П. А. ГЕНКЕЛЬ и Л. В. КУДРЯШОВ

БОТАНИКА

УЧЕБНИК
ДЛЯ УЧИТЕЛЬСКИХ
ИНСТИТУТОВ



УЧПЕДГИЗ
1950

П. А. ГЕНКЕЛЬ, Л. В. КУДРЯШОВ

БОТАНИКА

УЧЕБНИК
ДЛЯ УЧИТЕЛЬСКИХ
ИНСТИТУТОВ

Утверждён
Министерством просвещения РСФСР

ГОСУДАРСТВЕННОЕ
УЧЕБНО-ПЕДАГОГИЧЕСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
МИНИСТЕРСТВА ПРОСВЕЩЕНИЯ РСФСР
МОСКВА 1950

ПРЕДИСЛОВИЕ

Учебник ботаники написан нами по утверждённой Министерством просвещения РСФСР программе 1949 года. Авторы стремились осветить весь материал с позиций учения Мичурина — Лысенко. Учебник охватывает все разделы программы. Отдельные вопросы освещены с различной полнотой, что определяется общим объёмом книги.

Разделы: «Клетка», «Физиология растений», «Микробиология» написаны проф. П. А. Генкелем. Разделы: «Анатомия и морфология», «Размножение растений», вся вторая и третья части книги («Систематика», «География растений с основами экологии») написаны проф. Л. В. Кудряшовым.

Авторы будут весьма благодарны своим товарищам по работе и всем читателям книги за указания на замеченные недостатки их труда.

Все замечания авторы просят присылать по адресу: Москва, Чистые пруды, 6, Редакция естествознания Учпедгиза.

П. А. Генкель.
Л. В. Кудряшов.

Москва, 21 сентября 1949 г.

ВВЕДЕНИЕ

Вопрос о различии и сходстве живого и неживого вещества давно уже волнует умы человечества. С одной стороны, в химическом составе живого и неживого имеется известная общность, так как и там и тут мы встречаемся с одними и теми же химическими элементами. С другой стороны, есть и известное различие. В живом веществе преобладают соединения углерода. Это преобладание соединений углерода у растения привело к тому, что химия, изучающая соединения углерода, получила название органической химии, хотя она в наше время изучает главным образом строение различных синтетических веществ, которые в организмах не встречаются.

Основное отличие живого от неживого, как указывает академик Т. Д. Лысенко, заключается в отношении к окружающим условиям. В то время, как неживое при соприкосновении с окружающими условиями быстро разлагается и перестаёт быть самим собой (например, переход металлического железа в окисел), живой организм не может существовать без этих окружающих условий. Изоляция от внешних условий способствует сохранению неживого, а изоляция живого организма приводит к его гибели и разрушению.

«Вообще, и живые и неживые тела, — отмечает Т. Д. Лысенко, — находятся в известных отношениях к окружающей их среде. Однако, взаимоотношения организмов с внешней средой принципиально отличны от взаимоотношений неживых тел с той же средой. Главное отличие состоит в том, что взаимодействие неживых тел с окружающей средой не является условием их сохранения, наоборот, это условие уничтожения их как таковых. Например, чем лучше изолировано какое-нибудь неживое тело от воздействия кислорода, влаги, температуры и т. д., тем дольше оно остаётся тем, что оно есть.

Наоборот, если живой организм изолировать от условий внешней среды, ему необходимых, то он перестаёт быть организмом, живое перестаёт быть живым. Живое неотъемлемо связано с окружающей средой, с условиями постоянного обмена веществ».

Обмен веществ с окружающей средой и является тем, что отличает живое от неживого. На это обстоятельство уже давно обратил самое серьёзное внимание Энгельс. Поглощая вещества из окружающей среды, растение усваивает их, превращая в вещества своего тела. В то же время в растительном организме происходят процессы распада. Процессы усвоения веществ из окружающей внешней среды, перехода их в тело самого растения, распада веществ в теле и вывода их из него и получили название обмена веществ.

Говоря о живом веществе, мы должны ясно себе представлять, что живое вещество является организмом, состоящим из органов, имеющих определённое строение и несущих определённую функцию.

К. А. Тимирязев говорил, что живое вещество не мыслится без определённой формы, которая есть результат исторического развития живого вещества. Живое вещество известно нам только в виде организмов, т. е. в виде приспособленной формы, прошедшей длительный путь исторического развития.

Благодаря усвоению питательных веществ из окружающей среды растение увеличивается в своих размерах, увеличиваются его объём и вес, оно растёт и проходит ряд качественных изменений своего состояния, т. е. развивается. В результате протекающих в растении процессов развития покрытосеменное растение зацветает и приносит плоды с находящимися в них семенами. Так от посеянного семени до образования новых семян проходит весь цикл индивидуального развития растения, или его о н т о г е н е з.

В своё время Энгельс указывал, что одним из основных свойств живого является р а з д р а ж и м о с т ь, т. е. способность воспринимать воздействия внешней среды и реагировать на них, иначе — приспособляться к ним. На протяжении долгого пути развития, который проходили предки данного растения, как говорят, в процессе своего ф и л о г е н е з а, растение приспособилось к определённым условиям внешней среды, которые стали условиями его жизни. Определённая приспособленность растений к условиям жизни и является н а с л е д с т в е н н о с т ь ю данного организма. Меняя эти условия жизни, можно изменить и наследственную природу организма.

Таким образом филогенез даёт определённую приспособленность растения к условиям жизни, а в процессе онтогенеза, в связи с изменениями внешних условий, могут возникать новые потребности растения, что и влечёт за собой изменение его формы и появление новых признаков и свойств. Так филогенез и онтогенез организма тесно связаны между собой и с условиями жизни.

Одной из характерных особенностей растительных организмов является их зелёная окраска, и лишь бактерии, грибы и некоторые немногочисленные паразитические представители высших растений её лишены. С зелёной окраской растения связано их питание, а именно — образование органического вещества. Из углекислого газа и воды, под влиянием солнечного света, зелёное растение строит безазотистые органические вещества — сахар или крахмал. Поглощая своими корнями минеральные вещества, в частности минеральные соединения азота, зелёное растение создаёт белки, из которых в основном и построено живое вещество тела растения. Таким образом, зелёное растение из простых неорганических веществ (углекислого газа, воды, минеральных солей), поглощённых им из окружающей среды, строит своё живое тело. В этом и заключается характерная особенность и своеобразие растений по сравнению с животными организмами. Животные способны строить своё тело только из органических веществ, приготовленных растениями, или за счёт органических веществ животных организмов, питающихся в свою очередь растительной пищей.

Из сказанного видно, какую важную роль играет зелёное растение на нашей планете. От зелёного листа, вернее, от маленького зёрнышка хлорофилла, зависит вся жизнь на земле. Хлорофилловое зёрнышко является той единственной в мире лабораторией, где из простых неорганических веществ — углекислого газа и воды — создаются сложные органические вещества — крахмал и сахар. Зелёное растение, используя энергию солнечного луча, передаёт эту энергию всему живому.

Можно сказать, что пища является консервом солнечных лучей. Солнечный луч, упавший на хлорофилловое зерно, потух, но не исчез, а заключённая в нём энергия перешла в новый вид энергии, она отложилась в виде химической энергии крахмала. Этот солнечный луч, упавший на землю и уловленный зелёным растением, становится источником жизни на земле. Зелёное растение, поглощая падающие на него лучи, передаёт их в виде хи-

мической энергии крахмала или сахара окружающему живому миру, животному и человеку.

Из изложенного становится совершенно ясным, какую огромную роль играет зелёный мир в жизни и хозяйственной деятельности человека. Зелёное растение является источником питания человека и разводимых им домашних животных. Из растительных волокон (лён, хлопчатник, конопля, рами, джут) изготовляются одежда, верёвки, канаты. Растения или их ископаемые остатки— торф, каменный уголь, нефть — служат для отопления и освещения.

Растения, послужившие для образования горючих ископаемых, жили сотни миллионов лет назад. В то отдалённое время они поглотили солнечные лучи, и вот через сотни миллионов лет этот извлечённый из недр земли солнечный луч сгорает в топках паровозов, пароходов и фабрик, принося пользу человечеству.

Чем полнее улавливаются солнечные лучи растением, тем бóльшую пользу извлекает из этого человек. Поэтому одной из основных задач сельского хозяйства и является наиболее полное использование работы солнечных лучей, приводящее к значительному увеличению урожая наших полей.

Всё сказанное о роли растения приводит нас к выводу об огромном значении растения в жизни и хозяйственной деятельности человека. Отсюда же вытекают и большие задачи, стоящие перед наукой, изучающей мир растений, — б о т а н и к о й (получившей название от греческого слова *botane*, что значит росток, растение).

Основной задачей ботаники является изучение жизни, природы и происхождения растений с тем, чтобы на основе познания закономерностей жизни растения подчинить её разумной воле человека. Познав законы жизни зелёного растения, человек овладевает явлениями и процессами, протекающими в растении, и сознательно направляет их в желательную для себя сторону. Человек научился не только сознательно управлять ростом и развитием растения, но и менять их природу, т. е. наследственность растений, создавая формы не существовавшие в природе. В этом отношении надлежит особенно подчеркнуть роль И. В. М и ч у р и н а, создателя нового направления в биологии и многочисленных сортов плодовых культур.

Культивируя растения в течение столетий и тысячелетий, человек настолько изменил их облик, что сейчас для многих растений нельзя уже указать их предков в природе. До сих пор неизвестны родоначальники кукурузы, ржи и ряда других растений.

Если же мы сравним современное культурное растение с его предками, взяв для примера сахарную свёклу, то увидим, что и размеры корней, и запасы сахара в них совершенно различны. В то время как сахарная свёкла содержит 20% сахара в своих тканях и вес её корнеплодов достигает нескольких килограммов, у дикого предка сахарной свёклы содержание сахара не превышает 2—5% и размер корнеплода не толще карандаша.

Изучив законы индивидуального развития, Т. Д. Лысенко овладел управлением этим развитием, заставляя озимые хлеба выколашиваться при весеннем посеве.

В познании состава, строения, происхождения растительного мира, в познании закономерностей развития растений, необходимых для управления жизнью и природой растения, и заключается основная задача ботаники.

Ботаника нашего времени — это обширная наука, охватить все разделы которой невозможно одному исследователю.

Развиваясь исторически, в связи с общим развитием производительных сил, усваивая достижения других смежных наук, ботаника сейчас представлена большим числом дисциплин, каждая из которых имеет свои, подчас очень сложные, методы исследования. Каждая ботаническая дисциплина находит своё применение в практике народного хозяйства.

Ботанику, как и всякую другую науку, можно подразделить на несколько разделов. Прежде всего, по способам исследования ботаника делится на описательную и экспериментальную. К описательной ботанике относятся морфология, анатомия, систематика и экология растений, а к экспериментальной — физиология, микробиология и биохимия растений. Однако предложенное выше деление, как и всякое другое, весьма условно. В систематике и морфологии, а особенно в анатомии и экологии экспериментальный метод начинает занимать всё больше и больше места.

Кратко отдельные разделы ботаники можно охарактеризовать следующим образом:

1) Морфология растений изучает внешнюю форму и её связь с условиями окружающей среды, а также эволюцию форм в растительном мире.

2) Анатомия растений изучает внутреннее микроскопическое строение и его связь с физиологическими процессами и условиями жизни.

3) Физиология растений изучает жизненные процессы растения и их изменения в онтогенезе в связи с условиями жизни. К физиологии тесно примыкают и выделились из неё следующие науки:

а) биохимия растений, изучающая химический состав и изменения веществ в растении;

б) микробиология — наука о жизненных процессах у микроскопических организмов.

4) Систематика растений изучает сходство, различие, родственные связи и происхождение дикорастущих и культурных растений, т. е. изменения растительного мира во времени.

5) География и экология растений изучают распределение растений в пространстве, по лику нашей планеты, в зависимости от условий окружающей среды и исторических причин.

К ним тесно примыкает геоботаника — наука о растительных сообществах, изучающая сочетания растений в их взаимосвязи с условиями среды. Геоботаники учитывают производительность растительного покрова территорий, изменяют, на основе изучения закономерностей сложения растительного покрова, состав и условия произрастания растительных сообществ в нужном для человека направлении.

6) Палеоботаника — наука, изучающая вымершие растения прежних геологических эпох по их ископаемым остаткам.

Три последних отдела называются иногда специальной ботаникой в отличие от первых, которые называются общей ботаникой.

Изучая растительный мир, мы должны выяснить, как построено, как живёт зелёное растение, какие черты различия и сходства обнаруживают различные представители растительного мира, и, наконец, установить основные закономерности распределения растений на нашей планете, обратив особенное внимание на растения нашей необъятной страны. От нашего пытливого взора не должны ускользнуть наиболее ценные для народного хозяйства растения: кормовые, пищевые, текстильные, лекарственные и т. д.

Так же, как и другие науки, изучающие живые организмы (зоология, анатомия и физиология животных и человека и др.), ботаника является одной из частей науки о живых существах — биологии.

Как и всякая другая наука, ботаника родилась из хозяйственной деятельности человека. Ещё первобытный человек, собиратель кореньев и плодов, сталкивался с растениями, наблюдал их и использовал как питательный материал. С развитием человека и человеческого общества знания его об окружающем мире возрастали. Человек научился культивировать растения.

В рабовладельческом обществе древнего Египта, Греции и особенно Рима искусство возделывать культурные растения достигло высокого уровня. Древние народы знали о существовании полов у растений и использовали это на практике для опыления финиковой пальмы, имеющей мужские и женские экземпляры. В древнем Риме прекрасно выращивали многочисленные сорта винограда и других плодовых культур, широко использовали прививку как способ культуры ценных сортов плодовых растений.

В древней Греции были сделаны первые попытки систематизации фактов и представлений о растительном мире. Аристотель и особенно его ученик Теофраст интересовались растениями, написав о них специальные книги, к сожалению, дошедшие до нашего времени в очень отрывочном виде.

Эпоха средних веков, когда сформировалось и господствовало феодальное общество, не принесла особенно значительных успехов биологии вообще и ботанике в частности. Однако на грани средних веков и нового времени, когда феодальные отношения начали сменяться буржуазными, вместе с ростом производительных сил начался и рост науки о природе и, в частности, науки о растении. Этому способствовало и изобретение специальных приборов, например, микроскопа (XVII в.), позволившего выяснить скрытое ранее от взгляда человека внутреннее строение растения. В XVII и XVIII вв. накопился значительный материал о жизни, строении и разнообразии растений. Если древний человек знал несколько сот растений, то в XVIII в. их уже знали примерно до двадцати тысяч, а в настоящее время одних цветковых растений известно свыше двухсот тысяч различных видов. Уже с XVIII в. учёные не ограничиваются описанием растения, а начинают ставить специальные опыты, чтобы выведать у растения, как оно питается, растёт и размножается. Экспериментальному направлению ботаники способствовали огромные успехи сопредельных наук — физики и химии — в XVII и XVIII вв., позволившие ставить и решать вопросы, до того времени совершенно недоступные эксперименту. К началу XIX в. учёные уже в основных чертах представляли процесс фотосинтеза (образование органических веществ на свету в зелёном листе), дыхания, расходования воды, а к 40-м годам XIX в. и минерального питания растения.

Биологическая наука в то время широко использовала два основных метода, а именно: наблюдение и описание, и более действенный — опыт (эксперимент). Однако она не знала третьего метода, которому Тимирязев дал удачное название исторического метода.

Мир живых существ мыслился как собрание изолированных друг от друга объектов. Вопрос о том, как сформировалось всё то многообразие организмов, которые населяют нашу планету, откуда и почему произошла та удивительная приспособленность к условиям окружающей среды, которую можно видеть в животном и растительном мире, иными словами, чем объяснить целесообразность строения и отправлений живых существ в природе, оставался нерешённым. До середины XIX в. наука отвечала на этот вопрос ненаучно, пользуясь для этого религиозным мировоззрением.

Создателем всего видимого мира признавалось верховное нематериальное существо — бог. Таким образом, по этому представлению нематериальный дух был источником всего материального мира. Такое миросозерцание, когда первичным считается дух, а материя — его производным, называется идеалистическим. Совершенно ясно, что идеалистическое направление является неправильным и ненаучным, так как самая основа науки признаётся непознаваемой. Любое явление с этих позиций может быть признано проявлением деятельности нематериальной силы, а следовательно, отпадает и возможность научного анализа причин и существа наблюдаемого явления.

Единственно научным мировоззрением является материализм, признающий независимое от сознания человека существование материи,

видящий в сознании лишь результат развития материи, полностью отрицающий существование какой-то особой нематериальной силы, создавшей окружающий нас мир и управляющей им.

Т. Д. Лысенко отмечает, что «появление учения Дарвина, изложенного в его книге «Происхождение видов», положило начало научной биологии».

И до Дарвина делались попытки объяснить происхождение организмов (Ламарк, Жоффруа Сент-Илер и др.), но они не могли объяснить целесообразность, которую мы наблюдаем в окружающей природе.

Объяснение целесообразности оставалось областью проявления идеалистического мировоззрения.

Основной идеей дарвиновской теории является учение о естественном и искусственном отборе. Путём отбора полезных для организма изменений создавалась и создаётся целесообразность в строении организмов и их пригнанность к условиям жизни.

Теория Дарвина дала рациональное объяснение целесообразности в живой природе. По существу учение об отборе является отражением многовековой практики земледельцев и животноводов, которые эмпирически задолго до Дарвина создали многочисленные сорта растений и породы животных.

Сельскохозяйственная практика послужила для Дарвина той основой, на которой он построил своё учение об эволюции органического мира. Энгельс, отмечая значение открытия Дарвина в познании взаимной связи процессов, происходящих в природе, писал по этому поводу, что Дарвин впервые представил связное доказательство того, «...что окружающие нас теперь организмы, не исключая и человека, явились в результате длинного процесса развития из немногих первоначально одноклеточных зародышей, а эти зародыши, в свою очередь, образовались из возникшей химическим путём протоплазмы или белка»[1]. Но, создав стройное материалистическое учение, Дарвин, как указывали ещё Маркс и Энгельс, внёс в него и реакционные элементы в виде учения о борьбе за существование, которое явилось неправильным перенесением в учение об эволюции глубоко ошибочных идей Мальтуса о перенаселении. Особенно глубоко неправильность этих представлений Дарвина была вскрыта работами Т. Д. Лысенко.

После появления эволюционной теории Дарвина стало совершенно очевидно, что материалистическое ядро дарвинизма резко противоречит идеализму, царившему до тех пор в биологии.

Все прогрессивно мыслящие биологи встали на путь активной защиты дарвинизма от нападок реакционеров и церковников. Крупнейшие русские учёные — Сеченов, братья Ковалевские, и особенно К. А. Тимирязев, — были продолжателями и защитниками дарвинизма. Продолжая развивать основы материалистической науки, русская наука в XIX и XX вв. сделала ряд капитальных открытий. Профессором Московского университета И. Д. Чистяковым было открыто непрямое деление ядра (кариокинез), а В. И. Беляевым — редукционное деление. В. И. Беляев и И. Н. Горожанкин своими работами в значительной мере заполнили пропасть между хвойными и папоротникообразными растениями. И. И. Герасимов изучал роль ядра в жизни клетки, получив безъядерные клетки. С. Г. Навашин открыл явление двойного оплодотворения у покрытосеменных растений. К. А. Тимирязев установил основные закономерности процесса фотосинтеза. А. Н. Бекетов, В. Л. Комаров, Б. А. Келлер изучили растительный мир нашей родины, отметив роль внешней среды в формировании растения.

Особо следует подчеркнуть роль основоположников советского творческого дарвинизма — И. В. Мичурина, Т. Д. Лысенко, В. Р. Вильямса, показавших, что задачей подлинной науки является не только изучение природы, но и её творческое преобразование человеком. Результатом работы

[1] К. Маркс и Ф. Энгельс, Соч., т. XIV, стр. 665, 666.

В. Р. Вильямса явилось замечательное учение о травопольной системе земледелия, дающее в руки человеку возможность преобразовывать природу и бороться с засухой. Мероприятия, составляющие травопольную систему земледелия, получили название комплекса Докучаева — Костычева — Вильямса, по именам учёных, разработавших учение о получении высоких и устойчивых урожаев. И. В. Мичурин и Т. Д. Лысенко создали своё замечательное учение о наследственности и её изменчивости на основе понимания законов индивидуального развития растений. Учение это позволило направленно, сознательно творить новые формы однолетних и многолетних культурных растений.

Остановимся кратко на роли Т. Д. Лысенко в развитии материалистического направления в биологии в нашей стране.

После появления книги Дарвина теория его подверглась извращению со стороны учёных-идеалистов, в частности Вейсмана, Менделя, Моргана. Т. Д. Лысенко совершенно справедливо утверждает, что «материалистическая теория развития живой природы немыслима без признания необходимости наследственности приобретаемых организмом в определённых условиях его жизни индивидуальных отличий, немыслима без признания наследования приобретаемых свойств».

Вейсман, отвергая наследственность приобретаемых качеств, выдумал особое вещество наследственности, заключённое в хромозомах ядра половых клеток. Это вещество Вейсман назвал зародышевой плазмой, противопоставив её остальной телесной, или соматической, плазме.

Живое тело, по Вейсману, — это только питательная среда для наследственного вещества. Мифическая зародышевая плазма, по Вейсману, способна непрерывно существовать, т. е. является бессмертной, но, сама не развиваясь, в то же время управляет развитием тела.

«*Бессмертное наследственное вещество, независимое от качественных особенностей развития живого тела, управляющее бренным телом, но не порождаемое им*, — говорит Лысенко, — такова открыто идеалистическая, мистическая в своём существе концепция Вейсмана, выдвинутая им под завесой слов о «неодарвинизме». Продолжатели дела Вейсмана — менделисты-морганисты — ещё более углубили мистический и реакционный характер этого ложного учения.

Дальнейшее развитие этих взглядов привело их последователей к выводам о неравноценности зародышевых плазм и легло в основу расовой дискриминации и чудовищных зверств фашизма.

Идея об особом «наследственном веществе» привела вейсманистов-морганистов к утверждению о непознаваемости явлений природы. Провозглашая принцип о неопределённости наследственных изменений, морганисты-менделисты считают наследственные изменения принципиально не предсказуемыми. Так, например, И. И. Шмальгаузен писал: «...возникновение отдельных мутаций имеет все признаки случайных явлений. Мы не можем ни предсказать, ни вызвать произвольно ту или иную мутацию. Какой-либо закономерной связи между качеством мутации и определённым изменением в факторах внешней среды пока установить не удалось».

В противовес этому утверждению замечательный русский учёный И. В. Мичурин и его многочисленные последователи, стоя на правильных материалистических позициях, считая, что условия жизни влияют на организм, путём изменения этих условий сознательно (направленно) получили многочисленные новые сорта растений и породы животных. Неправильная, идеалистическая концепция менделизма-морганизма оказалась совершенно бесплодной для практики социалистического сельского хозяйства. На сессии Всесоюзной Академии сельскохозяйственных наук имени В. И. Ленина (ВАСХНИЛ), состоявшейся в августе 1948 г., менделисты-морганисты не сумели представить ни одного сколько-нибудь серьёзного практического

достижения, в то время как представители мичуринского направления имеют колоссальные практические достижения. Здесь и 17 новых сортов пшеницы тов. Лукьяненко, и новые сорта овощных культур акад. Ушаковой, и караваевское стадо молочного скота, где каждая корова даёт 50—60 *л* молока в день, и т. д.

Огромной заслугой акад. Т. Д. Лысенко является то, что он в течение 15 лет разоблачал морганизм-менделизм, вскрывая его реакционную сущность.

На августовской сессии ВАСХНИЛ Т. Д. Лысенко в своём докладе о положении в биологической науке окончательно разоблачил идеалистическую сущность этого ложного учения.

Реакционное идеалистическое учение морганизма было окончательно осуждено в нашей стране. Партией и Советским правительством были созданы все предпосылки для развития мичуринского учения.

Мичуринское учение представляет собой качественно новый этап в развитии биологической науки. Вместо пассивного объяснения явлений природы советский творческий дарвинизм ставит своей целью изменить природу на пользу человеку.

Постановление февральского пленума ЦК ВКП(б) о развитии сельского хозяйства и великий сталинский план преобразования природы являются замечательными документами, направленными к полному подчинению природы социалистическим обществом нашей страны. Основанная на учении крупнейших русских учёных Докучаева — Костычева — Вильямса, травопольная система земледелия должна сделать труд земледельца независимым от стихийных сил природы (засухи, мороза и т. д.). Люди нашей страны, вооружённые передовой техникой и передовым мичуринским учением, приступают к невиданному в истории преобразованию природы. Там, где простирались пустыни, вскоре польётся вода, которая превратит бесплодные земли в цветущий сад; на бескрайних просторах наших степей, где беспрепятственно разгуливали суховеи, зазеленеют полезащитные лесные полосы, засверкают пруды и зажелтеют не повреждённые засухой поля пшеницы; в суровой Сибири земледелец будет культивировать озимую пшеницу и снимать богатые урожаи яблок и других плодовых культур.

В результате осуществления гениального сталинского плана наша страна будет всегда обеспечена высокими и устойчивыми урожаями.

Перед советской ботаникой в четвёртой сталинской пятилетке и в дальнейшем стоят грандиозные задачи. Необходимо создавать новые сорта растений, продвигать многие ценные южные культуры в более северные районы (цитрусовые, чай и др.). Нужно подбирать подходящие растения для травосмесей, повышать морозоустойчивость и засухоустойчивость многих культурных растений.

В осуществлении этого грандиозного плана преобразования природы должен принять участие каждый школьный учитель, мобилизуя внимание и труд учащихся для решения конкретных задач, стоящих перед социалистическим сельским хозяйством в любом из районов нашей могучей и необъятной родины.

ЧАСТЬ ПЕРВАЯ

ОБЩАЯ БОТАНИКА

ОСНОВНОЕ НАПРАВЛЕНИЕ В РАЗВИТИИ ФОРМ РАСТЕНИЙ

Сравнивая растения водной среды с растениями воздушной среды, мы не можем не обратить внимания на характерную общую им черту: увеличение поверхности соприкосновения с внешней средой в сравнении с представителями мира животного. Несомненно, это находится в связи с характером пищи и её поступлением в тело растения. Чем больше будет поверхность соприкосновения с внешней средой, тем более энергичным будет поступление веществ в тело растения, а следовательно, будет более энергичным и его рост. Достаточно указать на сильную рассечённость листовых пластинок водных растений — например, *водяного лютика*, *урути*, *земноводной гречихи*, подводных листьев *водяного папоротника Salvinia*, которые производят по своей рассечённости впечатление корней, и т. п. (рис. 132). Наземные растения обнаруживают мощное развитие корневой системы как в своих травянистых, вроде степных злаков (*ковыля*, *типчака*, *тонконога*), так и деревянистых представителях. Огромная суммарная поверхность листьев, сравнительно некрупных у деревьев наших лесов, а особенно крупных листьев тропических деревьев, убеждает нас в том, что основное направление в развитии растений — это увеличение поверхности соприкосновения с внешней средой.

Основными закономерностями, проявляющимися у растений в эволюционном развитии их формы, являются: симметрия, полярность и ветвление.

Явление симметрии. Тело растений состоит из клеток, а среди низших растений — у *бактерий*, *водорослей*, *грибов* — мы встречаем растения, всё тело которых состоит из одной клетки (одноклеточные растения). Интересно поэтому на этих простейших растениях проследить, какие явления симметрии мы можем встретить среди них. Особенно хорошо явления симметрии выражены у высших растений.

На рисунке 209, *2* изображена микроскопическая синезелёная водоросль *Chroococcus*. Всё тело этой одноклеточной водоросли имеет внешнюю форму шара. Организм этот представляет собой тело, через которое можно провести три взаимно перпендикулярные оси, притом одинаковой длины, т. е. он характеризуется наивысшей степенью симметрии, где осей симметрии и плоскостей симметрии бесконечное множество. Такое строение называется полисимметрическим, или радиальным. У высших растений примером полисимметрического строения могут служить венчики многих цветков, например, *мака*, *шиповника*, *первоцвета*, *гвоздики* и др.; стебли с супротивно сидящими листьями, например, у губоцветных (*глухая крапива*, *мята*), цилиндрические стебли *кактусов*.

Рисунок 1,*1* представляет одноклеточную водоросль *Micrasterias* из семейства *десмидиевых* — микроскопических форм, водящихся в торфяных болотах. Водоросль эта имеет плоскую форму и состоит из симметричных

половинок, соединённых друг с другом небольшим перехватом. *Micrasterias* имеет только две плоскости симметрии. Такое строение называется б и с и м м е т р и ч е с к и м, или б и л а т е р а л ь н ы м. У высших растений билатеральное строение имеют, например, плоские стебли кактуса *опунции* (*Opuntia*) (рис. 1, *4*), стебли с двурядным расположением листьев (например, у злаков). Если обратимся теперь к рисунку 1,*2*, изображающему одноклеточную водоросль из рода *Chlamydomonas*, то здесь возможно будет провести только одну, продольную плоскость симметрии. Такое строение называют м о н о с и м м е т р и ч е с к и м. У многих высших растений цветки моносимметричны: например, у *анютиных глазок* (*Viola*) (рис. 1,*5*), *гороха*, *глухой крапивы*. Точно так же листья многих растений, например, *злаков*, *ландыша* и др., которые могут быть разделены на правую и левую одинаковые части, будут моносимметричными.

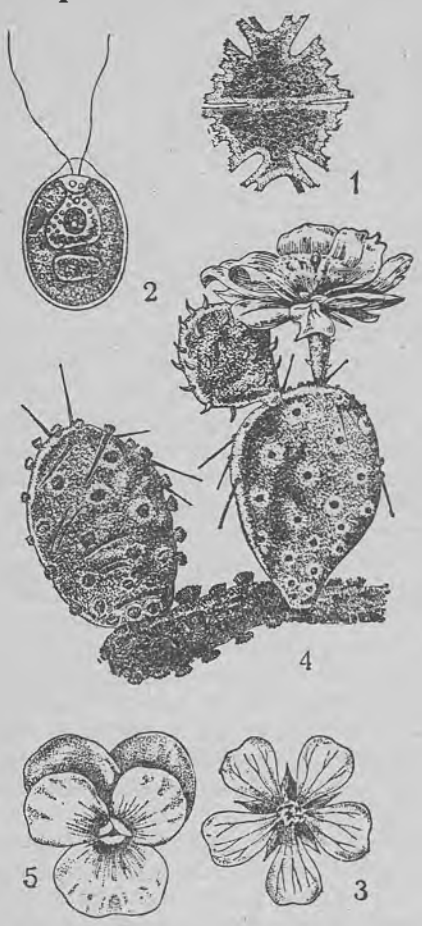


Рис. 1. Симметрия у растений:
1. Одноклеточная десмидиевая водоросль микрастериас (*Micrasterias*); бисимметрическое строение. *2*. Одноклеточная зелёная водоросль хламидомонада (*Chlamydomonas*); моносимметрическое строение. *3*. Полисимметрический цветок. *4*. Билатеральное строение. Плоский стебель (кладодий) кактуса *Opuntia*. *5*. Моносимметрический цветок анютиных глазок (*Viola*).

Приведённые примеры явлений симметрии показывают нам, что даже у разных одноклеточных растений тело развито неодинаково в разных направлениях. Различают ещё а с и м м е т р и ч н о е с т р о е н и е, когда через тело растения, или его орган, нельзя провести ни одной плоскости симметрии. Примером может служить неравнобокий лист *вяза* (рис. 2, *А*). Асимметричным является цветок *валерианы* (рис. 2, *В*), *канны*.

При различии верхней и нижней поверхности (во внешнем и внутреннем строении) говорят о д о р з о в е н т р а л ь н о м, или с п и н н о б р ю ш н о м строении (*дорзум* — спина, *вентер* — брюхо). Дорзовентрально построен лист во внутреннем строении, если он растёт более или менее горизонтально (рис. 2, *Б*), слоевище *маршанции* (рис. 2, *Г*).

Явление полярности. Вместе с усложнением внешнего строения у растений наблюдается и внутренняя дифференцировка, которая выражается прежде всего в явлениях п о л я р н о с т и.

У одноклеточных водорослей часто не бывает различающихся переднего и заднего концов (*Chroococcus* — см. выше); но у многих из них, например, у упомянутой выше *хламидомонады* (*Chlamydomonas*), передний и задний конец тела ясно выражены. Это явление — различия в строении верхней и нижней частей тела (верхнего и нижнего полюса) — получило название полярности. У прикрепляющихся к субстрату одноклеточных водорослей полярность выражена ещё резче. Например, у водорослей *Botrydium* (рис. 3, *I*), *Protosiphon* резко различаются надземная (верхняя) часть, сильно вздутая, и подземная (нижняя) часть, разветвлённая на манер корней.

Начиная с водорослей и далее, по мере усложнения организации, полярность растений всё более и более закрепляется.

Резко выражены явления полярности у высших растений, особенно при явлениях так называемой регенерации. Если подвесить черенок (рис. 3, *2*) в равномерно влажной атмосфере, то корни возникают преимущественно на нижнем его конце, а стеблевые побеги — из тех почек, которые расположены на верхнем конце. Если побег подвесить в перевёрнутом положении, то корни всё равно будут возникать на морфологически нижнем, а стебли — на морфологически верхнем конце. Явления полярности, которые мы наблюдаем как у одноклеточных, так и у высших многоклеточных растений, должны быть обусловлены полярностью самих клеток, из которых построено их тело.

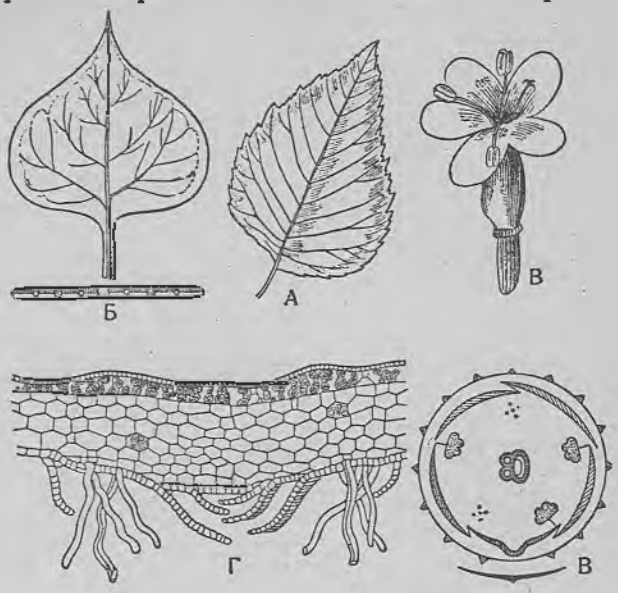


Рис. 2. Асимметрическое строение:
А — лист вяза (*Ulmus*); *В* — цветок валерианы (*Valeriana*). Дорзовентральное строение: *Б* — листа, *Г* — слоевища маршанции.

Явления полярности черенков хорошо известны практикам-садоводам, прививающим черенки подвоя нижней стороной к привою. Соответственно они поступают и при укоренении черенков. Однако, изменяя окружающие условия, можно добиться изменения полярности и вызвать образование корней, например, на морфологически верхнем конце черенка.

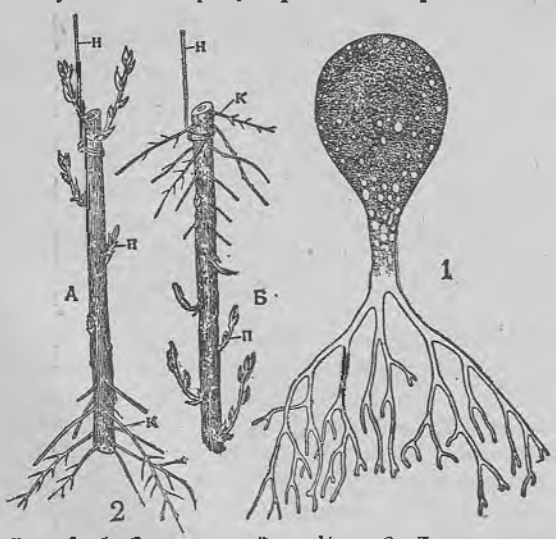


Рис. 3. *1*. Водоросль *Botrydium*. *2*. Два черенка ивы (*Salix*), проросшие в подвешенном состоянии во влажной атмосфере:
А — в нормальном; *Б* — в перевёрнутом положении (верхушкой вниз); *п* — побеги; *к* — придаточные корни; *н* — нить, на которой подвешен черенок.

Закономерности ветвления. Растения, увеличивая поверхность соприкосновения с окружающей средой, часто достигают этого путём ветвления.

Различают следующие типы ветвления: дихотомическое, моноподиальное, симподиальное.

Дихотомическое (вильчатое) ветвление (рис. 4, *А*, *Б*) выражается в том, что точка роста разделяется на две и рост растения идёт уже в двух направлениях. В результате возникают две новых ветви (2-го порядка), которые повторяют и в своём строении, и в своём онтогенезе, и в своих функциях материнскую форму (ось первого порядка).

При моноподиальном ветвлении мы имеем главную ось, которая тянется от основания тела растения вверх по прямой линии, образуя

в акропетальном порядке (снизу к вершине) одну за другой оси 2-го порядка. Последние повторяют в своём развитии ось 1-го порядка. На осях 2-го порядка возникают оси 3-го порядка и т. д. (рис. 4, *В*, *Г*).

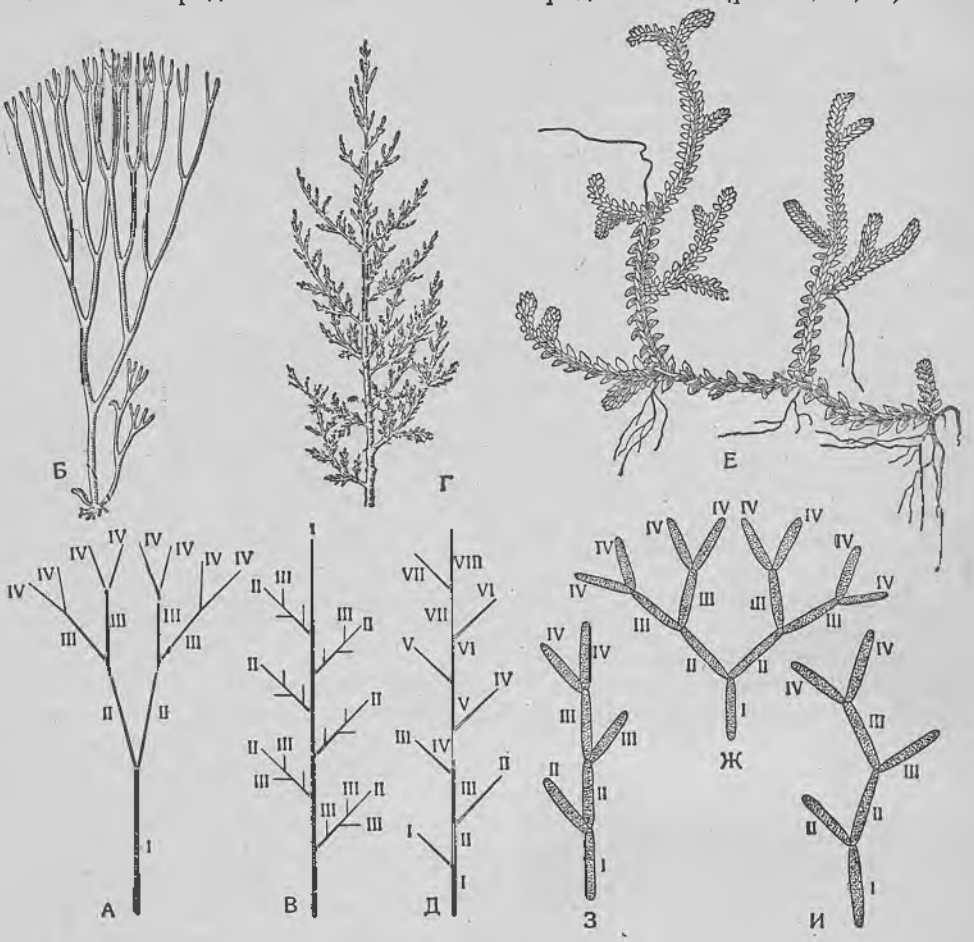


Рис. 4. Система ветвлений:
Дихотомическое: *А* — схема; *Б* — у водоросли *Dictyota*. Моноподиальное: *В* — схема; *Г* — у кипариса (*Cupressus*). Симподиальное: *Д* — схема; *Е* — у *Selaginella*. Переход от дихотомического ветвления к симподию (схема): *Ж* — дихотомическое, *З*, *И* — симподий.

