низкие — от 25 см до 8 м; средней высоты от 8 м до 30 м; высокие выше 30 м.

¹ От греческого «фанерос» — явный, открытый, «фитон» — растение.

Из лиан с деревянистым стеблем к фанерофитам относятся: виноград, виноградовник (ампелопсис), актинидия, каприфоль (жимо-лость вьющаяся) и др.

Деревья и кустарники подразделяются далее на вечнозеленые (самшит — *Vuxus*) и листопадные, с почками возобновления, защищенными и незащищенными почечными чешуями (сирень).

У относящихся сюда же наших пустынных безлистных деревьев, деревьев и кустарников, как то — саксаул (*Arthrophytum*), джузгун (*Calligonum*), древесные солянки (*Salsola*), ветви, выросшие за лето, не сохраняются целиком, а в конечной своей части опадают (веткопад) (см. рис. 201).

К фанерофитам относятся и полукустарники, у которых ежегодно образуется и отмирает цветоносный побег, а вегетативный побег многолетен, как у пустынных и степных полыней (*Artemisia*), у ракитника (*Cytisus*) и др.

2. Хамефиты¹. Приземные травянистые растения, а также низкие или, стелющиеся кустарнички, побеги которых не отмирают на зиму. Почки возобновления этих растений расположены на побегах, едва возвышающихся над поверхностью почвы, благодаря чему они находятся в более теплом слое воздуха (нагреваемом теплом, излучаемым поверхностью почвы); зимой, кроме того, защищаются снежным покровом, а также покровом из отмерших листьев.

Хамефиты — типичные растения высокогорных областей (альпийские лужайки, высокогорные степи, высокогорные пустыни), тундры, лугов, а также жарких и сухих, часто засоленных, пустынь. Встречаются они и в лесах. Сюда относятся: а) из травянистых растений: очиток ядовитый (*Sedum acre*), звездчатка (*Stellaria*), ясколка (*Cerastium*), зеленчук (*Galeobdolon luteum*) и др.; б) из кустарничков: тимьян (*Thymus*), водяника (*Empetrum nigrum*), толокнянка (*Arctostaphylos uva ursi*), брусника (*Vaccinium vitis idaea*), линнея (*Linnaea borealis*); в) из подушковидных растений камнеломки (*Saxifraga*), различные виды очитка (*Sedum*).

3. Гемикриптофиты². Полускрытые растения, травянистые. Почки возобновления и перезимовывающие органы находятся у поверхности почвы, под защитой остатков отмерших вегетативных частей растений, а зимой, кроме того, и снега.

Благодаря расположению близко к поверхности почвы почки возобновления находятся в условиях более умеренного теплового режима.

Среди гемикриптофитов различают:

а) дерновинные растения: злаки — овсяница (*Festuca ovina*, *F. sulcata*), ковыль (*Stipa*), щучка (*Deschampsia caespitosa*). полевица обыкновенная (*Agrostis vulgaris*); осоки — осока дерновинная (*Carex caespitosa*); ситниковые — ожига волосистая (*Luzula pilosa*);

¹ От греческих слов «хамай» — приземный, «фитон» — растение, т. е. приземные растения.

² От греческих слов «геми» — наполовину, «крипто» — скрываю, «фитон» — растение, т. е. полускрытые растения.

б) розеточные бесстебельные (с недоразвитым стеблем): примула (*Primula*), земляника (*Fragaria*), одуванчик (*Taraxacum*);

в) стеблелистные (с развитым стеблем, или осевые): лютики (*Ranunculus*), герань (*Geranium*), люцерна (*Medicago*) и многие другие травы;

г) с выходящим травянистым стеблем: выюнок (*Convolvulus*), хмель (*Humulus Lupulus*) и др.;

д) с лежащими укореняющимися побегами: клевер ползучий (*Trifolium repens*), лютик ползучий (*Ranunculus repens*) и др.

4. К р и п т о ф и т ы ¹. Скрытые растения, травянистые. Почки возобновления находятся на подземных побегах, или корнях в почве либо, у водных растений, под поверхностью воды (у плавающих растений), или на дне водоема.

Наземные побеги зимой отмирают. Среди криптофитов различают геофильные растения и гидрофильные растения.

У геофильных растений, или геофитов, почки возобновления находятся под поверхностью почвы. Сюда относятся:

а) корневищные геофиты²: пырей (*Agropyrum repens*), тростник (*Phragmites communis*), ирис (*Iris pseudacorus*), цикута (*Cicuta virosa*) и др.;

б) луковичные геофиты: с пленчатой луковицей — лук (*Allium*), галантус (*Galanthus*), тюльпан (*Tulipa*) и др., с чешуйчатой луковицей — лилия (*Lilium candidum*, *Lilium martagon*) и др.;

в) клубневые побеговые геофиты: с клубнями на плагиотропных побегах — арум (*Arum maculatum*), картофель (*Solanum tuberosum*); с клубнями на ортотропных побегах — лютик клубневой (*Ranunculus bulbosus*) и др.;

г) клубневые корневые геофиты: чистяк (*Ranunculus Ficaria*), ятрышник (*Orchis militaris*) и др.;

д) корнеплоды: свекла (*Beta vulgaris*) фитолака (*Phytolacca*), морковь (*Daucus carota*), петрушка (*Petroselinum*); сельдерея (*Apium graveolens*).

У гидрофильных растений, или гидрофитов, почки возобновления находятся под поверхностью воды (в воде у плавающих, на дне водоема — у корневых). Сюда относятся:

а) плавающие в воде: водяной лютик (*Ceratophyllum*), пузырчатка (*Aldrovanda vesiculosa*) и др.;

б) корневые гидрофиты: нимфея (*Nymphaea*), водяная сосенка (*Hippuris*), рдесты (*Potamogeton*).

Иногда растения болот выделяют в особую группу под названием гелофитов.

¹ От греческих слов «крипто» — скрываю, «фитон» — растение, т. е. скрытые растения.

² От греческих слов «гео» — земля, «фитон» — растение, т. е. скрытые в почве.

Б. Растения, один раз в своей жизни цветущие и плодоносящие, после чего всё растение отмирает

5. Терофиты¹. Растения без почек возобновления (после плодоношения отмирают нацело подземные и надземные органы).

Неблагоприятный период для вегетации переносится у однолетних растений в состоянии плодов и семян, а у двухлетних и многолетних терофитов в вегетативном состоянии. Сюда относятся:

а) настоящие терофиты-однолетники (яровые): мак (*Paraver somniferum*), пшеница яровая (*Triticum vulgare*, сорта *T. durum*), овес (*Avena sativa*) и др.

Однолетники различных видов растений очень характерны для пустынно-степной флоры (юг СССР, пустыни Средней Азии и районов Закавказья). Этим однолетним растениям, часто незначительного роста, свойствен обычно короткий период вегетации. Эти растения выделены в особую группу среди однолетников под названием эфемеров;

б) терофиты двухлетние: озимые пшеницы (*T. vulgare* сорта), рожь (*Secale cereale*);

в) терофиты многолетние, живущие от 10 до 100 и более (до 400 лет) — агавы (*Agave americana*), пальма корифа (*Corypha*), фукройя (*Fouquieria*).