Моноподиальная система ветвления главным образом представлена у сухопутных растений. У наиболее древних из сухопутных форм, например, *Selaginella* (рис. 4, *Д*, *Е*), мы имеем формы с дихотомически ветвящимися осями — стеблями. Основной стебель растёт в горизонтальном направлении. Верхушка его дихотомически ветвится, но одно из сестринских разветвлений продолжает расти горизонтально в направлении материнской оси, настолько сливаясь с нею, что производит впечатление её продолжения, а другая сестринская ветвь принимает вертикальное положение, производя впечатление боковой ветви, отходящей от главной оси 1-го порядка сбоку.

У взрослого растения мы имеем горизонтально стелющуюся ось (стебель), как видно из предыдущего изложения, составленную из последовательных отрезков дихотомически возникших разветвлений (так называемый симподий, составная ось), и отходящие вертикально дочерние ветви, дихотомически возникшие из соответственных отрезков горизонтальной общей оси (рис. 4, *Ж*, *З*, *И*).

Однако симподий может возникнуть и из моноподия. В этом случае главная ось (1-го порядка) прекращает своё развитие или сдвигается в сторону, а ниже её верхушки возникает ось 2-го порядка, которая продолжает расти в направлении предыдущей оси. По достижении известной длины эта ось, как и первая, сдвигается в сторону и заменяется следующей осью (3-го порядка), продолжающей рост в том же направлении. Таким образом, получается по внешнему виду моноподий, но составленный осями различного порядка. Симподиальное ветвление, развившееся из моноподиального, — широко распространённое явление и имеет место у большинства наших древесных пород (у *вяза*, *ивы*, *берёзы*, *липы* и т. д.). У них под верхушечной почкой осенью можно заметить листовой рубец — след от опавшего листа, в пазухе которого развилась верхушечная почка, являющаяся, таким образом, по происхождению боковой (пазушной) (рис. 5, *1*).

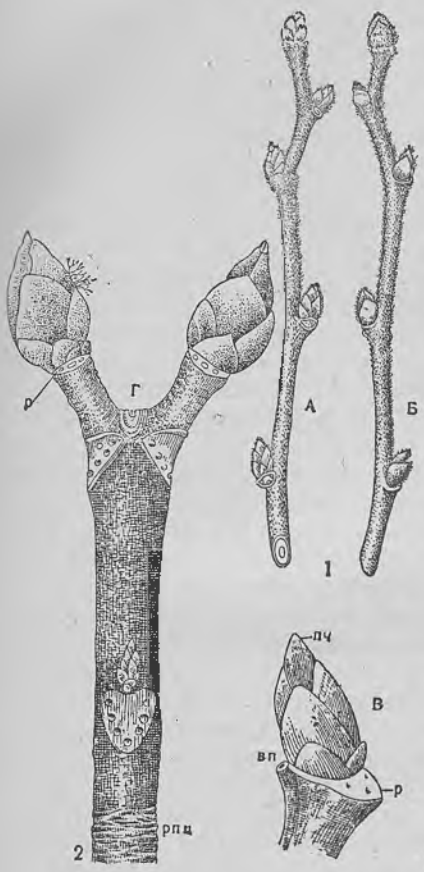


Рис. 5. Переход от моноподия к симподию:

1. Ветка вяза: *А* и *Б* — ветвь с различных сторон. На фиг. *А* видны листовые рубцы. *В*—верхушка ветви; *пч*—пазушная почка, ставшая верхушечной; *р* — листовой рубец; *вп* — рубец на месте отпавшей верхушечной почки. 2. Ложная дихотомия у конского каштана. Главная ось закончилась соцветием (отпавшим); *г*—рубец от него; справа и слева две пазушные почки с листовыми рубцами под ними; *р* — листовые рубцы; *рпц* — рубцы от почечных чешуй.

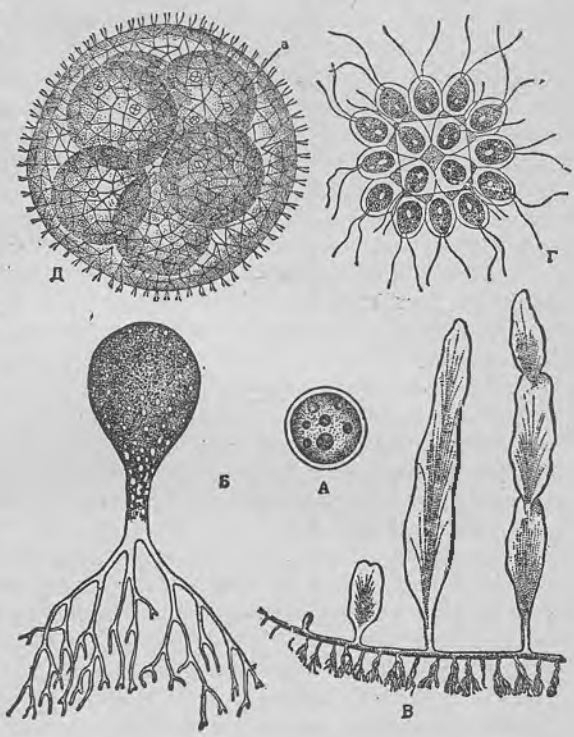


Рис. 6.

А — Одноклеточная водоросль хлорококк. *Б* — Водоросль *Botrydium*. *В* — Водоросль *Caulerpa* (неклеточное строение). *Г* — Колониальная водоросль *Gonium*. *Д* — Колониальная водоросль *Volvox* — с разделением труда между клетками; *а* — клетки, служащие для размножения.

Необходимо отметить также ложнодихотомическое ветвление. В этом случае главная ось прекращает своё развитие, а ниже её возникают две оси, перерастающие в дальнейшем главную и развитые более или менее равномерно. В свою очередь, они в дальнейшем замирают и заме-

няются двумя осями следующего порядка. Ложная дихотомия имеет место, например, у *сирени, конского каштана* (рис. 5, *2*) и часто в соцветиях многих цветковых растений (*гвоздичных, лютиковых* и др.), которые называются дихазиями (см. ниже о соцветиях).

В простейшем случае тело растений имеет форму шара, например, одноклеточные бактерии — *кокки*, многие водоросли — *хрококки, хлорококки* и многие другие (рис. 6, *А*).

Необходимость увеличения поверхности соприкосновения с внешней средой привела к выработке у растений форм, обладающих большой поверхностью (при одинаковом объёме). Появляются цилиндрические, палочковидные, нитчатые и т. п. формы, которые мы встречаем у ныне живущих низших растений — *водорослей, грибов, бактерий*, сохраняющих ещё одноклеточное строение. Такие одноклеточные формы иногда очень сложно устроены. Особенно интересна в этом отношении морская водоросль *каулерпа* (*Caulerpa*) (рис. 6, *В*). Она достигает 60 *см* длины и имеет стелющийся «стебелёк», растущий одним концом и постепенно отмирающий на противоположном конце (явление полярности). Вниз от стебля отходят пучки «корешков», которыми растение прикрепляется к морскому дну. На верхней стороне стебель производит пластинчатые выросты, напоминающие листья. Перед нами растение, как бы расчленённое, наподобие сухопутных, на корень, стебель и листья. Рассматривая в микроскоп обнаружим внутри тела *каулерпы* наличие одной полости, протягивающейся через всё тело растения. Таким образом *Caulerpa* — одноклеточное растение. Однако дальнейшего развития подобные формы не получили.

Увеличение поверхности может быть достигнуто и другим путём: при делении вновь образующиеся особи могут оставаться соединёнными. При сохранении индивидуальных особенностей — в форме, строении, функциях—такие скопления клеток образовали так называемые колонии. Вероятно, образование колониальных организмов имело место ещё на очень ранних ступенях развития растительного мира. Среди ныне живущих растений такие колониальные организмы известны у водорослей — *Pleurococcus, Gonium* (рис. 6, *Г*) и др.

Дальнейшее усложнение колониальных организмов выражается в появлении разделения функций между клетками, составляющими колонию. Примером таких более сложных колониальных форм может служить *вольвокс* (*Volvox*, рис. 6, *Д*), шаровидная колония которого состоит из 70—75 тысяч клеток. Из этого огромного числа клеток размножение осуществляют небольшое число клеток (7—10), которые обнаруживают ряд специальных приспособлений, обеспечивающих оплодотворение и поддержание жизни вида (подробнее о *Volvox* см. раздел систематики низших растений).

Однако и этот путь развития формы не получил широкого распространения. *Volvox* является наиболее сложной формой этого типа.

С появлением полярности (см. выше) остающиеся после деления соединёнными клетки могли дать начало нитчатым формам.

Первоначально все клетки такой нити были равноправны. В дальнейшем развитии нижняя клетка, служащая для прикрепления нити к субстрату, вытягивается и приобретает форму, отличную от остальных клеток нити (так называемая ризоидальная клетка). Такую форму имеет, например, зелёная водоросль *Ulothrix* (рис. 7, *1*) и многие другие. Затем появилась дифференцировка клеток на вегетативные и на клетки, служащие для размножения.

Благодаря делению клеток организма нитчатой структуры в двух направлениях (плоскостях) могли появляться пластинчатые формы, например, *Ulva* — *ульва* — из зелёных водорослей (рис. 7, *2*).

Вследствие переплетения нитей, срастания их по продольной оси, могли образоваться сложные многослойные тела. Так образуются, например, тела многих современных грибов, лишайников, водорослей.

При делении клеток в трёх различных направлениях могли образоваться пластинчатые многослойные формы, характерные для многих водорослей, грибов и некоторых простейших высших сухопутных растений, например, *Marchantia* и другие печёночники (рис. 7,4).

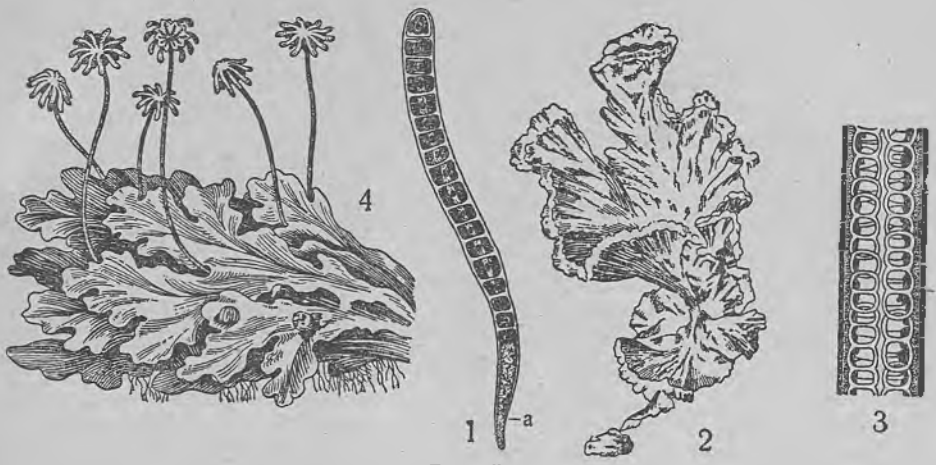


Рис. 7.

1 — Нитчатая водоросль *Ulothrix* с ризоидальной бесцветной клеткой (*а*); *2* — пластинчатая водоросль *Ulva*; *3* — разрез пластинки; *4* — таллом *Marchantia polymorpha*.

Тело их, не расчленённое на стебель и листья, называется слоевищем, талломом.

В дальнейшей эволюции, протекавшей в условиях главным образом воздушной, сухопутной среды, из таких распластанных на поверхности почвы талломов образовались листостебельные формы. Вертикально стоящий стебель, несущий листья — плоские пластинчатые образования,— наилучшим образом поглощает свет и улавливает углекислый газ воздуха.

В воздушной среде наиболее резко ощущается недостаток влаги, которая доставляется растению лишь нижней частью его из почвы, а не воспринимается всей поверхностью тела, как это было в водной среде. Это дало толчок к развитию корней. Первоначально тонкие нити — выросты клеток (ризоиды) — выполняли эту работу. По мере увеличения размеров тела растения образовались корни.

Наконец, дифференцировка внутреннего строения нашла выражение в сложных проводящих системах, характеризующих листостебельное растение.

Таким образом, длительный и сложный процесс формообразования в растительном мире, приведший к образованию высокоорганизованных, сильно расчленённых листостебельных растений с их совершенными системами проводящих тканей (ксилема, флоэма и т. д.), протекал в тесной связи с жизненной обстановкой. Особенно важным этапом в развитии растительных форм является переход растений от первоначальной — водной — среды обитания к наземному, сухопутному существованию. Растения коренным образом перестроились во внешнем и внутреннем строении. Чрезвычайно большое разнообразие местообитаний (горы, равнины, влажные, сухие местообитания, холодные, жаркие области земной поверхности и т. д.) в наземных условиях привело к образованию всего того неисчислимого количества растительных форм — от пигмеев растительного мира величиной в несколько миллиметров до великанов растительного мира — *эвкалиптов*, *секвой* и других мощных деревьев, достигающих 150 и более метров высоты (см. раздел «Экология»).

Основные органы высших растений

Тело высших растений расчленено на органы. Различают органы вегетативные, служащие для поддержания вегетативной жизни растения (корень, стебель, лист), и органы генеративные, служащие для обеспечения жизни вида — органы размножения. У высших цветковых растений это будет цветок.

Следует подчеркнуть, что принципиальной разницы между ними нет. Вегетативные органы могут стать генеративными и наоборот. Генеративные органы развиваются из вегетативных в известное время и при определённых условиях жизни растения.

Большое разнообразие органов тела растения может быть сведено только к основным (корень, стебель, лист). Объяснение наблюдаемого разнообразия даёт теория метаморфоза, т. е. их превращения.

Первоначально учение о метаморфозе имело характер отвлечённый, метафизический. Только со времён Чарлза Дарвина оно лишилось своей метафизической оболочки и стало одним из элементов эволюционного учения, помогая осмысливать действительные превращения органа с одной функцией в орган с другой функцией. С накоплением фактических данных стало возможным установление законов развития растительных форм от низших к высшим. Это стало возможным, с одной стороны, благодаря изучению истории индивидуального развития (онтогенеза) огромного числа представителей всех разнообразных групп растений, и с другой — благодаря изучению ископаемых форм. Изучение последних помогло отбросить различные умозрительные гипотезы, не подтверждённые летописью растительного мира, а также обнаружить много неожиданных форм, о существовании которых никто не подозревал.

Изучение индивидуального развития растений (онтогенеза) показало, что нередки случаи, когда в результате естественного отбора полезными для дальнейшего существования оказались изменения органов не в сторону усложнения, а в сторону упрощения. Более сложные образования изменились в более простые, редуцированные, например, листья-колючки у *барбариса*, листья-чешуи у паразитов и сапрофитных растений, вследствие чего они с меньшей затратой материала могли осуществлять полезную для растения работу, или даже в рудиментарные, задержанные в своём развитии в ранней эмбриональной стадии (рис. 8).

Различают органы аналогичные — имеющие одинаковую функцию вне зависимости от происхождения (рис. 9), и органы гомологичные — одинакового происхождения вне зависимости от функций (рис. 10).

КЛЕТКА КАК ОРГАН

Клеточное строение организмов

Все растительные организмы характеризуются определённым строением своего тела. Различают три типа организмов: 1) одноклеточные; 2) неклеточные и 3) многоклеточные. По существу это деление малоудачно, так как одноклеточный организм соответствует не одной клетке многоклеточного организма, а всему многоклеточному организму в целом.

Одноклеточная хламидомонада (рис. 213), как всякий живой организм, состоит из протопласта и его производных. Живая часть клетки — протопласт — у хламидомонады состоит из протоплазмы, ядра, зелёного чашевидного хроматофора и чувствительного к свету красного глазка.

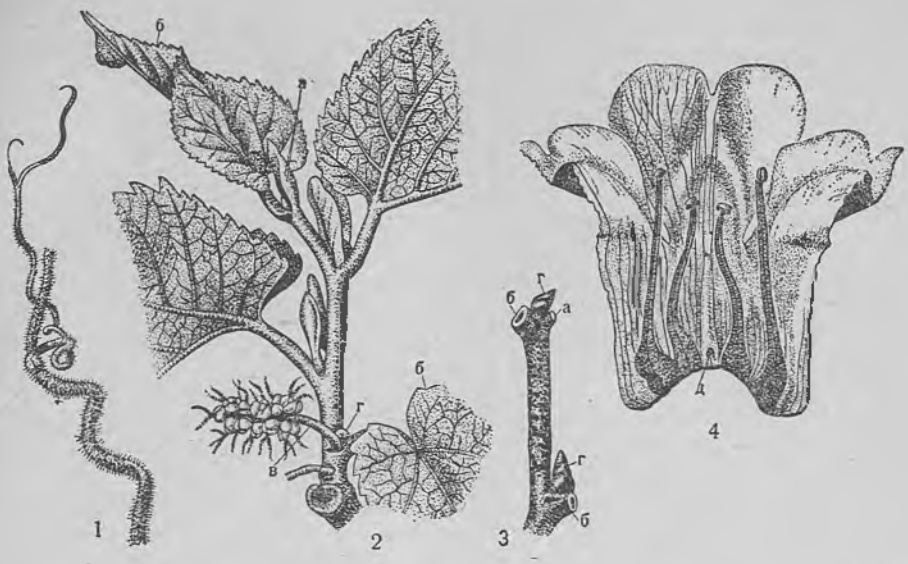


Рис. 8. Рудиментарные органы:

1. Побег *Vitis* с рудиментарными листьями. *2.* Побег шелковицы — *Morus nigra* с рудиментарными побегами (*а*); *б* — листья; *в* — соцветия; *г* — боковые почки. *3.* Конечная часть того же побега в зимнее время. *4.* Открытый венчик львиного зева (*Anthirrhinum majus*) с рудиментарными тычинками (*д*).

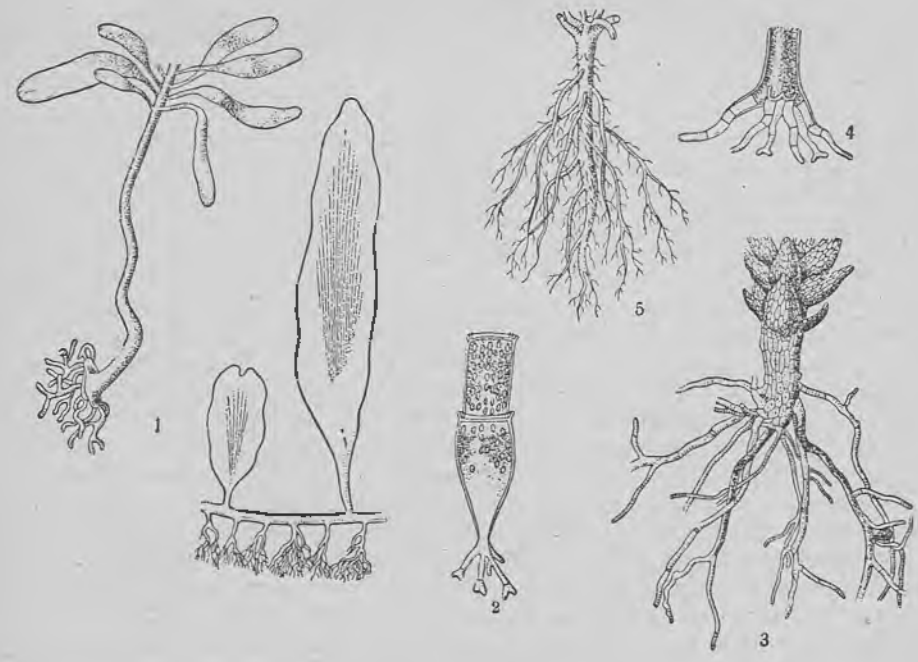


Рис. 9. Аналогичные органы:

1. Часть слоевища водоросли *Caulerpa* с ризоидами. *2.* Нижняя часть нитчатой водоросли эдогониум (*Oedogonium*) с ризоидами. *3.* Нижняя часть стебелька мха *Bryum argenteum* с ризоидами. *4.* Корнеобразные ризоиды *Syncephalis cordata*. *5.* Корень цветкового растения — мальвы (*Malva silvestris*).

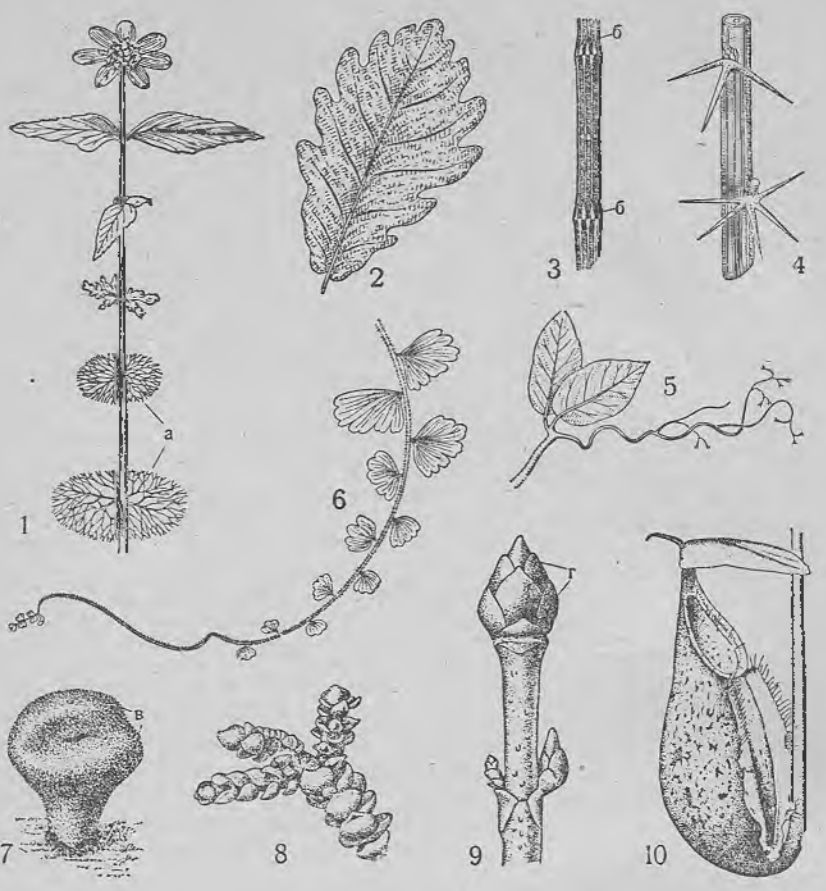


Рис. 10. Гомологичные органы различных растений:

1 — подводные листья (*а*) череды (*Bidens*); *2* — лист дуба — *Quercus robur*; *3* — редуцированные листья (*б*) казуарины (*Casuarina*); *4* — листовые колючки барбариса (*Berberis vulgaris*); *5* — листовые усики *Cobaea scandens*; *6* — столонообразные листья папоротника *Adianthum Edgeworthii*; *7* — суккулентные листья (*в*) *Mesembryanthemum Wettsteinii*; *8* — корневищные чешуи (листья) петрова креста (*Lathraea squamaria*); *9* — почечные чешуи (листья) конского каштана *Aesculus hippocastanum* (*г*); *10* — кувшинчатый лист непентеса (*Nepenthes Doniinii*).

С поверхности хламидомонада одета пектиновой о б о л о ч к о й, представляющей собой производное живой части клетки — протопласта. В теле хламидомонады имеется в а к у о л я, т. е. пространство, заполненное клеточным соком с растворёнными в нём веществами, а также особая пульсирующая вакуоля. П у л ь с и р у ю щ а я в а к у о л я периодически сокращает и увеличивает свой объём и служит для выведения продуктов отброса из тела хламидомонады. Хламидомонада быстро движется при помощи двух протоплазматических жгутиков. У хламидомонады, как и у других одноклеточных организмов, отдельные функции выполняют специальные о р г а н о и д ы клетки, являющиеся по существу его настоящими органами — зелёный хроматофор, жгутики и глазок. Жгутик — это орган движения, глазок — орган, воспринимающий световое раздражение, а хроматофор — орган питания клетки, так как в нём образуется крахмал. Первоначально не расчленённый на отдельные органоиды, первичный организм, приспособляясь в процессе своей эволюции к условиям существования, претерпел усложнения и дифференцировку своего тела.

Таким образом, в процессе эволюции организма и возникли органоиды или органы, представляющие, по меткому выражению Тимирязева, приспособленную форму.

Мы можем с уверенностью сказать, что не только пластиды и жгутики, но и ядро возникло как усложнение первоначального недифференцированного протопласта. Это весьма наглядно подтверждают, бактериальные организмы и синезелёные водоросли, у которых нет обособленного ядра и ядерное вещество диффузно распределено в клетке.

Основная линия эволюции шла в направлении образования многоклеточных форм.

У наиболее дифференцированного из этих организмов — *вольвокса* или *шаровика* — клетки соединены друг с другом протоплазматическими мостиками (плазмодесмами), что заставляет считать его скорее многоклеточным, чем колониальным организмом.

Наличие плазмодесм характерно для всех многоклеточных организмов. Отдельная клетка колониального организма, становясь клеткой многоклеточного организма, теряет свою самостоятельность и соответствует скорее отдельным органоидам одноклеточного организма, чем всему одноклеточному организму.

У многоклеточных (нитчатых, пластинчатых и затем более сложно расчленённых растений) гораздо более ясным становится несоответствие одноклеточного организма отдельной клетке многоклеточного.

В оболочках клеток многоклеточного организма остаются каналы или поры, через которые и сообщаются протоплазмы двух соседних клеток при помощи плазмодесм. Плазмодесмы были открыты в 1877 г. профессором Московского университета И. Н. Горожанкиным. Живое вещество растительных клеток многоклеточного организма представляет собой единое целое благодаря наличию плазмодесм. Клетка многоклеточного растения, выполняя ту или иную роль, аналогична органоидам одноклеточного организма. Как и эти последние, она является специализированной формой, возникшей в процессе эволюции. Последнее дало возможность Т. Д. Лысенко трактовать клетку как орган растения. Такое толкование клетки позволяет понять всё морфологическое разнообразие форм клеток у растений. В зависимости от роли, которую выполняют клетки в теле растения, они отличаются друг от друга своей величиной, характером и формой (см. ниже раздел «Ткани»). Служащие опорой механические клетки имеют вид вытянутых волоконец с утолщённой оболочкой. Клетки листа, играющие основную роль в питании, несут большое число зелёных хлоропластов. Клетки покровной ткани — эпидермиса—тесно примыкают друг к другу и имеют слегка утолщённую верхнюю стенку.

Функция клетки в растении в значительной мере определяет её форму и величину. Величина отдельных клеток колеблется в широких пределах. В среднем она составляет от 0,015 до 0,66 *мм*. Некоторые клетки, как, например, лубяные волокна крапивы, достигают до 77 *мм* длины. Друг с другом клетки склеены особым пектиновым межклеточным веществом. Клетки соединены таким образом, что стенки их в двух смежных рядах не совпадают. Этим достигается наибольшая прочность. Так кладут кирпичи при возведении кирпичных стен.

Значение клеточного строения организмов. Трудно переоценить значение клеточной теории для развития биологии. Клетка многоклеточного организма оказалась той основной единицей, с которой может оперировать биолог при изучении жизни организмов. Фридрих Энгельс считал открытие клеточного строения организмов одним из трёх величайших открытий в области естествознания в течение XIX в. Клеточное строение растений и животных получило своё признание после появления работ ботаника Шлейдена и зоолога Шванна. Чешский учёный Ян Пуркыня в 1840 г. обнаружил прото-

плазму, т. е. то основное вещество, с которым связана жизнь. Несколько раньше, в 1833 г., было открыто ядро в клетках растений.

Русские учёные внесли большой вклад в науку о клетке. И. Д. Чистяков открыл непрямое деление ядра, И. Н. Горожанкин — плазмодесмы, И. И. Герасимов выяснил физиологическую роль отдельных органоидов клетки, Л. С. Ценковский, И. Н. Горожанкин, С. Г. Навашин изучили половой процесс у растений.

Подчёркивая огромную значимость клеточной теории, следует отметить, что имело место и некоторое чрезмерное увлечение ею. В организмах всё стали приписывать клеточным структурам. В то же время даже в растительных организмах, где клеточное строение выражено очень резко, имеются и некоторые неклеточные структуры. Таковы, например: нечленистые млечники, возникающие за счёт разрастания одной клетки; смоляные ходы, происходящие в результате расхождения или растворения отдельных клеток; сосуды, возникающие в результате слияния отдельных клеток в трубки при исчезновении поперечных перегородок.

Из этих примеров видно, что клеточное строение позволяет растению хорошо специализировать свои отдельные части, однако в ряде случаев растение нарушает этот принцип строения для осуществления таких важных функций, как проведение воды и питательных веществ, отложение отбросов (смоляные ходы) и т. д.

Строение и функции растительной клетки

Живая клетка состоит из протоплазмы и ядра и одета снаружи оболочкой (рис. 11). Часто говорят о протопласте, понимая под этим названием протоплазму и ядро в их совокупности. Тогда протоплазму клетки называют цитоплазмой. По существу протопласт — понятие морфологическое. Он является наиболее существенной частью клетки.

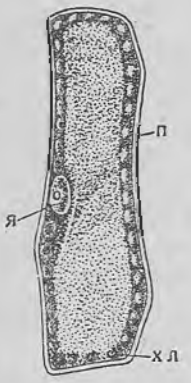


Рис. 11. Клетка из мякоти листа валлиснерии:
я — ядро; *хл* — хлорофилловые зёрна; *п* — протоплазма.

Пластиды — особые белковые тельца, находящиеся в плазме. Они бесцветны или окрашены в зелёный, в оранжевый цвет различными пигментами (хлорофилл, каротин и т. д.).

Другие части клеточного содержимого, как и оболочка растительной клетки, являются не активными образованиями, а продуктом жизнедеятельности протоплазмы.

Кроме оболочки, сюда должны быть отнесены:

включения, имеющие оформленный вид, например, зёрна крахмала, капли масла, кристаллы солей органических и неорганических кислот и т. д.;

вакуоли (от слова вакуум — пустота). Это полости в протоплазме, заполненные клеточным соком, в котором растворены различные вещества как органические, так и неорганические, нередко выпадающие из раствора в виде оформленных включений.

В многоклеточном организме клетки соединены друг с другом особым склеивающим межклеточным веществом в виде тонкой прослойки между оболочками соприкасающихся клеток.

Разъединения клеток можно легко добиться, например, кипячением в воде, или лучше в растворе кислоты. При этом происходит разрушение межклеточного вещества, и клетки распадаются. Явление это называется мацерацией. Мацерация происходит при гниении, под воздействием бактерий, разрушающих быстрее всего межклеточное вещество. При мочке

льна, конопли, крапивы мацерацию используют для отделения лубяных волокон.

Протоплазма. Основу живого вещества составляет протоплазма, имеющая вид бесцветной вязкой жидкости, состоящей из коллоидных веществ. Основным свойством протоплазмы является её способность к движению, а также способность приспособляться к воздействию условий окружающей среды. Из других живых частей клетки следует отметить ядро.

Строение ядра. Ядро имеет обычно округлую или слегка вытянутую форму, занимая очень небольшой объём в клетке. Величина ядра обычно не превышает 7—8 микрон. Ядро состоит из ядерной оболочки, хроматина — вещества, интенсивно красящегося основными анилиновыми красками, и ядерного сока. Кроме того, в ядре наблюдается одно или даже несколько ядрышек.

Физиологическая роль ядра в клетке была выяснена главным образом работами И. И. Герасимова. И. И. Герасимов, воздействуя на делящуюся клетку спирогиры холодом или эфиром, получал безъядерные клетки и рядом клетки, содержащие двойное количество ядерного вещества. Безъядерные клетки хотя и продолжали жить, но переставали расти, обмен веществ в них шёл неправильно. Образовавшийся в процессе фотосинтеза крахмал не растворялся, и клетки им переполнялись.

При делении клетки происходит деление ядра прямым или, чаще, непрямым способом. Деление ядра начинается с интенсивного движения протоплазмы и перемещения в ней отдельных частиц, а затем уже эти изменения передаются и ядру, начинающему своё деление (см. ниже).

Опыт показывает, что жизнеспособными являются только клетки, содержащие плазму и ядро. Отделённая от ядра протоплазма сравнительно быстро погибает из-за нарушения своего обмена. Изолированное от протоплазмы ядро также не может существовать и погибает.

Пластиды. Третьей живой составной частью клетки являются пластиды. К ним в первую очередь можно отнести хондриозомы. Хондриозомы представляют собой обычно палочковидные образования, отличающиеся от остальной плазмы большим содержанием липоидов. Повидимому, это своеобразные органоиды секреции веществ в клетке. Не совсем ясно происхождение этих образований. По мнению ряда авторов, они возникают непосредственно из протоплазмы, по другим воззрениям — они возникают всегда путём деления, так же, как и ядро в клетке. Хондриозомы, повидимому, являются родоначальниками всех пластид в клетке, по крайней мере у высших растений. Из них возникают лейкопласты (рис. 12) — бесцветные пластиды, и хлоропласты — пластиды зелёного цвета, играющие основную роль в питании зелёного растения. На солнечном свету зелёное растение в своих хлоропластах строит из воды и углекислого газа крахмал и сахар, выделяя в окружающую атмосферу кислород. Лейкопласты могут быть родоначальниками хлоропластов. Известно, что выращенные в темноте растения бывают бледножёлтого цвета. Они содержат лейкопласты, которые на свету зеленеют, т. е. переходят в хлоропласты. Хлоропласты в созревающих плодах переходят в хромопласты,— пластиды красного цвета, неспособные ассимилировать углекислоту (рис. 13). Окраска пластид обусловлена наличием особых красящих веществ — пигментов. У зелёных пластид-хлоропластов окраска обусловлена наличием хлорофилла, а у хромопластов — наличием оранжевого пигмента каротина.

Существуют, однако, лейкопласты, не зеленеющие на свету. Такие лейкопласты можно найти в эпидермисе ряда растений, например, у традесканции.

У высших растений пластиды имеют большей частью округлую форму. Хромопласты нередко бывают палочковидными, например, в клетках корня моркови.

Хлоропласты у них представлены в виде хлорофилловых зёрен. У водорослей пластиды обычно цельные и имеют вид пластинок, спиральных лент, чашевидных телец и называются хроматофорами (носителями окраски) (рис. 14).

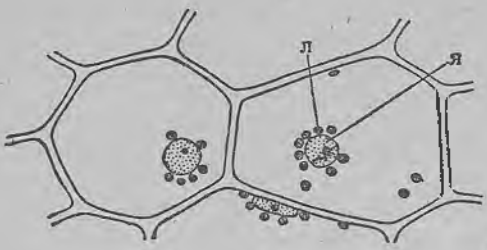


Рис. 12. Лейкопласты клетки кожицы традесканции:
л — лейкопласты; *я* — ядро с ядрышком.

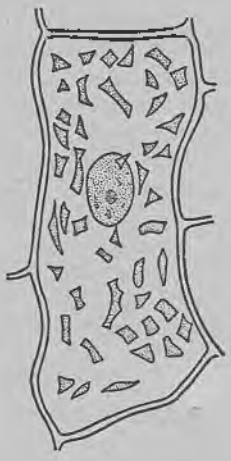


Рис. 13. Хромопласты. Клетка из венчика цветка настурции (*Tropaeolum majus*).

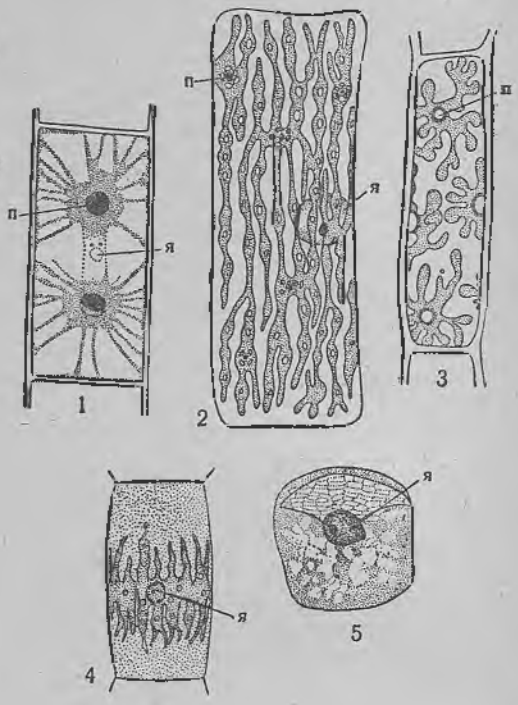


Рис. 14. Форма хлоропластов:

1. Два звёздчатых хлоропласта у водоросли *Zygnema*. *2.* Сетчатый хлоропласт у *Oedogonium*. *3.* У *Rhodochorton floridulum*. *4.* Хлоропласт в виде лапчатого кольца у *Draparnaldia*. *5.* У печёночного мха *Anthoceros*: *п* — пиреноиды, *я* — ядро. Вокруг пиреноидов видны крахмальные зёрна.

Тело пластиды имеет плазменную белковую основу (строму), на поверхности которой адсорбирован пигмент.

Новые хроматофоры (пластиды) возникают обычно путём деления хроматофора (пластид) материнской клетки, а не путём новообразования.

Совершенно ясно, однако, что исторически они должны были образоваться путём дифференцировки протоплазмы, так же, как возникло когда-то и ядро клетки. Сейчас дифференцировка у ряда форм зашла так далеко, что пластиды возникают только от пластид, а не заново от протоплазмы.

Оболочка клеток. О б о л о ч к а одевает клетку снаружи и представляет собой прозрачную перепонку, тесно примыкающую к протоплазме. Она является производным живой части клетки — протопласта. У большинства растений она построена из клетчатки или целлюлозы.

К л е т ч а т к а является сложным углеводом— полисахаридом. Химическая формула клетчатки $(C_6H_{10}O_5)n$ одинакова с формулой крахмала (см. ниже) — $(C_6H_{10}O_5)n$, но в отличие от него не красится от иода в синий цвет. Клетчатка не растворяется не только в воде и в щелочах, но даже и в ряде кислот. Хорошо растворяется клетчатка только в серной кислоте и так называемом реактиве Швейцера, представляющем собой раствор окиси меди в аммиаке. Характерной реакцией клетчатки, по которой её можно отличить от других веществ, является фиолетовое окрашивание от хлор-цинк-иода.

Сложный реактив хлор-цинк-иод (ClZnJ) — это раствор иода в насыщенном водном растворе хлористого цинка. Для лучшего растворения иода к воде добавляют иодистый калий. Под действием ClZnJ клетчатка видоизменяется в вещество, близкое к крахмалу (амилоидное изменение клетчатки), и окрашивается иодом в синий цвет. То же наблюдается и при действии серной кислоты на клетчатку. В этом случае также имеет место амилоидное изменение клетчатки, после чего она от действия иода синеет.

Клетчатка — очень стойкое химическое соединение, которое разлагается только некоторыми микроорганизмами (бактериями и грибами). В растительном мире клетчатка едва ли не самое распространённое соединение. Она составляет основной скелет растения, входя в состав оболочек его клеток.

В процессе жизнедеятельности растения клетчатка может подвергаться химическим изменениям, а именно: одревеснению, опробковению и ослизнению.

При одревеснении в стенках клетки откладывается особое вещество — лигнин, меняющее прочность и эластичность клетчатки. При этом увеличивается общая прочность растения, вернее, способность его нести без деформации значительную тяжесть. Все древесные растения имеют значительную часть своих клеток в одревесневшем состоянии. Без одревеснения центральной части стебля — древесины — вряд ли было бы возможно существование таких гигантов растительного мира, какими являются австралийские эвкалипты и американские секвойи, достигающие 150 *м* в высоту.

Вторым видоизменением клетчатки является опробковение. При опробковении происходит отложение жирообразного вещества суберина в оболочке клеток. Пропитанная этим веществом клетчатка становится непроницаемой для воды и газов и очень быстро отмирает. В то время как при одревеснении отмирание клетки необязательно, здесь оно происходит всегда.

Ослизнение оболочки клетки наблюдается реже. Ослизняются, например, прорастающие семена льна. Поверхность очень многих водорослей покрыта слизью. Кроме этих нормальных случаев ослизнения оболочки, наблюдаются и патологические. Так, слизетечение у деревьев наблюдается при поражении их особыми бактериальными организмами.

Помимо строительной клетчатки встречается ещё и питательная клетчатка, откладывающаяся в запас в виде так называемых гемицеллюлоз, главным образом в семенах некоторых растений. При прорастании подобных семян эта клетчатка, или гемицеллюлоза, легко осахаривается и используется на образование новых частей у растительного организма и на процесс дыхания. Такую клетчатку мы встречаем в семенах финика, настурции и ряда других растений.

Рост оболочки. Очень большой интерес представляет рост оболочки растительной клетки. Оболочка отличается двумя характерными свойствами: слоистостью и полосатостью. Слоистость видна на многих клетках, а полосатость хорошо заметна на клетках, имеющих сильно утолщённую оболочку. Очень хорошо она видна на волокнах льна. Слоистость оболочки свидетельствует о неравномерной плотности её слоёв, последовательно отлагающихся с внутренней стороны оболочки. Они различно преломляют свет.

Оболочка состоит из отдельных молекул целлюлозы, образующих друг с другом длинные цепи (первичные волоконца). Последние дают сложную сеть. Внешним выражением расположения их является полосатость клеточной оболочки.

Рост оболочки совершается двумя путями: внедрением и наложением. При сильном вытягивании клеток новые частицы целлюлозы внедряются между старыми. При утолщении клеточной оболочки новые слои целлюлозы накладываются на внутренней её стороне. Последний случай и проявляется в виде характерных слоёв, которые обычно видны в клетках с утолщённой оболочкой. Слоистость, кроме волокон льна, хорошо видна у каменистых клеток в плодах растений (груши, рябины и др.).

При нарастании клеточной оболочки в толщину отложение новых слоёв её происходит неравномерно. В оболочке всегда остаются места неутолщённые, которые называют п о р а м и. Они имеют вид точек при рассмотрении клетки с поверхности. На поперечных разрезах клетки они имеют вид каналов в оболочке клетки, называющихся п о р о в ы м и к а н а л а м и

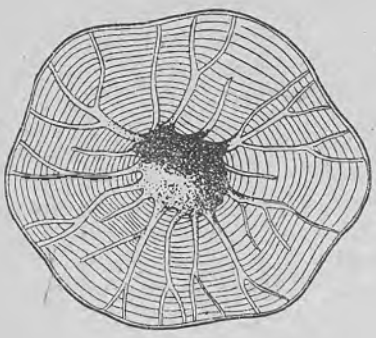


Рис. 15. Поровые каналы. Клетка из скорлупы кокосового ореха

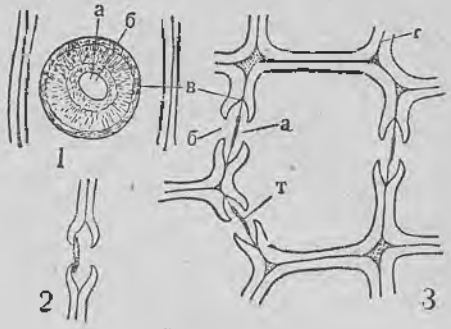


Рис. 16. Окаймлённые поры в древесине сосны:

1. Вид поры на продольном радиальном разрезе. *2.* Вид поры на продольном тангентальном разрезе. *3.* Поперечный разрез трахеиды: *а* — входное отверстие поры; *б* — выходное отверстие, оба отверстия совпадают; *в* — края расширенной части поры, окаймляющей её отверстие (*а*, *б*); *т* — тор; *г* — серединная пластинка.

(рис. 15). В нижней части они упираются в первичную, неутолщённую оболочку. Бывают ещё о к а й м л ё н н ы е п о р ы, встречающиеся в клетках, приспособленных к проведению воды,— в трахеидах хвойных деревьев. Окаймлённые поры имеют сложное строение и различно выглядят на срезах. На продольном радиальном разрезе ветки сосны они имеют вид двух концентрических кружков, как бы вставленных друг в друга. На тангентальном разрезе (параллельном поверхности ветки) они имеют вид сводов, возвышающихся над чечевицеобразной полостью, которая разделяет две соседние клетки. На вершине сводов имеются отверстия, приходящиеся друг против друга, — поры (рис. 16). В полости, разделяя две соседние клетки, проходит тонкая плёночка — первичная оболочка — с утолщением посредине. Эта утолщённая пластинка имеет округлую форму и называется т о р о м или т о р у с о м (рис. 16, *т*). Сводики являются позднейшими наслоениями оболочки. Торус играет роль клапана. При передвижении воды из трахеиды с большим давлением в трахеиду с меньшим давлением тор прижимается к стенке трахеиды, закрывая отверстие. Это приводит к замедлению или к полному прекращению тока воды.

Неравномерным утолщением оболочки клеток объясняется устройство оболочки сосудов (кольчатые, спиральные, лестничные, сетчатые и т. д., см. раздел «Ткани», рис. 38).

Химический состав растений. Основная масса растений состоит из углерода. Количество углерода в растении составляет в среднем 45% его сухого веса. На втором месте стоит кислород, количество которого достигает 42%. Водород даёт 7,5%, азот 1,5% и, наконец, 5% составляет зола, или минеральные вещества растений. Четыре первых элемента — С, О, Н, N — называются иногда о р г а н о г е н а м и, так как различные соединения их друг с другом образуют основную массу веществ, из которых состоит зелёное растение. Соединения углерода, водорода и кислорода в различных комбинациях дают различные углеводы, жиры и органические кислоты. Все четыре элемента вместе образуют важнейшие для организма белковые вещества. Основное живое вещество протоплазма состоит главным образом из б е л к о в ы х в е щ е с т в. В организмах имеются два типа веществ: з а п а с н ы е питательные вещества и вещества к о н с т и т у ц и о н н ы е,

входящие в состав живых частей клетки, т. е. в состав протопласта. Кроме них в растении имеются вещества, образующиеся в результате обмена веществ — отбросы, не играющие никакой физиологической роли.

Запасные вещества в растении бывают двух категорий: 1) безазотистые вещества — углеводы и жиры и 2) азотистые вещества — белки.

К углеводам относятся вещества, в которых атом углерода соединён с атомами кислорода и водорода в тех же соотношениях, как это имеет место в воде, т. е. на каждые два атома водорода приходится один атом кислорода. Углеводы являются одним из важнейших веществ, входящих в состав растения.

Крахмал. Крахмал является весьма распространённым в растениях соединением. Он имеет ту же химическую формулу, что и клетчатка, $(C_6H_{10}O_5)\,n$, но величина коэфициента n другая. Запасной крахмал встречается в виде крахмальных зёрен определённого строения, характерного для отдельных видов или групп растений. Крахмальные зёрна, так же как и оболочка, отличаются слоистостью, что говорит о неодинаковой плотности слоёв, из которых сложено крахмальное зерно. Крахмальные зёрна бывают простыми и сложными (рис. 17). В последнем случае они состоят из отдельных зёрнышек, склеенных вместе в одно зерно. Характерной реакцией на крахмал является его посинение от действия иода. Этой реакцией можно обнаружить даже мельчайшие примеси крахмала. Крахмал растворяется от действия кислот, переходя в сахар. В растении растворение крахмала осуществляется с помощью особого фермента (катализатора) амилазы, от латинского слова amylum, что значит крахмал. Ферменты обычно обозначаются названием того соединения, на которое они действуют, с прибавлением частицы *-аза*. При гидролизе крахмала ферментом амилазой сначала образуется солодовый сахар мальтоза, который затем действием другого фермента — мальтазы — гидролизуется в виноградный сахар, или глюкозу.

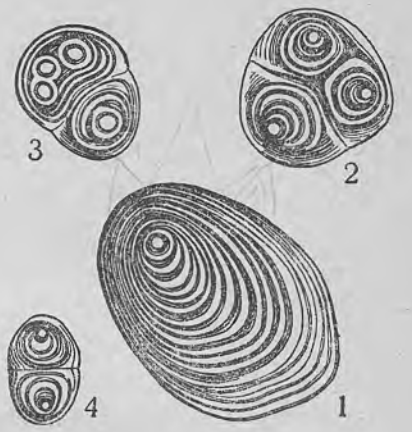


Рис. 17. Крахмальные зёрна в клубне картофеля:
1 — простое зерно; *2* — полусложное; *3*, *4* — сложные.

$$\underset{\text{крахмал}}{2C_6H_{10}O_5} + H_2O = \underset{\text{мальтоза}}{C_{12}H_{22}O_{11}}$$

$$\underset{\text{мальтоза}}{C_{12}H_{22}O_{11}} + H_2O = 2\underset{\text{глюкоза}}{C_6H_{12}O_6}$$

Крахмал откладывается в семенах, в корневищах, клубнях, стеблях и других частях растений. По характерной форме крахмальных зёрен можно легко определить нежелательные примеси в ряде пищевых веществ.

Инулин. У некоторых растений встречается в клеточном соке другой углевод (полисахарид) — инулин, того же состава, что и крахмал, $(C_6H_{10}O_5)\,n$, но с иным значением коэфициента n. Инулин, в отличие от крахмала, находится в растворённом состоянии. В значительном количестве инулин имеется у ряда представителей семейства сложноцветных (земляная груша, одуванчик, георгин и др.).

При обработке срезов растения спиртом инулин выпадает в виде сферокристаллов, которые хорошо видны под микроскопом. В форму моносахаров он переводится особым ферментом — инулазой, расщепляющей его до двух молекул плодового сахара — фруктозы.

$$2C_6H_{10}O_5 + 2H_2O = 2\underset{\text{фруктоза}}{C_6H_{12}O_6}$$

Сахара. Большую роль в растении играют сахара, которые также могут находиться в клетке растения в виде запаса, главным образом в клеточном соке, или непосредственно расходуются растением как питательный и энергетический материал (источник энергии при дыхании).

К сахарам относятся дисахариды общей формулы $C_{12}H_{22}O_{11}$. Они отличаются друг от друга не числом атомов в молекуле, а определённым расположением их в ней.

К ним относятся мальтоза — солодовый сахар, и сахароза — тростниковый сахар. Тростниковым он назван потому, что раньше добывался исключительно из сахарного тростника. В тропических странах он и до сих пор добывается из тростника, а в северном полушарии — из сахарной свёклы. Сахарная свёкла в клеточном соке своих корней содержит до 22% сахара.

При гидролизе мальтозы ферментом мальтазой получается, как мы уже видели, глюкоза, а при гидролизе сахарозы ферментом сахаразой получается два моносахарида, а именно: молекула глюкозы (виноградного сахара) и молекула фруктозы (плодового сахара).

$$\underset{\text{сахароза}}{C_{12}H_{22}O_{11}} + H_2O = \underset{\text{глюкоза}}{C_6H_{12}O_6} + \underset{\text{фруктоза}}{C_6H_{12}O_6}.$$

Оба эти сахара, так же, как и дисахариды, отличаются расположением своих атомов в молекуле.

Жиры. Растительные масла, или жиры, имеют широкое распространение, в первую очередь как питательные запасы в семенах. Такие семена, как подсолнечник, хлопчатник, конопля, лён, кунжут, горчица, арахис, соя, мак, содержат значительные количества масла.

Семена, содержащие значительные количества масла, не содержат крахмала: одно безазотистое вещество как бы заменяет другое.

Жирные масла состоят из глицерина и жирной кислоты. Под влиянием щелочей происходит их омыливание с распадением на эти составные части. В растениях роль щёлочи выполняет особый фермент липаза или, вернее, липазы, так как состав жиров неодинаков.

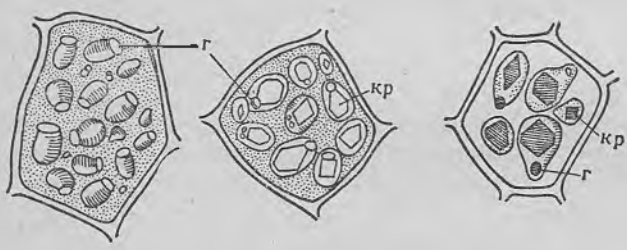


Рис. 18. Алейроновые зёрна в клетках семян клещевины:
г — глобоиды; *кр* — кристаллоиды.

Жиры гораздо беднее кислородом, чем углеводы, почему они более калорийны, т. е. дают большой выход энергии при окислении (дыхании). Характерной реакцией на жиры является окрашивание их в оранжево-красный цвет от спиртового раствора красной краски судана. От осмиевой кислоты масла чернеют.

Белки. Наиболее сложные соединения — белки — откладываются в запас в виде алейроновых зёрен. Алейроновые зёрна представляют собой высохшие вакуоли. Белковые вещества, находившиеся в клеточном соке в виде растворов, при потере влаги становятся твёрдыми зёрнышками и имеют вид небольших комочков (например, у злаков), или образуют тельца своеобразного строения. У растений, содержащих большое количество масла, алейроновые зёрна кроме кристалликов белка имеют минеральные включения, носящие название глобоидов. Алейроновые зёрна встречаются главным образом в семенах растений (рис. 18).

Характерными реакциями на белок являются:

Биуретовая. При действии водным раствором медного купороса и едкой щёлочи наблюдается окрашивание белка в фиолетовый цвет.

К с а н т о п р о т е и н о в а я. Под действием крепкой азотной кислоты происходит пожелтение белка. Затем при прибавлении капли аммиака пожелтение усиливается и окраска становится оранжевой.

От действия м и л л о н о в а р е а к т и в а (раствор ртути в азотной кислоте) при нагревании белка наблюдается мясокрасное окрашивание.

Белки состоят из отдельных а м и н о к и с л о т. Формулы белков дать нельзя. Известен лишь химический состав отдельных аминокислот, из которых состоят белки. Под влиянием ферментов п р о т е а з белок распадается на свои составные части — аминокислоты.

Запасные белки различают по их растворимости. Различают следующие группы белков: 1) а л ь б у м и н ы, растворимые в воде; 2) г л о б у л и н ы, растворимые в нейтральных солях (10% раствор Na_2SO_4, NaCl и др.); 3) п р о л а м и н ы, растворимые в 70% спирте (белки некоторых злаков), и 4) г л ю т е н и н ы, растворимые в слабых щелочах. Более всего распространены в растениях глобулины. Альбумины встречаются в значительно меньшем количестве.

Вакуоли и клеточный сок. Молодые клетки сплошь заполнены протоплазмой. Однако детальный анализ содержимого молодых клеток позволяет обнаружить в протоплазме мельчайшие полости — в а к у о л и (рис. 19). С увели-

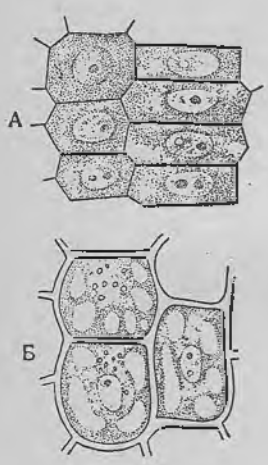


Рис. 19. Молодые клетки:
А — в точке роста; *Б* — несколько ниже точки роста.

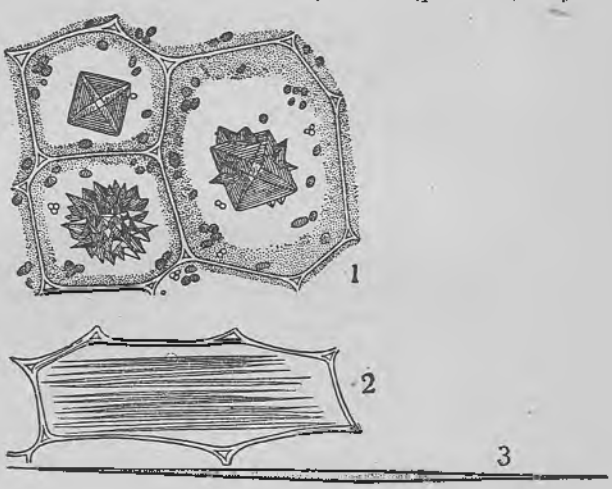


Рис. 20. Кристаллы щавелевокислой извести:
1 — друзы; *2* — рафиды; *3* — одна рафида при более сильном увеличении.

чением размеров клетки вакуоли также увеличиваются и нередко сливаются вместе, образуя несколько или даже одну большую вакуоль. Вакуоли заполнены клеточным соком. Клеточный сок представляет собой водный раствор различных неорганических и органических веществ, являющихся или запасными веществами (см. выше—алейроновые зёрна, инулин), или продуктами обмена. О р г а н и ч е с к и е к и с л о т ы — одноосновные (уксусная), двухосновные (яблочная, винная, щавелевая) и трёхосновные (лимонная) играют большую роль в обмене веществ растения. Многие из них являются промежуточными продуктами углеводного обмена (пировиноградная, янтарная кислоты). Органические кислоты накапливаются обычно в клеточном соке, придавая растению кислый вкус (плоды лимона, клюквы, незрелые плоды ряда растений, листья щавеля, кислицы и т. д.).

К числу веществ, не играющих определённой роли и, повидимому, представляющих собой побочные продукты обмена, относятся вещества, содержащие азот, — а л к а л о и д ы (например, морфий у мака, атропин у

белены и белладонны и др.). К этой же группе веществ относятся эфирные масла, смолы и др. Все они имеют, повидимому, биологическое значение, почему и сохранились в процессе естественного отбора у растений. К числу отбросов, несомненно, относятся также различные кристаллы в растениях. Они лежат обычно в мёртвых клетках, причём образуются главным образом в листьях. Наиболее распространены кристаллы щавелевокислой извести, встречающиеся у различных растений в разнообразных формах: то в виде одиночных кристаллов, то в виде их сростков — друз, или в виде игольчатых кристаллов — рафид (рис. 20). Кроме кристаллов щавелевокислой извести, известны кристаллы углекислой и сернокислой извести. Эти два вида кристаллов встречаются гораздо реже. Кристаллы углекислой извести чаще всего попадаются в форме цистолитов, — выростов оболочки клетки, пропитанных углекислой известью. Кристаллы гипса встречаются в вакуолях десмидиевой водоросли *клостериум*.

Какова же роль кристаллов? Можно считать, что роль их сводится к нейтрализации избытка кальция в растении. Кальций в больших количествах находится обычно в почвах, из которых легко поглощается растением, Избыточное количество кальция отрицательно влияет на растение. Растение связывает его имеющимися в его распоряжении кислотами: щавелевой, серной и угольной. Наибольшие количества кристаллов откладываются в листьях, которые, опадая во время листопада, освобождают растение от избытка извести.

В клеточном соке многих растений содержатся в растворённом виде различные красящие вещества — пигменты. Самым распространённым из них является антоциан — органическое вещество типа глюкозидов. Окраска антоциана различна, в зависимости от реакции клеточного сока: при кислой реакции — красная, при щелочной — синяя. Окраска листьев красной капусты, корня красной свёклы, окраска лепестков многих растений (например, медуницы, незабудки и др.) обусловлена наличием антоцианов.

Цветки ряда растений, например, той же медуницы, за время цветения изменяют свою окраску от розовой до синей, так как реакция клеточного сока меняется от кислой до слабощелочной.

Конституционные вещества клетки. Переходя к характеристике конституционных веществ клетки, мы, естественно, сталкиваемся с вопросом о составе плазмы. Энгельс в своё время определил жизнь как форму существования белковых тел. В этой формуле Энгельс со свойственной ему глубиной подчеркнул значение белков в жизнедеятельности и химическом составе организмов.

В числе веществ, составляющих протоплазму растительного и животного организмов, первое место занимают белки. Нет плазмы без белков. В химическом отношении белки являются очень сложными веществами. Мы до сих пор ещё имеем слабое представление о химическом строении протоплазмы. Следует подчеркнуть, что конституционные белки протоплазмы, составляющие живое тело, резко отличаются от мёртвых, запасных белков. Эти отличия касаются, повидимому, не химического строения, а физической структуры. Однако белки в протоплазме образуют сложные химические соединения с жирообразными веществами — липоидами, а также и с углеводами. Это так называемые липопротеиды и гликопротеиды.

Химические анализы протоплазмы вместе с запасными питательными веществами (суммарный анализ) показали наличие в ней значительных количеств белков, липоидов, углеводов, нуклеиновых кислот. Обычным объектом, на котором ведётся изучение состава протоплазмы, являются *слизевики*, образующие большую массу голой, не покрытой оболочкой протоплазмы. Результаты суммарного анализа протоплазмы листьев капусты приведены в таблице.

Суммарный анализ протоплазмы листьев капусты

Белки	63,11%	сухого	веса
Жиры, липоиды и другие растворимые в эфире вещества	20,75%	»	»
Зола	6,45%	»	»
Неопределённые вещества	9,5%	»	»

Живая протоплазма хорошо отличается от мёртвой тем, что почти совсем не пропускает краски. Мёртвая же легко пропускает все краски.

Если нарезать красную свёклу кусочками и опустить их в холодную воду, окрашивания воды не наблюдается. При нагревании до 60—65° С вода окрашивается и свёкла обесцвечивается. Однако, применяя некоторые краски, в частности анилиновые в слабой концентрации, можно окрасить протоплазму, не убивая её.

При такой прижизненной окраске плазмы можно лучше изучить под микроскопом её строение.

Гораздо больше, чем химический анализ, даёт нам изучение физико-химического состояния протоплазмы. Протоплазма живых клеток сильно обводнена. Содержание воды доходит до 80%. Лишь в некоторых клетках, например, у зрелых семян растений, количество воды снижается до 12—14%. Протоплазма, становясь здесь твёрдой, однако, не теряет жизнеспособности.

Любое вещество может находиться в двух состояниях в зависимости от степени дисперсности (раздробленности) частиц, а именно, в кристаллоидном или коллоидном состоянии. При растворении в воде кристаллоиды образуют истинные растворы, где молекулярные кристаллоиды распадаются до молекул и даже ионов. Растворитель и растворённое вещество образуют здесь как бы единое целое.

Коллоидное состояние вещества. При коллоидном состоянии раствор вещества уже не даёт однородной картины, а резко делится на две фазы — на взвешенные частички, или дисперсную фазу, и среду, в которой они взвешены, называемую дисперсионной средой.

В коллоидном растворе легко провести грань между дисперсионной средой и дисперсной фазой. Коллоидный раствор обычно бывает несколько мутен, он слегка опалесцирует. Природу коллоидного раствора легко выяснить, если пропустить через него пучок света. Истинный раствор будет оптически пустым, а коллоидный даст в этом случае светящийся конус, получивший название конуса Тиндаля. Получается явление, подобное тому, которое наблюдается при проникновении солнечного луча сквозь щель в закрытую ставнями комнату. Многочисленные пылинки, видимые нами в солнечном луче, видны лишь благодаря отражению ими света. Они нам, собственно, и не видны, а видны те ореолы света, которые их окружают. На этом принципе и был построен в 1903 г. ультрамикроскоп, который сделал доступным наблюдение коллоидных частиц, доказав реальность их существования.

В ультрамикроскопе исследователь видит тёмное поле и в нём освещённые косыми лучами коллоидные частицы. Величина коллоидных частиц очень мала. Область коллоидных частиц лежит между 0,1 микрона (микрон=0,001 миллиметра) и 0,001 микрона. Ниже начинается область истинных растворов, а выше — область грубых дисперсий, частицы которых уже видимы в обыкновенном микроскопе, который замечает отдельные точки, если их величина не меньше 0,12 микрона.

Грубые дисперсии, хорошо видимые под микроскопом, бывают двух родов: в виде эмульсии, когда взвешенные частички жидкие, и в виде суспензии, когда взвешенные частички являются твёрдыми телами. Примером эмульсии может служить молоко, где микроскопические

капельки жира взвешены в жидкой среде. Примером суспензии является тушь.

Коллоидные растворы также могут иметь жидкую или твёрдую дисперсную фазу. Например, коллоидальное золото имеет твёрдые частички, а раствор мастики или белка — жидкие.

Основные особенности коллоидов заключаются в том, что в них особенного напряжения достигают поверхностные явления. Действие сил поверхностного натяжения проявляется на границах обеих фаз. Взвешенные коллоидные частички, так называемые м и ц е л л ы, состоящие из огромного числа молекул, находятся в состоянии броуновского движения. Они отталкиваются друг от друга, так как несут одноимённые электрические заряды. Стоит, однако, снизить потенциал этого заряда, чтобы мицеллы сразу

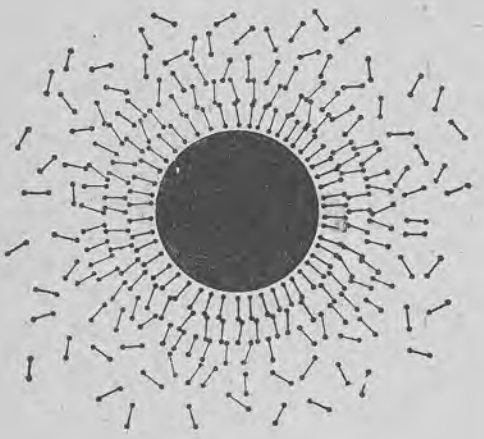


Рис. 21. Структура водной оболочки вокруг частицы гидрофильного коллоида.

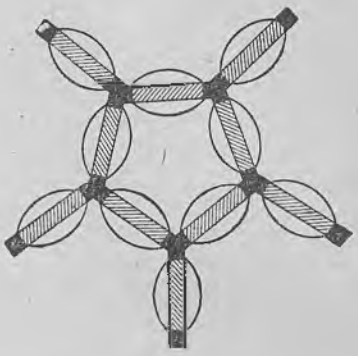


Рис. 22. Строение геля.

же стали слипаться в комки и падать на дно. Это явление получило название осаждения, или к о а г у л я ц и и. Заряд мицелл обусловлен поглощёнными на их поверхности ионами. Для того чтобы изменить заряд, нужно только прибавить к коллоидному раствору небольшое количество какого-нибудь электролита, например, нейтральную соль. Сразу же коллоид начинает свёртываться и осаждаться. Свёртывание носит н е о б р а т и м ы й х а р а к т е р. Если мы будем наблюдать явление коагуляции в обыкновенный микроскоп, то увидим образование гранул (зёрен), которые будут слипаться вместе. Невидимые благодаря своей малой величине мицеллы начинают слипаться в агрегаты и становятся видимыми в обыкновенный микроскоп. Однако описываемые явления произойдут лишь в том случае, если перед нами будет так называемый г и д р о ф о б н ы й к о л л о и д. Помимо гидрофобных коллоидов, существуют ещё и г и д р о ф и л ь н ы е, к которым относится большинство коллоидов, встречающихся в организмах. У гидрофильных коллоидов устойчивость коллоида обусловлена не столько зарядом, сколько частицами воды, которые окружают мицеллы. Каждая мицелла такого коллоида окружена слоем правильно ориентированных молекул воды (рис. 21). Для того чтобы осадить гидрофильный коллоид, необходимо сначала отнять от коллоидной мицеллы эту оболочку из молекул воды. Если гидрофобный коллоид можно осадить небольшим количеством нейтральной соли, то для осаждения гидрофильного коллоида необходимо применение гораздо бóльших количеств осадителя. Кроме того, осадок такого коллоида может снова растворяться, если изменять концентрацию соли прибавлением необходимого количества воды.

Необратимая коагуляция гидрофильного коллоида происходит только от прибавления веществ, меняющих самый состав коллоида. Такое действие имеют соли тяжёлых металлов, например сулемы.

Одной из характерных особенностей гидрофильных коллоидов является их способность образовывать студни (гели) При образовании студня коллоид застывает в виде твёрдого тела, обычно с очень небольшим выделением воды. Следует отличать коагуляцию от студнеобразования. При студнеобразовании не происходит свёртывания коллоидов, и под обыкновенным микроскопом мы не заметим появления более крупных частиц — мицелл. Мицеллы коллоида в геле сохраняют свои ультрамикроскопические или субмикроскопические размеры. Что же происходит с мицеллами коллоида золя при переходе его в гель? Наиболее вероятное предположение заключается в том, что вытянутые в виде палочек мицеллы коллоидов одеты водными оболочками не по всей своей поверхности, а только в средней части мицеллы. На обоих её концах имеются участки, несущие заряд. Мицеллы золя предохраняются от соединения зарядом этих участков. При утрате гидрофобными участками заряда происходит соединение мицелл в сетчатый трёхмерный остов (рис. 22), заполненный межмицеллярной жидкостью. Образование геля каждый наблюдал на примере желатины, которую прибавляют к сладким сокам при приготовлении желе. Всем известно, что если нагреть такое желе, то оно опять становится жидким, переходя в состояние золя. При снижении температуры золь опять переходит в гель.

Помимо нагревания, гель может перейти в золь и при механическом его встряхивании. Это явление играет немаловажную роль в мире организмов. Очень часто проникающий в тело организма паразит облегчает себе путь именно таким образом, разжижая коллоиды плазмы.

Все гели можно разделить на три типа: 1) ненабухающие; 2) ограниченно набухающие и 3) неограниченно набухающие.

К первой группе относятся такие неорганические гели, как кремниевая кислота. В этом геле вода может заполнить только капиллярные промежутки между мицеллами, и гель при этом не увеличивает своего объёма.

Ко второй группе относится часть органических гелей, как, например, желатина. Возьмите сухую желатину и положите её в воду. Один объём такого геля может связать до 14 объёмов воды. При набухании выделяется некоторое количество тепла. Сухой гель набухает до определённого предела и без повышения температуры не переходит в золь.

К третьей группе относятся, например, гумми-арабик, гемоглобин и др. Они сначала набухают, а затем при избытке растворителя переходят в золь.

Сразу же следует отметить, что большинство коллоидов растительной клетки являются ограниченно набухающими коллоидами. Такова, например, клеточная оболочка с рядом включений в клетке.

Что же представляет собой протоплазма с коллоидно-химической точки зрения? Протоплазма является коллоидом, но возникает вопрос, имеет ли она жидкую консистенцию золя или твёрдую геля?

В большинстве случаев можно констатировать жидкую природу протоплазмы в клетке. Об этом свидетельствуют такие факты, как движение протоплазмы в клетке, образование протоплазматических шаров в воде при выгекании протоплазмы из разрезанной клетки, круглая форма вакуолей и их слияние в клетке, слияние псевдоподий у амёб и т. д.

Самым важным обстоятельством, которое мы можем установить, является способность протоплазмы менять своё агрегатное состояние, т. е. становиться или более твёрдой, или разжижаться. На этом свойстве основывается способность растения быстро применяться к изменяющимся условиям внешней

среды, так как при увеличении или уменьшении вязкости протоплазмы меняется интенсивность, а в некоторых случаях и характер обмена у растения. Вязкость протоплазмы сильно падает у большинства растений во время цветения и сильно возрастает в созревших семенах.

Протоплазма большинства созревших семян представляет собой твёрдое образование, настоящий гель.

Один из наиболее интересных вопросов—это вопрос о причинах несмешиваемости протоплазмы с водой. Даже голые, лишённые оболочек клетки амёб и других организмов не смешиваются с окружающей средой. Наиболее удовлетворительное решение вопроса найдено в учении о коацервации. Коацерватами называются такие коллоидные растворы, которые, обезвоживаясь, образуют однофазную систему. При коацервации значительная часть дисперсионной среды отделяется от коллоида, причём последний не смешивается с этой средой, сохраняя свою индивидуальность. Капельки коацервата, взвешенные в среде, в отличие от частиц, получаемых при осаждении, сохраняют свои субмикроскопические размеры и свою индивидуальность.

Механизм коацервации мыслится как потеря индивидуальных водных оболочек у отдельных мицелл и образование одной общей оболочки у ряда мицелл (рис. 23).

Получаются коацерваты различными путями: 1) при прибавлении к одному из коллоидов другого, взятого в высокой концентрации (крахмал и желатина); 2) прибавлением к гидрофильному коллоиду спирта или ацетона и т. д. Коацерваты обнаруживают известное сходство с протоплазмой по своей вязкости, способности образовывать вакуоли и т. д.

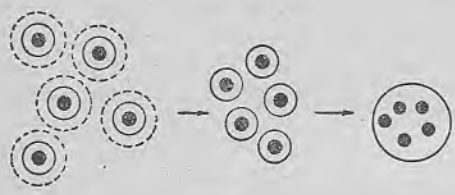


Рис. 23. Схема образования капель коацервата.

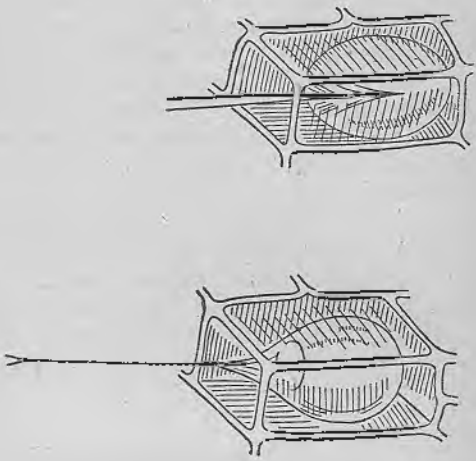


Рис. 24. Вытягивание нитей протоплазмы из клеток эпидермиса лука при помощи иглы микроманипулятора.

По представлениям некоторых авторов протоплазма есть коацерват. Другие считают, что лишь поверхностные слои протоплазмы являются коацерватами, внутренняя её часть является золем. Многие авторы считают, что протоплазма имеет определённую структуру, т. е. её субмикроны, состоящие из белковых молекул, соединены в сеть. Этим путём пытаются объяснить целый ряд свойств протоплазмы, в частности её эластичность, т. е. способность возвращаться в исходное положение после прекращения деформации, наподобие того, как занимает прежнее положение вытянутая в руках резиновая трубка. Эластические свойства протоплазмы обнаруживаются весьма ясно, если вытянуть протоплазму иглой микроманипулятора (рис. 24)[1]. Стоит только отпустить такую нить протоплазмы, чтобы она сократилась до прежнего объёма.

---

[1] Микроманипулятор — прибор, при помощи которого можно производить исследования клеток и их частей. Острые стеклянные иглы микроманипулятора на концах имеют толщину не более одного микрона и видны только в микроскоп.

Нельзя не согласиться с акад. А. И. Опариным, который считает сомнительным утверждение о наличии сетчатой субмикроскопической структуры протоплазмы. С этим утверждением плохо вяжется представление о жидкой природе протоплазмы и её способности менять своё состояние от жидкого до твёрдого. Очевидно, можно считать, что эластические свойства протоплазмы связаны лишь с определённой ориентировкой мицелл, особенно в поверхностных её частях.

Протоплазма клетки состоит из трёх слоёв: плазмалеммы, мезоплазмы и тонопласта.

Плазмалемма — поверхностный слой, одевающий плазму, состоящий из правильно ориентированных мицелл; мезоплазма — средняя часть; тонопласт — внутренний слой плазмы, окружающий вакуоли. В мезоплазме ориентировка мицелл выражена значительно слабее, чем в плазмалемме и тонопласте. Тонопласт также состоит из ориентированных слоёв мицелл, но этот слой значительно более мощен, чем у плазмалеммы. Вероятно, плазмалемма и тонопласт являются коацерватами. При отмирании клетки в результате плазмолиза или от высыхания тонопласт живёт дольше всех остальных частей клетки.

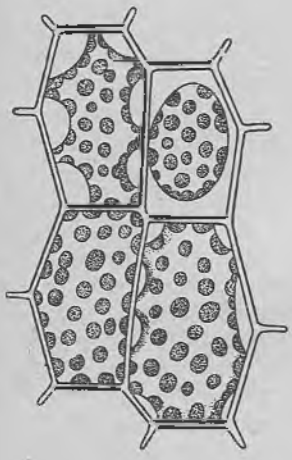


Рис. 25. Стадии плазмолиза в листочках мха.

Ознакомившись с коллоидно-химическими свойствами протоплазмы, перейдём к характеристике некоторых важных свойств растительной клетки.

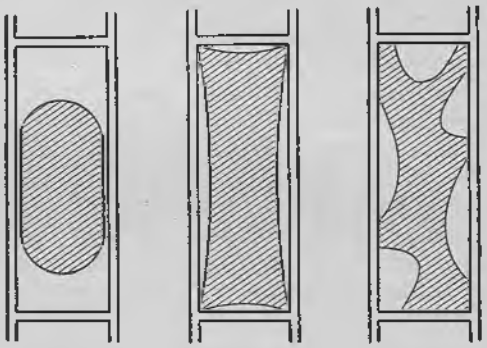


Рис. 26. Различные формы плазмолиза: слева — выпуклый; в центре — вогнутый; справа — судорожный.

Проницаемость протоплазмы. К этим свойствам относится прежде всего проницаемость протоплазмы. Проницаемостью протоплазмы называют её способность поглощать те или иные вещества из окружающей среды.

В нормальном состоянии клетки растения наполнены водой, которая, заполняя вакуоли клеточного сока, прижимает протоплазму к стенкам клетки. Оболочка клеток благодаря эластичности растягивается, но обладая упругостью, стремится сжаться. Это давление растянутой оболочки на содержимое клетки называют тургорным давлением, а состояние напряжения клетки — тургором.

В результате тургора нормальное растение устойчиво, не поникает. Тургор обеспечивает растению необходимую прочность. Молодые части растений, ещё не развившие механических тканей, укрепляются лишь благодаря тургору.

Если мы поместим клетку в крепкий раствор тростникового сахара или поваренной соли, превышающий концентрацию солей в клетке, вода будет выходить из клетки, протоплазма отстанет от клеточных стенок и соберётся

комочком внутри клетки. Произойдёт плазмолиз (рис. 25,26). Если теперь такую клетку перенести в чистую воду, вода проникнет внутрь клетки, где концентрация солей выше. Накопляясь в вакуолях, вода займёт прежний объём и протоплазма снова будет соприкасаться с оболочкой. Это явление получило название деплазмолиза.

Иногда наблюдается так называемый колпачковый плазмолиз. Если поместить клетки чешуи обыкновенного лука в одномолярный раствор роданистого калия KCNS, произойдёт плазмолиз клетки. Вскоре он перейдёт в колпачковый плазмолиз: на противоположных концах клетки образуются тельца, имеющие вид колпачка или шапочки. Они представляют собой набухшую плазму (мезоплазму) растения. Внутрь вакуолей роданистый калий не проникает и поглощается протоплазмой.

Таким образом, при колпачковом плазмолизе происходит связывание поглощаемого вещества протоплазмой. При обычном плазмолизе поглощённое вещество из протоплазмы поступает в клеточный сок.

Установив наличие двух типов проницаемости веществ, обратимся к вопросу, какие же соединения поглощаются клеткой. Некоторые вещества поглощаются ею очень легко, а другие очень слабо. Хорошо проникают в клетку соединения, которые растворяются в тех или иных веществах, входящих в состав протоплазмы, например, хорошо растворимые в липоидах хлороформ, эфир. Проникновение их совершается в значительной мере пассивно. Бóльшая часть веществ, например, минеральные соли, проникают в клетки активно, за счёт обмена своих ионов на ионы H^+ и HCO'_3, выделяемые растением в процессе дыхания. Многие вещества совершенно не поглощаются протоплазмой. К этой категории относится ряд коллоидных веществ.

Диффузия и осмос. Неравномерное движение молекул через перепонку при прохождении воды от растворов низкой концентрации к растворам высокой концентрации, которое мы наблюдаем при явлениях плазмолиза и деплазмолиза, носит название осмоса. Понять явление осмоса нам поможет рассмотрение более простых явлений диффузии. Если мы поверх сахарного раствора в стакан осторожно нальём чистой воды, молекулы воды будут проникать в раствор сахара, а молекулы сахара—в воду. Через некоторое время концентрация раствора в стакане уравновесится. Это явление носит название диффузии. Здесь нет никакого препятствия для движения молекул. При осмосе же раствор должен проходить через перепонку, представленную в клетке слоем протоплазмы. Такие перепонки, которые пропускают через себя только чистый растворитель, а растворённые в нём вещества не пропускают совсем, называются полупроницаемыми. Протоплазма является относительно полупроницаемой перепонкой. Она пропускает через себя воду быстрее, чем растворённые в ней вещества. Если бы протоплазма была абсолютно полупроницаемой перепонкой, клетке грозила бы голодная смерть, так как через неё проходила бы лишь вода.

Осмотическое давление. Очень важную роль в жизни растительной клетки, а стало быть и всего растительного организма, играет осмотическое давление. Осмотическим давлением называется давление растворённых веществ на полупроницаемую перепонку (мембрану). Хотя протоплазму и нельзя назвать мембраной, всё же это определение к ней в какой-то мере подходит.

Растворы веществ в клеточном соке (ионы солей, сахар, органические кислоты) находятся здесь в относительно высокой концентрации. Они притягивают в клетку воду, которая производит давление на плазму. Осмотическое давление тем выше, чем выше концентрация раствора и температура.

Осмотическое давление очень разнообразно у различных растений. У растений водных (за исключением растений морей и засолённых водоёмов)

оно невелико, у растений засушливых местообитаний, в частности у степных, оно значительно выше, достигая 30 и более атмосфер. Особенно велико оно у растений засолённых почв, где указываются осмотические давления до 100 атмосфер и выше.

Последние цифры несомненно преувеличены и являются результатом очень больших методических трудностей определения осмотического давления у растений засолённых мест.

Осмотическое давление не остаётся постоянным в течение всей жизни растения, меняясь с возрастом и прохождением стадий и фаз развития. Молодые растения характеризуются меньшими величинами давления, чем более старые.