Основоположник советской экологии растений акад. Б. А. Келлер считает, что систему жизненных форм надо создавать на основе двух совместных признаков: 1) по экологическим свойствам и 2) по принадлежности к определенному классу, семейству и часто роду растения. Иначе говоря, экология растений при разработке систем жизненных форм и систематика растений при разработке филогенетических систем в будущей своей работе должны идти общими путями.

Практическая значимость учения о жизненных формах особенно велика при введении в культуру растений природной формы. Эколого-морфологический анализ дает возможность оценить растение со стороны его приспособительной структуры, а значит и со стороны требований к условиям культуры.

Исходя из этого, мы можем воздействовать на растение с целью его преобразования, соответственно нашим потребностям. Об этом говорит практическая деятельность человека по созданию культурных растений, которые настолько им изменены, что установление непосредственных родственных связей с растениями природной флоры представляется часто затруднительным или даже невозможным.

¹ От греческих слов «терос» — лето, «фитон» — растение.

НАПРАВЛЕННОЕ ИЗМЕНЕНИЕ РАСТЕНИЙ

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ И МЕТОДЫ НАПРАВЛЕННОГО ИЗМЕНЕНИЯ РАСТЕНИЙ

И. В. Мичурин свою жизнь посвятил раскрытию закономерностей роста и развития растений с целью их направленного изменения и получения новых форм растений в соответствии, как он говорил, с социалистическим заказом, т. е. в соответствии с потребностями нового социалистического общества. Он писал, что «использование растений в том виде, как они есть в природе, может принести мало пользы. И надо улучшать, перестраивать, наделять полезными качествами, уничтожать их отрицательные свойства»¹.

Успех работ И. В. Мичурина обусловлен тем, что он глубоко знал биологию развития растительных организмов и закономерности явлений наследственности и ее изменчивости. В своих работах он исходил из того принципиального положения, что всякое растение имеет способность изменяться в своем строении, приспосабливаясь к новой среде в ранних стадиях своего существования, и эта способность начинает проявляться в большей мере с первых дней после всхода из семени, затем слабеет и постепенно исчезает. Но для того, чтобы растение поддавалось воздействию новых условий, необходимо «выбить» данную форму из ее привычной колеи развития, потушить, расшатать его сложившуюся исторически консервативную наследственность.

Организм с расшатанной наследственностью становится более отзывчивым на новые условия существования и легче к ним приспособляется. Это дает возможность путем воздействия новых условий создавать новые организмы с нужными свойствами и качествами в соответствии с нашими потребностями.

Расшатывание наследственности можно получать:

1) путем скрещивания, в особенности форм, резко различающихся по месту своего обитания или происхождения;

¹ И. В. Мичурин, Соч., т. I, Сельхозгиз, 1948, стр. 17—18.

2) путем прививки, т. е. сращивания тканей растений разных пород;

3) путем воздействия в определенные моменты прохождения тех или иных процессов развития организма условиями внешней среды.

Половая гибридизация (скрещивание). Половой процесс представляет собой могучий фактор, обогащающий наследственную основу растения и, одновременно, способность к изменчивости и приспособлению к разнообразным условиям существования растений. Условия существования, воздействуя на организм, придают направленность процессу изменчивости, вызывая со стороны организма изменения его наследственности, адекватные этим условиям. В этом смысле надо понимать тезис Т. Д. Лысенко, что *«организм и необходимые для его жизни условия представляют единство»*¹ и, что *«изменение наследственности любого свойства адекватно, соответственно воздействию условий внешней среды»*².

Новые изменения развиваются от поколения к поколению под воздействием условий существования и в связи с ними. Вместе с тем свойства и признаки растений, сложившиеся в предшествующих поколениях, обладают в той или иной степени устойчивостью. В устойчивости требований организма к условиям существования и состоит консерватизм наследственности. Растительные организмы, благодаря консерватизму своей наследственности (по Т. Д. Лысенко), из варьирующей, колеблющейся среды упорно и настойчиво избирают только то, что нужно для тех или иных протекающих процессов. Изменение природы организма и отдельных его свойств и признаков идет в той или иной мере вынужденно. Изменить природу организма можно путем изменения типа ассимиляции, типа обмена веществ.

Посредством умелого скрещивания, т. е. гибридизации, можно изменить привычные требования организма к условиям среды, т. е. изменить наследственную основу организма.

И. В. Мичурин создал учение о гибридизации, показав на практике неисчерпаемые возможности направленного изменения растений и получения новых сортов путем умелого применения гибридизации.

Основы мичуринской теории гибридизации особенно ярко выявляются в применении Мичуриным метода отдаленной гибридизации при создании новых форм.

И. В. Мичурин исходил из того положения, что чем дальше отстоят друг от друга пары скрещиваемых растений-производителей по месту их родины и условиям их среды, тем легче приспособляются к условиям среды в данной местности гибридные семена. Это находит объяснение в том, что наследственно переданные свойства отца или матери и их ближайших родичей, не встречая привычных для них, как на родине, условий среды, не будут в со-

¹ Т. Д. Лысенко, Агробиология, изд. 4-е, Сельхозгиз, 1948, стр. 629.

² Там же, стр. 498.

стоянии слишком сильно преобладать в передаче этих свойств гибриду.

Своими работами И. В. Мичурин показал, что из скрещиваемых пар большее влияние на гибридные растения оказывают те из них, которые, во-первых, относятся к старому, давно сформировавшемуся сорту в данной местности, и наиболее приспособлены к ее условиям и, во-вторых, представлены взрослым, хорошо развитым

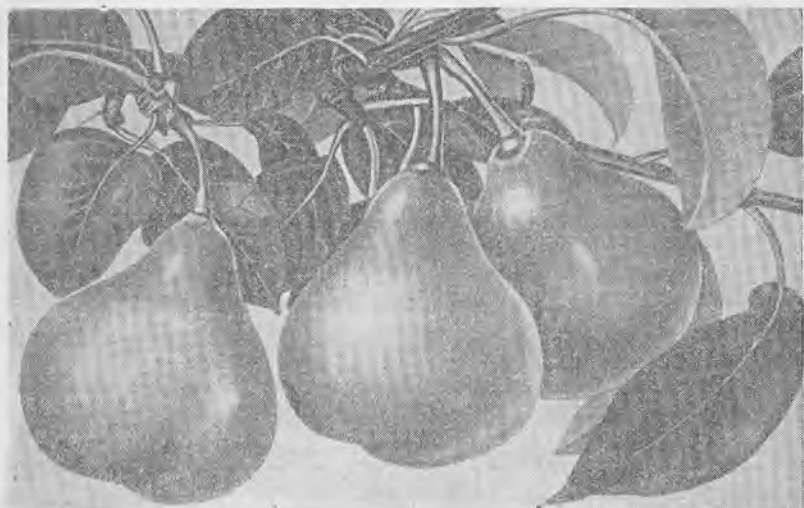


Рис. 363. Груша «Толстобежка» (груша уссурийская, оплодотворенная пыльцой «Бере рояль»).

корнесобственным растением, цветки которого, взятые для скрещивания, ближе расположены к стволу, т. е. наиболее обеспечены питательными веществами.

Исходя из этого, И. В. Мичурин поставил перед собой задачу вывести новый сорт груши для умеренной зоны со вкусом плода, свойственным южным грушам, выносливый к суровым зимним условиям, но отличающийся лежкостью после снятия с дерева.

Для выполнения этой задачи И. В. Мичурин берет пыльцу от груши «Бере рояль» или «Рояль зимний» с нежными плодами, свойственными растению теплого климата. Этот сорт созревает позднее других и долго сохраняется в зимнее время. Для скрещивания в качестве матери им выбирается дикая уссурийская груша. Местная дикая груша не взята И. В. Мичуриным потому, что она очень хорошо приспособлена к условиям местного климата и потому ее свойства слишком сильно проявились бы в гибриде и подавили бы ценные свойства груши «Бере рояль». Кроме того, дикая уссурийская груша в своем родстве от груши «Бере рояль» стоит дальше, нежели местная дикая груша.

Чтобы ослабить влияние дикой уссурийской груши в гибридах, И. В. Мичурин взял в качестве материнского растения молодое, первый раз цветущее деревцо груши уссурийской, так как деревца диких видов более старшего возраста при скрещивании с культурными сортами проявляют слишком сильную способность передачи своих свойств гибридам.

Весной 1904 года получены всходы гибридных семян. Из выращенных пяти семян два семени дали мелкие невкусные плоды летнего созревания, штамбы их сильно страдали от солнечных ожогов.

Третий сеянец, отличавшийся особенно толстыми побегами и названный И. В. Мичуриным «Толстобержкой» (рис. 363), дал прекрасные вкусные плоды, сохраняющиеся в лежке до января, но качество плодов этого сорта — как вкус, так и лежкость, — развивались лишь постепенно в последующие годы. Четвертый сеянец в 1912 г. дал впервые плоды крупной величины, испещренные красными пятнами по зеленому фону окраски, хорошего вкуса, осеннего созревания. Этот сорт назван Мичуриным «Раковкой». Пятый сеянец — «Бере зимняя Мичурина» — удачно соединил и в свойствах дерева, и в качестве своих плодов достоинства обоих растений производителей.

На дереве этого сорта даже при морозе в — 36°С особых повреждений не было, а штамб его совершенно не страдал от солнечных ожогов.

Из всех работ по отдаленной гибридизации И. В. Мичурин делает вывод, что организм каждого семени гибрида есть сумма, а слагаемые ее — признаки родителей-производителей плюс влияние факторов окружающей среды. Все эти условия бесконечно меняются, а потому от скрещивания одних и тех же пар родителей не только в разное время получают разные формы гибридов, но и из отдельных семян одного и того же плода получают гибриды совершенно разные по своим свойствам.

Поэтому И. В. Мичурин выращивал и воспитывал полученные гибриды из поколения в поколение в тех условиях, приспособленность к которым требуется вырабатывать и закреплять у новых выводимых форм, или сортов, растений. Гибридизация в работах И. В. Мичурина по выведению новых сортов растений обязательно сочетается с воспитанием гибридов, а при выборе родительских пар учитываются не только свойства, родство, но и условия, которые требует растение для их проявления.

Направляя путем воспитания индивидуальное развитие организма в определенную сторону, мы тем самым можем управлять эволюцией, т. е. изменять наследственные свойства организма в желаемом направлении.

Развивая далее теорию гибридизации и направленного воспитания растений, как метод сознательного получения новых сортов растений, И. В. Мичурин разработал ряд положений и методов, касающихся отдаленных (межвидовых и межродовых) скрещива-

ний. Он установил, что: 1) межвидовое скрещивание гораздо легче удастся, когда в качестве материнского производителя взято растение не чистого вида, а молодого гибрида в первом его цветении; 2) скрещивание хорошо удается с применением приема «предварительного вегетативного сближения», который заключается в том, что черенки однолетнего возраста гибридных сеянцев растений,

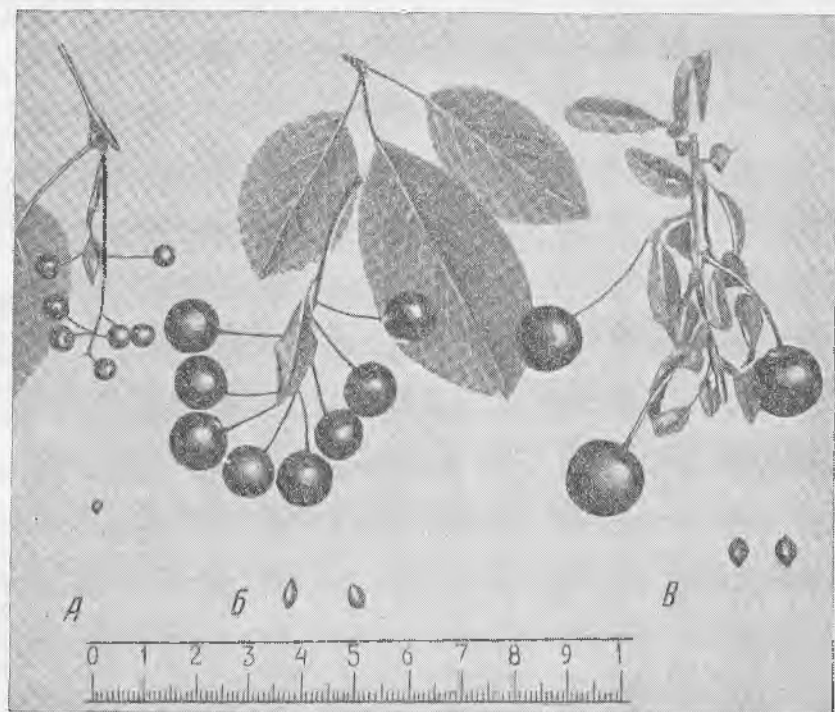


Рис. 364. «Церападус Мичурина». Производители «Церападуса»: А — японская черемуха (мужской производитель «Церападусов»); Б — «Церападус» № 1, В — вишня «Идеал» (один из женских производителей «Церападусов»).