Величина осмотического давления у степных растений

Дата	Часы наблюдений	Шалфей	Вероника	Клубника
7 августа	6 ч.	25,0	37,3	37,3
	15 ч.	25,4	37,9	32,7
	19 ч. 30 м.	21,0	36,1	—*

Огромную роль играет осмотическое давление в поступлении воды в клетку.

Поступление воды в клетку. Поступление воды в клетку зависит от наличия в ней сосущей силы. Сосущей силой называется разность между осмотическим и тургорным давлением, которое мы обозначаем следующей формулой: $C=O-T$. Под C понимается сосущая сила, под O — осмотическое давление, а под T — тургорное давление.

Под осмотическим давлением понимается давление воды и растворённых в клеточном соке веществ на протоплазму; под тургорным давлением — противодавление эластически растягиваемой осмотическим давлением клеточной оболочки (см. выше).

Как видно из самого определения, сосущая сила не является постоянной величиной и всё время меняется в растении. При полном насыщении клетки водой осмотическое давление будет равняться тургорному, и сосущая сила будет равна нулю. При плазмолизе клетки тургорное давление равно нулю, а сосущая сила равняется всему осмотическому давлению. Поступление воды в клетку связано с наличием сосущей силы. Чем больше величина сосущей силы, тем легче растение отнимает воду от окружающего субстрата. Высшие растения развивают сравнительно небольшую величину сосущей силы — в несколько десятков атмосфер. Бактерии способны развивать уже значительно бо́льшие сосущие силы — до 50 атмосфер, так как у них начинает выступать уже сила сосания коллоидов самой протоплазмы. Самые высокие сосущие силы развивают плесневые грибы, в частности всем известный *Penicillium*. Мицелий пенициллиума развивает сосущие силы до двух сотен атмосфер. Поэтому хлеб так легко плесневеет. Он подвергается нападению этого гриба тогда, когда для других организмов является ещё совсем сухим субстратом. Изложенное делает нам понятным, почему, например, на очень сильно засолённой почве растения могут легко погибнуть от недостатка воды даже при её очень большом обилии, так как развиваемые ими сосущие силы значительно меньше сосущих сил самой почвы.

Таким образом, поступление воды в растение зависит от наличия сосущей силы.

Размножение клеток

Клетка, достигнув известных размеров, приступает к размножению. Как одноклеточные организмы, так и клетки, входящие в состав многоклеточного организма, чаще всего размножаются делением. Причиной деления клеток, вероятно, является нарушение соотношения между их объёмом и поверхностью. При росте клетки её поверхность увеличивается как квадраты, а объём как кубы. Восприятие же пищи из окружающей среды идёт через поверхность. В известный момент роста клетки приступают к делению. Типы деления клеток были изучены русскими ботаниками— И. Д. Чистяковым, В. И. Беляевым, в последнее время П. В. Макаровым.

Кариокинез и критика хромозомной теории наследственности. Наиболее характерным и распространённым типом деления клетки является м и т о з или к а р и о к и н е з. Кариокинетическое деление свойственно вегетативным клеткам растения. В результате этих делений увеличивается, нарастает вегетативная масса индивидуума. Сначала делится ядро клетки. Митозу сопутствует деление пластид и хондриозом. Затем происходит разделение цитоплазмы на две части путём образования перегородки, обычно поперечной. В результате образуются две дочерние клетки. Кариокинетическое деление — митоз — очень сложный процесс, распадающийся на ряд фаз. Работами советских исследователей, особенно проф. П. В. Макаровым, показана несостоятельность прежних толкований строения и изменения ядра в различных фазах митоза (рис. 27).

Прежние исследователи считали, что ядро клетки в покоящемся состоянии обладает структурой. По их воззрениям, ядро окружено тонкой оболочкой. Внутри ядра находится система тонких переплетающихся друг с другом нитей, на которых сидят глыбки и зёрна х р о м а т и н а, резко окрашивающегося вещества. Эти нити и зёрна якобы составляют остов ядра. Промежутки между нитями и зёрнами хроматина заполнены ядерным соком, в котором находится одно или несколько ядрышек.

П. В. Макаров показал, что эти представления о строении покоящегося ядра неверны. Покоящееся ядро имеет г о м о г е н н о е строение. Нарушение гомогенности ядра вызывается грубыми фиксаторами. Макаров, применяя различные фиксирующие жидкости, установил, что наиболее хорошим фиксатором, не нарушающим строения ядра, дающим истинную картину его структуры, является ч е т ы р ё х о с м и е в а я к и с л о т а.

1. П р о ф а з а. В ранней профазе в однородном веществе ядра появляются мельчайшие зёрнышки хроматина. Промежутки между зёрнами богаты т и м о н у к л е и н о в о й к и с л о т о й и также окрашиваются основными красителями. Затем отдельные зёрнышки соединяются вместе, образуют более крупные структуры в виде глыбок, которые, сливаясь, дают каплевидные образования, соединённые чётковидно, а затем образуют гладкоконтурные группы — х р о м о з о м ы. (Хромозомы были впервые описаны профессором Московского университета И. Д. Чистяковым в 1871 г. и наблюдались им при делении клеток.) В это время в окружающем нити пространстве тимонуклеиновой кислоты почти не остаётся, вся она уходит на построение хромозом. Здесь имеется бесцветная жидкость, которую можно назвать я д е р н ы м с о к о м. Каждая хромозома затем расщепляется продольно на две половинки, которые остаются некоторое время сближенными. К этому времени ядерная оболочка и ядрышки исчезают (конец профазы).

2. М е т а ф а з а. Продольно расщепившиеся хромозомы располагаются в экваториальной плоскости, образуя я д е р н у ю п л а с т и н к у. В это время они особенно хорошо заметны и их легко сосчитать. В стадии метафазы обнаруживаются тонкие бесцветные нити, идущие от полюсов клетки и соединяющиеся в области экватора, прикрепляясь к половинкам хромозом. К концу метафазы половинки хромозом изгибаются в виде дужек и обычно

расположены ножками к полюсам. Вся фигура имеет сходство с веретеном, почему метафазу иногда называют стадией веретена.

3. Анафаза. Половинки хромозом расходятся от экватора к полюсам. Происходит как бы сокращение нитей веретена, которые оттягивают половинки хромозом.

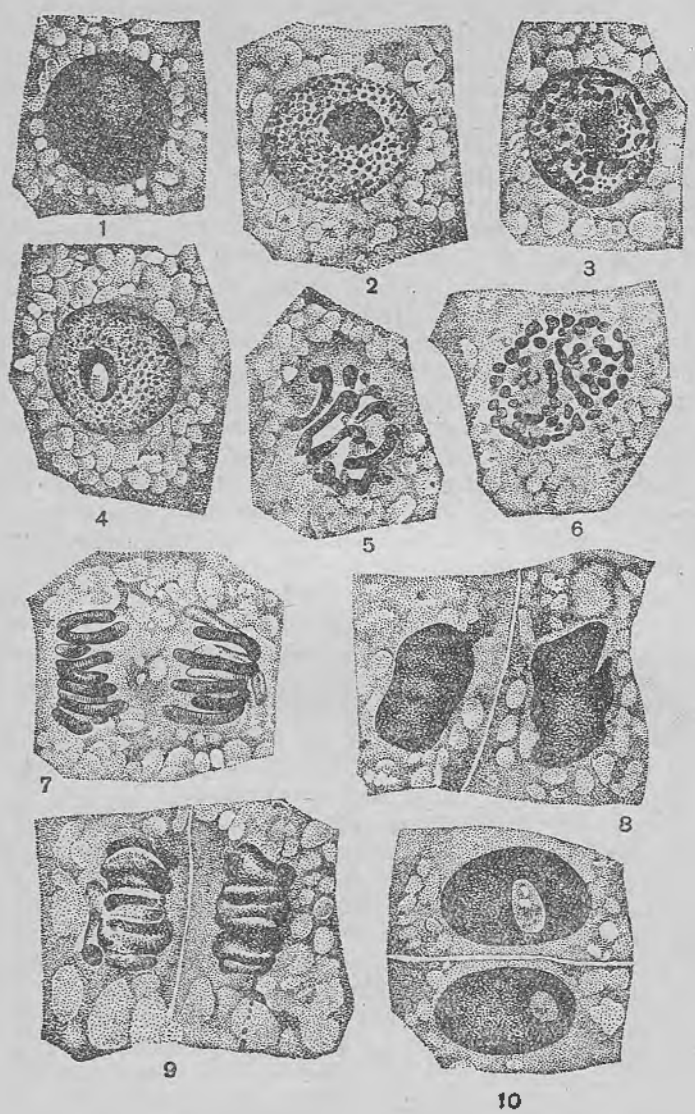


Рис. 27. Кариокинез (митоз):

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

4. Телофаза. Отошедшие к полюсам хромозомы распадаются на мельчайшие зёрнышки. В промежутках между ними появляется тимонуклеиновая кислота, всё увеличивающаяся количественно по мере распада хромозом.

Наконец, зернистость исчезает. Дочерние ядра приобретают гомогенную структуру, покрываются ядерной оболочкой. Веретено исчезает, появляется ядрышко.

На стадии веретена в цитоплазме, в экваториальной плоскости клетки, возникают утолщения в виде узелков — чётковидная экваториальная полоска — клеточная пластинка. Её формирование идёт от центра к периферии клетки (но у грибов, многих водорослей, наоборот,— от периферии к центру), где пластинка соединяется с боковыми стенками клетки. Пластинка разделяет цитоплазму между двумя дочерними клетками (цитокинез). Однако между двумя образовавшимися клетками нет полной изоляции. Связь между ними осуществляется через плазмодесмы — тончайшие плазматические нити, пронизывающие поперечную клеточную оболочку.

Работами П. В. Макарова показана полная несостоятельность вейсманизма в вопросе о непрерывности хромозом. Согласно концепции вейсманизма, хромозомы не могут возникать заново, а размножаются лишь делением, переходя из клетки в клетку. Этим утверждалась вечность, бессмертие и непрерывность хромозом и невидимых наследственных частиц, якобы заключённых в них, — генов. П. В. Макаров показал, что хромозомы возникают каждый раз в клетке вновь, а не передаются в готовом виде от родителей к потомкам. Наблюдавшаяся иногда структура в покоящемся ядре является следствием действия фиксаторов, вызывающих свёртывание белков. П. В. Макаров показывает, что, действуя различными раздражителями (низкими температурами, кислотами, ультрафиолетовыми лучами и т. д.), можно вызвать образование той или иной структуры. При обратимости процесса, с окончанием действия раздражителя, ядра снова становятся бесструктурными. Образование хромозом — одно из проявлений способности каждой живой клетки к новообразованиям в процессе жизнедеятельности.

Каково биологическое значение митоза? В хромозоме нуклеопротеиды расположены не беспорядочно. Их мицеллы имеют нитевидную форму. Поэтому хромозома имеет волокнистое строение. Отсюда понятным становится и продольное расщепление хромозом, и здесь дело вовсе не в линейном расположении генов, как это пытались объяснить сторонники вейсманизма.

Как мы видели выше, ядерное вещество разделяется на две фракции, в состав хромозом идут нуклеопротеиды, между ними ядерный сок. При расщеплении хромозом достигается более или менее равномерное распределение нуклеопротеидов между дочерними клетками.

Форма хромозом у различных растений различна. Они имеют вид палочек, комочков и т. д. Число их также различно для разных видов растений. Форма и число хромозом являются специфическими для каждого вида растений. Однако необходимо указать, что не во всех клетках организма число и форма их одинаковы. На разных стадиях развития клетки, в зависимости от условий, в которых формируются хромозомы, форма и число их могут быть различны. Т. Д. Лысенко сообщает о превращении им твёрдой 28-хромозомной пшеницы в мягкую 42-хромозомную. Это свидетельствует о том, что не хромозомы обусловливают сложное явление наследственности, а что хромозомы сами, как и все другие признаки, являются наследственными. Они могут изменяться в числе и форме при изменении наследственной природы организмов под влиянием условий внешней среды.

В свете приведённых данных хромозомная теория наследственности теряет всякую почву.

Амитоз. Часто указывался более простой тип деления, сводящийся к простому разделению ядра, а затем и клетки путём образования перетяжки. Этот способ деления был назван простым делением, или амитозом. Простое деление наблюдается иногда у некоторых водорослей, например, у *хары, нителлы.*

Свободное образование клеток. У растений нередко наблюдается свободное образование клеток, когда на создание новых клеток идёт не вся цитоплазма. Например, у сумчатых грибов (см. ниже) в сумке

образуется вначале 8 ядер, после чего каждое из них окружается частью цитоплазмы материнской клетки; клетки одеваются оболочкой и долгое время лежат свободно внутри произведшей их клетки (сумки). То же имеет место у многих водорослей при образовании зооспор. У цветковых растений это бывает при образовании эндосперма, при формировании зародышевого мешка (см. ниже).

ТКАНИ

Громадное большинство растений являются *многоклеточными* организмами. Клетки их имеют разнообразную форму и обладают специализированными функциями. Наибольшей сложности достигают семенные растения — голосеменные и покрытосеменные, цветковые, составляющие в настоящее время основную массу растений на земле.

Обычно снаружи растение (во всех его органах — корне, стебле, листе) покрыто своеобразными клетками, имеющими на наружной поверхности сильные утолщения, предохраняющие растение от потери влаги. Они плотно прижимаются друг к другу. Во внутренних слоях растения имеются удлинённые клетки, приспособившиеся к проведению соков. Среди других клеток разбросаны группы клеток с сильно утолщёнными стенками. Они очень прочны и являются механическими клетками, дающими растению опору.

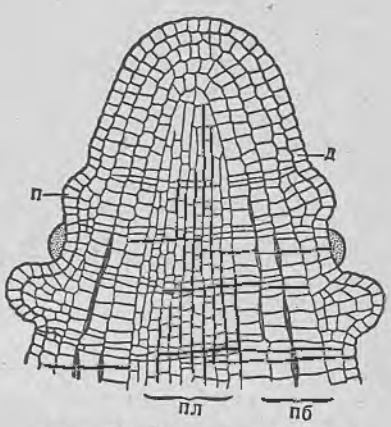


Рис. 28. Конус нарастания:
д — дерматоген; *пб*—периблема; *пл*—плерома; *п* — самый молодой зачаток листа.

Группу клеток, имеющих сходную форму и строение и выполняющих одну и ту же функцию, называют *тканью*. Ткань возникает обычно из одной клетки или небольшой группы их, благодаря повторному делению. Первоначально имеется группа однородных клеток, не различимых по форме, величине и функции. Такие группы однородных клеток мы находим на вершине стебля или кончике корня — в так называемом *конусе нарастания* (рис. 28). По мере дальнейшего развития и деления наблюдается *дифференцировка* клеток на ткани.

У многих грибов, у лишайников часто наблюдается плотное смыкание, сплетение нитей (гиф), каждая из которых, однако, сохраняет самостоятельность роста. Такие сплетения внешне часто напоминают ткани высших растений. Такие «ткани», образованные уже взрослыми элементами, а не развившимся из одной или из однородных клеток, называются *ложными тканями*.

Физиологическая классификация тканей. В историческом развитии учения о тканях существовали различные направления. Первоначально ткани классифицировались, только исходя из внешнего строения составляющих их клеток. При этом на физиологические функции тканей не обращали внимания, так как часто клетки одинаковой формы выполняют различные функции. Это были *анатомо-морфологические классификации тканей*, незакономерно отрывающие формы от функций. В дальнейшем стали разрабатываться *физиологические классификации тканей*. В этом случае решающее значение придают физиологическим отправлениям ткани, учитывая при этом соответственные изменения анатомического строения клеток и часто совершенно не учитывая их происхождения.

Такого рода односторонние классификации также неправомерны, хотя они позволяют глубже проникнуть в существо дела.

В настоящее время при построении классификации тканей учитывают прежде всего физиологические функции их и обусловленное ими анатомическое строение и форму клеток, а также происхождение составляющих ткани элементов. Нужно отметить, однако, что благодаря сложности вопроса мы до сих пор не имеем детально разработанной и единой классификации тканей.

Общая характеристика тканей

Меристемы и постоянные ткани. Все растения возникают первоначально из одной клетки, образовавшейся при оплодотворении. Благодаря её делению возникает большое число клеток, дифференцировкой которых образуются различные ткани. Однако и во взрослом растении в различных его частях имеются группы клеток, сохраняющие длительное время способность к делению. Клетки эти мелкие. Оболочка их тонкая, с гладкими стенками. В содержимом их имеются: заполняющая всю полость клетки протоплазма, ядро и лейкопласты. Клетки плотно подогнаны друг к другу, без межклетных пространств. Образующиеся при их делении клетки далее дифференцируются в различные ткани.

Такая ткань, из которой возникают все остальные ткани, носит название образовательной ткани, или меристемы. Образующиеся же вследствие дифференцировки клеток меристемы ткани, не способные к дальнейшему росту, называют постоянными тканями. Меристематическую ткань мы встречаем, как сказано выше, на верхушке стебля и кончике корня, а также на верхушках их разветвлений. Такие меристемы называются верхушечными.

У некоторых растений клетки, способные к делению и дальнейшей дифференцировке, сохраняются в определённых участках тела растения, например, у основания междоузлия в стебле злаков или на его вершине (например, у *пикульника*, *Galeopsis tetrahit*). Благодаря этим клеткам стебель, в основном уже закончивший своё развитие, может несколько удлиняться вставочным ростом. Такая меристема называется вставочной, или интеркалярной.

На вершине стебля большинства растений находится группа клеток верхушечной меристемы, которые ниже по стеблю увеличиваются в размерах и разрастаются в разных направлениях. Вследствие этого верхушка стебля имеет вид конуса и называется конусом нарастания (рис. 28).

У папоротников, хвощей, у мхов на вершине стебля имеется одна клетка (называемая начальной, или инициальной), имеющая обычно вид трёхгранной пирамиды, обращённой вершиной вниз. Делясь в различных направлениях, она даёт начало всем остальным клеткам стебля. Такая клетка называется точкой роста. Клетки верхушечной меристемы — самые молодые по времени возникновения клетки растения. Чем ниже по стеблю, тем более старыми по возрасту клетками он составлен. По длине стебля клетки будут различными не только по возрасту, но и по физиологическим свойствам. Чрезвычайно важно отметить различное стадийное состояние клеток. Клетки, расположенные ниже по стеблю,— стадийно более молодые, расположенные выше по стеблю — стадийно более старые. Например, в нижней части стебля клетки могут находиться ещё в стадии яровизации, в то время как верхние уже прошли стадию световую. Стадийные изменения локализуются в тех клетках, в которых они произошли; передача их в другие клетки может идти лишь через деление, от материнской к дочерним (см. ниже «Развитие»).

Характерные особенности меристем. Меристематические клетки верхушки стебля делятся более или менее равномерно во всех направлениях. Вследствие этого формирующиеся из них клетки имеют примерно одинаковые диаметры.

Такие клетки называются паренхимными. Несколько ниже верхушки стебля клетки делятся различно. Одни из них, продолжая делиться как и верхушечные, остаются паренхимными, а другие, делясь преимущественно продольными (в отношении длины стебля) перегородками, становятся узкими, вытянутыми, заостряющимися к концам. Такие клетки называются прозенхимными. По мере удаления от точки роста клетки постепенно теряют способность к делению, и, наконец, большинство их, утеряв эту способность, могут лишь увеличиваться в размерах благодаря разрастанию. В конусе нарастания, несколько отступя от верхушки, обычно выделяются три слоя клеток. Обычно отчётливый наружный слой из одного ряда клеток называется дерматогеном. Внутренний слой вытянутых клеток образует плерому. Между ними расположена так называемая периблема — не всегда ясно выраженный слой паренхимных клеток. В последнее время, особенно для стебля, принимается разделение конуса нарастания на две группы тканей. Периферический ряд состоит из слегка вытянутых клеток. Они следуют за ростом стебля и образуют в дальнейшем кожицу, или эпидермис. Расположенные под ними слои паренхимных клеток развивают в дальнейшем кору. Это будет туника. Она одевает плотным слоем срединную часть конуса нарастания, сложенную прозенхимными, вытянутыми по длине стебля клетками, расположенными в несколько слоёв (так называемый корпус). При дальнейшем развитии из этого слоя клеток возникает центральный цилиндр — совокупность проводящих элементов.

Вторичные образовательные ткани. Верхушечная меристема является первичной меристемой, так как возникает из одной или нескольких начальных клеток конуса нарастания. Некоторые клетки, образовавшиеся в результате деления верхушечных клеток, дают в дальнейшем начало новым меристемам. Это будет уже вторичная меристема. Так, в центральной части конуса нарастания имеются удлинённые мелкие клетки, сохраняющие способность к дальнейшему делению, при котором образуют проводящие элементы. Вторичной меристемой, происшедшей непосредственно из первичной, является, например, камбий. Благодаря делению его клеток стебли двудольных растений утолщаются. Однако иногда и живые клетки постоянных, уже сформировавшихся тканей могут стать меристематическими и при делении дать начало новой ткани. Такой вторичной меристемой, возникшей из постоянной ткани, является пробковый камбий, или феллоген (см. ниже).

Постоянные ткани в настоящее время разделяют на следующие группы: покровные ткани, питательные ткани, ассимиляционные ткани, механические ткани и проводящие ткани. Деление это преимущественно физиологическое, но учитывающее и происхождение ткани.

Покровные ткани. Функция покровных тканей сводится к защите растения от влияния неблагоприятных внешних воздействий — излишнего испарения, колебаний температуры, заражений паразитами, механических повреждений и т. д. Покровные ткани, как показывает само их название, располагаются в периферической части растения, покрывают растение снаружи. К покровным тканям относятся: кожица, или эпидермис, пробка, или перидерма, и корка.

Кожица, или эпидермис. Как указывалось выше, кожица возникает из первичной меристемы и чаще всего состоит из одного слоя клеток, одевающих растение снаружи. Однако у некоторых растений, например, у фикуса, эпидермис многослойный, образовавшийся благодаря делению первоначально однослойного эпидермиса. Клетки эпидермиса живые, долго сохраняют способность к делению и следуют, таким образом, за разрастающимся органом. Деление клеток идёт почти всегда перегородками, перпендикулярными к длине

органа. Они плотно прижаты друг к другу, без межклетников. У быстро растущих растений клетки кожицы обычно вытянуты по длине органа, у медленно нарастающих часто имеют таблитчатую форму. Нередко клетки эпидермиса имеют неправильную форму и сильно извилистые стенки. Помимо увеличения поверхности соприкосновения клеток, в этом случае увеличивается плотность их соединения, подобно тому как это бывает при соединении костей в черепе животных.

Содержимое клетки эпидермиса состоит из плазмы, ядра и мелких лейкопластов. По мере роста клеток в них образуются вакуоли, заполненные клеточным соком, нередко окрашенным пигментами (чаще всего красным), а протоплазма образует постенный слой. В нём помещается и ядро.

У цветковых растений клетки эпидермиса, как правило, не содержат хлорофилловых зёрен, но у многих высших споровых растений, например, у папоротников, в эпидермисе листа они всегда имеются. У многих растений в клетках эпидермиса наблюдается также образование кристаллов, цистолитов. Цистолиты, например, образуются в эпидермисе листа фикуса. Это — гроздевидное образование, подвешенное на тонкой ножке к верхней стенке клетки. Цистолит — мешковидный вырост стенки этой клетки, в его полости скопляется углекислая известь.

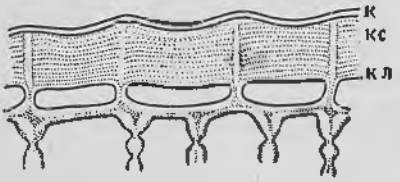


Рис. 29. Поперечный разрез кожицы:
к — кутикула; кс — кутикулярные слои; кл — клетчатка.

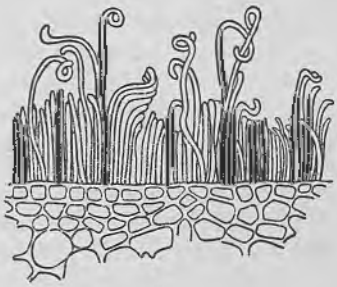


Рис. 30. Восковой налёт. На эпидермисе сплошной слой палочек из воска.

Наружные стенки эпидермальных клеток обычно сильно утолщены и отличаются от боковых и внутренних стенок. Особенно сильные утолщения наблюдаются у растений засушливых местообитаний. Снаружи эти стенки покрыты кутикулой, мощным слоем одевающей поверхность органа (рис. 29).

Кутикула образуется вследствие пропитывания наружной оболочки клетки особым веществом кутином, в состав которого входят воскообразные вещества. Кутикула почти непроницаема для воды и газов и хорошо защищает растение от испарения. Иногда кутикуляризации подвергаются и боковые стенки эпидермальных клеток. Нередко под сплошным слоем кутикулы, общей для всех клеток, в оболочке каждой из них наблюдаются так называемые кутикулярные слои, основа которых состоит из клетчатки, в то время как в самой кутикуле клетчатки обнаружить не удаётся. У многих растений поверх кутикулы бывает развит восковой налёт. Он представлен в виде крупинок или палочек с загнутыми верхушками (рис. 30). Сизый налёт на плодах сливы, на листьях злаков (овёс, рожь и др.), на хвое пихты и т. д. обусловлен слоем воска. Иногда слой воска достигает большой мощности. У *восковой пальмы Ceroxylon* он достигает 0,5 *см* в толщину и срезается для использования (см. раздел «Экология»). Иногда стенки эпидермальных клеток пропитываются кремнезёмом (хвощи, злаки). В этом случае микроскоп не обнаруживает никаких слоёв в оболочке, но при сжигании растения хорошо сохраняется кремнёвый скелет растения.

У растений, выросших в достаточно влажных условиях, кутикула развита слабо. Наоборот, растения засушливых областей и местообитаний харак-

теризуются наличием мощного слоя кутикулы, что лучше защищает их от испарения. Эта защита ещё усиливается образованием волосков, являющихся выростами эпидермальных клеток и нередко густым слоем покрывающих листья и стебли (например, у *коровяка Verbascum*, у *икотника Berteroa incana*). Волоски очень разнообразны по величине и форме и бывают нитевидные, ветвистые, звёздчатые и т. д., одноклеточные и многоклеточные. Примером волосков могут служить к о р н е в ы е в о л о с к и (см. ниже «Корень»). Если волосок заканчивается на вершине вздутием, он называется г о л о в ч а т ы м. Часто в этом вздутии образуются различные вещества — слизи, эфирные масла и т. д., которые выделяются наружу. Такие волоски называются ж е л е з и с т ы м и в о л о с к а м и (у многих губоцветных, на черешке листа примулы и т. д.).



Рис. 31. Жгучий волосок крапивы.

Своеобразно устроен жгучий волосок *крапивы* (рисунок 31). Он одноклеточный и вытянут в остриё, стенка которого пропитана кремнезёмом, вследствие чего вершина волоска очень хрупка и легко обламывается при соприкосновении. Обнажившаяся острая часть вонзается в тело, куда изливается ядовитая жидкость; это защитное приспособление от поедания животными. Нижняя часть волоска — вздутая и образована разросшимися клетками эпидермиса и глубже лежащими паренхимны ми клетками. Волоски обычно живут довольно долго и опадают вместе с кожицей, но иногда, как, например, в почках многих растений, исчезают с их распусканием (об экологическом значении кутикулы и волосков подробнее см. ниже — в разделе «Экология»). Ш и п ы также являются выростами наружных частей растения. Это многоклеточные образования, составленные из большого числа одревеснев ших клеток. У *малины* шипы образованы только клетками эпидермиса, а у других растений (*розы*, *шиповника* и др.) в их образовании участвуют и паренхимные клетки стебля. Снаружи шипы покрыты кожицей, иногда несущей волоски и даже устьица.

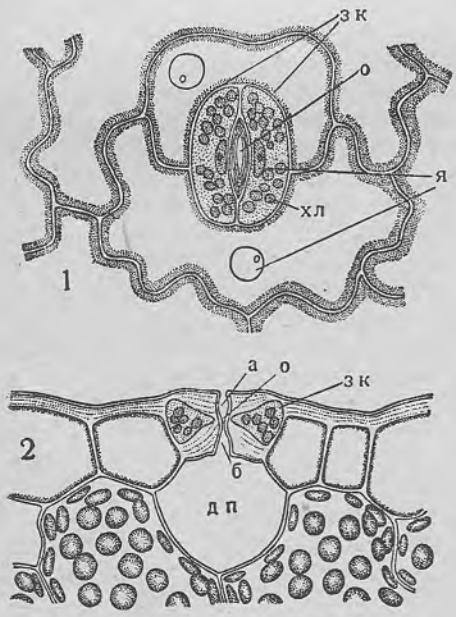


Рис. 32. Устьице:

1 — вид сверху; *2* — в поперечном разрезе; *зк* — замыкающие клетки; *о* — щель; *дп* — дыхательная полость; *а* — передний дворик; *б* — задний дворик; *я* — ядро; *хл* — хлорофилловые зёрна.

Устьица, их строение и механизм действия. Клетки эпидермиса, как указывалось выше, почти непроницаемы для воды и газов благодаря своеобразному устройству их наружной стенки. Как же осуществляются газообмен между растением и наружной средой и испарение воды, процессы, необходимые для нормальной жизнедеятельности растения? Среди клеток эпидермиса встречаются характерные образования, называемые у с т ь и ц а м и. Устьице — щелевидное отверстие, окаймлённое с двух сторон двумя з а м ы к а ю щ и м и к л е т к а м и, имеющими большей

частью полулунную форму. Клетки эти живые и содержат хлорофилловые зёрна и крупинки крахмала, отсутствующие в других клетках эпидермиса. Особенно много устьиц на листе. Вид устьица с поверхности и в разрезе изображён на рисунке 32. На поперечном разрезе видно, что непосредственно под устьицем внутри ткани листа находится полость, называемая дыхательной. В пределах щели замыкающие клетки более сближены в средней части клеток, а выше и ниже они дальше отступают друг от друга, образуя пространства, называемые передним и задним дворико м.

Замыкающие клетки способны увеличивать и сокращать свои размеры, благодаря чему устьичная щель то широко раскрывается, то суживается или даже совсем бывает закрыта. Таким образом, замыкающие клетки являются аппаратом, регулирующим процесс открывания и закрывания устьиц.

Как же осуществляется этот процесс?

Стенки замыкающих клеток, обращённые к щели, утолщены значительно сильнее, чем стенки, обращённые к соседним клеткам эпидермиса. Когда растение освещено и имеет избыток влаги, в хлорофилловых зёрнах замыкающих клеток происходит накопление крахмала, часть которого превращается в сахар. Сахар, растворённый в клеточном соке, притягивает воду из соседних клеток эпидермиса, вследствие чего в замыкающих клетках повышается тургор. Сильное давление приводит к выпячиванию стенок клеток, примыкающих к эпидермальным, а противоположные, сильно утолщённые стенки выпрямляются. Вследствие этого устьичная щель раскрывается, и газообмен, а также испарение воды увеличиваются (см. также раздел «Фотосинтез»). В темноте, или при недостатке влаги тургорное давление уменьшается, замыкающие клетки принимают прежнее положение, и утолщённые стенки смыкаются. Щель устьица закрывается.

Устьица расположены на всех молодых неодревеснев ших наземных органах растения. Особенно много их на листьях, причём здесь они расположены главным образом на нижней поверхности. Если лист расположен вертикально, то устьица развиваются с обеих его сторон. У плавающих на поверхности воды листьев некоторых водных растений (например *кувшинки, кубышки*) устьица расположены только на верхней стороне листа.

Число устьиц на 1 *кв. мм* листовой поверхности в среднем равно 300, однако иногда достигает 600 и более. У *рогоза* (*Typha*) насчитывают свыше 1 300 устьиц на 1 *кв. мм*. Листья, погружённые в воду, устьиц не имеют. Расположены устьица чаще всего равномерно по всей поверхности кожицы, но у некоторых растений собраны группами. У однодольных растений, а также на хвоинках многих хвойных они расположены продольными рядами. У растений засушливых областей нередко устьица бывают погружены в ткань листа (см. подробно раздел «Экология»).

Развитие устьиц обычно происходит следующим образом. В отдельных клетках эпидермиса образуются дугообразные стенки, разделяющие клетку на несколько более мелких так, что центральная из них становится родоначальницей устьица. Эта клетка разделяется продольной (по оси клетки) перегородкой. Затем эта перегородка расщепляется, благодаря чему образуется щель. Ограничивающие её клетки становятся замыкающими клетками устьица. У некоторых печёночных мхов имеются своеобразные устьица, лишённые замыкающих клеток (см. раздел систематики — маршанция).

Водяные устьица—гидатоды. Кроме устьиц, регулирующих газообмен, имеются особого устройства устьица, через которые происходит выделение воды в капельно-жидком состоянии. Процесс этот носит название гуттации. Такие водяные устьица, или гидатоды, известны у многих сухопутных растений на кончике листа. Замыкающие клетки этих устьиц неподвижны и всегда открыты. Под устьицем часто на-

ходится водоносная ткань из паренхимных клеток, нередко соединённая с расположенным ниже проводящим пучком (рис. 33).

Пробка, или перидерма. Чечевички. Эпидермис покрывает растения лишь в течение первого года их жизни.

У однолетних растений покровной тканью большей частью является только эпидермис. У многолетних растений к концу первого года их жизни возникает новая покровная ткань, гораздо более надёжно защищающая растения. К этому времени у этих растений стебель утолщается и эпидермис, не успевая следовать за ним в росте, сбрасывается и заменяется пробкой, или перидермой. Перидерма — вторичная покровная ткань, так как она возникает из вторичной меристемы — пробкового камбия, или феллогена (рис. 34). Феллоген возникает в клетках коры, глубже эпидермиса. Обычные паренхимные клетки коры начинают делиться, приобретая характерную для меристемы удлинённую форму. Это и будет феллоген, или пробковый камбий. При делении клетки феллогена отчленяют наружу ряд слоёв клеток пробки. Клетки пробки плотно, без межклетников, примыкают друг к другу. Оболочки их пропитываются особым веществом — суберином и опробковевают. Клетки эти постепенно теряют содержимое и отмирают. К центру стебля феллоген отчленяет небольшое число живых клеток. Они не опробковевают, нередко содержат хлорофилловые зёрна и называются феллодермой. У некоторых растений пробка образует мощный слой. Так, например, у средиземноморского *пробкового дуба* (*Quercus suber*), культивируемого и у нас в Крыму и на Кавказе, пробка достигает нескольких сантиметров толщины. Её периодически срезают и используют как бутылочную пробку, а также для изготовления изоляционных плит, линолеума и др. Пробка гораздо надёжнее защищает растение от внешних вредных воздействий. Ткани стебля, кнаружи от перидермы,

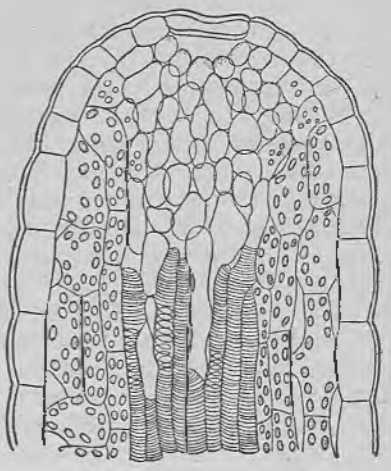


Рис. 33. Гидатоды.

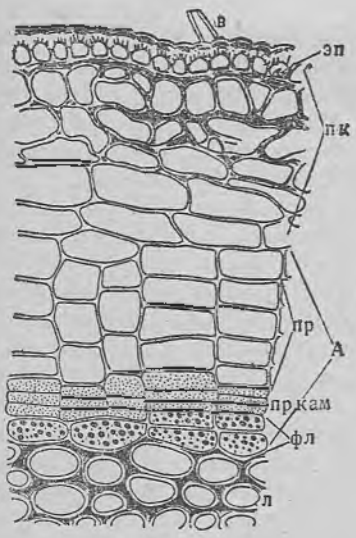


Рис. 34. Развитие пробки на поперечном разрезе ветви смородины:

эп — эпидермис; *пк* — первичная кора; *пр. кам.* — пробковый камбий (феллоген); *пр* — слои пробковых клеток; *фл* — феллодерма; *А* — продукты пробкового камбия; *л* — луб; *в* — волосок.

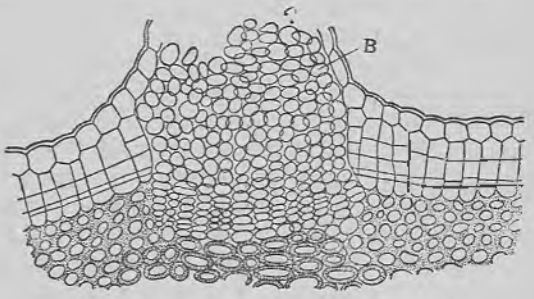


Рис. 35. Поперечный разрез через чечевичку бузины:

В — выполняющая ткань.

изолированные от внутренних слоёв и лишённые питания, вскоре отмирают и сбрасываются. Сообщение внутренних слоёв стебля с наружной средой здесь осуществляется благодаря образованию чечевичек — отверстий в перидерме, через которые проникает воздух. Чечевички образуются обычно под устьицами. Здесь феллоген откладывает большое количество живых клеток. Разрастаясь, они разрывают эпидермис и несколько выступают наружу. Эти клетки называют выполняющей тканью (рис. 35). Чечевички заметны на стволах деревьев в виде светлых бугорков; они видны и в бутылочной пробке в виде тёмных поперечных полостей (выполняющие клетки выпадают).

Корка. У некоторых растений феллоген, раз образовавшись во внутренних слоях первичной коры, откладывает кнаружи пробку правильными, равномерными рядами. В дальнейшем, по мере сбрасывания наружных слоёв пробки, феллоген откладывает всё новые и новые слои. Стебли таких растений обычно имеют гладкую поверхность (бук, серая ольха). У большинства деревьев ствол в известном возрасте приступает к образованию корки (у сосны в возрасте 8—10 лет, у дуба 25—30 лет).

Корка есть результат образования новых слоёв перидермы, возникающих в коре всё на большей и большей глубине. Вследствие этого феллоген, расположенный на периферии, оказывается изолированным от питающих его внутренних слоёв ствола и отмирает. Если при этом новый феллоген и перидерма закладываются сплошным кольцевым слоем, то корка называется кольцевой (*виноград, можжевельник*). У большинства деревьев феллоген закладывается не сплошным кольцом, а участками, вследствие чего отшелушивание перидермы происходит неравномерно, чешуями. Корка тогда называется чешуйчатой. В результате многократного заложения участков феллогена внутри стебля и сбрасывания пробки участками поверхность ствола становится корявой, бороздчатой, трещиноватой (дуб, вяз и др.).

Ткани отложения запасных веществ. Ассимиляционная ткань. Запасная ткань состоит из паренхимных клеток и большей частью происходит непосредственно из первичной меристемы. В стебле, например, она находится между перидермой и центральной проводящей частью, а также в сердцевине, сердцевинных лучах и т. д. Среди ткани, образованной рыхло соединёнными клетками с межклетниками, расположены нередко механические ткани, а также и проводящие, в связи с чем она часто называется основной паренхимой. Если основная паренхима служит местом накопления питательных веществ, то она называется запасающей тканью.

В течение вегетационного периода излишки питательных веществ отлагаются в различных частях растения (клубнях, луковицах, древесинной паренхиме стебля и т. д.) в виде запаса на зиму. Паренхимные клетки часто наполнены запасными питательными веществами — крахмалом (например, в клубнях картофеля) или сахаром (например, в корне свёклы), инулином, маслами и т. д. Весной эти вещества идут на развитие листьев, побегов, корней.

Ассимиляционная ткань резко выражена в листе, а также и в стебле. Она выполняет одну из важнейших функций зелёного растения — функцию ассимиляции углекислоты воздуха и построения органических веществ. Клетки ассимиляционной ткани паренхиматические и характерны наличием в них большого числа хлорофилловых зёрен. В листе она образует так называемую мякоть листа. Клетки здесь соединены рыхло, с крупными межклетниками. У большинства растений мякоть листа дифференцирована на 2 слоя клеток. В верхней части пластинки листа клетки удлинённые, прямоугольные, образующие столбчатую, или палисадную паренхиму. В нижней части — клетки округлые, рыхло соединённые, они образуют губчатую паренхиму. Основная работа по ассимиляции в этом случае протекает в клетках столбчатой паренхимы (см. строение листа).