избранных для скрещивания, прививаются копулировкой к ветвям кроны взрослого дерева другого вида или рода, с которым имеется в виду скрестить гибридные растения, например, груша на яблоню, рябина на грушу, айва на грушу, миндаль, абрикос или персик на сливу и т. д. Привитый черенок до поры цветения в отношении питания находится под воздействием подвоя, что облегчает возможность последующего затем скрещивания. Применяя это положение И. В. Мичурин получил гибриды: 1) от скрещивания рябины с грушей; 2) от вишни «Идеал» (мать) с японской черемухой (отец) — межвидовой гибрид «Церападус» («Cerasus — вишня, Padus — черемуха, откуда название Cera^{pa}du^s — вишне-черемуха)

(рис. 364); 3) от «Владимирской» вишни (мать) и черешни «Винклера белой» (отец) — гибрид вишня «Краса севера»; 4) от монгольского миндаля (мать) с американским диким персиком Давида (отец) — гибрид миндаль «Посредник».

При скрещивании И. В. Мичурин применял разработанный им метод опыления смесью пыльцы, позволяющий осуществлять ряд отдаленных скрещиваний растений, которые при обычном способе опыления не скрещиваются. Очень небольшая примесь к пыльце чужого вида пыльцы материнского производителя, по мнению И. В. Мичурина, способствовала лучшему раздражению маточных рылец персиков и принятию им чужой пыльцы, в особенности, если рыльце несколько сложного строения, а не одного, как у косточковых видов плодовых растений.

Смесь пыльцы обладает большой оплодотворяющей способностью. Так опыленные И. В. Мичуриным цветки «Антоновки шафранной» смесью пыльцы различных плодовых и ягодных растений дали 100% завязывания.

При помощи метода опыления смесью пыльцы происходит скрещивание между родами и видами растений, нескрещивающихся в отдельности. Так американская песчаная вишня, опыленная в отдельности абрикосом и персиком, не давала гибридов, а опыленная смесью пыльцы абрикоса и персика дала гибриды, уклоняющиеся в сторону персика. Черненко получил гибриды между грушей и яблоней, опылив грушу «Тонковетку» смешанной пыльцой с нескольких сортов яблони.

Большое влияние на половой процесс у растений оказывает количество пыльцы, попадающей на рыльце, и соотношение полов в потомстве. Так при опылении дремы белой (*Melandrium album*, из гвоздичных) нормальным количеством пыльцы образуется больше женских растений. Уменьшение количества пыльцы способствовало увеличению числа мужских растений в потомстве. При увеличении количества пыльцы с 400 зерен до 2500 уменьшилось число мужских растений с 50% до 32% общего числа особей.

Одиночно растущие пыльцевые трубки очень отстают в своем росте от трубок пыльцы, растущих группами. При групповом прорастании пыльцевые трубки, например огурца, превосходили своей длиной в 1½ раза одиночно растущие трубки. Таким образом, количество пыльцы имеет большое значение для хода процесса оплодотворения и отражается на потомстве.

Исследования А. А. Авакяна и других показали, что в потомстве растений, получаемом в результате полового процесса, можно видеть в первом же поколении признаки и свойства нескольких отцовских форм. Это происходит потому, что в оплодотворении участвуют спермии нескольких пыльцевых трубок, проникающих не только в зародышевый мешок, но и в ткань нуцеллуса, где соединяются с его клетками, ассимилируемыми затем зародышем при его развитии. Это явление носит название полиспермии.

Развивая теорию гибридизации, Т. Д. Лысенко разработал тео-

рию об избирательном оплодотворении растений. Т. Д. Лысенко исходит из того положения, что «любой процесс в организме обладает относительной избирательностью к условиям»¹.

У растений появляется выборочность и в процессе оплодотворения. Оно не совершается вследствие случайной встречаемости гамет.

Избирательное оплодотворение обеспечивает большую жизнённость и продуктивность потомства.

На основе теории избирательности в процессе оплодотворения Т. Д. Лысенко разработал успешно применяемый в колхозах метод внутрисортных скрещиваний растений-самоопылителей (пшеница, ячмень, горох, томаты, хлопчатник и др.). Внутрисортное скрещивание обогащает наследственную основу, повышает жизнённость организма и тем самым способствует повышению урожая. Этим доказывается положительная роль скрещивания и отрицательная роль самоопыления.

Все эти данные вскрывают биологическое значение полового процесса и его роль в направленном получении новых форм растений.

Вегетативная гибридизация. И. В. Мичурин доказал возможность получения новых сортов не одним только половым размножением и половой гибридизацией, но и пользуясь для этого способом прививки, путем вегетативной гибридизации. Им установлены закономерности такого взаимного влияния привоя на подвой, которые позволяют сознательно изменять природу прививочных компонентов, управлять процессом взаимного их влияния. Влияние это многообразно.

Влияние привоя и подвоя друг на друга происходит на основе изменения в характере питания, которое особенно сказывается при прививке молодых сортов плодовых деревьев, еще неполностью сформировавшихся. Чрезвычайно податливы к изменению также молодые сеянцы, не вступившие в период плодоношения.

Для получения вегетативных гибридов имеет решающее значение: 1) индивидуальный возраст соединяемых организмов и 2) наследственная стойкость сорта.

И. В. Мичурин установил при прививке, что молодые растения, особенно гибридного происхождения, питаются и ассимилируют органические вещества, вырабатываемые взрослым растением, легче поддаются воздействию со стороны взрослого растения (привоя или подвоя), уподобляясь ему, воспринимая в той или иной мере свойственные ему признаки и свойства.

Прививочные растения в большей степени подвергаются воздействию старого сорта, с установившейся наследственностью, или, особенно, дикого вида растения, как организмов с более стойкой сортовой природой.

Своими работами И. В. Мичурин не только доказал взаимное влияние прививаемых растений, но и разработал теорию вегетатив-

¹ Т. Д. Лысенко, Агробиология, Сельхозгиз, изд. 4-е, 1948, стр. 342.

ной гибридизации, а также методы получения новых сортов способом прививки.

Такие прививки, когда под воздействием прививочного компонента изменяется природа организма в желательном направлении, И. В. Мичурин назвал методом «ментора»¹, как способа, дающего

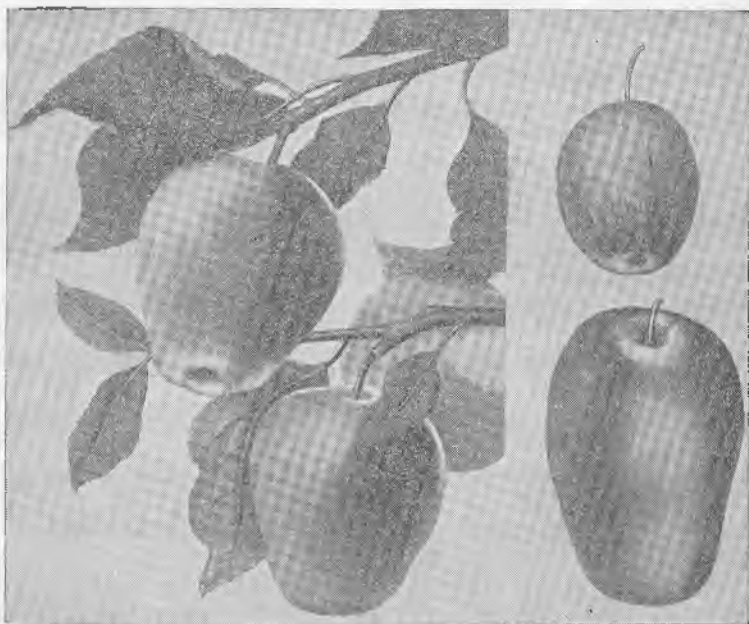


Рис. 365. «Кандиль-китайка» с производителями: слева — «Кандиль-китайка»; справа сверху — «Китайка» (*Pyrus prunifolia*) — мать и ментор-подвой; внизу — «Кандиль синап» (отец).

«...возможность, по желанию оригинатора, частично изменять свойства и качества молодых гибридных сеянцев плодовых деревьев, так сказать, воспитывать их в нужном нам направлении, усиливая и развивая хорошие качества и задерживая, а иногда и совершенно уничтожая наклонности к развитию в них дурных нежелательных свойств»².

Задача изменить свойства и качества молодых сеянцев методом ментора была блестяще разрешена И. В. Мичуриным, когда он создавал новый сорт яблони «Кандиль-китайка» (половой гибрид: отец — «Крымский Кандиль синап», мать — «Китайка», райская яблоня) (рис. 365). Когда гибридные сеянцы начали заметно уклоняться в сторону «Кандиля синапа», И. В. Мичурин окулировал в 1898 году, глазками одного из лучших гибридных сеянцев, крону

¹ От латинского слова «ментор» — воспитатель.

² И. В. Мичурин, Соч., т. I, Сельхозгиз, 1939, стр. 499.

материнского растения на китайской яблоне в целях повторного усиления со стороны матери признаков выносливости у гибридного сеянца. На следующий год на дереве рядом с выросшим из окулированных глазков побеге, он оставил не срезанной большую часть кроны «Китайки», чтобы усилить влияние китайской яблони в привитых молодых гибридах с целью увеличения их выносливости. Это на самом деле блестяще подтвердилось. На этот раз воздействие матери, т. е. «Китайки», на ее же детище, не заставило себя долго ждать. В следующие годы прививки прекрасно развивались, совершенно не страдали от мороза.

Особенно важно оказалось и то, что сеянцы этого гибрида во второй генерации оказались все без исключения выносливыми, т. е. переданное с помощью ментора (в данном примере матери — «Китайки») свойство сохранилось и в потомстве, полученном через высеив семян, т. е. они вели себя как гибриды, полученные с помощью полового скрещивания.

То же можно видеть на примере получения способом прививки сорта «Ренета бергамотного», когда в крону сильного молодого дичка груши И. В. Мичурин привил глазки сеянца яблони своего сорта «Антоновки шестисотграммовой». При первом плодоношении привой дал яблоки, которые по виду и форме напоминали грушу. Это было последствием, как говорит Мичурин, влияния грушевого подвоя на молодой привой сорта, еще не успевшего выработать достаточной устойчивости, это влияние и выразилось в форме смещения признаков яблони с грушей.

Сотрудники Мичурина скрестили полученный сорт «Ренет бергамотный» с яблоней — «Пепин шафранный».

Гибридные сеянцы принесли первые плоды, которые своими признаками напоминали грушу, т. е. вегетативный гибрид — «Ренет бергамотный» — передал свои свойства потомству и при половой гибридизации.

Влияние подвоя на привой доказано И. В. Мичуриным при выведении им сорта «Бельфлер-китайка», когда в качестве ментора был взят «Бельфлер желтый». История выведения этого сорта такова. «Бельфлер желтый» был опылен пылью китайской яблони (райская яблоня). В первый же год (1914 г.) плодоношения гибридов обнаружилось, что на плоды сильное влияние оказала наследственность отца, т. е. китайской яблони. Созревание плодов у гибрида было слишком раннее, способность плодов к лежке недостаточна, а сами плоды были неудовлетворительны по весу и объему. Чтобы ликвидировать эти недостатки, И. В. Мичурин ко второму году плодоношения привил в крону гибридных сеянцев черенок «Бельфлера желтого». Под влиянием действия ментора плоды стали из года в год изменяться. Срок созревания оттянулся более чем на неделю, а способность к лежке увеличилась более чем на полтора месяца. Плоды стали крупнее, а качество зимостойкости сохранилось. (рис. 366).

Роль ментора незаменима также, как указывает И. В. Мичурин,

при воспитании новых гибридных сортов яблонь, для ускорения начала их плодоношения. Способ этот заключается в том, что, если посредством копулировки 6-7-летнему гибриднему сеянцу привить к нижним ветвям кроны, ближе к их основанию, три-четыре черенка, взятые с плодоносящего дерева заведомо урожайного сорта, то сеянец под влиянием привитого на него сорта ментора

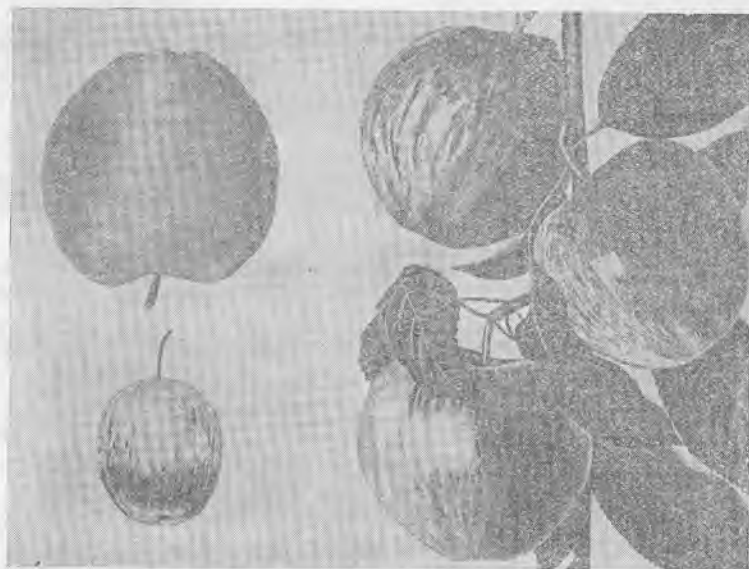


Рис. 366. «Бельфлер-китайка» с производителями: справа — «Бельфлер-китайка», слева внизу — «Китайка» (отец),верху — «Бельфлер желтый» американский (мать, он же ментор).

принесет плоды в следующие два года, а не через 20 лет, как это обычно бывает. Черенки ментора затем удаляются вырезкой, так как иначе влияние свойств привитого сорта может распространиться на качества плодов гибрида. Если же в сорте ментора есть такие качества, которые полезно было бы прибавить к качествам плодов гибрида, то в таком случае привитые части оставляют развиваться и плодоносить в течение первых трех-четырех лет их плодоношения вместе с плодоношением гибрида.