Механические ткани. Функция механической ткани сводится к приданию телу растения опоры, приданию ему прочности. Молодые органы растений, находящиеся в стадии формирования, не нуждаются в особой механической опоре. Прочность их обеспечивается тургорным давлением составляющих орган клеток. Однако вскоре этой опоры оказывается недостаточно, и в растении образуется особая система тканей механических. Ткани эти очень разнообразны по устройству клеток. Общим свойством для всяких механических тканей является сильное утолщение клеточных оболочек, которые к тому же часто одревеснеют, что и делает такие клетки очень прочными. Во взрослом состоянии клетки механической ткани мёртвые, лишены содержимого. Распределение механических тканей в органах растений подвержено определённой закономерности, и в целом они составляют как бы каркас, скелет, поддерживающий все остальные ткани растения. Совокупность механических тканей называют стереомом.

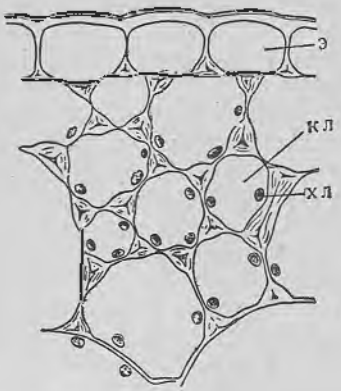


Рис. 36. Колленхима на поперечном разрезе черешка бегонии:

э — эпидермис; *кл* — клетки колленхимы с утолщениями по углам; *хл* — хлорофилловые зёрна.

Различают в зависимости от формы клеток, химического состава оболочек и способа утолщения составляющих их клеток следующие механические ткани: а) колленхиму, б) склеренхиму, куда относят лубяные волокна и либриформ, в) склереиды.

Колленхима — механическая ткань из живых клеток, встречается в периферических слоях стеблей, в черешках и пластинках листьев. Клетки колленхимы — паренхиматические или лишь слегка вытянутые. Наиболее распространённой является уголковая колленхима — с утолщением стенок по углам соприкасающихся друг с другом клеток (рис. 36). Оболочка состоит из клетчатки.

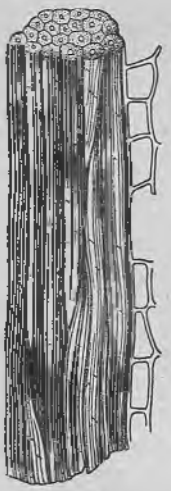


Рис. 37. Пучок лубяных волокон.

Часто клетки колленхимы помимо протоплазмы и ядра содержат хлорофилловые зёрна. У однолетних растений колленхима сохраняется до конца их жизни, у многолетних — при разрастании стеблей в толщину она сплющивается и затем сбрасывается.

Склеренхима состоит из прозенхимных клеток, которые часто называют волокнами. Клетки их имеют неравномерно утолщённые стенки. Оболочка их целлюлозная или одревесневшая. Лубяные волокна — это длинные, узкие прозенхимные клетки (рис. 37), с заострёнными концами. Отношение ширины лубяного волокна к длине его иногда равно 1 : 1 000.

Длина лубяных волокон у каждого растения более или менее постоянна и в среднем равна 1—2 *мм*, но у некоторых растений гораздо более значительна — у крапивы до 77 *мм*, у льна до 40 *мм*.

По мере роста лубяных волокон, оболочка их утолщается за счёт содержимого клетки. Утолщение становится настолько мощным, что просвет заметен лишь в виде узкой щели. В оболочке можно заметить полосатость от периодического отложения слоёв и многочисленные щелевидные поры — неутолщённые её участки.

Стенки лубяных волокон чаще состоят из клетчатки, но нередко они одревеснеют и становятся хрупкими. В текстильной промышленности имеют

значение лишь волокна с оболочками из чистой клетчатки (лён, конопля). Одревеснев шие волокна непригодны для прядения (например, у липы так называемое л ы к о). Отделения лубяных волокон от остальной части стебля добиваются м а ц е р а ц и е й. Для этого стебли льна подвергают мочке в воде или на сырой траве. Особые микробы разрушают межклетное вещество, и лубяные волокна хорошо отделяются от других тканей. Лубяные волокна льна идут на изготовление полотна, холста. Освобождённые от мякоти лубяные волокна конопли дают пеньку, идут на изготовление канатов и верёвок, на мешковину. Волокна из стеблей мужских растений конопли (посконное волокно) более тонкие и используются для выделки холста. Из волокон конопли в настоящее время вырабатывают брезент, рыболовные снасти, упряжь и т. д. Лубяные волокна собраны обычно группами и расположены в лубяной части стебля, отсюда и получили своё название.

Л и б р и ф о р м, или древесинные волокна, по форме ничем не отличаются от лубяных волокон, но расположены не в лубе, а в древесине. У некоторых деревьев, например, у берёзы, древесинные волокна составляют главную массу древесины стебля. Стенки либриформа всегда одревеснелые. Роль их сводится к оказанию сопротивления давлению массы кроны (сверху вниз), в отличие от лубяных волокон, которые оказывают сопротивление на изгиб.

С к л е р е и д ы — это механические элементы, которые не могут быть отнесены ни к одному из указанных трёх типов. К ним принадлежат к а м е н и с т ы е к л е т к и, встречающиеся в мякоти груши. Это паренхимные клетки с сильно утолщёнными, одревеснев шими стенками. Нередки в них поры, имеющие вид узкого канала, ведущего в полость клетки. Плоды (косточки) вишни, сливы, абрикоса состоят из склеренхимных клеток.

Иногда они разбросаны в растении отдельными небольшими группами или даже поодиночке. Нередко склеренхимные клетки бывают прозенхимными.

Прочность и эластичность механических тканей не уступает железной и даже стальной проволоке.

Распределение механических элементов в стебле имеет определённую закономерность. При наименьшей затрате материала достигается наилучший механический эффект. В разработке роли механических элементов в строении тела растений много сделал профессор В. Ф. Раздорский.

Растение в различных своих частях вынуждено оказывать сопротивление: 1) перелому, изгибу (стебель и ветви); 2) разрыву (корень — при раскачивании дерева); 3) сплющиванию, продольному сжатию (стволы больших деревьев). Как показывают технические расчёты, в первом случае наиболее выгодным будет расположение механических элементов по периферии. В стеблях растений механическая ткань расположена в периферической части (колленхима, механические волокна вокруг пучков, расположенных также главным образом по периферии стебля). Во втором случае — при сопротивлении разрыву, например, вырыванию корня из земли—наиболее выгодным является размещение механических элементов в центре, что мы и наблюдаем в корнях.

Проводящие ткани. К проводящим тканям относятся трахеиды, трахеи (сосуды), ситовидные трубки и млечники. Функция их — проведение питательных веществ в теле растения. Здесь имеют место два направления передвижения растворов: водные растворы минеральных веществ, добытые корнем, направляются вверх по стеблю к листьям (восходящий ток); органические вещества, образованные в листе, продвигаются вниз (нисходящий ток). У многих деревьев стебли достигают огромной высоты (например, у австралийских эвкалиптов, до 155 *м*, у нашей сосны 40—50 *м*). При обычном строении клеток передвижение соков было бы чрезвычайно затруднённым.

У растения возникают клетки, приспособленные к более быстрому передвижению веществ. Восходящий ток обслуживается элементами древесины (ксилемы) — трахеидами и трахеями. Нисходящий ток обслуживается проводящими элементами луба (флоэмы) — ситовидными трубками.

Трахеиды и трахеи. Простейшим элементом, специализированным в отношении передвижения воды, являются трахеиды. Трахеида — это мёртвая прозенхимная клетка с заострёнными концами. Оболочки трахеиды утолщённые, одревеснелые. В оболочке имеются многочисленные поры — неутолщённые ёе части, через которые осуществляется связь между соседними трахеидами (рис. 16).

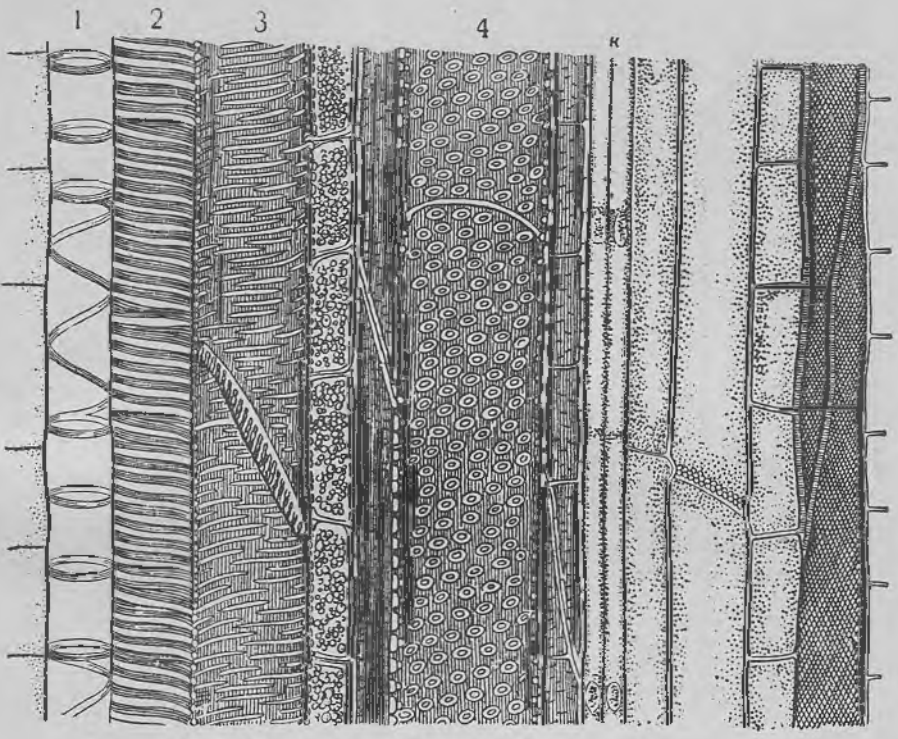


Рис. 38. Утолщения сосудов:

1 — кольчатое, *2* — спиральное, *3* — сетчатое; *4* — сосуд с окаймлёнными порами; к — камбий.

Длина трахеид достигает 1—2 *мм*. Трахеиды сплошными массами встречаются в стебле хвойных деревьев (сосна, ель), у которых отсутствуют сосуды. В небольшом количестве среди сосудов трахеиды встречаются и в древесине лиственных пород деревьев.

Сосуды (трахеи) представляют собой трубки, образовавшиеся из ряда клеток, у которых исчезли поперечные перегородки. Оболочка сосудов утолщена и одревеснела. Утолщения не бывают сплошными, а всегда имеются неутолщённые участки разнообразной формы (рис. 38).

Бывают кольчатые сосуды. Утолщения здесь имеют вид колец, находящихся с внутренней стороны сосуда, на некотором расстоянии друг от друга. Спиральные сосуды имеют утолщения в виде спирали.

Кольчатые и спиральные сосуды характерны для молодых, ещё растущих органов. При росте сосуда неутолщённые его части растягиваются, утолщения же при этом расходятся. Сетчатые, лестничные и точеч-

н ы е сосуды, наоборот, встречаются в тканях и органах, заканчивающих свой рост.

Сетчатые сосуды имеют утолщения в виде сетки, лестничные — в виде ступенек лестницы, точечные, или пористые, имеют утолщения, охватывающие почти всю стенку. Неутолщённые участки здесь имеют вид узких каналов — пор. Стенки этих сосудов сильно утолщены и одревеснели, благодаря чему обладают большой прочностью. Через посредство пор сосуды сообщаются друг с другом.

Поры в большинстве случаев окаймлённые (рис. 16). Сосуды имеют в среднем длину в 10 *см*, но у некоторых растений они достигают значительно большей длины — у дуба до 2 *м*, а у многих тропических лиан даже до 3—5 *м*.

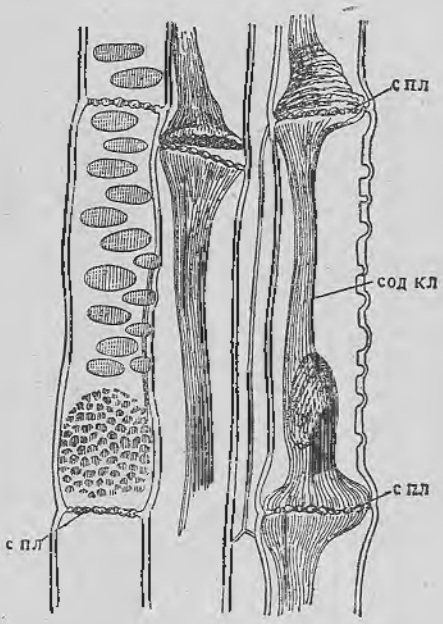


Рис. 39. Ситовидные трубки тыквы (продольный разрез):

сод. кл. — содержимое клетки; *с. пл.* — ситовидные пластинки.

По сравнению с трахеидами сосуды — более совершенный аппарат для передвижения воды, которая при своём движении не встречает здесь препятствий в виде поперечных перегородок.

Сосуды характерны для наиболее высокоорганизованных — покрытосеменных растений.

По мере роста растения и возникновения новых сосудов более старые сосуды теряют способность к проведению воды и часто закупориваются, благодаря врастанию в их полость через поры содержимого соседних паренхимных клеток. Такие выросты называются т и л л а м и и нередко заполняют всю полость сосуда.

Ситовидные трубки. По ситовидным трубкам происходит движение органических веществ, выработанных листом (нисходящий ток). Ситовидные трубки состоят из живых клеток, имеющих клетчатковую оболочку, которая никогда не утолщается. Характерной особенностью ситовидных трубок является устройство пор, которые группами расположены на с и т о в и д н о й п л а с т и н к е. Последняя расположена или на поперечной стенке ситовидной трубки, или же ситовидные пластинки в большом числе находятся на продольных её стенках. В месте расположения поперечной пластинки концы соседних ситовидных трубок несколько вздуваются, придавая им своеобразный вид (рис. 39). Длина ситовидных трубок небольшая — 0,3—0,5 *мм*. Лишь у некоторых растений, особенно у лиан, они бывают более длинными (1—2 *мм*). Через поры в ситовидных пластинках протоплазма соседних ситовидных трубок соединяется. К ситовидным трубкам тесно примыкают с о п р о в о ж д а ю щ и е к л е т к и (рис. 39). Это также живые клетки с протоплазмой, с тонкими оболочками; на обоих концах они заострены. Сопровождающие клетки образуются при формировании ситовидной трубки путём отделения от неё продольной перегородкой. У голосеменных растений сопровождающие клетки отсутствуют. Назначение сопровождающих клеток не совсем ясно. Считают, что они являются центром формирования ферментов, препятствующих коагуляции протоплазмы ситовидных трубок.

У однодольных растений ситовидные трубки функционируют во всё время жизни органа, у двудольных же они недолговечны. У последних к осени

ситовидная пластинка разрастается в толщину, причём поры постепенно зарастают и закупориваются. Образуется особое мозолистое тело, или к а л л ю с. Ситовидная трубка к зиме отмирает. Но у некоторых растений весной следующего года мозолистое тело растворяется, и ситовидная трубка функционирует и на второй год (например, у винограда).

Млечные сосуды. У многих растений встречаются особые млечные сосуды, или млечники, пронизывающие все органы растения, часто разветвляясь по всем направлениям. Содержимое млечников представлено белой или жёлтой жидкостью, подобно молоку являющейся э м у л ь с и е й. Вещества млечников очень разнообразны. Часто в млечном соке присутствуют смолы, гуттаперча, каучук и т. п. Здесь встречаются сахара, камеди, белковые вещества, алкалоиды, дубильные вещества и др.

Вытекающий из млечников при надрезах растения сок густеет на воздухе, благодаря чему рана легко закупоривается. Млечники содержат большое количество протоплазмы и много ядер.

Большое значение в технике имеет о п и й, добываемый из млечников мака (см. раздел «Систематика»). К а у ч у к содержат многие растения. Наибольшее значение имеет бразильская *Hevea*. В СССР промышленного значения каучук добывается из корней *кок-сагыза* (*Taraxacum кок-saghyz*), *тау-сагыза* (*Scorzonera tau-saghyz*) и других. Происхождение млечников может быть двояким. У одних растений они образуются от слияния отдельных клеток (*мак*, *цикорий*) с последующим почти полным исчезновением поперечных перегородок; такие млечники называются ч л е н и с т ы м и. У других растений млечники образованы сильно разросшейся в разных направлениях по всему органу клеткой (например, у *молочаев Euphorbia*, у растений из семейства *ласточниковых Asclepiadaceae*, *кутровых Apocynaceae* и др.); такие млечники называют н е ч л е н и с т ы м и. Значение млечного сока недостаточно ещё выяснено; запасные вещества, встречающиеся в нём, несомненно используются растением. Интересно отметить, что у растений с сильным развитием млечников слабо выражены ситовидные трубки.

Млечный сок, благодаря содержанию в нём горьких и ядовитых веществ, является средством предохранения от поедания растения животными.

Выделительные ткани. Иногда в качестве особой группы рассматривают в ы д е л и т е л ь н ы е т к а н и.

Образующиеся в процессе обмена веществ продукты (эфирные масла, смолы, ядовитые вещества) у некоторых растений, ввиду отсутствия у них специальных органов выделения, накапливаются внутри организма. Сюда может быть отнесено, например, содержимое млечников. Нередко продукты отбросов скопляются в особых выделительных клетках, разбросанных в теле растения. В них накапливаются эфирные масла, дубильные вещества, кристаллы щавелевокислого кальция и др. Эти вещества могут накапливаться в межклетниках, которые в этом случае называют в м е с т и л и щ а м и в ы д е л е н и й. Последние могут иметь различное происхождение. Они часто образуются в результате разрушения клеток (лизигенные вместилища). В корке мандарина они видны в виде серых пятнышек и содержат эфирное масло. Нередко вместилища выделений образуются в результате расхождения клеток (схизогенные вместилища). Такие вместилища часто изнутри бывают выстланы слоем эпителиальных клеток с зернистым содержанием, которые и выделяют различные вещества в полость. Они имеются, например, в листьях *зверобоя*, в корке плода лимона, апельсина, мандарина. Иногда они имеют большое протяжение в теле растений и называются в ы д е л и т е л ь н ы м и х о д а м и. Последние широко распространены у хвойных деревьев (сосна, ель) в виде с м о л я н ы х х о д о в. В них находится тягучая жидкость — живица, или бальзам, из которой получают смолу, канифоль, скипидар (см. ниже, раздел «Систематика»). Однако иногда имеет место выделение веществ наружу через ж е л е з и с т ы е в о л о с к и или через спе-

циальные устьица — гидатоды (см. выше). К наружным выделительным органам относятся также нектарники—особые желёзки, развивающиеся на лепестках, чашелистиках, у основания завязи или столбика и т. д. Нектарники выделяют сахаристую жидкость (нектар), привлекающую насекомых, производящих перекрёстное опыление (см. ниже—«Цветок»).

Сосудисто-волокнистые пучки

Элементы отдельных тканей в растении обычно собраны в группы — пучки. Особенно часто в пучки собраны проводящие элементы — сосуды и ситовидные трубки. Пучки эти носят название сосудистых пучков. Если пучки ситовидных трубок или сосудов следуют в теле растения самостоятельно — они называются простыми пучками. Простыми пучками являются более мелкие жилки листа. Пучки из ситовидных трубок самостоятельно проходят в цветочных стрелках многих растений. Нередко к ситовидным трубкам и сосудам присоединяются паренхиматические клетки. Но чаще всего в пучке, кроме проводящих элементов и паренхимы, имеются ещё и механические элементы — волокна (лубяные и древесинные). Такие пучки называют сосудисто-волокнистыми.

Сосудисто-волокнистые пучки хорошо заметны на поперечных разрезах стебля. Они имеют вид округлых или несколько вытянутых телец, погружённых в основную ткань. У некоторых травянистых растений, имеющих нежные, прозрачные стебли, сосудисто-волокнистые пучки заметны при рассматривании стебля на свет (например, у *недотроги Impatiens*, у некоторых комнатных *бегоний* и др.).

Сосудисто-волокнистые пучки хорошо видны в листе, где они носят название жилок.

Сосудисто-волокнистые пучки устроены очень сложно и разнообразно у различных растений. Они состоят из двух частей — ксилемы, или древесины, и флоэмы, или луба.

Ксилема и флоэма — сложные ткани. В их состав входят проводящие механические ткани и паренхима (питательная ткань).

В состав ксилемы входят сосуды и трахеиды, древесинные волокна и древесинная паренхима. Назначение ксилемы — проведение воды.

В состав флоэмы входят ситовидные трубки со спутниками (у покрытосеменных растений), лубяные волокна и лубяная паренхима.

Древесинная и лубяная паренхима получают своё название по положению в пучке. Те и другие — живые клетки, хотя оболочки клеток древесинной паренхимы нередко одревеснevают. Назначение их сводится к отложению запасных веществ. Они предоставляют питательный материал развивающимся сосудам и трахеидам ксилемы, а также механическим волокнам ксилемы и флоэмы.

При рассмотрении в микроскоп ксилема и флоэма легко различаются. Элементы флоэмы более мелкие, с более тонкими стенками, элементы же ксилемы — сосуды — имеют более крупные размеры, заметны в виде просветов, стенки их утолщены и одревеснели. После окраски пучка хлорцинк-иодом флоэма синеет (оболочки клеток клетчатковые), а ксилема желтеет (одревеснение стенки). При употреблении флороглюцина с соляной кислотой ксилема окрашивается в красный цвет (флоэма не окрашивается).

У различных растений расположение ксилемы и флоэмы в пучке может быть различным.

Если ксилему окружает со всех сторон флоэма или наоборот — пучки называют концентрическими (рис. 40).

Концентрические пучки первого типа широко распространены у папоротников. Второй тип пучков, с периферическим расположением ксилемы, встречается часто в корневищах цветковых растений (например, у ландыша).

Если флоэма обращена кнаружи (к периферии) стебля, а ксилема к центру, пучок называют бокобочным, или коллатеральным (рис. 41).

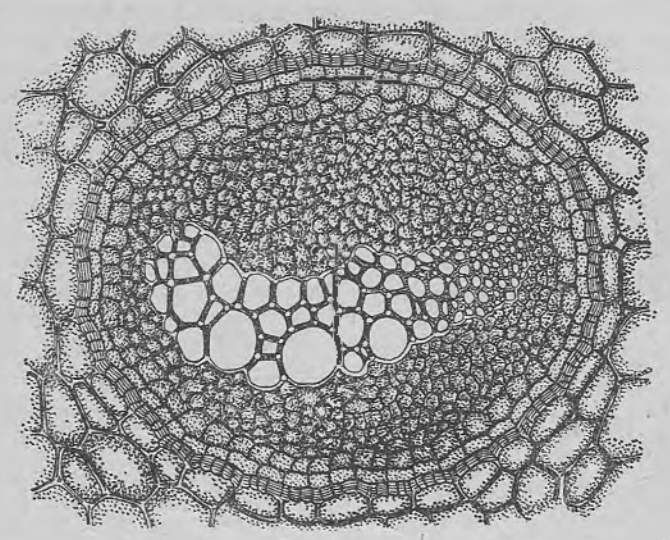


Рис. 40. Концентрический пучок.
Поперечный разрез пучка папоротника. Флоэма окружает ксилему.

У некоторых растений (например, у тыквы) встречаются биколлатеральные пучки, у которых флоэма примыкает к ксилеме с двух

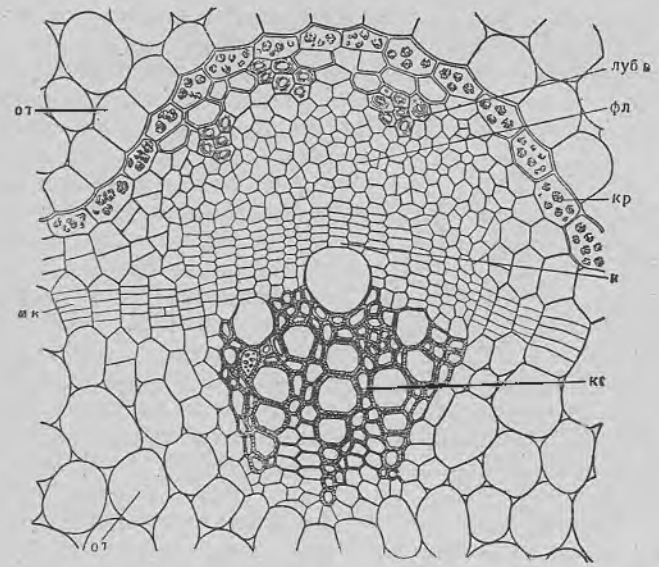


Рис. 41. Открытый пучок двудольного растения.
Поперечный разрез пучка клещевины:

кс — ксилема; *фл* — флоэма; *луб. в.*— лубяные волокна; *к* — камбий; *мк* — межпучковый камбий; *кр*— крахмальный слой; *о. т.*— основная ткань.

сторон — с периферической и с внутренней. Это коллатеральный пучок, в котором с внутренней стороны имеются добавочные лубяные пучки (рис. 42).

Отличают ещё радиальные пучки. Здесь элементы ксилемы и флоэмы чередуются друг с другом в радиальных направлениях. Радиальный пучок встречается в корне при его первичном строении (рис. 43).

Развитие сосудистых пучков. Как мы уже видели, вершина конуса нарастания стебля или корня состоит из однородных меристематических клеток. Это будет первичная меристема. Несколько ниже в конусе нарастания наблюдается дифференцировка клеток. Ещё ниже на поперечном разрезе в центральной части стебля замечаются отдельные группы более мелких клеток, которые на продольном разрезе оказываются вытянутыми, почти прозенхимными. Эти группы мелких клеточек получили название прокамбиальных пучков, или прокамбия (рис. 44). В дальнейшем развитии (ниже по стеблю) они дают начало сосудисто-волокнистым пучкам.

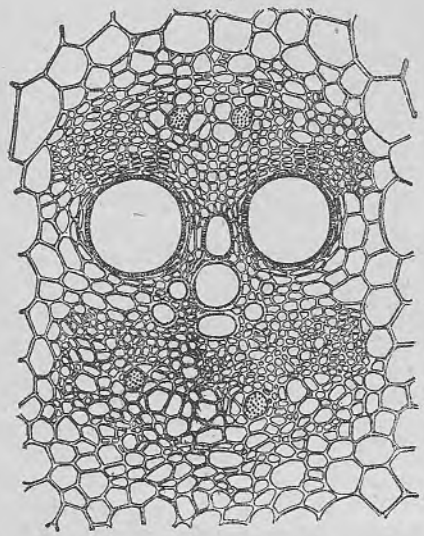


Рис. 42. Биколлатеральный пучок (поперечный разрез стебля тыквы). В центре — ксилема, кнаружи и внутрь — флоэма.

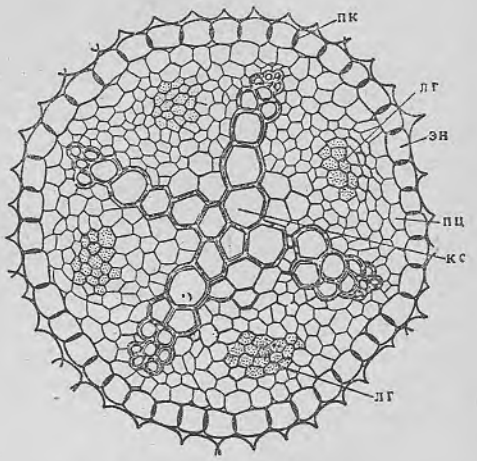


Рис. 43. Радиальный пучок (поперечный разрез пучка корня лютика):

эн — эндодерма; *пц* — перицикл; *п. к.* — пятна Каспари; *кс* — ксилема; *лг* — лубяные группы.

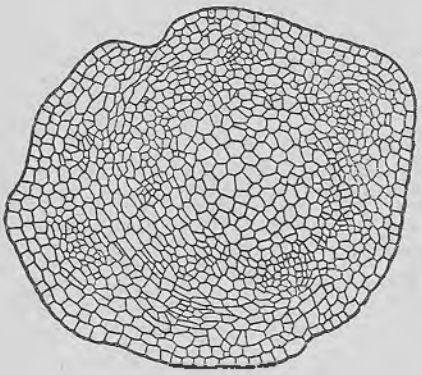


Рис. 44. Клетки прокамбия (на рисунке изображены группами мелких клеток).

Клетки такого прокамбиального пучка делятся. Из периферических клеток пучка образуется протофлоэма (первичная флоэма); она состоит из первичных ситовидных трубок. Из клеток, обращённых к центру стебля, образуется протоксилема (первичная ксилема); она состоит из первичных сосудов — кольчатых и спиральных.

Пока стебель ещё растет, растягивается, в нём имеются лишь эти проводящие элементы, а центральная часть пучка занята прокамбиальными клетками. В дальнейшем развитии стебля часто эти первичные элементы разрушаются.

У двудольных растений, а также у голосеменных не весь прокамбий идёт на образование постоянных тканей ксилемы и флоэмы. Часть его клеток сохраняет способность к делению и остаётся в пучке между первичной ксиле-

мой и первичной флоэмой в виде прослойки к а м б и я. В дальнейшем, благодаря делению клеток камбия, образуются новые слои ксилемы и флоэмы. Это будет в т о р и ч н а я к с и л е м а и в т о р и ч н а я ф л о э м а. Стебли и корни таких растений могут утолщаться (см. стр. 63, 134, утолщение стебля и корня).

Описанное выше строение ксилемы и флоэмы со сложными составными элементами характерно для вторичного строения стебля и корня. Пучки, содержащие прослойку камбия и способные нарастать, называют о т к р ы т ы м и п у ч к а м и (рис. 41). У однодольных растений, у большинства высших споровых (папоротники, хвощи, плауны) весь прокамбий идёт на формирование постоянных элементов пучка. Деятельной прослойки камбия не остаётся. Такие пучки не способны к вторичному росту.

Пучки, не имеющие камбия и не способные нарастать, называются з а к р ы т ы м и, или з а м к н у т ы м и п у ч к а м и (рис. 98).

Камбий является вторичной меристемой. Поэтому ткани, образующиеся в результате его деятельности, носят название вторичных. Соответственно и строение органа (корень, стебель) называют вторичным. Таково строение многолетних двудольных и голосеменных растений.

У однодольных же растений, обладающих закрытыми пучками, органы (корень, стебель) всю жизнь сохраняют первичное строение (ср. строение стебля драцены на стр. 132).

Необходимо указать, что резкого различия между закрытыми и открытыми пучками провести нельзя. Рассматривая ранние стадии развития замкнутых пучков однодольных растений, например, в первых междоузлиях молодых сеянцев, удаётся заметить в них присутствие камбия, некоторое время откладывающего кнаружи элементы флоэмы, но затем прекращающего свою деятельность. Это является одним из доказательств вторичного происхождения однодольных из двудольных растений (см. ниже «Цветковые растения»).

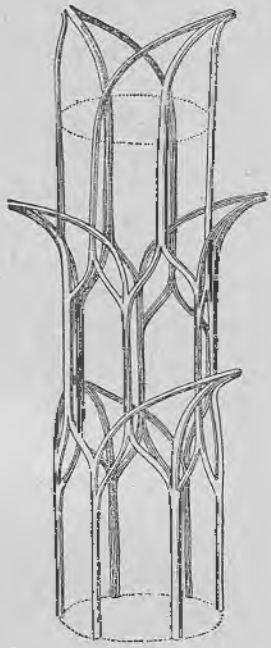


Рис. 45. Следование пучков (схема).

Сосудисто-волокнистые пучки проходят по всем органам растения, образуя сложную систему проводящих путей. Особенной сложности система пучков достигает в стебле. Здесь различают с п е ц и а л ь н ы е п у ч к и, принадлежащие только стеблю и нарастающие вместе с ним. К таким пучкам примыкают о б щ и е п у ч к и, проходящие от стебля в лист. Переходя из листа в стебель, пучок слегка выгибается к центру или по радиусу стебля и затем, следуя вниз вертикально, присоединяется к другим пучкам или к общему пучку (рис. 45). Часть листового пучка, находящаяся в стебле, называется л и с т о в ы м с л е д о м. Иногда, прежде чем соединиться с другим пучком, листовой пучок разветвляется, и отдельные разветвления его соединяются с различными пучками.

Понятие о стели

Вся система пучков в данном растении носит название с т е л и (стель). Стели могут быть различного строения. Наиболее простым типом стели является так называемая п р о т о с т е л ь. Она представляет собой сплошной столб, в центре которого сосредоточены элементы ксилемы, а по периферии их окружают элементы флоэмы (рис. 46). Все типы более сложных стелей происходят из протостеля. Если представить, что элементы ксилемы заложатся по периферии пучка, как и флоэма, то в развитом органе

в пучке мы встретим чередование ксилемы и флоэмы; такой тип стели получил название актиностели (актинос — звезда). Актиностель мы встречаем в корнях растений

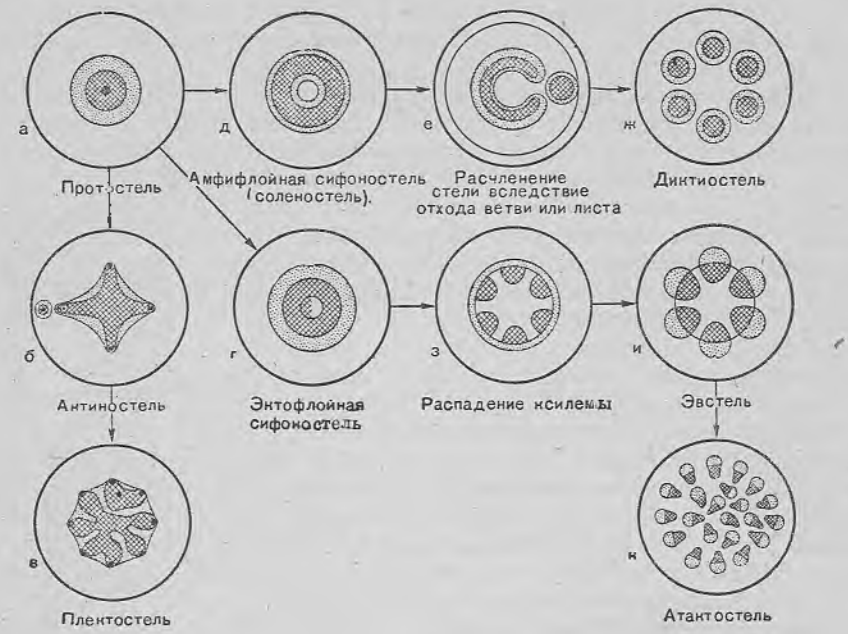


Рис. 46. Схема, иллюстрирующая развитие стелей из простейшей протостели:

а — протостель; *б* — актиностель; *в* — плектостель; *г* — эктофлойная сифоностель; *д* — амфифлойная сифоностель (соленостель); *е* — расчленение стели вследствие отхода от неё листа или ветви. Образовавшаяся ветвь имеет пучок протостелического строения; *ж* — диктиостель; отдельные пучки — протостелического строения (меристели); *з* — распадение ксилемы на участки (у папоротника *Osmunda*); *и* — эустель; *к* — атактостель (свойственная однодольным растениям).

(рис. 46). Близкой к актиностели будет плектостель, встречающаяся у плаунов. В этом случае флоэма не только окружает ксилему, участки её также чередуются с участками ксилемы (рис. 46). Из протостели происходят и другие типы стелярного строения.



Рис. 47. Диктиостель у *Aspidium filix mas.*

При развитии в центре стебля паренхимных клеток (сердцевины) могла образоваться сифоностель. Ксилема и флоэма здесь расположены кольцами и образуют как бы трубки (сифон), вставленные одна в другую. Различают два типа сифоностели: когда флоэма окружает ксилему только с периферии и когда флоэма окружает ксилему и с внутренней стороны (рис. 46, *г*, *д*). От сифоностели развитие стели могло идти в двух направлениях. При отхождении от стели ответвлений в листья и при разветвлении органа стель прерывалась отверстиями (рис. 46). При частом отхождении листьев (например, у *мужского папоротника Aspidium filix mas*) сифоностель могла развиться в диктиостель (рис. 47). Здесь стель разбилась на отдельные участки, каждый из которых повторяет строение протостели. На поперечном разрезе стебля нет сплошного кольца ксилемы и флоэмы, а имеются отдельные пучки протостелического строения. Если отмацерировать корневище мужского папоротника, вычленившаяся диктиостель имеет вид радиомачты. От общего каркаса диктиостели отходят отдельные пучки в листья и боковые ветви (листовые следы), где они складываются в каркас боковой ветки, повторяющей строение диктиостели главного стебля (рис. 47). Если ксилема заложится не сплошным кольцом, а участками, флоэма же сохранит кольцевое расположение, — мы получим строение стели, изображенное на рисунке 46,*з*. Такое строение стели имеют некоторые папоротники (например, *Osmunda regalis*). Если же и флоэмное кольцо будет разъединено

паренхимными клетками, то получится эвстель (рис. 46). Пучки здесь будут уже не концентрическими, а коллатеральными: разделёнными первичными сердцевинными лучами (ср. первичное строение стебля лютика на стр. 134).

Таким образом, все перечисленные выше типы стели эволюционно возникли из наиболее простой — протостели через разъединение проводящих элементов паренхимой. Поэтому отдельные пучки папоротников, а также и семенных растений, в том числе и однодольных, следует считать не самостоятельными стелями, а единой стелью развившейся через ряд сложных превращений из протостели. Вышеизложенная последовательность в развитии разных типов стели соответствует и историческому развитию растительного мира.

У наиболее древних растений (псилофиты, древние папоротники) имелась протостель, позднее появились растения с сифоностелью. Всё разнообразие стелярного строения последующих растительных типов представляет модификацию указанных типов стели. Интересно, что на проростке различных папоротников, в пределах одного индивидуума, в последовательных участках стебля сверху вниз, удаётся проследить все переходы от протостели к диктиостели. Здесь в известной степени проявляется общая закономерность — повторение в индивидуальном развитии (онтогенез) пути развития предков (филогенез).

КОРЕНЬ, ЕГО СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ

Корень формируется ещё в зародыше, заключённом в семени. При прорастании семени у двудольных растений корень сильно удлиняется (главный корень) и образует ответвления (боковые корни). У однодольных растений главный корень часто отмирает и заменяется большим количеством придаточных корней, возникающих из основания стебля. Функции корня сводятся: 1) к прикреплению растения к почве, 2) к добыванию из почвы воды и растворённых в ней минеральных веществ (корневое питание); иногда в корне откладываются запасные питательные вещества, в связи с чем он претерпевает различные метаморфозы (см. ниже).

Развитие корневой системы растения определяется окружающими условиями (средой). Растения, произрастающие в сухом, жарком климате, на сухих почвах, обладают обычно мощно развитой корневой системой. У водных растений, всасывающих воду всей поверхностью своего тела и не прикрепляющихся к субстрату, нередко корни совсем отсутствуют (*пузырчатка — Utricularia, роголистник — Ceratophyllum, ряска — Lemna*). У болотных растений корневая система развита слабо.

Строение корня

Виды корневых систем. По форме различаются корни:

1) Стержневые, являющиеся непосредственным продолжением стебля в землю и свойственные большинству двудольных растений. По происхождению это будет главный корень. Стержневой корень может быть: нитевидным, веретеновидным, репчатым, ветвистым (рис. 48, *А—Д*).

2) Мочковатые корни. В большом числе они отходят от основания стебля, имеют более или менее одинаковую толщину. Мочковатые корни имеются у однодольных растений (например, у злаков). По происхождению это будут придаточные корни (рис. 48, *Д*).

При развитии из семени корень обычно первое время растёт значительно быстрее, чем надземная часть растения. Глубина проникновения корней в почву очень значительна. Общая длина корней намного превышает длину надземных частей растения. У *будяка*, например (*Cirsium arvense*), злостного сорняка наших полей, корень проникает на глубину свыше 6 *м*. У *верблюжьей колючки* (*Alhagi camelorum*), растущей в пустынях Средней Азии, корни углубляются в землю до 20 и более метров, обеспечивая доставку воды в растение из глубоких подпочвенных слоёв. Это даёт ей возможность сохранять листья в свежем виде в самый жаркий период, когда другие растения выгорают.

У обыкновенного *репчатого лука* корни проникают в глубину до *1 м*. Диаметр его корневой системы равен приблизительно 60 *см*.

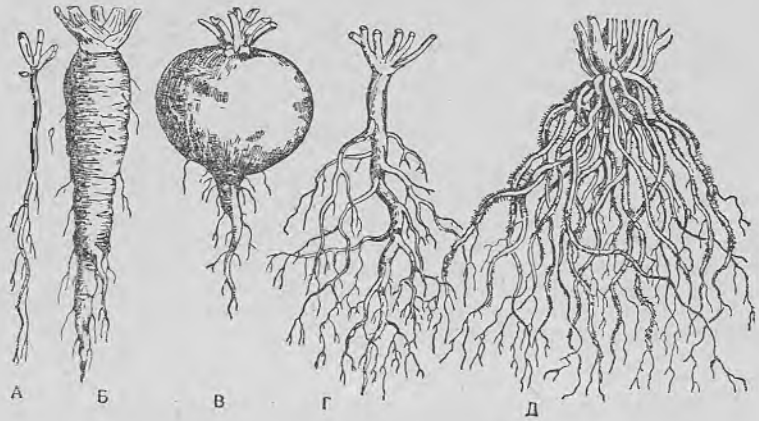


Рис. 48. Различные виды корней:
А — нитевидный; *Б* — веретеновидный; *В* — репчатый; *Г* — ветвистый; *Д* — мочковатый.