Тот же метод ментора И. В. Мичурин применял для преодоления нескрещиваемости компонентов при отдаленной половой гибридизации. Он назвал его способом вегетативного сближения, благодаря применению которого он получил более ста новых сортов растений.

На основе взаимного влияния привоя и подвоя И. В. Мичурин создал такие прекрасные сорта плодовых, как яблоню «Бельфлер-

китайка», грушеобразную яблоню «Ренет бергамотный» (рис. 367), грушу «Бергамот Новик», вишню «Краса севера» и др.

Теперь имеется уже большое количество фактов вегетативной гибридизации. Замечательные тому примеры приводит Т. Д. Лысенко из опытов с помидорами Авакяна, Глущенко и др.

Желтоплодный помидор «Альбино» был привит на мелкоплод-

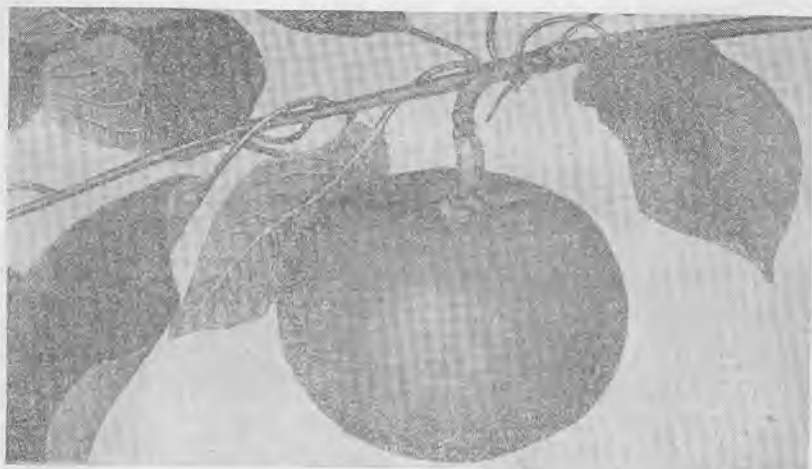


Рис. 367. «Ренет бергамотный».

ный красный подвой «Мексиканский 353». На желтоплодных привоях «Альбино» развивались различные по окраске плоды, в том числе и красные.

Семена, взятые из совершенно красного плода, развивающегося на желтоплодном по своей породе привоя «Альбино», были высеяны в теплице. Отдельные растения, выращенные из этих семян, дали яркочерные плоды, другие — плоды малиновой окраски, третьи — беловато-желтые, как у «Альбино» и, наконец, четвертые плоды — яркожелтые, не сходные ни с одной из родительских форм — ни с привоем, ни с подвоем (рис. 368).

Растения, выращенные из семян желтого с красными полосками плода, полученного на «Альбино», привитом на «Мексиканский 353», дали разные плоды: утерявшие красные полоски, и плоды, которые имеют много розовых полосок.

В этом опыте семенное потомство вегетативного гибрида повело себя так, как нередко ведут себя половые гибриды, т. е. получилось, с одной стороны, расщепление признаков на отцовские и материнские, а с другой стороны — новообразование, появление признаков, которых не было у родителей.

Известны также случаи передачи от привоя к подвою окраски клубней картофеля. При белоклубневом привое и синеклубневом

подвое в опытах получались белые клубни, и, наоборот, синеклубневой привой окрашивал клубни белоклубневого подвоя.

Работы И. В. Мичурина по вегетативным гибридам имеют решающее значение для правильного глубокого понимания и решения вопроса о наследственности.

И. В. Мичурин показал, что путем прививок, когда растение

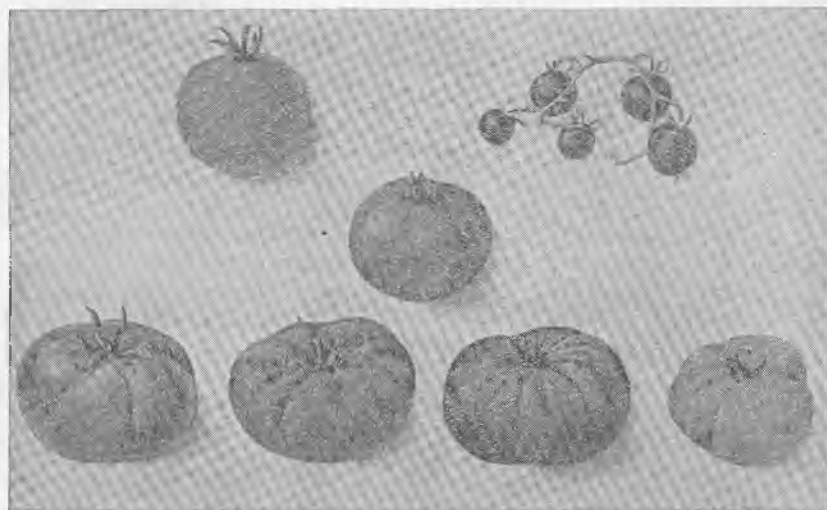


Рис. 368. Вегетативные гибриды томата.

Сверху слева — плод с обычного неприбитого растения томата сорт «Альбино»; справа — плод с неприбитого растения томата «Мексиканский 353». По середине — плод с растения «Альбино», привитого на томат «Мексиканский 353». В нижнем ряду — плоды растений первого семенного поколения вегетативного гибрида «Альбино» (привой и томат «Мексиканский 353» (подвой). Все эти растения — потомство плода, представленного по середине таблицы.

одной породы питается пластическими веществами, вырабатываемыми другой породой, можно получить изменения наследственности организмов и настоящие помеси (гибриды), т. е. организмы со свойствами обеих или нескольких пород, взятых для прививки, что обычно получается при половой гибридизации.

Таким образом при вегетативной гибридизации можно наблюдать те же формы наследственности, как и при гибридизации половой.

Метод получения гибридов через прививки носит название вегетативной гибридизации, а организмы, объединяющие в себе наследственные свойства, участвующих в прививке пород растений, называются вегетативными, или прививочными, гибридами. Вегетативные гибриды получаются не путем полового скрещивания и соединения при взаимной ассимиляции мужских и женских гамет, а путем срашивания при прививке черенков одной

породы растения с другой, когда взаимовлияние одной породы на другую происходит также путем взаимного обмена вещества питания.

Следовательно, изменяя характер обмена веществ, мы можем направленно изменять породу организмов. Этим опровергается хромосомная «теория» наследственности, утверждающая, что только хромосомы являются носителями и передатчиками наследственных качеств организма, независимых ни от влияния внешних условий существования, ни от влияния тела организма на наследственные качества хромосом.

Морганисты связывают изменение наследственности с изменением числа хромосом, что возможно, по их мнению, только при половой гибридизации. Но известны факты, когда в случае вегетативных прививок в гибридном потомстве, выращенном из семян, число хромосом остается неизменным, например, при прививке помидор сорта «Золотая королева» на сорт «Факарацци», а сами растения подвергаются изменению.

Вместе с тем при прививке помидора сорта «Гумберт» на черный паслен число хромосом изменяется (вместо 24 найдено 26 хромосом). Этот факт доказывает, что число хромосом изменяется у растений не путем их обмена при встрече гамет при половом процессе, но вследствие изменения обмена веществ. Хромосомы таким образом возникают и развиваются как любые части клетки, в процессе обмена веществ, что в корне подрывает морганистскую теорию хромосомной наследственности.

Хромосомы не играют той роли, какую приписывают им менделисты-морганисты. Таков вывод из учения о взаимном влиянии привоя и подвоя, учения о менторе И. В. Мичурина для теории наследственности.

Мичуринское учение освобождает практиков растениеводства от случайности в их работе. Оно позволяет заранее предвидеть результаты работ, т. е. вести их направленно и сознательно.

Мичуринское учение разрабатывает глубокие теоретические вопросы путем решения практически важных задач социалистического сельского хозяйства. В этом его сила.

Мичуринская теория наследственности дает нам в руки могучее средство направленного получения новых пород растений. Учение И. В. Мичурина — это основа нашей советской биологии. Оно получило возможность развития только в нашей стране, в стране свободной науки и неограниченных возможностей для творческого труда нового человеческого общества.

Мичуринское учение, развивающееся на принципиально новых основах, основах диалектического материализма, подняло советскую биологию на небывалую высоту.

Направленное изменение растений на основе теории стадийного развития растений Т. Д. Лысенко. Направленное изменение наследственной природы растений на основе теории стадийного развития

растений доказано Т. Д. Лысенко опытом переделки озимых пшениц в яровые. Так при изменении за 5—8 дней до конца привычных для растений условий яровизации ($+2^{\circ} - +3^{\circ}$), соответствующих требований наследственной природы озимой пшеницы, на условия более повышенной температуры ($+16^{\circ} - +18^{\circ}$), которые не соответствуют природе озимой пшеницы, яровизируемые растения проходят стадию яровизации, хотя процесс прохождения затягивается на 10—15 дней.

Если теперь высеять весной один и тот же сорт озимой пшеницы неяровизированными, яровизированными и неояровизированными семенами, то выколются лишь растения, прошедшие предпосевную яровизацию и не выколются совсем растения посева неяровизированными семенами. Из неояровизированных семян растения, «мучаясь», с трудом завершают в поле стадию яровизации и включают в свое развитие новые условия.

Изменением условий яровизации привычное требование к условиям развития у озимой пшеницы было нарушено, как и при повторении посевов весной. От поколения к поколению склонность проходить яровизацию при более повышенных температурах разовьется в требование. Таким образом консервативная природа озимой пшеницы будет направленно изменена и создана новая, адекватная воздействию новых условий существования. «Из условий внешней среды живое тело само себя строит и этим самым себя же изменяет»¹.

На основе этих положений Т. Д. Лысенко своими работами показал возможность превращения в течение 2—3 поколений ряда сортов озимых пшениц («кооператорки», «новокрымки» и др.) в наследственно яровые и, наоборот, т. е. возможность превращения яровых сортов пшениц и ячменя в настоящие озимые (пшеница — «эритроспермум 1160», ячмень — «паллидум»). Таким образом путем воздействия можно достигнуть глубоких и сильных сдвигов в наследственной основе растения, особенно при воздействии на молодой сорт. Так, при превращении старого сорта озимой пшеницы «кооператорка» в яровую форму, морфологические признаки изменяются незначительно. Но при превращении молодого гибридного сорта яровой мягкой пшеницы «эритроспермум 1160» в озимую появляются формы не только с белым остистым колосом, свойственным этому сорту, но в течение 2—3 лет образуются озимые формы, у которых наряду с белыми остистыми колосьями появляются красные остистые и безостные колосья, белые безостные колосья и т. д. Все эти формы относятся к одному и тому же виду — мягкой пшеницы. Но при подзимнем посеве некоторых сортов твердой пшеницы (например, «мелянопус 69»), которая не имеет вообще озимых сортов, происходит настолько глубокое расшатывание наследственной основы этой пшеницы, что в потомстве

¹ Т. Д. Лысенко, Агробиология, изд. 4-е, Сельхозгиз, 1948, стр. 522.

получается большое число разновидностей не твердой пшеницы (*Triticum durum*), а мягкой пшеницы (*Triticum vulgare*), т. е. другого вида пшеницы. Полученные формы можно широко использовать для создания новых сортов пшеницы с определенными полезными для хозяйства свойствами.

Эти опыты показывают, что изменение растений происходит на основе вынужденного ассимилирования ими новых условий, т. е. на основе изменения характера обмена веществ, что изменение наследственности происходит адекватно (соответственно) воздействию измененных условий, и приобретенные под влиянием измененных условий признаки и свойства передаются потомству, т. е. они наследственны.

Путем подбора родительских пар для скрещивания, Т. Д. Лысенко, на основе анализа стадийного развития растений, получил в кратчайший срок (2½ года) новый скороспелый и урожайный сорт пшеницы «лютесценс 1163» для южных районов Одесской области.

Для скрещивания им была взята пшеница «эритроспермум 534/1», обладающая длинной стадией яровизации и быстрой стадией световой. При обычном посеве этот сорт отличается позднеспелостью и малой урожайностью. Но, применяя предпосевную яровизацию, можно получить хороший урожай посевов этого сорта. Этот сорт пшеницы скрещивался с яровыми пшеницами «гирка 0274». Этот последний сорт отличается также позднеспелостью из-за длинной световой стадии, но стадию яровизации он проходит быстро, что его отличает от сорта «эритроспермум 534/1».

Восенне-летние условия района Одесской области создают возможность для быстрого прохождения стадий: яровизации и световой. Поэтому предполагалось, что развитие полученных от скрещивания гибридов должно отличаться быстротой прохождения этих стадий. Опыт подтвердил такое предположение. В результате скрещивания двух позднеспелых сортов и последующего отбора наиболее скороспелых форм был получен новый скороспелый сорт, что и предвиделось на основе предварительного стадийного анализа родительских пар. На основе анализа стадийного развития сортов растений, отбираемых для скрещивания, были выведены новые сорта не только пшениц, но и других культур, например, ячменя и хлопчатника.

На основе анализа стадийного развития картофеля Т. Д. Лысенко был предложен способ летних посадок картофеля на юге (степная зона Украинской ССР, Северного Кавказа, Казахстана и др.). В южных районах за 2—3 года посевов картофель мельчает, становится непригодным в пищу и, как говорят, вырождается. Попытка вывести новый сорт картофеля для юга не давала положительных результатов.