Общая длина корней также выражается солидной цифрой. У большинства злаков она равняется 500—600 *м*, а у ржи до 80 *км*. Общая поверхность корневой системы озимой ржи достигает 237 *кв. м* и превышает поверхность надземной части почти в 130 раз.

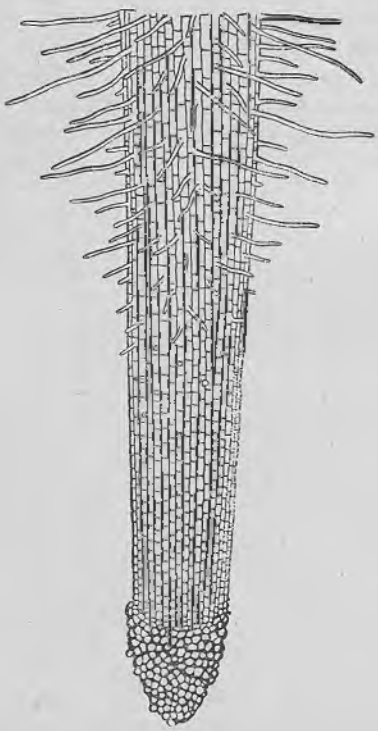


Рис. 49. Кончик корня с корневыми волосками и корневым чехликом.

Корень нарастает своей верхушкой. При обрывании корня наблюдается мощное развитие боковых корней. Эта особенность корня используется при пикировке растений (в садоводстве и огородничестве). При пикировке пересаживают растение и укорачивают главный корень на $^1/_2$—$^1/_3$ его длины, что вызывает обильное ветвление оставшейся части, обеспечивая мощное разрастание корневой системы.

Окончания главного, боковых и придаточных корней и их мельчайших разветвлений одеты снаружи так называемыми корневыми чехликами — комплексом клеток, постоянно стирающихся и слущивающихся при росте корня среди твёрдых частиц почвы (рис. 49). Корневой чехлик имеется у всех сухопутных растений. У водных растений при росте их корней в воде чехлик не образуется. При укоренении их в почве на концах корней развивается чехлик.

Несколько выше кончика корня на узком пространстве в несколько сантиметров располагаются по всей наружной поверхности корня так называемые корневые волоски, являющиеся выростами клеток эпидермиса корня. Главная работа по всасыванию из почвы воды и питательных солей осуществляется корневыми волосками. Корневые волоски густым войлоком покрывают эту так называемую всасывающую зону

корня. Общая длина корневых волосков у одного растения достигает огромной величины. По произведённым подсчётам длина всех корневых волосков одного экземпляра пшеницы достигает 20 *км*.

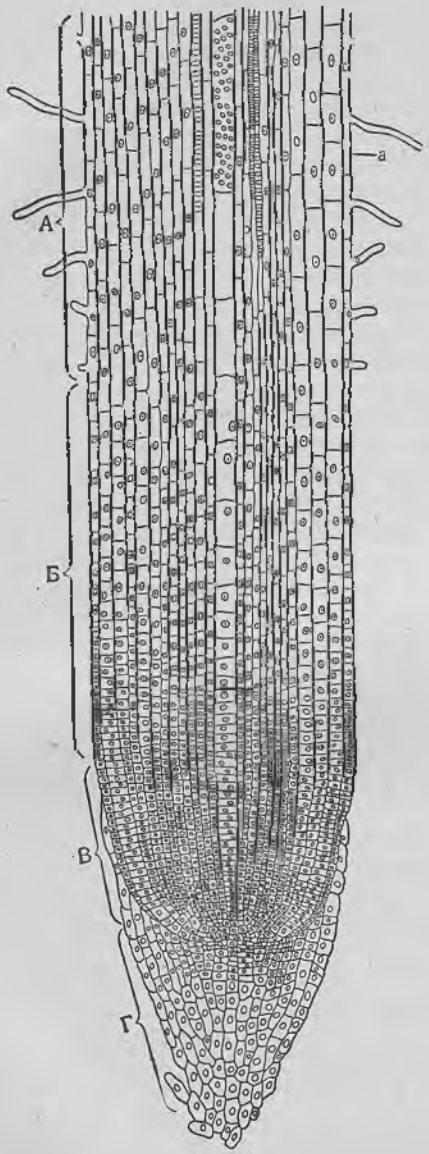


Рис. 50. Продольный разрез через корень ячменя (*Hordeum vulgare*):

А — зона корневых волосков (зона всасывания); *Б* — зона разрастания клеток; *В* — зона деления клеток; *Г* — корневой чехлик; *а* — эпидермис.

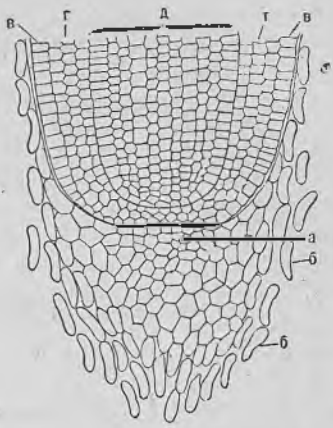


Рис. 51. Продольный разрез кончика корня кукурузы (*Zea mays*):

а — самая молодая часть чехлика; *б* — самые старые клетки чехлика, отделяющиеся от него; *в* — дерматоген; *г* — периблема; *д* — плерома.

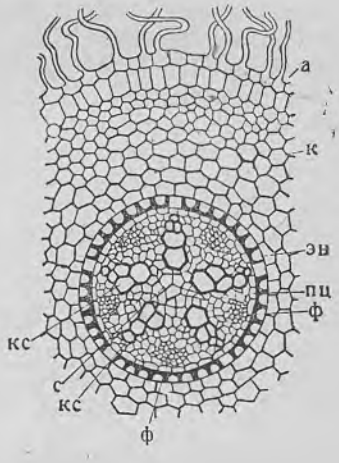


Рис. 52. Поперечный разрез корня в зоне корневых волосков:

а — волосконосный слой; *к* — кора; *эн* — эндодерма; *пц* — перицикл; *ф* — флоэма; *кс* — ксилема; *с* — сердцевина.

Главный корень растёт отвесно вниз, перпендикулярно к поверхности земли. Это явление называют положительным геотропизмом. Боковые корни растут почти горизонтально (они поперечно геотропичны). Более мелкие разветвления корня не обладают геотропичностью.

Анатомическое строение корня. На продольном разрезе через кончик корня можно обнаружить следующие участки: корневой чехлик, зону роста, зону корневых волосков, зону со строением взрослого корня (рис. 50). Зона роста расположена несколько отступя от кончика корня. Она составлена несколькими рядами узких таблитчатых клеток с тонкими оболочками и протоплазмой, заполняющей полость клетки. Это образовательная ткань — м е р и с т е м а. Фактически имеется две меристемы: одна—кончика корня, другая—корневого чехлика. Клетки последней отчленяют новые клетки кнаружи и формируют корневой чехлик. Самые наружные клетки округляются, разъединяются и отшелушиваются под механическим воздействием твёрдых частиц почвы. Отмершие клетки замещаются клетками, расположенными ниже их и возникающими из меристемы корневого чехлика. Кнутри из меристемы кончика корня путём деления откладываются клетки собственно корня, из которых по мере дальнейшего развития и роста формируются различные ткани корня. Несколько выше меристемы кончика корня на продольном разрезе уже заметна дифференцировка клеток корня на 3 слоя: 1) наружный слой, в дальнейшем развивающийся в кожицу — э п и д е р м и с корня; 2) средний слой, дающий далее начало п р о в о д я щ е й ч а с т и корня; 3) промежуточный слой, дальше развивающий так называемую к о р у корня (рис. 51). По мере дальнейшего развития эти три зоны внутреннего строения корня хорошо дифференцируются. На поперечном разрезе, проведённом в области развития корневых волосков, корень имеет строение, изображенное на рис. 52.

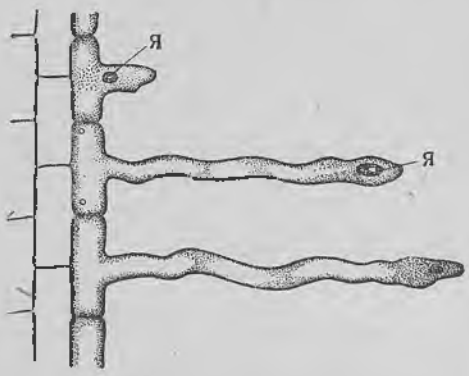


Рис. 53. Корневые волоски на корне гороха.
Я — ядро.

Снаружи корень покрыт однослойным эпидермисом. Клетки эпидермиса живые, имеют тонкие стенки. На периферии они вытянуты в длинные выросты — корневые волоски (рис. 52, *а*). Ядро клеток перемещается в корневой волосок, располагаясь в переднем, растущем его конце, на нижней стороне (рис. 53).

Корневые волоски имеют в длину 0,15—2,5 *мм* (во влажном воздухе и в искусственной обстановке могут достигать 8 *мм*). Число их на корне очень велико — в среднем на 1 *мм*² до 425 штук. В длину корневые волоски расположены на протяжении 1—2 *см*. Уже на расстоянии 3—8 *мм* от начала зоны корневые волоски отмирают, отпадают, и по мере роста корня ближе к верхушке корня возникают всё новые и новые. Корневые волоски выделяют наружу различные вещества (кислоты), которые растворяют почвенные частицы, способствуя лучшему их растворению в воде. Проникая между частицами почвы, корневые волоски плотно срастаются с ними. При выдёргивании из земли и при дальнейшей пересадке растение часто страдает или даже совсем не приживается вследствие отрывания молодых, растущих частей корня с корневыми волосками.

За зоной корневых волосков расположена кора корня (рис. 52, *к*). Она составлена несколькими рядами многогранных паренхимных клеток. Самый наружный слой коры корня составлен более крупными, несколько радиально вытянутыми клетками, плотно примыкающими к эпидермису. По опадении корневых волосков оболочки клеток этого слоя опробковевают; кроме того, под ними возникает слой п р о б к о в ы х к л е т о к, которые таким обра-

зом защищают наружный слой корня от испарения. Глубоко лежащие слои корня состоят из более мелких клеток.

Самый внутренний слой коры образует так называемую эндодерму, отчленяющую кору от срединной части корня, так называемого центрального цилиндра, или стели (рис. 52, *эн*). Клетки эндодермы расположены в один слой и тесно придвинуты друг к другу. Наружные стенки их тонкие, внутренние же и радиальные (боковые) стенки получают сильное утолщение и, пропитываясь суберином, опробковевают, становясь непроницаемыми для воды и газов. Среди клеток эндодермы встречаются отдельные клетки с неутолщёнными стенками, богатые содержимым (пропускные клетки); через эти клетки происходит проникновение воды из коровой части корня в центральный цилиндр.

Центральный цилиндр, занимая срединную часть корня, состоит из различных тканей. Самый наружный слой (реже два слоя) клеток, примыкающий изнутри к эндодерме, носит название перицикла (рис. 52). Клетки его более крупные, слегка вытянуты по радиусу и имеют тонкие клетчатковые оболочки. В этом слое происходит заложение боковых корешков, почему перицикл часто называют корнеродным слоем. Образуются они следующим образом: над группой сосудов в перицикле наблюдается усиленное деление его клеток, благодаря чему образуется небольшой бугорок, выпяченный в периферическую сторону корня. Снаружи его облегают клетки эндодермы. Постепенно в бугорке формируются слои, свойственные меристеме главного корня, из которых в дальнейшем образуются соответственные ткани. Бугорок продолжает расти, окружённый слоем эндодермы (так называемый «кармашек») и, прорывая кору, выходит наружу.

Таким образом, боковые корни, в отличие от главного корня и стебля, возникают эндогенно (внутриродно). Эндогенно возникают все придаточные корни, из какой бы части растения они ни образовались.

За перициклом расположена паренхимная ткань, в которую погружены проводящие элементы (сосудистый пучок). Сосудистый пучок корня построен по радиальному типу (радиальный пучок). Ксилема его расположена группами, лучами, идущими от периферии к центру. Число лучей обычно небольшое — 3, 4, 5. Иногда группы ксилемы не доходят до центра, и он заполнен тогда паренхимными клетками. Сосуды ксилемных лучей имеют более узкие просветы ближе к периферии и более крупные к центру. Наружные сосуды закладываются раньше центральных. Развитие ксилемы в корне идёт от периферии к центру. Наружные сосуды обычно бывают кольчатыми или спиральными; более крупные внутренние — пористые. Между лучами ксилемы в верхней части расположены участки флоэмы, составленной ситовидными трубками с сопровождающими клетками и лубяной паренхимой.

Первичное строение корня. Такое строение, когда в центральном цилиндре имеется радиальный пучок, составленный ксилемой и флоэмой, называется первичным.

У однодольных растений такое первичное строение корня сохраняется всю жизнь. По мере развития и разрастания корня у них происходит одревеснение клеток эндодермы и перицикла. Корни однодольных не способны к утолщению, так как сосудистые пучки их закрытые — не имеют камбия.

Вторичное строение корня. У двудольных цветковых растений, а также у хвойных и других голосеменных растений корни способны к утолщению. В пучке их образуется камбий, откладывающий элементы ксилемы и флоэмы. Отложение новых вторичных элементов приводит к изменению состава и анатомического строения дальнейших участков корня. В результате деятельности камбия получается строение корня, называемое вторичным. Камбий возникает в паренхимной ткани под пучками флоэмы и над лучами ксилемы («камбиальные дужки»), вернее, формируется сплошная лента

камбиальных клеток между ксилемой и флоэмой. Паренхимные клетки приобретают меристематический характер — вытягиваются и становятся таблитчатыми. Через некоторое время образуется сплошное кольцо к а м б и я, первоначально имеющего неровные извилистые очертания (рис. 54, *2*). Клетки камбия начинают откладывать ковнутри элементы вторичной ксилемы, кнаружи — элементы вторичной флоэмы. Отложение ксилемы идёт быстрее, участки первичной флоэмы часто оттесняются к периферии, благодаря чему происходит выравнивание кольца. У деревянистых растений в дальнейшем отлагаются сплошные кольца ксилемы и флоэмы, и строение корня становится вполне сходно со строением стебля. Однако всегда в корне, в его центральной части, сохраняются остатки первичной ксилемы — радиального пучка в виде крестовидных лучей. По этому признаку легко отличить корень от стебля под микроскопом. П е р в и ч н а я ф л о э м а, естественно, оттесняется к самой периферической части и вследствие меньшего объёма у взрослого корня неразличима.

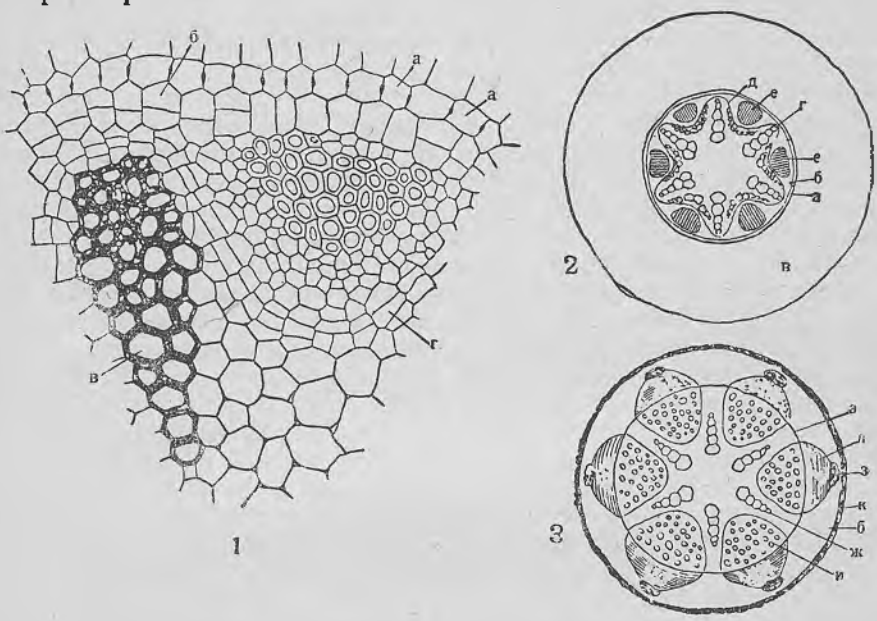


Рис. 54. *1*. Часть поперечного разреза центрального цилиндра корня *Vicia Faba* в начале вторичного утолщения:

а — эндодерма, *б* — перицикл, *в* — группа сосудов, *г* — камбий. *2*. Схема вторичного утолщения корня: *а*—эндодерма, *б* — перицикл, *в* — первичная кора, *г* — первичная ксилема, *д* — камбиальное кольцо, *е* — первичная флоэма. *3*. Схема вторичного утолщения корня (образовались вторичные элементы): *а* — камбиальное кольцо, *б* — перицикл, *ж* — первичная ксилема, *з* — первичная флоэма, *и* — вторичная ксилема, *к* — перидерма, *л* —вторичный лубяной пучок.

При разрастании корня происходит изменение и в его коровой части. Эпидермис сбрасывается и заменяется п е р и д е р м о й (п р о б к о й), возникающей из перицикла. Первичная кора при этом также сбрасывается. На очень старых корнях деревьев образуется к о р к а. К этому времени отмирает эндодерма, а также и перицикл, и образование новых слоёв перидермы происходит в более глубоких слоях корня — во вторичной флоэме. Таким образом, при вторичном строении корень не имеет коры, эндодермы и перицикла и снаружи покрыт перидермой или коркой (рис. 54, *3*).

Пластичность корневой системы в связи с условиями местообитания. В связи с условиями местообитания и выполнением особых, добавочных функций корень претерпевает изменения (м е т а м о р ф о з ы).

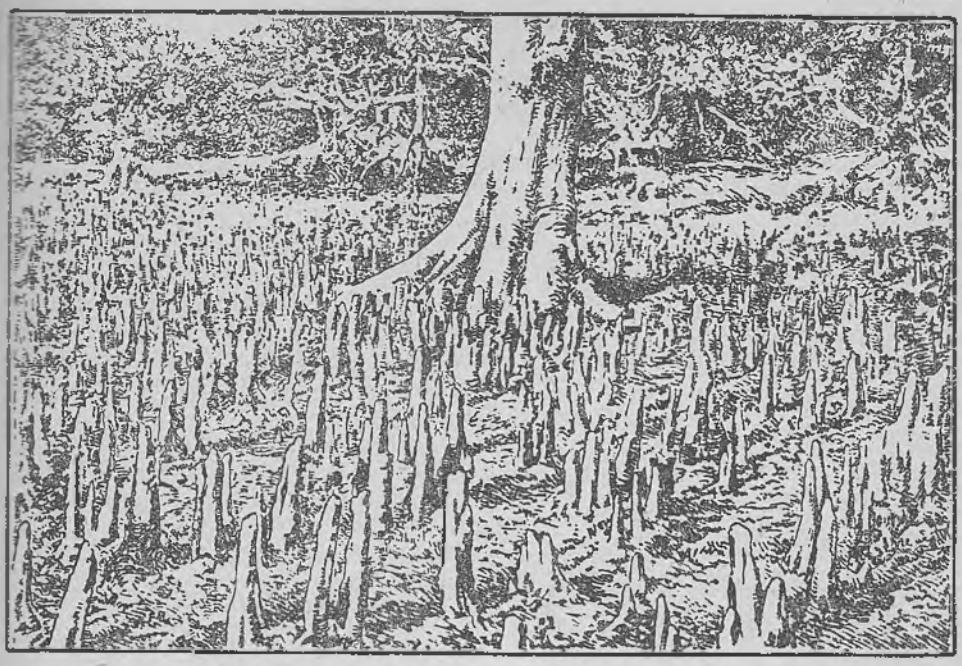


Рис. 55. Мангровые заросли *Sonneratia alba*.
Ствол с дыхательными корнями во время отлива.



Рис. 56. Мангровые заросли *Rhizophora mucronata* с ходульными корнями.

Воздушные корни образуются у *лиан* и эпифитных растений тропических лесов — *орхидей*, *ароидных* и других — и свешиваются вниз. Снаружи они покрыты несколькими слоями мёртвых клеток, сообщающихся друг с другом через посредство пор. Эти клетки способны впитывать влагу из окружающего воздуха (поглощающая ткань). За ними идёт кора корня, эндодерма и центральный цилиндр.

Дыхательные корни (пневматофоры) образуются из подземных корней или корневищ и растут вертикально вверх (отрицательный геотропизм). Они имеются у растений, произрастающих в илистой болотной почве или в полосе так называемых мангровых лесов — на низменных берегах тропических морей, в зоне морских приливов и отливов (рис. 55). На верхушках таких корней развиты скопления рыхлых клеток типа чечевичек, в корнях же имеются воздушные ходы (у *болотного кипариса Taxodium distichum*, растущего во Флориде).

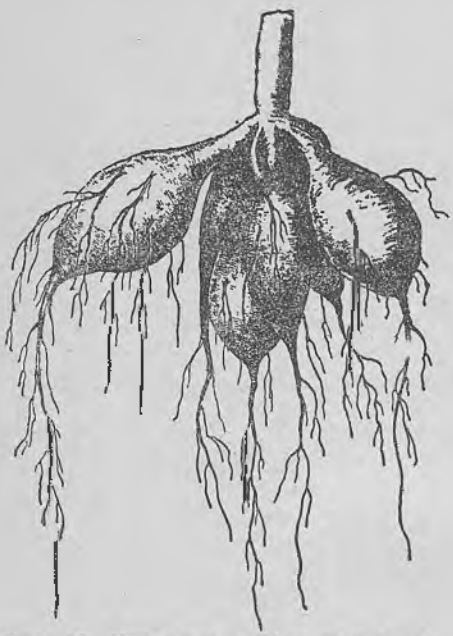


Рис. 57. Корневые клубни георгины (*Dahlia variabilis*).

Ассимиляционные корни встречаются редко. В нашей флоре они есть у *водяного ореха Trapa natans*. У него, кроме обычных, имеются корни, тонко рассечённые на узкие дольки: они зелёного цвета и способны к ассимиляции.

Ходульные корни развиваются у растений тропических, *мангровых*. Они придаточного происхождения и, отходя от стволов, образуют целую систему добавочных корней, поддерживающих крону растения (рис. 56).

Корни-прицепки — придаточные корни, развивающиеся в прицепки, прикрепляющие растения к скалам, стенам и другим растениям (*плющ*).

Досковидные корни, встречающиеся у *фикусов* и других тропических деревьев, достигают 1—3 *м* высоты и в виде досок, отходя от основания ствола, поддерживают стебель, несущий мощную крону дерева.

Утолщение корня в связи с отложениями в нём запасных питательных веществ. Питательные вещества могут откладываться в главном корне, например, у *моркови*, *репы*, *брюквы*, *свёклы*. При этом утолщается не только корень, но и подсемядольное колено (шейка), и верхняя часть стебля (там, где отходят листья). Собственно корню здесь принадлежит нижняя часть «корнеплода» — та, в области которой отходят боковые корешки. Отложение питательных веществ может происходить во флоэмной части (*морковь*). Центральная (более светлая) часть моркови содержит слабо развитую ксилему. У *редьки*, наоборот, утолщение идёт за счёт развития вторичной ксилемы. Кора занимает узкую периферическую часть. У *свёклы* разрастание корня идёт за счёт заложения новых пучков из перицикла, в связи с чем на разрезе хорошо видны концентрические круги вторичной древесины. Отложение питательных веществ может идти и в придаточных корнях. Такие утолщения придаточного корня называют корневыми шишками, или корневыми клубнями (*георгина*, *чистяк*, *таволга степная*). На вершине таких клубней образуются придаточные почки, дающие затем побеги (рис. 57).

Микориза. У многих растений (деревьев и травянистых) корни сожительствуют с грибами. Такие грибные образования на корнях называются м и к о р и з о й (г р и б о к о р е н ь). Гриб окутывает своими нитями (гифами) корень снаружи, как бы войлоком, причём отдельные нити проникают в коровую часть корня, и его гифы тогда следуют по межклетникам — э к т о т р о ф н а я м и к о р и з а (рис. 58, *1—4*). Корневые волоски при этом не развиваются, и гриб доставляет растению воду с растворёнными в ней мине-

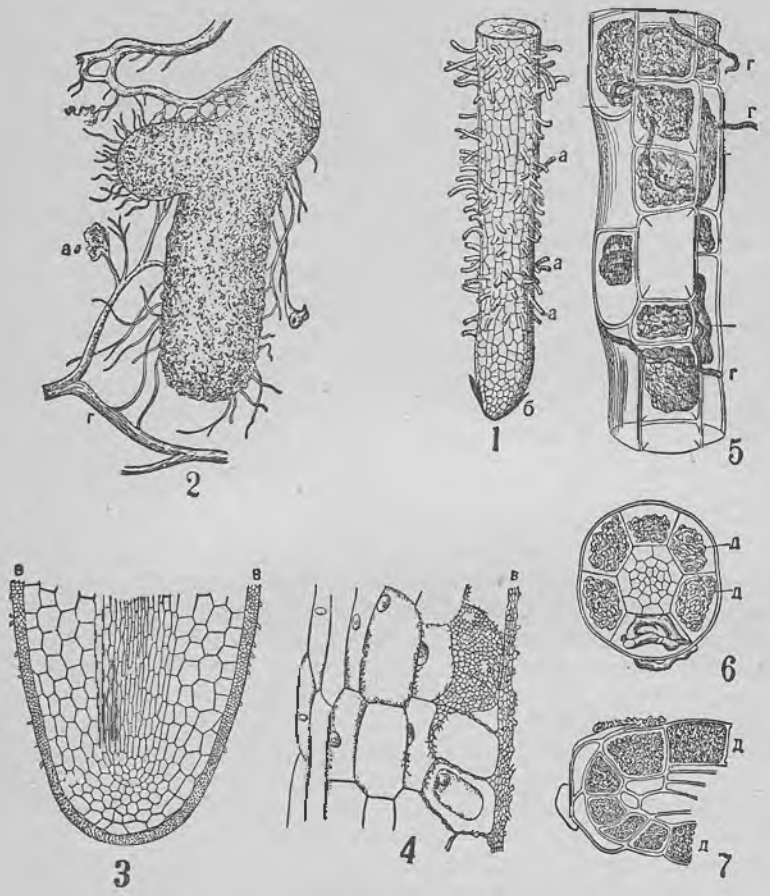


Рис. 58. Эктотрофная микориза:

1—корень без микоризы с корневыми волосками (*а*) и с корневым чехликом (*б*); *2*—корень бука (*Fagus silvatica*) с микоризой. *г* — гифы гриба, отходящие от микоризы и срастающиеся с частичками почвы; *3* и *4* — продольные разрезы покрытого микоризой корня граба (*Carpinus Betulus*); *в* — грибной чехлик; *5*—эндотрофная микориза подбела (*Andromeda polifolia*) (болотный кустарник из семейства вересковых). Часть корня (увеличено); *г* — грибные гифы; *6* — поперечный разрез того же корня; *7* — продольный разрез того же корня; *д* — наполненные грибными гифами клетки.

ральными веществами. Иногда гифы проникают и в клетки корня (э н д о т р о ф н а я м и к о р и з а) (рис. 58, *5—7*). Гриб получает от растения органические соединения (углеводы). Микориза имеется у *дуба*, *ольхи*, *берёзы*, у многих *орхидей* и других растений (см. ниже, раздел «Грибы»).

В итоге рассмотрения внутреннего и внешнего строения и основных физиологических отправлений корень можно считать одним из основных органов растения, который: 1) возникает эндогенно, за исключением главного стержневого корня, являющегося продолжением стебля, 2) имеет корневой

чехлик, 3) образует боковые корни и никогда не образует листьев и нормальных почек, 4) имеет эндодерму с пропускными клетками, 5) имеет корневые волоски, 6) в зависимости от условий среды, уклоняющихся от нормы, может подвергаться различным метаморфозам в связи с переменой основных функций, 7) обладает положительным геотропизмом.

Основные функции корня

Корень несёт две основные функции, а именно: укрепление растения в почве и снабжение его водой и минеральными веществами. Как мы уже знаем, на поверхности молодых корней имеются корневые волоски, которые и являются основными поглотителями воды и минеральных веществ. Необходимо отметить разницу в поглощении воды и зольных элементов. Оба эти важнейшие для растения вещества поглощаются в значительной мере *независимо* друг от друга.

Поглощение воды связано с наличием сосущей силы, которая представляет разность между осмотическим и тургорным давлением.

Поступление минеральных веществ идёт совсем другим образом. Минеральные вещества поглощаются в результате *активной жизнедеятельности* самого растения. В процессе дыхания корневой системой растения выделяется угольная кислота в форме ионов $H^{\cdot}$ и HCO'_3 которые обмениваются местами с соответственными катионами и анионами. Есть данные, говорящие о том, что и выделение органических кислот играет роль в поступлении минеральных веществ в растение. Стóит в растении понизиться интенсивности обмена — и поглощение минеральных элементов сразу же падает.

Подчёркивая независимость поступления воды и зольных элементов, однако всё же следует отметить, что последние иногда поглощаются из раствора. Так, при повреждении протоплазмы высокими концентрациями солей или при различных других неблагоприятных воздействиях минеральные вещества в значительной мере уже поступают вместе с потоком воды. Таким образом, независимое в нормальных условиях поступление воды и зольных элементов при некотором изменении этих условий уж начинает быть тесно взаимосвязанным процессом.

Состав золы растений. Какие же зольные элементы необходимы растению для его нормального питания? В состав золы растения, которая в среднем составляет 5% от сухого веса, входят очень разнообразные минеральные вещества.

Химический состав золы неодинаков у различных растений, растущих даже на одной и той же почве, что, несомненно, указывает на избирательную способность растений к накоплению тех или иных минеральных веществ. Неодинаков состав золы и в различных органах одного и того же растения. Меняется состав золы у одного и того же растения в зависимости от климатических условий года, а также и от характера почвы, на которой оно растёт.

В таблице 1 приведён состав золы, вычисленный не на элемент, а на его окисел, причём количество каждого окисла дано в процентах от общего количества чистой (т. е. лишённой углекислоты) золы.

Из таблицы видно, что семена очень богаты фосфором и калием, которые крайне необходимы при интенсивном росте проростков. В стеблях многих растений находятся значительные количества кремнезёма. Клубни и корни ряда растений содержат много калия.

В связи с неодинаковым поглощением растением минеральных веществ стоит и различный вынос питательных веществ из почвы. Из таблицы 2 видно, что картофель, свёкла и бобовые сильнее истощают почву в отношении калия и фосфора, чем злаки. Данные по выносу важны для правильного удобрения культур и их размещения в севообороте.

Таблица 1

Состав золы различных сельскохозяйственных растений

Растения	K_2O	Na_2O	CaO	MgO	Fe_2O_3	P_2O_5	SO_3	SiO_2	C
I. Семена									
Пшеница	30,2	0,6	3,5	13,2	0,6	47,9	—	0,7	—
Кукуруза	29,8	1,1	2,2	15,5	0,8	45,6	0,8	2,1	0,9
Клевер	35,3	0,9	6,4	12,9	1,7	37,9	2,4	1,3	1,2
Лён	26,7	2,2	9,6	15,8	1,1	42,5	—	0,9	—
Фасоль	41,5	1,1	5,0	7,1	0,5	38,9	3,4	0,6	1,8
II. Стебли и листья									
Пшеница	13,6	1,4	5,8	2,5	0,6	4,8	—	67,5	—
Кукуруза	27,2	0,8	5,7	11,4	0,8	9,1	—	40,2	—
Клевер	27,2	0,8	29,3	8,3	0,6	10,7	—	6,2	—
Лён	34,1	4,4	24,8	15,0	3,7	6,2	—	6,7	—
Гречиха	46,6	2,2	18,4	3,6	—	11,2	—	5,5	—
III. Клубни и корни									
Картофель	60,0	3,0	2,6	4,9	1,1	16,9	6,5	2,1	3,4
Сахарная свёкла	53,1	8,9	6,1	7,9	1,1	12,2	4,2	2,3	4,8
Турнепс	45,4	9,8	10,6	3,7	0,8	12,7	—	1,8	5,0

Как же узнать, какие из элементов необходимы растению? Для этой цели ставят водные культуры растений (рис. 59). Берут стеклянные банки вместимостью на несколько литров воды и наливают в них раствор минеральных солей, в котором и выращивают растение. Многочисленные опыты

Таблица 2

Средние количества минеральных веществ, извлекаемых растением из почвы, в килограммах на гектар

Культура	K_2O	CaO	MgO	P_2O_5	SO_3	SiO_2
Озимые злаки	50	14	9	23	5	106
Яровые злаки	50	18	10	20	6	86
Бобовые	60	60	16	27	60	10
Картофель	106	35	20	33	16	8
Свёкла	184	40	27	32	12	6

показали, что для того чтобы растение развивалось нормально, в питательной смеси должны быть следующие минеральные элементы: K, Ca, Mg, Fe, P и S, т. е. четыре металла и два металлоида. Кроме того, растение поглощает азот, роль которого мы рассмотрим отдельно.

Роль отдельных элементов в растении. Роль металлоидов в растении совершенно ясна, так как они входят в состав протоплазмы растения как строительный материал. Сера входит в аминокислоту цистин, входящую в свою очередь в состав белков. Фосфор входит в состав нуклеиновых кислот, образующих сложные соединения с белками плазмы и ядра.

Роль металлов выяснена значительно меньше. При исключении калия из питательного раствора прекращается рост растения, так как обмен белков и углеводов не идёт нормально в отсутствии калия. Магний входит в состав хлорофилла, а также играет роль в белковом обмене. Без железа не образуется хлорофилла, хотя железо в его состав и не входит. Без кальция не могут нормально развиваться корни растения. Следует отметить, что выделение роли каждого отдельно взятого элемента не совсем правильно.

Тесно взаимодействуя друг с другом и с коллоидами протоплазмы, они обусловливают нормальный ход таких процессов, как дыхание, фотосинтез

и рост растения. Вернее было бы сказать, что нормальное развитие растения и связанные с ним рост и весь ход физиологических процессов немыслимы без участия минеральных солей. В начале жизни растения они присутствуют в семенах, а затем, по мере развития растения, они начинают поглощаться им из окружающего корневую систему почвенного раствора.



Рис. 59. Водная культура.

Количество минеральных элементов, необходимое растению, неодинаково у различных растений. Например, бобовые поглощают много кальция и калия и т. д.

Формы химических соединений, поглощаемых растениями. Поглощение зольных элементов растениями идёт только из определённых их форм. Так, например, все растения поглощают фосфор только из солей ортофосфорной кислоты, а серу только из солей серной кислоты. Катионы поглощаются из хлористых, сернокислых, азотнокислых солей.

Микроэлементы. Помимо основных шести зольных элементов растению необходимо наличие ещё ряда веществ в очень небольших количествах. Эти вещества получили название микроэлементов. К числу микроэлементов относятся: бор, медь, цинк, марганец, алюминий и ряд других. Одни из растений нуждаются в больших, другие в меньших количествах того или иного микроэлемента. При отсутствии микроэлементов рост растений не может идти нормально. Так, например, при отсутствии бора или цинка большинство растений прекращает свой рост, а у многих растений, особенно чувствительных к недостатку этих соединений, наблюдаются своеобразные заболевания. У сахарной свёклы при недостатке бора происходит заболевание, известное под названием гнили сердечка. Стоит, однако, дать сахарной свёкле три килограмма борной кислоты на гектар, чтобы все симптомы гнили сердечка прошли. Мотыльковые при отсутствии бора заболевают побурением и отмиранием своих тканей. Зерновые культуры на болотистых почвах страдают от недостатка меди и не образуют семян в колосе.

Удобрение болотных почв отходами (шлаками) некоторых производств, содержащих медь (медные огарки), полностью ликвидирует описанное выше заболевание злаков. Таким образом, роль микроэлементов в питании растений очень велика, несмотря на то, что они необходимы растению в очень небольшом количестве.

Выяснение значения того или иного микроэлемента — дело нелёгкое, так как многих из них уже оказывается достаточно в стекле сосуда, растворённого водой. Для устранения этого обычно парафинируют сосуды изнутри, чтобы стекло не растворялось водой, а кроме того, берут дважды перегнанную воду и очень чистые реактивы.

Вегетационные опыты. Для выяснения роли зольных элементов и их эффективности помимо полевых опытов и водных культур (рис. 59), ставят ещё почвенные и песчаные культуры, т. е. культуры растений в вегетационных сосудах, набитых песком или почвой. Песок для этих опытов берётся обычно чистый кварцевый, который к тому же промывается кислотой и дестиллированной водой и прокаливается.

Вегетационные опыты ставят в специальных застеклённых помещениях, получивших название вегетационных домиков. В этих вегетационных домиках сосуды с растениями устанавливаются на вагонетках, которые по рельсам днём выкатываются на воздух, а ночью или во время дождя опять закатываются в домик. Вегетационные домики в отличие от оранжерей предназначены исключительно только для летних опытов, так как они не отапливаются.

Уравновешенность раствора. Окружающий корни высших растений питательный раствор должен содержать растворённые минеральные вещества. Кроме того, необходимо чтобы он удовлетворял ещё ряду условий.

Одно из первых условий — это уравновешенность раствора. Оказывается, если взять какую-нибудь соль, например, хлористый натрий или калий, и начать в растворе этой соли культивировать то или иное растение, то оно не может долго существовать в таком растворе и сравнительно быстро в нём погибает.

Стоит, однако, к раствору хлористого натрия прибавить соли какого-нибудь двухвалентного металла, например, кальция, как ядовитое действие соли значительно ослабляется. Смесь нескольких солей уже не обладает ядовитым действием. Такой раствор нескольких солей, в котором не проявляется их ядовитое действие, получил название уравновешенного раствора. Само же явление это получило название антагонизма ионов (катионов) и всегда должно приниматься во внимание при искусственной культуре растения.

Изложенное хорошо иллюстрируется приводимым в таблице материалом. Корешки пшеницы дают значительно меньший прирост в чистых растворах солей, чем в их смеси, т. е. в уравновешенных в той или иной мере растворах.

Прирост корешков пшеницы

(в миллиметрах на 40 дней на неуравновешенных растворах) (по Костычеву)

0,12*n*NaCl	59
0,12*n* KCl	68
0,12*n* $MgCl_2$	7
0,12*n* $CaCl_2$	70
1000NaCl+10$CaCl_2$+ +22KCl.	324
Уравновешенный раствор Вант-Гоффа	360

В природной обстановке чистые растворы солей не встречаются. Однако и здесь возможно проявление некоторой неуравновешенности, например, при сильном и одностороннем удобрении почв.

Опыты показывают, что наиболее сильное антагонистическое действие оказывают друг на друга катионы одновалентных и двухвалентных или трёхвалентных элементов.

Неуравновешенные растворы оказывают сильное действие и на коллоидные растворы, легко их коагулируя (осаждая). Повидимому, из неуравновешенного раствора катион очень легко поступает в клетки растений. Высокие его концентрации вызывают коагуляцию коллоидов плазмы и следующую за этим смерть отдельных клеток, а затем и целого организма.

Актуальная кислотность раствора. Помимо уравновешенности раствора, очень важную роль играет и кислотность раствора. Различают два основных вида кислотности растворов: кислотность потенциальную и кислотность актуальную, или, иначе, активную реакцию среды.

Первая узнаётся путём титрования, а вторая уже более тонкими методами. Нетрудно убедиться, что актуальная кислотность, или концентрация ионов водорода, играет самую большую роль в жизни растительных и животных организмов. Те растворы, в которых протекает жизнь организмов или их частей (почвенный раствор), содержат очень небольшие концентрации кислот и щелочей, так что общая сумма атомов водорода играет здесь значительно меньшую роль, чем концентрация ионов водорода, так как при разбавлении раствора электролитическая диссоциация возрастает. Вода сама подвергается диссоциации, и мы знаем, что по закону действия масс её диссоциация равна $K=\frac{(H)\times(OH)}{(H_2O)}$. Скобки

в формуле указывают на концентрацию ионов в литре раствора, а величина K является константой. Так как число ионов крайне мало по сравнению с общим содержанием молекул воды, то мы можем считать выражение (H_2O) практически константой, перенести в левую часть уравнения и написать формулу в следующем виде:

$$K(H_2O) = K_в = (H) \times (OH) = 1 \times 10^{-14}.$$

Как видно из приведённого уравнения, константа диссоциации воды равняется 1×10^{-14} при 22° С, что было установлено экспериментально. Таким образом, в воде и водных растворах произведение концентрации водородных и гидроксильных ионов всегда равно 1×10^{-14}, откуда

$$(H) = (OH) = 1 \times 10^{-7}.$$

В чистой воде число ионов водорода (H) равно числу ионов гидроксила (OH). При увеличении одного из них уменьшается число других. Таким образом, во всяком растворе кислоты всегда присутствуют ионы гидроксила, а во всяком растворе щёлочи — ионы водорода.