Т. Д. Лысенко, на основе теории стадийного развития, сделал предположение, что вырождение картофеля от поколения к поколению происходит вследствие изменения наследственных свойств

растения под воздействием высоких температур лета, когда происходит образование клубней на юге. Если же на юге сажать картофель не весной, а летом с тем, чтобы период образования клубней приходился на конец лета и начало осени, когда температура воздуха и почвы сильно снижается, то в этих условиях клубни картофеля будут развиваться нормально. Урожай поэтому сильно возрастает, и вырождение картофеля в потомстве не будет иметь места. Колхозами, исходя из этого, были сделаны летние посадки картофеля. Картофель более не мельчал при последующих посевах, отдельные клубни его достигали иногда веса в 1,5—2 кг, а урожай повысился с 1,5—2 т на гектар до 10—12 т.

На основе теории стадийного развития были разработаны агротехнические приемы предпосевной яровизации посевного материала различных сельскохозяйственных растений, как то: хлебных злаков, бобовых, технических растений, овощных. Этим достигается ускоренное развитие растений, что позволяет продвинуть культуру различных растений в районы с коротким летом и способствует созреванию, например, яровых хлебных злаков в засушливых районах до наступления периода иссушающих суховеев.

Таково практическое и теоретическое значение теории стадийного развития растений. Т. Д. Лысенко вошел в историю науки как создатель этой крупнейшей теории в области мичуринской биологии.

МИЧУРИНСКАЯ БИОЛОГИЯ — ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ОСНОВА НАПРАВЛЕННОГО ИЗМЕНЕНИЯ РАСТЕНИЙ.

Человек на заре своей жизни лишь использовал разнообразие видов покрытосеменных растений, находя среди них пищевые растения, а также растения, пригодные для удовлетворения нужд несложного домашнего обихода. Затем человек вступил на путь возделывания ценных для него растений. И это был первый шаг к овладению стихией живой природы. С него начинается история не только возделывания, но и преобразования диких растений в культурные.

Человек достиг в этом отношении больших успехов. С помощью воздействия условий культуры и отбора он преобразил дикие виды растений и вывел целый ряд культурных растений, отличающихся от своих родичей развитием свойств, полезных для человека и иногда ненужных и вредных биологически самому растению (например, махровость). Культурные растения поэтому уже не могли жить самостоятельно без возделывания их человеком. Они стали спутниками его жизни и поэтому не могли, измененные, проникнуть в природную обстановку. Этим объясняется то, что в подавляющем большинстве случаев в природных условиях нет таких растений, какие культивирует человек, например, пшеницы, ячменя, риса, кукурузы, овса, проса и многих других. Они так изменены

рукой человека, что родственная связь с исходными природными растениями устанавливается с трудом. Это является результатом воздействия условий и следствием отбора случайно появившихся форм растений с полезными для человека свойствами.

Человек настолько сильно начал вмешиваться в природную стихию, что на больших пространствах стал уничтожать дикую природную растительность и заменять ее культурными растениями, созданными руками человека, стал их распространять, занимать земельные пространства новыми растениями. Но в этой своей деятельности человек не столько владел природой, сколько боролся с ней, защищался от ее стихийных проявлений или приспосабливался к ней. Только человек в новом социалистическом обществе освободился от стихии природы и случайности. Он подчинил своей воле стихию преобразования растений, пользуясь для этого силами самой же природы, и направил их на создание нужных ему новых растений. Этот новый путь в преобразовании растений открыт работами И. В. Мичурина — создателя теории направленного преобразования растений.

Ч. Дарвин только объяснял происходящие процессы изменения растений в природе и культуре. И. В. Мичурин открыл пути их сознательного и планомерного изменения в соответствии с потребностями народного хозяйства. В этом состоит основное отличие учения И. В. Мичурина от учения Дарвина и сущность советского творческого дарвинизма.

Раньше человек мог преобразовывать растения только на основе случайных изменений, появление которых не зависело от воли человека. Работы И. В. Мичурина научили тому, как вызывать нужные для человека изменения у растений, закреплять их и тем самым преобразовывать растения, изменяя их природу.

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Предисловие	3
Введение	5
Глава I. Возникновение и историческое развитие растительных организмов	25
Глава II. Клеточное строение растений	33
Клетка	33
Протоплазма	40
Ядро	54
Пластиды	58
Оболочка растительной клетки	65
Образование новых клеток	79
Теория О. Б. Лепешинской происхождения клеток из живого вещества	87
Жизнедеятельность клеток и обмен веществ	92
Глава III. Растительные ткани	110
Основные структурные области растений	110
Образовательные ткани, или меристемы	115
Покровные ткани первичные и вторичные	118
Проводящие ткани	138
Основная паренхима	158
Запасающие ткани	164
Выделительная ткань и система межклетников	166
Механическая ткань	167
Осевой, или центральный, цилиндр	175
Использование продуктов жизнедеятельности клеток и тканей растений для практических потребностей человека	177

	Стр.
Глава IV. Закономерности исторического развития формы растений и его органов	181
Одноклеточные, «неклеточные», колониальные организмы среди растений	181
Многоклеточные растения	186
Основные понятия морфологии растений	191
Глава V. Способы размножения и воспроизведение растений	197
Бесполое размножение растений	198
Половое размножение	200
Вегетативное размножение растений	250
Учение И. В. Мичурина о взаимном влиянии привоя и подвоя	268
Воспроизведение особи, или онтогенез	269
Закономерности образования органов у растений в онтогенезе	274
Понятие о приспособительных, или биоморфологических, типах растений	277
Глава VI. Важнейшие типы приспособительных структур растений	279
Бесстебельные (талломные, или слоевищные) растения	279
Листостебельные споровые растения	291
Глава VII. Семенные растения	319
Глава VIII. Особенности строения покрытосеменных растений. Вегетативные органы	336
Корень	339
Стебель	357
Лист	373
Побег	395
Глава IX. Особенности строения цветковых растений. Цветок, семя, плод	406
Цветок	406
Семя и плод	456
Глава X. Структурные особенности древесной, кустарниковой и травянистой формы цветковых растений	475
Приспособительная пластичность цветковых растений	475
Древесная и кустарниковая форма двудольных растений	476
Травянистая форма двудольных растений	490
Древесная форма однодольных растений	510
Травянистая форма однодольных растений	514
Происхождение и биологическое значение структуры травянистой формы покрытосеменных растений	539
	587

	Стр.
Глава XI. Приспособительное значение морфологической структуры цветковых растений	542
Условия существования и морфологическая структура цветковых растений	542
Понятие об экологических типах, или жизненных формах, растений	560
Глава XII. Направленное изменение растений	569
Теоретические основы и методы направленного изменения растений	569
Мичуринская биология — теоретическая основа направленного изменения растений	584

Редактор Л. А. Слудская

Техн. редактор М. П. Грибова

Т 00899. Подписано к печати 4/VI 1953 г. Тираж 25.000 экз. Формат 60×92¹/₁₆ = 18³/₈ бум. л.—36³/₄ п. л. 40,8 уч.-изд. л. Изд. «Советская Наука». Зак. 44.
Цена в переплете 13 руб. 25 коп.

Типография «Известий Советов депутатов трудящихся СССР»
им. И. И. Скворцова-Степанова. Москва, Пушкинская пл., 5. Зак. 100.