Обычно, однако, для обозначения концентрации ионов водорода пользуются не величиной H, а отрицательным логарифмом H. Если $H = 10^{-7}$, то $lgH = -7$, а отрицательный логарифм — $lgH = 7$.

Отрицательный логарифм ионов водорода получил условное обозначение pH. Можно с таким же успехом измерять наличие ионов гидроксила, как и ионов водорода, но обычно выражают эту величину в концентрации ионов водорода или, вернее, в величине pH. Так как pH представляет отрицательный логарифм концентрации водородных ионов, то с уменьшением величины pH концентрация ионов водорода возрастает, а с увеличением падает, и соответственно увеличивается количество ионов гидроксила. При pH=7 имеется нейтральная реакция, при pH меньше 7— кислая, а при pH выше 7 — щелочная.

Опыт показывает, что каждый растительный организм может существовать только в определённых рамках величины pH. Существуют организмы, развивающиеся при кислой реакции среды, как, например, торфяной мох, или десмидиевые водоросли, или осоки и некоторые другие болотные растения. Оптимум у этих растений лежит в кислой среде. Осока *Carex Goodenoughii* растёт при pH=4,5—4,9. Есть, наоборот, растения, предпочитающие щелочные почвы, как, например, *мать-и-мачеха*, растущая при pH= =7,5—7,9. Наконец, ряд растений лучше всего развивается при нейтральной реакции среды.

Ниже приведена таблица минимальных, оптимальных и максимальных величин pH для ряда культурных растений.

Величина pH, при которой развиваются некоторые культурные растения
(по Д. Н. Прянишникову)

Растение	Растёт в пределах pH	Наилучший рост
Люпин	4—6	4—5
Картофель	4—8	5
Овёс	4—8	5—6
Рожь	4—7	5—6
Лён	4—7	5—6
Клевер	5—8	6—6,5
Горох	5—8	6—7
Пшеница	5—8	6—7
Свёкла	6—8	7
Люцерна	6—8	7—8

Из таблицы видно, что такие растения, как овёс, рожь, картофель, лучше растут на слабокислых почвах, а такие, как свёкла, пшеница и люцерна,— на нейтральных или даже слабощелочных. Само определение pH производится путём определения электродвижущей силы ионов электрометрическим путём или путём подкраски соответственным индикатором, меняющим свой цвет в зависимости от реакции среды. Последний способ — колориметрический — менее точен, но более удобен. К тому же для растительной клетки он подчас является и единственным способом определения pH.

Косвенное действие pH на растение. Помимо прямого влияния на растение, величина pH оказывает очень часто и косвенное действие, нисколько не меньшее по своему значению, чем прямое. Дело в том, что величина pH регулирует растворимость тех или иных элементов в растворе. Так, например, в щелочной среде железо оседает в нерастворимой для организма форме. При наблюдающемся сильном подщелачивании питательной смеси в водных культурах раствор подкисляют до необходимого значения pH прибавлением соответственного количества серной или фосфорной кислоты. Без определения величины pH очень трудно дозировать кислоту, поэтому до разработки простых и удобных методов определения pH было очень затруднительно регулировать поступление железа в растение.

Косвенное значение pH для организмов видно на примере распределения водорослей в пресных водоёмах. Водоросли, чувствительные к железу, никогда не встречаются в кислых водоёмах. Наоборот, водоросли, для нормального развития которых требуется значительное количество железа, встречаются в водоёмах с кислой реакцией среды. В этом примере не pH как таковое, а pH как регулятор железа обусловливает распространение водорослей в природе.

Сдвиги pH при культуре растения в питательной смеси и при росте его в почве зависят от двух причин: от наличия корневых выделений, подщелачивающих или подкисляющих раствор, и от физиологической щёлочности и кислотности солей. Сами по себе соли, усваиваемые растениями, не являются кислыми или щелочными. По большей части это средние соли. В то же время они вызывают подкисление или подщелачивание субстрата благодаря жизнедеятельности самого растения. Неравномерно поглощая катионы и анионы соли, растение и вызывает сдвиг pH в кислую или щелочную сторону. Так, например, сернокислый аммоний является солью физиологически кислой, так как катион NH_4 поглощается сильнее, чем анион NO_3, и в среде накапливается избыточное число водородных ионов, ставших на место катиона NH_4. Нитраты представляют собой физиологически щелочные соли, так как анион NO_3 поглощается растением интенсивнее, чем катион натрия или калия (KNO_3 и $NaNO_3$). В этом случае благодаря явлению обменной адсорбции накапливается избыток гидроксильных ионов и раствор подщелачивается. Явление физиологической щёлочности и кислотности солей играет большую роль при применении удобрений, где с этим обстоятельством очень приходится считаться.

Буферность раствора. Очень большую роль помимо неуравновешенности раствора и реакции среды играет ещё и буферность раствора. Под буферностью раствора понимается его способность противостоять сдвигу активной реакции среды при его разбавлении и прибавлении к нему щелочей, кислот и солей. Буферность обусловлена определёнными химическими системами, которые при разбавлении раствора отщепляют от себя водородные или гидроксильные ионы в количестве, достаточном для того, чтобы реакция среды почти не сдвигалась. Буферные системы состоят из смеси двух солей, например, смеси кислого и щелочного фосфата $\frac{KH_2PO_4}{K_2HPO_4}$ или уксусной кислоты и уксуснокислого натрия $\frac{CH_3COONa}{CH_3COOH}$. Обычно берутся соли слабых кис-

лот, которые при разбавлении диссоциируют с выделением водородных ионов у кислых солей и гидроксильных ионов у щелочных. Буферность раствора играет очень большую роль в почве. Имеются почвы, у которых буферность выражена хорошо, и такие, у которых буферность невелика. Удобрение последних следует производить с известной осторожностью, так как у них можно сильно сдвинуть pH в нежелательную сторону или слишком подкислить или перещелочить почву в зависимости от взятого удобрения.

Усвоение солей из почвенного раствора. Растение усваивает минеральные элементы из окружающего его корневую систему почвенного раствора. Почвенный раствор содержит очень небольшие концентрации минеральных веществ, однако по мере истощения данного вещества в почвенном растворе появляются новые его количества. Так, например, при взбалтывании почвы с пятикратным количеством воды в отфильтрованном растворе содержится определённое количество фосфорной кислоты. Можно повторять это разбавление пять-шесть раз и всё-таки количество фосфорной кислоты остаётся почти тем же самым. Почва обладает определённой буферной способностью в отношении фосфорной кислоты. Каждая следующая порция воды растворяет новые количества фосфорной кислоты. Конечно, далеко не все почвы отличаются подобной буферностью и далеко не на всех из них растение в достаточной мере обеспечено всеми необходимыми для его питания минеральными веществами.

Поглощение растением труднорастворимых солей. Растение может поглощать минеральные соединения не только из раствора, но и *активно растворять* нерастворимые в воде формы химических соединений. В этом отношении очень поучительны накипные формы лишайников, растущие на граните и других горных породах. На голой скале, не имеющей ещё почвы, прекрасно растут лишайники, растворяя горную породу, снабжающую их минеральными элементами.

На чём же основана растворяющая способность корневой системы организмов? В процессе своей жизнедеятельности организмы выделяют образовавшуюся при дыхании *угольную кислоту*, которая растворяет нерастворимые или плохо растворимые в воде соединения. Для доказательства этого положения можно сделать такой опыт. Если взять отполированную мраморную пластинку и заложить её в вазон с землёй, а сверху посеять овёс или какой-нибудь другой злак, то, закончив через две-три недели опыт, мы увидим, что поверхность мраморной пластинки изъедена корнями, растворившими мрамор своими выделениями.

Помимо углекислоты растения выделяют и ряд органических кислот: лимонную, яблочную, винную и др., которые также способствуют растворению труднорастворимых соединений почвы. Способность растения выделять органические кислоты была доказана Шуловым в лаборатории Д. Н. Прянишникова в опытах со стерильными культурами растений. Дело в том, что органические кислоты представляют очень хорошие питательные вещества для многочисленных бактерий, находящихся на поверхности корневой системы. Для того чтобы доказать выделение органических кислот растением, необходимо было вырастить корневую систему в растворе, не содержащем бактерий. Сделать это удалось, разработав специальную конструкцию сосудов, способы стерилизации (обеззараживания) семян и стерилизации всей конструкции. Семена обеззараживаются обычно однопроцентной бромной водой в течение 15 минут, а затем отмываются стерильной, т. е. лишённой бактерий, водой.

Акад. Д. Н. Прянишникову и его многочисленным ученикам принадлежит заслуга выяснения целого ряда вопросов минерального питания, применения и производства удобрений. В частности, Прянишниковым разрешён и вопрос об использовании растением фосфорита. Растение можно удобрять

различными фосфорнокислыми удобрениями (томасов шлак, костяная мука, суперфосфат, преципитат и др.). Наиболее распространённым фосфорнокислым удобрением является суперфосфат, фосфор которого хорошо усваивается растением, так как находится в растворимой форме. Суперфосфат приготовляют из фосфорита, или трёхкальциевого фосфата — $Ca_3(PO_4)_2$, — минерала, залежи которого имеются в Кировской, Орловской, Воронежской областях, в горах Кара-Тау в Средней Азии и других частях нашего Союза. Из фосфорита, не растворимого в воде, действием серной кислоты приготовляется суперфосфат, хорошо растворяющийся в воде:

$$\underset{\text{трёхкальциевый фосфат}}{Ca_3(PO_4)_2} + 2H_2SO_4 = 2CaSO_4 + \underset{\text{суперфосфат}}{Ca(H_2PO_4)_2}.$$

При этом, однако, содержание фосфорной кислоты уменьшается, так как суперфосфат содержит вдвое меньше фосфорной кислоты, чем фосфорит. В фосфорите содержание фосфорной кислоты достигает 38,3%, а чаще составляет 28—33%. В суперфосфате содержится всего 14—15% фосфорной кислоты.

Зная, что растения выделяют своей корневой системой кислоты, представлялось интересным решить, нельзя ли просто размолоть фосфорит в виде муки и дать его растению. Опыты лаборатории Прянишникова показали, что фосфоритную муку как удобрение применять можно, но далеко не ко всем растениям. Отдельные растения очень резко отличаются друг от друга по кислотности своих корневых выделений. Одни из них, как, например, гречиха, люпин, имеют кислые корневые выделения и прекрасно растут в песчаных культурах, имея в качестве источника фосфора только фосфорит. Другие, как большинство злаков, не способны усваивать фосфорную кислоту фосфорита. Но и среди злаков есть усваивающие его в некотором количестве. Внесённый в кислую почву фосфорит начинает усваиваться теми растениями, которые его не усваивают на нейтральных и щелочных почвах. Наконец, его можно использовать, если дать его вместе с кислыми (физиологически) удобрениями, например, с сернокислым аммонием. Последнее видно из приводимой таблицы. Урожай картофеля резко возрастает по фону фосфорита при внесении физиологически кислого удобрения — сульфата аммония.

Влияние физиологически кислых и щелочных солей на урожай картофеля

(прирост урожая в центнерах с *га*)

	По $NaNO_3$	По $(NH_4)_2SO_4$
Фосфорит	7,3	18,6
Суперфосфат . . .	31,1	32,3

За последнее время выяснилась роль микроорганизмов в использовании труднорастворимых соединений фосфора и даже был создан бактериальный препарат ф о с ф о р о б а к т е р и н, вносимый в почву с семенами.

Внесение этого препарата способствует растворению соединений фосфора и снабжению им культурного растения.

Из вышеизложенного видно, что растение поглощает минеральные вещества не только из почвенного раствора, но и из труднорастворимых соединений почвы. Последнее относится не только к соединениям фосфора, но и к соединениям калия, который, как мы уже знаем, является одним из самых необходимых растению минеральных элементов.

Активный характер поглощения растением веществ из почвы. Подводя итоги всему сказанному о поглощении минеральных веществ из почвы, мы можем отметить а к т и в н ы й х а р а к т е р поглощения, связанный с явлениями обменной адсорбции, основой которой служит обмен веществ

самого растения. Поглощение минеральных веществ осуществляется: 1) из водного раствора за счёт обменной адсорбции и 2) из труднорастворимых соединений за счёт корневых выделений и деятельности микроорганизмов.

Основные минеральные удобрения. Основными минеральными удобрениями являются калий, фосфор и азот. Хотя азот и не входит в состав золы растений, тем не менее роль его особенно велика, так как азота обычно больше всего нехватает растению в почве. В качестве калийных удобрений используется калийная соль, содержащая 40% калия, а в некоторых случаях и природные минералы — сильвинит ($KCl \cdot NaCl$) и карналлит ($KCl \cdot MgCl_2 \cdot 6H_2O$). Потребность удобрения полей калием стоит на третьем месте. На первом месте стоит азот, а затем фосфор. Лучше всего растение удобрять не односторонне каким-нибудь одним удобрением, а полным минеральным удобрением, т. е. одновременно азотом, фосфором и калием (рис. 60). О соединениях фосфора, необходимых для растения, мы уже говорили. Азот вносится в виде нитратов или, чаще, в виде сернокислого аммония. Полным удобрением является навоз, который имеет большое преимущество перед минеральным удобрением в том отношении, что помимо азота, фосфора и калия с ним вносится большая масса бактерий и органического вещества, способствующая улучшению структуры почвы и сильно оживляющая её микробиологическую деятельность.

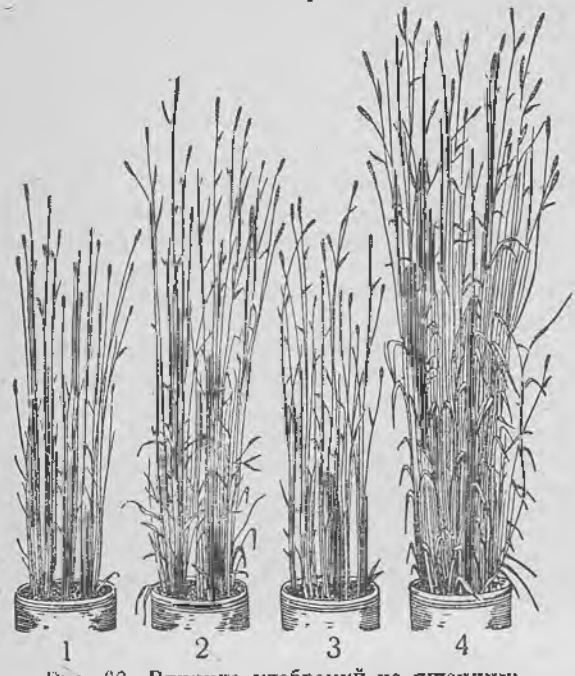


Рис. 60. Влияние удобрений на пшеницу:

1 — сосуд без удобрения, *2* — удобрен чилийской селитрой, *3* — калийными и фосфорнокислыми солями, *4* — получил полное удобрение. В отсутствии азотистого удобрения калий и фосфор не оказывают никакого действия, внесение же в почву селитры значительно повышает урожай.

Критика «правила минимума». Очень большим препятствием для правильного применения удобрений являлось «правило минимума-максимума», выдвинутое немецким агрохимиком Либихом в 40-х годах прошлого столетия. «Правило» это нашло многочисленных сторонников среди буржуазных учёных. По этому правилу фактор, который находится в минимуме, например, то или иное минеральное вещество, определяет собою величину урожая. Действительно, если не дать растению калия или другого элемента, оно не сможет развиваться. По мере того как мы увеличиваем дозировку данного вещества, урожай растения начинает увеличиваться, однако с каждой новой порцией вещества прибавка урожая всё замедляется и замедляется, и, наконец, урожай уже не будет прибывать, несмотря на новые дозы минерального вещества. Наоборот, он станет падать, пока не дойдёт до нуля (при максимуме). Отсюда последователи Либиха, в частности немецкий учёный Митчерлих, сделали вывод о пределе действия удобрения, так как прибавка урожая идёт по затухающей кривой, и стали говорить о «законе убывающего плодородия почвы».

По этому «закону» буржуазных учёных, говорил акад. В. Р. Вильямс, выходило так, что чем больше мы стараемся, тем меньший получаем эффект.

В. И. Ленин отметил, что такого закона в природе не существует. В. И. Ленин доказал, что буржуазные учёные выдумали этот «закон», «чтобы оставить в тени капиталистические препятствия земледельческому прогрессу».

Как прекрасно показал В. Р. Вильямс, затухающая кривая получается лишь потому, что исследователями не был принят во внимание закон равнозначимости всех условий жизни растений. Ошибка исследователей, устанавливавших «правило минимума» и основанный на нём «закон убывающего плодородия почвы», заключалась в том, что они односторонне применяли удобрение, не меняя остальных условий жизни растения, т. е. влаги, освещения и т. д.

При соблюдении закона равнозначимости всех условий жизни растения в опыте образуется не затухающая кривая, а прямая восходящая линия.

Приведём два опыта, иллюстрирующие это положение на примере с различной влажностью почв.

Влажность почвы сосуда в % от полной влагоёмкости	5	20	40	60	80	100
Урожай сухого вещества	1	146	217	227	197	0

В этой таблице «правило минимума-максимума» проявляется в полной мере. Наилучший урожай наблюдается при влажности в 60% от полной влагоёмкости, нулевой при 100%, и ничтожный при 5% влажности почвы сосуда (рис. 61). Возьмём опыт, в котором принят во внимание ряд условий, а именно влажность, свет и удобрение.

Влажность почвы в % от полной влагоёмкости	Почва неудобренная			Удобренная
	20	40	60	60
Урожай при слабом освещении . .	88	185	208	223
Урожай при среднем освещении .	95	218	274	350
Урожай при сильном освещении .	110	320	403	589

Как видно, в приведённых цифрах не обнаруживается никакого снижения урожая, а наблюдается его непрерывный рост, особенно в последнем варианте при сильном освещении (рис. 62). Наименьшая прибавка (некоторый наклон кривой) видна между 40 и 60% на слабом освещении. Таким образом, основываясь на законе равнозначимости, можно колоссально увеличивать урожаи наших полей.

Ещё недавно раздавались голоса, утверждавшие, что урожай пшеницы выше 10 *ц* с гектара на юго-востоке нельзя получить. Передовики сельского хозяйства показали всю несостоятельность подобных утверждений. Ими были получены урожаи пшеницы в 50—70 *ц*. Чаганак Берсиев в Казахстане получил урожай проса в 200 *ц* с гектара, а Сергеева в Алтайском крае 101,1 *ц* яровой пшеницы. Герои социалистического труда получают урожаи пшеницы в 30 с лишним центнеров на десятках гектаров, всей своей практической деятельностью опровергая теории пределов и «закон убывающего плодородия почвы».

Акад. В. Р. Вильямс очень хорошо показал, что плодородие почвы есть не только её природное свойство, но и результ-

тат производительного труда человека. «Нет плохих почв, а есть плохие хозяева». Зная потребности растения, в социалистическом механизированном сельском хозяйстве можно и должно создать все условия для обеспечения высоких и устойчивых урожаев, т. е. урожаев, не зависящих от стихийных сил природы. Наука о жизни растения идёт вперёд. Многие стороны жизни растения становятся нам всё яснее и яснее.

Науку двигает не только мысль учёного в лаборатории, но и повседневная работа земледельца. Блестящим примером роли передовиков сельского хозяйства является опыт подкормки растений минеральными и органическими удобрениями, получивший сначала большое практическое применение, а затем уже ставший предметом научного анализа. Подкармливая растения минеральными элементами, передовики

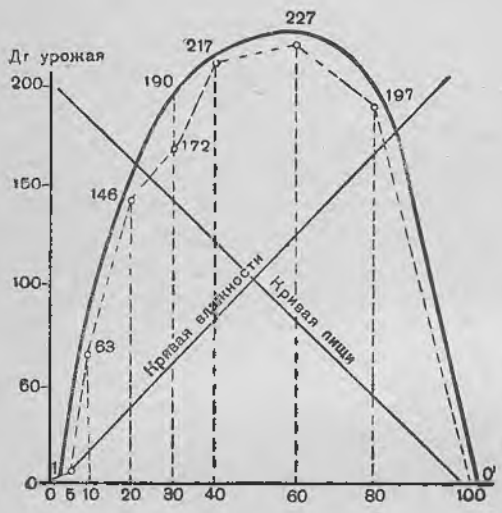


Рис. 61. График изменения величины урожая (дг) под воздействием на один фактор жизни растений.

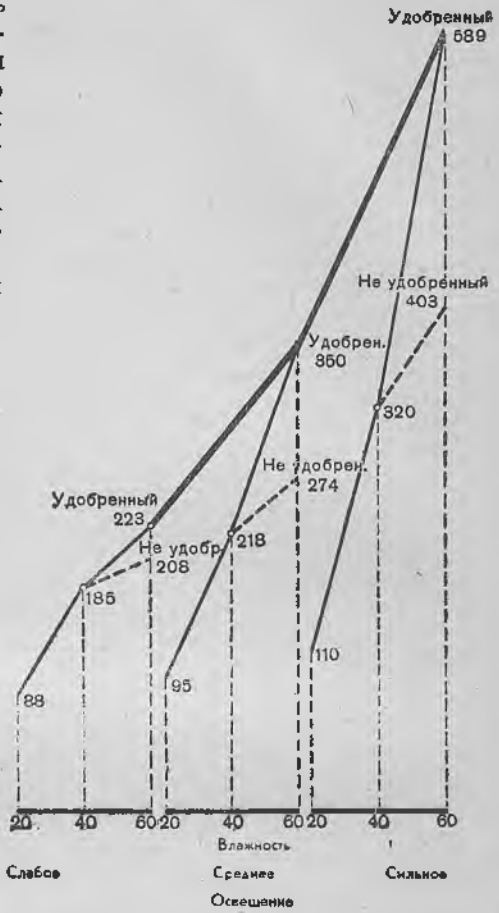


Рис. 62. График непрерывного повышения урожая при одновременном воздействии на свет, воду и пищу.

сельского хозяйства получают рекордные урожаи. В своём опыте они, несомненно, основывались на правильном понимании закона равнозначимости всех условий жизни растения.

Согласно теории стадийного развития акад. Т. Д. Лысенко развитие растения идёт не равномерно, а определёнными этапами — стадиями. На разных стадиях развития потребности растения меняются. Меняется и отношение растения к минеральному питанию, т. е. потребность в тех или иных веществах. Перед цветением, когда растению предстоит особенно большая строительная работа по образованию генеративных органов, т. е. будущего урожая, оно особенно нуждается в азоте и фосфоре. В это время подкормка азотом даёт очень благоприятные результаты. Подкормка азотом в более поздние фазы нежелательна, так как азот способствует росту новых побегов, оттягивая этим питательные вещества от

формирующегося урожая. Очень важно применять подкормку озимых после их перезимовки, когда они находятся в ослабевшем состоянии и плохо справляются с поглощением веществ из почвы, на что, как мы видели, они должны затратить значительную энергию.

Азотное питание растений

Усвоение азота растением. Питание растения азотом подчиняется тем же самым закономерностям, что и минеральное питание растения. Тем не менее вопрос об азоте требует специального внимания из-за большого значения этого элемента, входящего в состав важнейшей части живого организма, а именно — в состав запасных белков и белков протоплазмы. В составе золы растения азота нет, так как при сжигании он образует газообразные окислы, улетучивающиеся в воздух. В сухом веществе растения содержится в среднем 1,5% азота. Добывание азота для растения представляет наибольшие трудности, так как азот не входит в состав минералов, и его накопление и превращение в почве целиком связано с жизнедеятельностью организмов. Первые исследователи вопроса о характере усвоения растением азота предполагали, по аналогии с фотосинтезом, что азот поглощается растением из атмосферы, которая на 79,8% состоит из молекулярного азота. Однако классические опыты Буссенго в середине прошлого века показали полную несостоятельность этого взгляда. Буссенго выращивал растения в обстановке, где было полностью исключено наличие связанных форм азота в субстрате, в поливной воде и в воздухе. Растения культивировались на прокалённой пемзе, под стеклянными колпаками, где не было даже и следов связанного азота, и поливались водой, абсолютно его не содержавшей. В этих условиях Буссенго получал крошечные растения, которые развивались лишь за счёт тех минеральных веществ и азота, которые были в их семенах, и углеводов, накопленных растением в процессе фотосинтеза. Количество азота в них было почти совершенно такое же, как и во взятых семенах, оно не увеличивалось за счёт молекулярного азота атмосферы. На основании этих опытов Буссенго сделал вполне правильное заключение, что азот усваивается растением только в связанном виде.

Опыты Буссенго по отсутствию фиксации зелёным растением атмосферного азота

Наименование растения	Длительность вегетации	Вес семени в *г*	Вес снятого сухого растения в *г*	Азот		Прибавка или потеря азота
				в семенах	в урожае	
Фасоль	2 месяца	0,780	1,87	0,0349	0,0340	—0,0009
Овёс	2 »	0,377	0,54	0,0078	0,0067	—0,0011
Кресс-салат . . .	3,5 »	0,008	0,65	0,0013	0,0013	0,000
Белый люпин . .	5 месяцев	0,627	5,76	0,1827	0,1697	—0,0130

Растения, использующие органический азот. Связанный азот может быть или органическим, или минеральным азотом. Дальнейшие исследования показали, что зелёные растения поглощают азот в виде нитратов или аммонийных солей, не используя органический азот, хотя и здесь имеются многочисленные исключения. Таковы многие сапрофитные, паразитные и насекомоядные растения. Среди сапрофитов, т. е. растений, питающихся мёртвым органическим веществом, можно назвать орхидею *гнездовку* (*Neottia nidus avis*), *подъельник* (*Monotropa hypopitis*) и ряд других растений. Все эти цветковые растения усваивают органический азот не непосредственно сами, а за счёт симбиоза с грибами, растущими на их корнях, образуя так назы-

ваемую микоризу. Из паразитов можно отметить *повилику* на крапиве, клевере и других растениях, а также *заразиху* — злостного паразита подсолнечника и тыквенных культур. Наконец, из насекомоядных растений можно упомянуть *росянку*, встречающуюся на торфяных болотах.

В основном, как мы видим, цветковые растения используют связанные формы минерального азота (аммонийные соли и нитраты). Аммонийные соли представляют хороший источник азота, но, являясь физиологически кислыми солями, они подкисляют субстрат, и последнее обстоятельство влияет неблагоприятно на растение. Однако при одновременном известковании почвы аммонийные соли могут быть прекрасными источниками азота для растения. То же можно сказать и о щелочных почвах, где подкисление почвы может принести растению только пользу, а не вред. Нитраты являются лучшим источником азота для растения, но в отличие от аммонийных солей они подвергаются восстановлению в растении. Как известно, в состав аминокислот входит восстановленный азот в виде группы NH_2.

Восстановление нитратов растениями. Нитраты представляют собой окисленную форму азота и должны быть восстановлены растением до NH_2 для того, чтобы войти в состав аминокислот и белка. Процесс восстановления нитратов идёт главным образом в зелёных листьях; частично он происходит и в корневой системе. Доказано, что восстановление нитратов идёт в темноте за счёт энергии дыхания. Однако давно уже существует убеждение, что нитраты восстанавливаются в зелёном листе за счёт солнечной энергии. Прямых доказательств этого до сего времени не получено, но есть целый ряд опытов, говорящих за возможность подобного восстановления. Установлено, что хлоропласты отличаются высокой восстановительной способностью. Так, например, было доказано восстановление ортодинитробензола хлоропластами на свету и отсутствие этого восстановления в темноте. Всё это делает весьма вероятным возможность использования растением даровой солнечной энергии для восстановления нитратов. Таким образом, можно считать, что восстановление нитратов идёт двумя путями: 1) восстановление за счёт химической энергии и 2) фотохимическое восстановление в хлоропластах.

Восстановление нитратов идёт этапами, сначала до группы NO_2, а затем до группы NH_3 и NH_2. Восстановленные нитраты или непосредственно поглощённая аммонийная группа, соединяясь с углеводами, образуют аминокислоты и дальше белки. В минеральной форме азот в растениях в больших количествах не остаётся, а если он и не идёт непосредственно на синтез белков, то откладывается в запас в форме аспарагина у большинства растений, или близкого к нему вещества глютамина у растений из семейства гвоздичных, или, наконец, в форме мочевины, как это имеет место у ряда грибов, например, у дождевиков. Способность зелёного растения строить аспарагин из углеводов и аммиака была доказана Прянишниковым, а для мочевины у дождевиков — Н. Н. Ивановым. Таковы в общих чертах условия поступления и превращения азота у высших и низших растений. Высшие растения усваивают минеральные формы азота, а ряд низших растений и паразитические формы из высших растений усваивают органический азот. Дальнейшее изучение вопроса показало, что существуют некоторые группы растений, которые обладают способностью усваивать и молекулярный азот. К таким растениям в первую очередь относятся виды семейства мотыльковых растений, усваивающие атмосферный азот в симбиозе с бактериями.

Клубеньковые бактерии. Особенности мотыльковых растений давно уже привлекали исследователей. Русский учёный М. С. Воронин в 1866 г. первый заметил, что клубеньки, имеющиеся на корнях бобовых растений, содержат микроорганизмы. Способность бобовых растений фиксировать атмосферный азот была доказана опытами Гельригеля и Вильфарта в 1886 г. Им удалось

показать, что бобовые растения, посеянные в прогретый песок, в котором убиты все бактерии, не образуют в этом случае клубеньков и не фиксируют атмосферный азот, а растут лишь при наличии его в связанном состоянии в песке. При наличии клубеньков бобовые растения прекрасно развиваются без связанных форм азота в субстрате. Из этих опытов выяснилась роль клубеньковых бактерий, фиксирующих азот из воздуха в симбиозе с бобовыми растениями. Впоследствии эти бактерии были выделены и названы *Bacterium radicicola*. Оказалось, однако, что, прекрасно развиваясь на питательных средах, они не фиксируют при этом атмосферного азота. Усвоение азота воздуха идёт беспрепятственно только в симбиозе с бобовыми растениями.

Клубеньковая бактерия имеет характерный цикл развития. В молодом возрасте клубеньковые бактерии имеют вид маленьких палочек. Затем у них появляются как бы пояски, которые на препаратах не окрашиваются. В это время они могут ветвиться и раздуваться. Потом опоясанные клетки превращаются в шарообразные формы (кокки). Сначала эти кокки неподвижны, а затем у них появляются жгутики. Далее кокки вытягиваются и превращаются в неопоясанные палочки, которые теряют жгутики и превращаются в неподвижные.

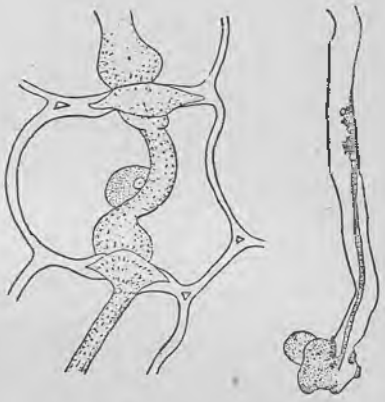


Рис. 63. Проникновение клубеньковых бактерий в корень гороха.

Характер симбиоза. Очень много усилий было потрачено для выяснения характера симбиотических отношений между растением-хозяином и клубеньковыми бактериями. Прежде всего необходимо выяснить, как происходит заражение бобового растения.

Находящиеся в почве клубеньковые бактерии попадают в корневой волосок бобового растения и здесь начинают размножаться, проникая в виде сплошного тяжа через ряд клеток до паренхимы корня (рис. 63). Здесь бактерии особенно интенсивно делятся и заполняют клетки растения. Бобовое растение не остаётся инертным по отношению к проникшей бактерии, а реагирует усиленным делением своих клеток, разрастающихся в виде клубеньков или желваков (рис. 64). Очевидно, это быстрое деление клеток происходит благодаря усиленному притоку углеводов, необходимых для построения новых клеток. Поток питательных веществ и связанное с ним разрастание ткани препятствует дальнейшему распространению бактерии по растению. Всего вероятнее, что в этот период клубеньковая бактерия, усиленно питаясь углеводами, и создаёт известный избыток азотистых веществ (может быть, даже аммиака), используемый высшим растением. Вряд ли можно считать правильным, что бобовое растение начинает использовать связанный клубеньковыми бактериями азот лишь после того, как бактерии начнут отмирать. Действительно, во время цветения часть бактерий начинает перевариваться растением, но и до этого времени бобовое растение, лишённое связанного азота, хорошо развивается, а стало быть, оно снабжается азотом с помощью клубеньковых бактерий и до цветения.

Симбиоз клубеньковых бактерий с растением носит не особенно мирный характер, так как растение реагирует уродливым разрастанием своих тканей, а в случае некоторого расстройства питания может даже стать жертвой внедрившейся бактерии. Если мотыльковому растению не дать бора, который для него очень важен, то клубеньковая бактерия становится настоящим паразитом.

Повидимому, этот симбиоз возник из настоящего паразитизма клубеньковой бактерии. Привлекаемая корневыми выделениями растения, клубень-

ковая бактерия проникает внутрь растения, вызывая ответную реакцию организма. В то же время, в условиях обильного снабжения углеводами, клубеньковая бактерия начинает интенсивно фиксировать азот атмосферы. Весьма вероятно, что в почве эта бактерия может его фиксировать и отдельно от растения, но в культуре эта её способность пропадает. Нам пока ещё неясны все условия, при которых процесс фиксации азота может идти беспрепятственно.

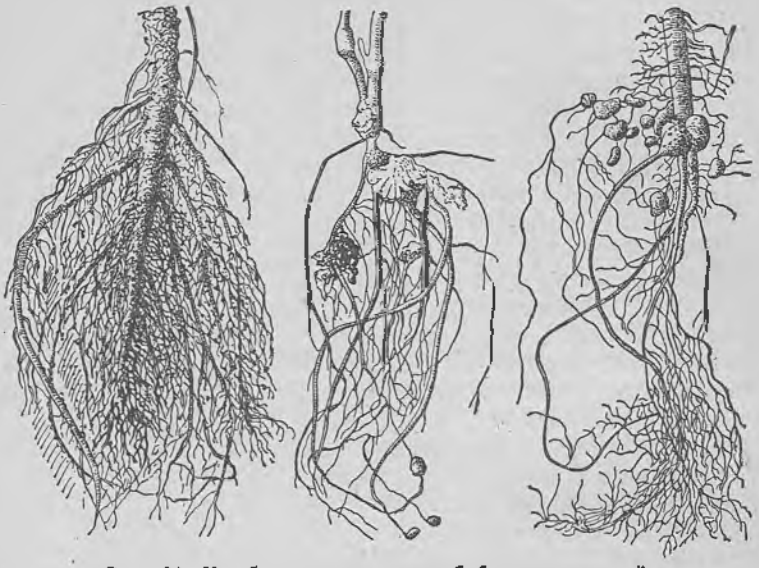


Рис. 64. Клубеньки на корнях бобовых растений.

О паразитном характере говорит и незакреплённость симбиоза. Семена бобовых растений должны каждый раз заражаться бактериями из почвы. В этом интересном симбиозе шло одновременное приспособление двух организмов друг к другу — клубеньковой бактерии к зелёному растению и растения к бактерии.

Эти интереснейшие взаимные приспособления человек уже издавна обратил себе на пользу, ещё в то время, когда не знал самой сущности явления. Сейчас уже можно сознательно использовать этот симбиоз для получения высоких урожаев бобовых культур и увеличения содержания азота в почве для культур, следующих в севообороте за бобовыми.

Для более полного понимания симбиоза нам надо выяснить три основных вопроса: 1) о специфичности клубеньковых бактерий, 2) об их вирулентности и 3) об их активности.

Специфичность клубеньковых бактерий. Оказалось, что понятие «клубеньковая бактерия» есть сборное понятие. Бактерии эти образуют не менее двадцати различных рас. Каждая раса заражает один или несколько видов мотыльковых растений. Так, например, клубеньковая бактерия, заражающая люцерну, не заражает клевера; бактерия гороха не заражает сои и т. д. Специфичность эта, однако, не носит абсолютного характера. Как и всякое другое приспособление, создавшееся в процессе эволюции, оно может быть изменено путём направленной переделки природы. Наблюдения показывают, что если сою, родиной которой является Дальний Восток, выращивать в новых для неё районах в Европейской части Союза, то она никогда не образует клубеньков. Если эту же сою культивировать в течение нескольких лет на одном и том же месте, то она начинает образовывать клубеньки. Очевидно, находившиеся в почве клубеньковые бактерии постепенно приспособились к новому для них растению и стали его заражать.

Образование клубеньков у разных бобовых растений

Бактерии, заражающие:	Образовали клубеньки	Не образовали клубеньков
Люцерну	Донник Люцерна хмелевидная	Клевер, вика, горох, коровий горох, фасоль
Клевер	Клевер	Люцерна, донник, горох, коровий горох, фасоль, соя
Вику	Горох, вика мохнатая, вика посевная	Клевер, люцерна, коровий горох, соя
Сою	Соя	Коровий горох, садовый горох, фасоль

Очень интересны в этом направлении опыты Н. А. Красильникова, который выдерживал в течение нескольких месяцев клубеньковые бактерии клевера в вытяжках из люцерны, а затем заражал ими люцерну. Опыты его дали положительный результат. Люцерна заразилась бактериями клевера, изменившими свою природу под влиянием окружающих условий.

Вирулентность клубеньковых бактерий. Вирулентностью бактерий называется их способность заражать данное мотыльковое растение. Очень часто клубеньковые бактерии оказываются мало вирулентными, т. е. не заражают или плохо заражают бобовые растения. В то же время только при хорошем заражении, когда имеется достаточное число крупных клубеньков на корнях, можно ожидать хороших результатов в смысле усвоения атмосферного азота.

Активность клубеньковых бактерий. Помимо вирулентности важное значение имеет и активность данной расы бактерии. Раса клубеньковой бактерии может быть очень вирулентной, но в то же время не активной, т. е. дать много клубеньков, но не дать фиксации азота. Такие случаи отмечались в литературе неоднократно. Особенно активные расы бактерий содержат розоватые клубеньки, окрашенные красным пигментом, близким к гемоглобину крови. Таким образом, если мы хотим заразить семена бобовых клубеньковыми бактериями, необходимо взять расу, специфичную для данного вида растения, вирулентную и активную. Только при соблюдении этих условий мы получим успешный результат.

Бактериальное удобрение нитрагин. Очень часто даже на старопахотных землях, где иногда десятилетиями культивировались мотыльковые растения, на них образуется очень небольшое число клубеньков, или даже они совсем не образуются.

В этом случае мотыльковые растения не приносят той пользы, которую следует от них ожидать. Они не только не обогащают почву азотом, а истощают её так же, как и другие растения. Для того чтобы обеспечить наличие активных клубеньков, необходимо мотыльковые растения перед посевом заражать бактериальным удобрительным препаратом, состоящим из нескольких рас клубеньковых бактерий.

Такой бактериальный удобрительный препарат получил название нитрагина, а заражение семян называется нитрагинизацией. Нитрагин готовится на специальных заводах бактериальных препаратов, но по существу каждому колхозу следует иметь свои питомники, т. е. небольшие участки, где культивируется материал для заражения. Из этих питомников материал берут в виде растёртых клубеньков и заражают семена. Нитрагинизация посевов приводит к повышению урожая зелёной массы и семян бобовых культур. В нижеприведённой таблице имеются данные по урожаю сои при нитрагинизации по фону минеральных удобрений и без удобрения. Из таблицы видно значительное увеличение числа клубеньков и урожая при внесении нитрагина, особенно по фону минеральных удобрений.

Урожай сои в вазонах по нитрагину и удобрению в вегетационном опыте (по Ничипоровичу и Перевозчиковой)

Удобрения и заражения	Почва из Анапы			Почва из Ейска		
	Зерно (в %)	надземная масса (в %)	число клубеньков	Зерно (в %)	надземная масса (в %)	число клубеньков
Без удобрения и без заражения	100	100	0	100	100	0
Без удобрения с заражением	133	148	93	240	169	63
Без заражения с удобрением	143	140	0	102	114	0
С заражением и с удобрением	365	668	129	375	250	177

Доминиковский изучал в 1948 г. действие нитрагина на повышение урожайности в полевых опытах в различных почвенных зонах нашего Союза. По его данным применение нитрагина под горох, вику и люпин даёт прибавку зерна от 1 до 3 *ц* на 1 *га*. В некоторых случаях повышение урожая зерна достигало 45%. Урожай зелёной массы повышается у некоторых бобовых (сераделла, люпин) почти вдвое. Даже самозаражающиеся растения сильно повышают свой урожай от нитрагинизации, за счёт значительного увеличения числа клубеньков на одно растение.

Изучение клубеньковых бактерий приводит к весьма важным для социалистического сельского хозяйства выводам. Необходимо использовать нитрагин для получения высоких урожаев бобовых растений, играющих огромную роль в травопольной системе земледелия.

Из всего изложенного вполне ясна роль бобовых растений в севооборотах как накопителей азота в почве. Благодаря симбиозу с клубеньковыми бактериями бобовые накапливают значительное количество органического азота в своей корневой системе. Азот этот, после отмирания бобового растения, разлагается гнилостными бактериями с образованием аммиака, который может уже использоваться зелёным растением, идущим в севообороте после бобовых культур. Особенное значение имеет посев многолетних бобовых трав (люцерны, эспарцета, клевера и др.) для травопольных севооборотов по Вильямсу, введение которых постановлением правительства стало сейчас обязательным мероприятием для всей Европейской части СССР.

Помимо клубеньковых бактерий, в природе встречаются аналогичные симбиозы. На корнях обыкновенной ольхи имеются большие деревянистые вздутия (клубеньки). В клубеньках ольхи находится не бактерия, а актиномицет, который играет здесь ту же роль, что и клубеньковая бактерия. Ольха так же снабжается атмосферным азотом за счёт актиномицета, как мотыльковое растение за счёт клубеньковых бактерий. Наличие клубеньков на корнях ольхи может быть легко продемонстрировано на молодых её экземплярах, вырвать корни которых из почвы не представляет особых затруднений.

Свободноживущие азотфиксаторы. Помимо клубеньковых бактерий, в почве встречаются ещё и другие виды их, способные усваивать атмосферный азот. О том, что подобные бактерии существуют, догадывались по опытам усвоения азота почвой в лабораторных условиях. Однако выделить бактерии, способные к усвоению азота из воздуха, не удавалось. Исследователи шли неверным путём. Они пытались выделить бактерию из почвы на обычных питательных средах: мясопептонном бульоне, желатине и агаре.

Выделить подобную бактерию удалось С. Н. Виноградскому в 1893 г. Виноградский пошёл совсем иным путём. Он составил среду, содержащую глюкозу и некоторые соли, но абсолютно не содержащую связанного азота ни в органической, ни в минеральной форме. В этой среде могли развиваться только те бактерии, которые усваивают азот из воздуха.

Кроме того, Виноградский поставил свой опыт в анаэробных условиях, т. е. без доступа кислорода. Сделать это можно разными путями: прокипятить раствор, налитый в колбу почти до горлышка, или поглотить кислород воздуха щелочным раствором пирогаллола — вещества, жадно поглощающего кислород.

В этих условиях (анаэробиоз и отсутствие связанного азота в среде) Виноградскому удалось выделить бактерию, хорошо фиксирующую атмосферный азот. Бактерия эта была названа Виноградским *Clostridium Pasteurianum* (рис. 65). Своё родовое название бактерия получила от слова *клострум*, что значит веретено, а видовое название в честь Пастера.

Клостридиум. Клостридиум является сравнительно крупной палочкой в 3—4 микрона длины, дающей споры. Во время спорообразования клетка клостридиума вздувается, откуда она и получила своё название. Клостридиум имеет жгутики, расположенные по всей поверхности тела, и может сравнительно быстро перемещаться.

Клостридиум лучше всего развивается на глюкозе, но может использовать и другие виды сахаров (сахарозу, фруктозу и др.). Крахмал и клетчатка для него недоступны. Как же осуществляет свой обмен клостридиум? Как мы уже знаем, он не развивается в присутствии кислорода воздуха. Более того, даже небольшие примеси кислорода для него ядовиты. Он развивается нормально только в условиях строгого анаэробиоза. Необходимую для своей жизнедеятельности энергию клостридиум черпает из процесса маслянокислого брожения. Химически процесс этот заключается в том, что глюкоза распадается на масляную кислоту, углекислый газ и водород.

$$\underset{\text{глюкоза}}{C_6H_{12}O_6} = \underset{\text{масляная кислота}}{CH_3CH_2CH_2COOH} + 2CO_2 + 2H_2$$

Физиологическое значение этого процесса для клостридиума заключается в образовании химической энергии, необходимой для нормальной жизнедеятельности бактерии. В лабораторных условиях клостридиум фиксирует атмосферный азот хотя и в небольших, но заметных количествах — от 1 до 5 миллиграммов азота на 1 *г* потраченного сахара.

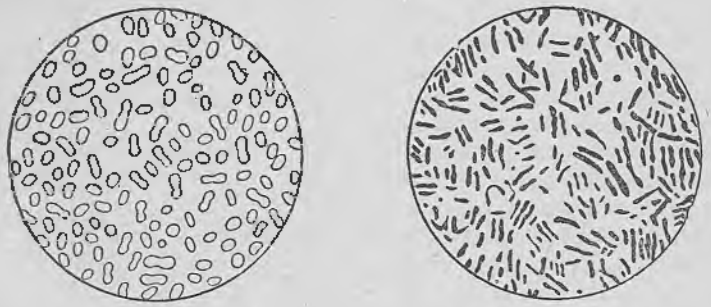


Рис. 65. *Clostridium Pasteurianum* (справа) и *Azotobacter chroococcum* (слева).

Самый механизм фиксации азота до сего времени не может считаться полностью выясненным. Наиболее вероятное предположение заключается в том, что водород при брожении выделяется не в молекулярном (H_2) виде, а в виде атомарного водорода (2H). Вот этот-то активный атомарный водород и способен связывать молекулярный азот атмосферы в виде аммиака.

Перед нами встаёт вопрос, как создаются в почве анаэробные условия? В почве имеется значительное количество воздуха, иначе бы корни растений в ней задохнулись. Оказывается, что это осуществляется за счёт своеобразного симбиоза клостридиума с двумя мелкими палочками, использующими выделяемую клостридиумом масляную кислоту. Одна из этих палочек аэробная, а

другая факультативно-анаэробная, т. е. может развиваться как при доступе кислорода, так и с небольшим его содержанием в среде. Обе эти палочки создают анаэробные условия вокруг клостридиума, употребляя кислород на окисление усвоенной ими масляной кислоты.

Клостридиум — очень широко распространённая по лику Земли бактерия, встречающаяся в самых разнообразных почвах. Этому способствует и широкий диапазон pH, при котором развивается клостридиум. Эта бактерия может встречаться и в кислых подзолистых почвах, и в нейтральных и щелочных чернозёмных, и в солонцах.

Азотобактер. Второй азотфиксирующей бактерией, которую тоже выделил Виноградский, но не успел опубликовать этого своего открытия, является *Azotobacter chroococcum* (рис. 65).

Азотобактер, в отличие от клостридиума,— форма аэробная, развивающаяся при широком доступе кислорода. имеет характерную форму клетки в виде удлинённого кокка, делящегося не путём появления поперечной перегородки, а перетяжкой. Поэтому в культурах азотобактера наблюдается масса фигур делящейся бактерии, напоминающих арабскую цифру восемь. Клетки азотобактера довольно крупные. Размер их колеблется от 1 до 10 микронов. Клетку азотобактера окружает слизистая капсула, в которой обычно живут мелкие палочки. Форма азотобактера не остаётся без изменения. В молодом возрасте это очень толстая палочка, затем она приобретает эллиптическую, а часто и округлую форму. Фиксация азота азотобактером более интенсивна, чем у клостридиума, а именно от 2 до 12 и даже до 20 *мг* на 1 *г* сахара.

В отличие от клостридиума, азотобактер очень чувствителен к реакции среды. В почвах, имеющих pH ниже 5,8, т. е. в кислых, он не встречается. Оптимумом pH для его развития будет 7,0, или 7,2, максимум около 9,0. Если кислую почву произвестковать, азотобактер в ней появится. Азотобактер встречается в слабоподзолистых почвах, чернозёмах, аллювиальных почвах речных долин, но только не заболоченных, в серозёмах, и особенно его много в некоторых засолённых почвах — солонцах, где встречается его особая солеустойчивая раса.

Лучшим энергетическим материалом для азотобактера служит шестиатомный спирт маннит, но он также хорошо развивается на декстрине, глицерине, глюкозе и несколько хуже на этиловом спирте. Способ усвоения им азота остаётся до сих пор окончательно невыясненным. По мнению С. П. Костычева, первым продуктом фиксации азота является аммиак. Однако это нельзя считать окончательно доказанным.

Азотобактер привлекает очень большое внимание исследователей из-за своей практической значимости. Как семена мотыльковых растений заражаются нитрагином для обеспечения наличия клубеньков, так и культура азотобактера используется для заражения семян ряда культурных растений. Идея заражения семян культурой азотобактера исходит из представлений о наличии своеобразного симбиоза между почвенными бактериями и корневой системой растения. На примере клубеньковых бактерий мы уже познакомились с явлением симбиоза между ними и мотыльковыми растениями.

Ризосфера и бактериориза. Оказывается, что многие бактериальные организмы, хотя и не так тесно, как клубеньковые, но всё же связаны с высшими растениями. Проникающие в почву корни высших растений окружаются целым полчищем бактерий, образующих специальную бактериальную флору корня, получившую название б а к т е р и о р и з ы, а окружающие корень почвенные частички, особенно богатые бактериальными организмами, называются р и з о с ф е р о й.

Обилие бактерий на корнях высших растений нас не удивляет, так как корни высшего растения выделяют органические вещества, служащие для питания бактерий, чем и привлекают последних. Как растение, так и бакте-

рии влияют друг на друга, так что между обеими группами организмов возникает настоящий симбиоз.

А. А. Исаковой удалось показать, что в результате взаимодействия высших растений с бактериями возникает специфическая микрофлора, изменённая условиями жизни на корневой системе, т. е. фактически особыми условиями питания. Тот же самый азотобактер, выделенный с корней льна, плохо или совсем не приживается на корнях пшеницы. Растение как бы селекционирует (отбирает) бактерии, создавая новые специфические их формы (расы), которые находят наиболее для себя подходящие условия именно на их корневой системе. В то же время находят себе место на корневой системе высшего растения и некоторые мало специализированные организмы.

Клубеньковые бактерии, которые могут существовать в почве свободно, при заражении ими семян небобовых растений развиваются на поверхности их корней, но никогда не образуют клубеньков. В то же время пребывание клубеньковых бактерий на корнях не проходит для высшего растения бесследно, так как оно при этом увеличивает свой урожай.

Таким образом, мы можем отметить, что корни высшего растения и окружающие их почвенные частицы всегда особенно богаты микроорганизмами, и не только бактериями, но и грибами. Если культивировать подряд несколько лет на одном и том же месте одно какое-либо растение, например, лён, то растение начинает заболевать и снижать свой урожай, так как в почве накапливаются вредные для льна грибы. Особенно хороший способ уничтожения вредных грибов—посев трав. Так, например, в Средней Азии после нескольких лет культуры хлопчатника в почве начинает накапливаться гриб, вызывающий заболевание, известное под названием вилта. Если, однако, посеять на этом месте люцерну, то в течение двух-трёх лет её культуры вилт полностью исчезает, так как грибы, не находя для себя подходящего растения, не могут размножаться и постепенно отмирают. Таковы интересные и полные значения взаимоотношения между низшими и высшими организмами в почве.

Минеральное питание растений в природной обстановке. Минеральное питание растений в почве протекает значительно сложнее, чем в водной или песчаной культуре. Прежде всего растение часто не имеет доступных форм некоторых минеральных веществ и должно их усваивать из плохо растворимых соединений. Кроме того, в почве имеется огромное число бактерий и грибов, которые также поглощают минеральные вещества. Многие из этих микроорганизмов поселяются на корнях растений, усваивая выделяемые корнями органические вещества, и в свою очередь выделяют ряд веществ, которые могут быть усвоены корнями высшего растения.

Некоторые из грибов вступают в настоящий с и м б и о з с высшими растениями, образуя м и к о р и з ы. На огромное значение этих симбиозов указывал В. Р. В и л ь я м с, отметивший факт широкого распространения симбиотрофного питания среди высших растений. Симбиотрофные растения могут снабжаться минеральными и некоторыми органическими соединениями за счёт гриба, находящегося с растением в симбиозе. Все отмеченные факты показывают очень большую сложность минерального питания растений в природных условиях. Выяснение биологии корневого питания растения в природной обстановке является весьма важной задачей.

Азотоген. Возвращаясь к вопросу о заражении растений азотобактером, отметим, что существует препарат азотобактера для удобрения семян, названный а з о т о г е н о м. Заражая семена азотогеном, можно значительно повысить урожай ряда культур. Использование азотфиксаторов для повышения урожая крайне заманчиво, так как при этом растение использует даровой азот атмосферы. Проведённые многочисленные опыты показали, что не всегда получаются положительные результаты. Дело в том, что азотобактер крайне требователен в отношении фосфора и, внесённый с семенами, кон-

курирует с высшим растением, отнимая от последнего особенно необходимый на первых порах жизни растения ценный питательный материал. Опыты внесения азотобактера вместе с припосевным внесением гранулированного фосфора изменяют эти соотношения, снабжая в достаточном количестве фосфором и азотобактер, и высшее растение. В этом случае применение азотобактера всегда обеспечивает получение более высокого урожая. Опыты Е. И. Ратнера показали, что азотоген действует всегда положительно, если обработать семена перед посевом азотогеном вместе с фосфорнокислым удобрением — суперфосфатом.

Как видно из приведённой таблицы, наибольшие прибавки урожая в полевом опыте наблюдаются именно от обволакивания семян азотогеном вместе с суперфосфатом.

Совместное влияние азотогена и суперфосфата, внесённых с семенами, на урожай сахарной свёклы и хлопчатника (по данным Е. И. Ратнера).

	Опыт с сахарной свёклой на Киргизской гос. селекц. станции		Опыт с хлопчатником в Азербайджанском научно-исследов. ин-те земледелия	
	урожай корней в *ц/га*	прибавка урожая в *ц/га*	урожай хлопка-сырца в *ц/га*	прибавка урожая в *ц/га*
Контроль (замоченные семена)	490,8	—	22,8	—
Обработка замоченных семян азотогеном . .	491,5	0,7	25,3	2,5
Обволакивание замоченных семян суперфосфатом, нейтрализованным золой . . .	499,4	8,6	24,8	2,0
Обработка азотогеном + обволакивание суперфосфатом	536,3	45,5	27,4	4,6

Таким образом, бактериальным удобрительным препаратам несомненно в будущем будет принадлежать ещё значительно бóльшая роль, чем они играют сейчас.

Знакомясь с усвоением азота растением, мы всё время сталкивались с деятельностью бактериальных организмов. Ознакомимся же с этой интересной и важной группой растительных организмов.

Величина и форма бактериальных организмов. Одной из характерных черт бактериальных организмов является их величина. К миру бактерий относятся самые мелкие организмы на земле. Средний размер бактерий составляет 2—3 микрона в длину и 0,5—1 микрон в ширину. Однако, как всякая средняя величина, она даёт не совсем верное представление о размерах этих существ. Среди бактерий встречаются настоящие гиганты, имеющие размеры в несколько десятков микронов, как некоторые *серобактерии*, и пигмеи, величина которых находится на границе видимости микроскопа, как, например, *Micrococcus progrediens*, имеющий величину в 0,15 микрона. Как известно, граница видимости микроскопа, или его разрешающая способность, т. е. способность различать две рядом лежащих точки как отдельные точки, составляет 0,12 микрона. Таким образом, некоторые бактерии едва видимы под микроскопом, но могут быть легко различимы в электронном микроскопе. Малая величина бактериальных клеток очень затрудняет выяснение деталей внутреннего строения бактерий, и о строении многих из них можно судить только по аналогии с более крупными их представителями. Однако и последние настолько малы, что детально изучить их строение нелегко. К сожалению, пока мало помогает в этом отношении и электронный ми-

кроскоп, так как в нём нельзя видеть деталей внутреннего строения. В нём изображается только силуэт бактериального организма.

Форма бактериальных организмов сравнительно однообразна (см. рис. 208). Среди бактерий встречаются шарообразные формы (кокки), палочки (бациллы), изогнутые формы (вибрионы, спириллы и спирохеты), ветвистые формы (микобактерии) и, наконец, наиболее высокоорганизованные формы — актиномицеты и миксобактерии. Последние образуют своеобразные плодовые тела.

Для бактерий и вообще микроорганизмов характерна не только форма их тела, но и характер их колоний (массовых скоплений) на поверхности твёрдой питательной среды.

Размножение бактерий. Размножение бактерий происходит путём деления, идущего у них, за исключением рода спирохет, в поперечном направлении. Спирохеты делятся в продольном направлении. Бактерии делятся обычно на две равные половинки, хотя во многих случаях наблюдается неравномерное деление, при котором одна половинка разделившейся бактерии больше, чем другая. Фактически при делении бактериального организма всегда имеется разделение на две качественно отличных клетки. Одна из них является производящей клеткой, или материнской, а другая — дочерней, или производной. Хотя морфологически этого различия не видно, но оно совершенно ясно выступает физиологически. Известно, что клетки, отличающиеся друг от друга по возрасту, имеют различную способность прижизненно окрашиваться водными растворами анилиновых красок. Используя эту особенность бактерий, удалось показать их физиологическую неоднородность после деления. Одна из разделившихся клеток почти всегда окрашивается интенсивнее, вторая же или вообще не окрашивается, или окрашивается очень слабо. Более старые по возрасту, т. е. материнские, клетки окрашиваются интенсивнее, чем молодые. То же явление можно наблюдать у особого сумчатого гриба — обычных пивных дрожжей, клетки которых делятся почкованием. Здесь всегда наблюдается у материнской клетки более сильная окраска, чем у дочерней почки.

Говоря о качественной неоднородности разделившихся клеток, отметим различную судьбу этих клеток после деления у разных бактерий. У одних видов они после деления распадаются, у других остаются в связи.

Спорообразование. Споры бактериальной клетки служат не для размножения, а для сохранения вида в неблагоприятных условиях существования, так как при спорообразовании не происходит увеличения числа индивидуумов. Среди бактерий споры образуют исключительно только представители рода *Bacillus*.

Споры у бактерий образуются всегда внутри бактериальной клетки (эндоспоры), причём размеры и форма самой клетки могут изменяться или оставаться без изменения. Если спора образуется на одном из концов клетки, то такая клетка называется барабанной палочкой. Спора сильно преломляет свет и состоит из двух оболочек. Попадая в благоприятные условия, т. е. на новый субстрат и в подходящие условия температуры, спора прорастает. Оболочка её лопается, и из споры вырастает нормальная бактериальная клетка.

Споры отличаются своей способностью переносить высокие и низкие температуры. Эта способность связана с двумя особенностями строения споры. Во-первых, её оболочка содержит жировые вещества, которые делают спору непроницаемой для воды. Во-вторых, сама протоплазма в споре содержит небольшое количество воды. Взгляды учёных на содержание воды в спорах бактерий, однако, различны. Одни говорят о сравнительно высоком (50—60%) содержании воды в споре; другие указывают на значительно меньший процент, приближающийся к тому, что наблюдается в семенах высших растений, которые также очень устойчивы к высокой и низкой температуре.

Можно считать, что процент воды в спорах более низкий, чем в вегетирующем бактериальном организме. Очевидно, однако, что само состояние протоплазмы в споре должно быть иным: она должна находиться в твёрдом состоянии в виде студня (геля), как в сухих семенах. В таком студне почти вся вода будет связана коллоидами протоплазмы и уже не будет растворителем. Все эти особенности протоплазмы у бактериальной споры и дают ей возможность переносить воздействие высоких и низких температур.

Прорастание спор. Прорастание спор на новой питательной среде можно себе представить следующим образом. Вещества среды, очевидно, будут диффундировать внутрь протоплазмы споры, вызывая перераспределение в ней воды и некоторое набухание споры. В результате этого процесса оболочка споры лопается, и бактериальная клетка получает возможность поглощать вещества из окружающей среды и расти.

Оболочка бактериальной клетки. Поверхность бактериальной клетки одета специальной оболочкой, состоящей в большинстве случаев из азотсодержащего вещества. Только у некоторых бактерий оболочки состоят из гемицеллюлоз и других веществ углеводного характера. Оболочка бактериальной клетки обычно не различается, но становится хорошо заметной при плазмолизе бактерий, а также и в опытах с автолизом (самопереваривании) бактерий, когда внутреннее содержимое под влиянием высокой температуры растворяется, а более устойчивые оболочки сохраняются. Наличие оболочки хорошо заметно и при тех огромных увеличениях, которые даёт электронный микроскоп.

Жгутики бактерий. Из органоидов бактериального организма следует отметить наличие жгутиков. Однако далеко не все бактерии способны к движению. Многие бактерии лишены жгутиков, являясь неподвижными формами. Жгутики, как это особенно хорошо видно в электронном микроскопе, представляют собой выросты протоплазмы клеток, проходящие сквозь оболочку. По характеру прикрепления жгутиков отмечают: 1) формы с одним полярным жгутиком; 2) формы с полярным пучком жгутиков; 3) формы, у которых жгутики прикрепляются по всей поверхности их тела (см. рис. 208, *II*). Последние особенно быстро и хорошо перемещаются в жидкой среде. Скорость движения бактерий относительно очень велика, а абсолютные величины перемещения бактерий очень малы. В одну секунду бактерия может пройти расстояние, примерно вдвое превышающее диаметр её тела. Если бы человек мог перемещаться с такой же относительной скоростью, то он двигался бы примерно со скоростью курьерского поезда. Не придавая особенного значения подобному сравнению, как крайне нереальному, мы его приводим для того, чтобы наглядно представить себе относительную скорость движения бактериального организма.

Способность к движению у бактерий связана с условиями существования. Большинство бактерий не образует жгутиков на твёрдой среде, но эти же бактерии образуют их в жидкой питательной среде.

Внутреннее строение бактерий. Перейдём к знакомству с внутренним строением бактериальной клетки. Протоплазма бактерий окрашивается теми же самыми красками, что и протоплазма высших растений. По своему устройству бактериальный организм представляет настоящую растительную клетку, имеющую оболочку и вакуоли с клеточным соком. Самым трудным является вопрос о том, существует ли у бактерий ядро. В настоящее время на этот вопрос можно ответить следующим образом. Работами А. А. Имшенецкого было показано наличие в бактериальных организмах значительного количества одного из веществ, входящих в состав ядра, а именно, тимонуклеиновой кислоты. Химические анализы А. Н. Белозерского тоже обнаружили большое содержание нуклеиновых кислот у бактерий, и в частности той же тимонуклеиновой кислоты. По мнению Имшенецкого, настоящего ядра у бактерий нет, и оно появляется лишь у их высших

представителей — миксобактерий. Другие авторы описывали в клетке бактерий зёрна, окрашивающиеся так же, как и ядро. Однако вряд ли можно сомневаться в том, что бактерии и сине-зелёные водоросли имеют ещё не дифференцированное ядро, диффузно распределённое в протоплазме, а если оно и наблюдается в виде небольшого зерна, то не имеет ещё организации, характерной для ядра высших организмов. Во всяком случае у бактерий при делении не наблюдается всего того комплекса изменений, которые характерны для непрямого деления ядра. Исследователи, стоящие на неправильной точке зрения идентичности ядра у бактерий и более высоко стоящих на эволюционной лестнице организмов, не понимают, что только одинаковый ход кариокинеза мог бы служить доказательством идентичности организации ядра у бактерий и других организмов.

Имшенецкий по этому вопросу говорит следующее: «Пытаясь же доказать присутствие индивидуализированных ядер или хромосом в бактериальных клетках, мы в интересах единого плана строения клеточного ядра игнорируем исторически сложившиеся специфические особенности структуры бактерий, которые с полным правом могут быть рассматриваемы как одно из доказательств эволюции».

Запасные питательные вещества. В теле бактерий часто откладываются в запас различные питательные вещества, а именно: белки — в виде так называемых волютиновых зёрен, углеводы — в виде гликогена, гранулёзы и, наконец, жиры в виде жировых капель. Все эти вещества могут быть обнаружены в клетках микробов при помощи качественных микрохимических реакций.

Чистые культуры бактерий. Изучение бактерий необходимо проводить в чистых культурах. Чистой культурой называется культура одного вида бактерий. Выделение чистой культуры в ряде случаев представляет весьма нелёгкую задачу, но является необходимым условием, так как только в этом случае можно изучить морфологию, развитие и физиологические свойства определённого вида. Быстрые и значительные успехи микробиологии со времён Л. Пастера объясняются главным образом разработкой методов стерилизации и широким применением метода чистых культур, который позволил изучить ряд отдельных видов болезнетворных организмов и найти средства борьбы с ними.

Для выделения чистой культуры обычно пользуются твёрдыми средами. В микробиологии наибольшим распространением пользуются две среды: мясопептонный агар и мясопептонная желатина. К специально приготовленному бульону прибавляется 2% агара или 10% желатины, которые нагреваются до растворения, фильтруются и разливаются по пробиркам, а затем стерилизуются.

Применяя твёрдые среды, легко добиться выделения чистой культуры. Допустим, перед нами стоит задача разделить три вида бактерий, смешанных вместе. Пусть эти бактерии отличаются некоторыми характерными признаками. Одна из них относится к коккам, две другие к палочкам, различающимся друг от друга тем, что одна из палочек имеет красный пигмент, а другая бесцветна. Для разделения бактерий поступают следующим образом. Берут платиновой петлей взвесь этих бактерий и опускают её в пробирку с расплавленным агаром, охлаждённым до 42° С, взбалтывают пробирку и выливают содержимое в стерильную чашку Петри так, чтобы среда равномерно распределилась по поверхности дна чашки, и оставляют на 24 или 48 часов в термостате при температуре 25—30° С. Через указанный промежуток времени на поверхности питательной среды чашки Петри появляются колонии. Колонии эти у каждого вида микроорганизмов имеют свои характерные особенности. Они могут быть гладкими и шероховатыми, иметь ровный или неровный край и, наконец, быть окрашенными или бесцветными. В некоторых колониях сразу же обнаружится, что они состоят из смеси двух видов. Другие колонии будут производить впечатление чистых. Допустим, что во взятом нами примере колония кокка бесцветная, с ровными краями. Одна из палочек даёт также бесцветную колонию, но с неровными краями, и, наконец, вторая бактерия даёт окрашенные в красный цвет колонии. Проверив микроскопически чистоту колонии, её однородность, можно отсеять каждый из трёх видов отдельно и таким образом выделить чистые культуры из смеси трёх форм.

Элективные среды. Кроме чистых культур известны и так называемые элективные накопительные культуры. При постановке элективных культур исходят из биологических особенностей данного вида или экологической группы микроорганизмов. Возьмём для примера сенную палочку (*Bacillus subtilis*). Эта палочка встречается в большом количестве в сухом сене в виде спор. Как известно, споры выносят более высокую температуру, чем вегетативные клетки. Этим свойством спор и пользуются для выделения сенной палочки. Для этого приготовляется вытяжка из сена, а затем она кипятится в колбе

Эрленмейера в течение 15 минут, после к ней прибавляется мел для нейтрализации кислотности, и колба помещается в термостат. Через два-три дня на поверхности колбы появляется почти чистая плёнка сенной палочки. В сухом сене присутствуют споры и ряд бактерий, но развивается только сенная палочка, так как кипячение убивает большинство форм (споры других бактерий более чувствительны к нагреванию, чем споры сенной палочки). Таким образом, из смеси форм выделяется одна, для которой были созданы условия, благоприятствующие её развитию.

Принцип элективной культуры является основным способом выделения бактерий из почвы, где имеется огромное число микроорганизмов. Из элективной культуры легко уже выделить и чистую культуру даже и на жидких средах. Элективные среды были введены в почвенную микробиологию С. Н. Виноградским при работах по изучению и выделению нитрифицирующих бактерий. Таким образом, элективной культурой называется такая культура, при которой из огромного числа форм, имеющихся в материале, служащем для заражения (почва), развивается один вид или группа близких форм, так как им создаются благоприятные для их развития условия.

Методы стерилизации. Огромное значение в развитии микробиологии и её практических успехов сыграли методы стерилизации, т. е. обеззараживания питательных веществ, на которых культивируются микроорганизмы.

Научная разработка вопросов обеспложивания (стерилизации) сред связана с деятельностью французского учёного Луи Пастера.

Для полной гарантии стерильности стали пользоваться автоклавом, т. е. Папиновым котлом, в котором стерилизация производится нагретым паром под давлением.

Стерилизация в автоклаве. Колбы или пробирки с питательными средами ставят в автоклав и нагревают до появления пара из крана, когда пар вытеснит воздух из автоклава. Затем закрывают кран и доводят давление до одной атмосферы по манометру. Фактическое давление при этом будет две атмосферы, так как одна уже имеется. При давлении в две атмосферы температура в автоклаве достигает 121° С. Достаточно при этой температуре выдержать стерилизуемый материал 30 минут для того, чтобы убить всё живое, т. е. даже самые устойчивые споры бактерий.

Дробная стерилизация. Можно, однако, простерилизовать среду с таким же успехом, как и в автоклаве, пользуясь обычным кипячением при 100° С. Для этого поступают следующим образом. Стерилизуют материал в кипятильнике Коха в течение получаса в парах воды при температуре в 100° С. Затем оставляют субстрат на сутки в термостате и через сутки вторично стеридизуют его при той же температуре в течение получаса. На третьи сутки повторяют ещё раз ту же операцию. Смысл дробной стерилизации заключается в следующем. При температуре в 100° С погибнут все бактерии и часть спор, менее устойчивых к нагреванию. В оставленном на сутки питательном субстрате оставшиеся споры прорастут и погибнут при втором кипячении. Для полной гарантии стерилизацию повторяют в третий раз. При подобном методе стерилизации достигается, так же как и при использовании автоклава, полная стерильность.

Стерилизация сухим жаром. Оба вышеизложенные метода стерилизации применяются к питательным средам. Пустую посуду (колбы, чашки Петри и др.) стерилизуют не влажным жаром, а сухим в сушильном шкафу при температуре в 150—160° С в течение полутора или двух часов. Сухой жар менее ядовит для бактерий и требуется значительно большее время для того, чтобы убить споры бактерий.

Платиновые иглы, пинцеты и другие металлические предметы стерилизуются нагреванием в пламени спиртовой или газовой горелки непосредственно перед употреблением.

Холодная стерилизация. Если необходимо простерилизовать какую-нибудь органическую жидкость, не выносящую нагревания, то можно прибегнуть к холодной стерилизации при помощи фильтрации через бактериальный фильтр, состоящий из пористого фарфора или глины, или мелко раздроблённого стекла. Фильтр и посуда, служащие приёмником, предварительно стерилизуются. Фильтрование ведётся через бактериальный фильтр при разрежении воздуха водоструйным насосом.

Круговорот азота в природе. Познакомившись с вопросами усвоения атмосферного и связанного азота низшими и высшими растениями, мы должны остановиться на общем круговороте азота в природе. Если бы процесс накопления азота, так же как и углерода, шёл только в одну сторону, то жизнь стала бы скоро на земле невозможной из-за обилия неразложившихся трупов. Мы уже знаем, что бактерии являются причиной разложения белковых веществ. Из опытов со стерилизацией сред можно видеть огромную роль бактерий в разложении органического и в частности содержащего азот белкового вещества.

Бактерии, разлагающие белковые вещества на более простые составные части, называются гнилостными бактериями, или аммонификаторами, так как в результате разложения белков в среде накап-

ливается аммиак. Разлагая сложные белковые вещества на простые минеральные соединения, бактерии за этот счёт строят своё тело и размножаются. Однако масса их тел составляет лишь ничтожную долю от разложенного вещества. В этой минерализующей деятельности и заключается та огромная полезная роль бактерий, которую они играют в природе.

Аммонификация. Аммонификация может идти и в анаэробных условиях, и в аэробных. В анаэробных условиях образуются менее минерализованные вещества, в частности сильно и неприятно пахнущие индол и скатол. В аэробных условиях процесс разложения идёт значительно быстрее, причём главными продуктами будут: вода, углекислый газ, аммиак и сероводород.

К гнилостным бактериям относятся крайне многочисленные спороносные и неспороносные палочки. Среди них можно назвать: *Bacillus mycoides, Bac. mesentericus, Bact. proteus* и др. Наилучшие условия для разложения белков — это температура в 25—30 градусов и достаточная влажность разлагаемого вещества.

Высушенное белковое вещество уже не разлагается бактериями и может сохраняться очень долго. Сушёное или прокопчённое мясо, сухой яичный порошок не портятся, если их хранить в сухом месте.

Одной из специальных групп аммонификаторов являются уробактерии, или бактерии, разлагающие мочевину. Мочевина является главной составной частью мочи человека и большинства животных. Под влиянием уробактерий мочевина разлагается на воду, аммиак и углекислый газ с помощью фермента уреазы, выделяемого этими бактериями:

$$\underset{\text{мочевина}}{CO(NH_2)_2} + 2H_2O = 2NH_3 + H_2O + CO_2$$

От деятельности уробактерий и зависит характерный аммиачный запах отхожих мест и навозных куч. Для самих бактерий разложение мочевины способствует снабжению их азотом, так как они не могут использовать азот мочевины, но используют азот аммиака. Бактерии разложения мочевины — большие спорообразующие бациллы, хотя среди них есть и одна сарцина. Они выносят значительные концентрации мочевины в среде и используют в качестве углеродного питания соли органических кислот. Мочевина не может служить для них источником углерода.

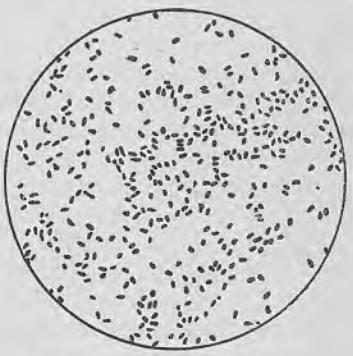


Рис. 66. *Nitrobacter.*

Процесс нитрификации. Образовавшийся в результате аммонификации аммиак используется высшим растением или подвергается процессу нитрификации. Процесс нитрификации заключается в окислении аммиака до азотной кислоты. Бактерии нитрификации были открыты С. Н. Виноградским, показавшим, что этот процесс идёт в две фазы. Первая фаза вызывается микробом, получившим название *Nitrosomonas*, окисляющим аммиак до азотистой кислоты. Вторая фаза вызывается бактерией *Nitrobacter* (рис. 66), окисляющей азотистую кислоту до азотной.

$$2NH_3 + 3O_2 \xrightarrow[\text{Nitrosomonas}]{} 2HNO_2 + 2H_2O + 158 \text{ калорий}$$

$$2HNO_2 + O_2 \xrightarrow[\text{Nitrobacter}]{} 2HNO_3 + 43 \text{ калории}$$

В почве азотистая кислота не накапливается, так как обе эти бактерии встречаются всегда вместе, находясь в своеобразном симбиозе. Подобная последовательность в работе двух или нескольких организмов получила название метабиоза. Нитрификаторы очень чувствительны к органическому веществу почвы, так как они способны усваивать углекислоту из воздуха так же, как и высшие растения. Эту способность их к хемосинтезу мы осветим несколько дальше (см. раздел «Фотосинтез»).

Nitrosomonas представляет снабжённую жгутиком шарообразную форму, а *Nitrobacter* неподвижную маленькую палочку.

Значение нитрификации в природе очень велико, так как нитраты являются, как мы знаем, источником азота для высшего растения. Как видно из изложенного, нитрификаторы — это крайне специализированная группа. Их выделение из почвы Виноградский осуществил путём элективной культуры. До его работ выделение нитрификаторов не удавалось. Виноградский сделал смелое предположение, что эти бактерии не нуждаются в органическом веществе, как и высшие растения. Поэтому он поставил накопительную культуру без органического вещества, в аэробных условиях, и вносил в среду аммонийные соли. Заражая среду почвой, он получил процесс нитрификации и накопил и выделил нитрифицирующие бактерии, изучив их морфологию и физиологию.

Нитрификаторы широко распространены в природе, встречаясь в большинстве почв. Обычно они не содержатся в заболоченных почвах, где для них неблагоприятно складываются условия аэрации. В большинстве других почв они населяют поверхностные, хорошо аэрируемые слои.

Процесс денитрификации. С круговоротом азота в природе связан также и процесс денитрификации, обратный по своей сути процессу фиксации азота. При денитрификации используются нитраты, так что по материалу, который используют денитрификаторы, этот процесс обратен процессу нитрификации.

Следует отметить, что под денитрификацией понимаются не совсем одинаковые процессы.

Некоторые авторы склонны всякое усвоение азота почвы бактериями называть денитрификацией. Условимся называть процессом денитрификации только процесс восстановления нитратов до свободного азота. Восстановление же до азотистой кислоты не будем считать таковым. Кстати сказать, этот последний процесс является более распространённым, чем восстановление нитратов до свободного азота. Восстановление до азотистой кислоты не сопровождается потерей связанного азота, в то время как настоящая денитрификация вызывает его потерю.

$$2HNO_3 = 2HNO_2 + O_2 \text{ (восстановление до нитритов)}$$
$$2HNO_3 = 2N + 2H_2O + 2O_2 \text{ (денитрификация)}$$

Процесс денитрификации, в отличие от нитрификации и азотфиксации, вызывается целым рядом мало специфических микроорганизмов, относящихся к неспороносным палочкам. Процесс этот окислительно-восстановительный. Денитрифицирующие бактерии являются факультативными анаэробами. В условиях широкого доступа кислорода они не производят процесса денитрификации. Стоит им, однако, попасть в анаэробные условия, чтобы при наличии нитратов начался процесс денитрификации. При нехватке кислорода они его начинают отнимать от нитратов, восстанавливая их. Одновременно при этом окисляется усваиваемое ими органическое вещество сахара или соли органических кислот. Наилучшими условиями для протекания процесса денитрификации являются анаэробные условия, наличие нитратов и подходящего для них органического вещества.

Когда был открыт процесс денитрификации, то возникли большие опасения в отношении его колоссальной вредности для сельского хозяйства. Однако эти опасения оказались преувеличенными, хотя всё же нельзя не отметить, что денитрификаторы могут конкурировать с высшими растениями за нитраты. С точки зрения общего баланса азота в природе денитрификация полезна как процесс, возвращающий азот атмосфере. Одним из важных условий развития денитрификаторов является щелочная среда. Большинство из них хорошо развивается в почве при pH = 8, 2—8, 7.

Косвенная денитрификация. Помимо описанной нами прямой, или биологической денитрификации, в почве может протекать и к о с в е н н а я, или химическая денитрификация. Она идёт чисто химическим путём за счёт взаимодействия нитритов с аминным или амидным азотом. Из приводимой ниже формулы видно, что при косвенной денитрификации получается вдвое больше свободного азота, чем при прямой:

$$\underset{\text{аминокислота}}{R-CHNH_2COOH} + ON\cdot OH = \underset{\text{органическая кислота}}{R-CH\,OH\,COOH} + H_2O + N_2$$

Подведём итоги по вопросу о круговороте азота в природе. Высшее растение синтезирует белок в своём теле из связанного азота и углеводов. Растения поедаются животными, которые сами не в состоянии синтезировать белки из углеводов и минерального азота. Отмирая, животные и растения делаются жертвой гнилостных бактерий, разлагающих белки до аммиака, эти же бактерии разлагают и белки, находящиеся в навозе. Аммиак усваивается растением или нитрифицируется. Нитраты могут быть усвоены растением или денитрифицируются. Азотфиксаторы фиксируют атмосферный азот и переводят его опять в белковый, который в дальнейшем может разлагаться гнилостными бактериями. Здесь следует ещё упомянуть о связывании азота электрическими разрядами в атмосфере. Этот азот в виде азотной кислоты с дождём попадает в почву. Так происходит круговорот азота в природе. Формы его переходят из одной в другую, подтверждая великий закон сохранения вещества, открытый гениальным Ломоносовым.

Почва как среда и производное жизнедеятельности организмов

Число бактерий в почве. Как мы видели из предыдущего изложения, бактерии в почве играют огромную роль, производя разнообразные процессы превращения органических и минеральных веществ. Естественно возникает вопрос, каково же число бактерий в почве? На этот вопрос долгое время не было точного ответа.

В 1924 г. С. Н. Виноградский разработал новый метод определения числа бактерий в почве путём непосредственного их подсчёта. Число бактерий в почве, как оказалось, должно измеряться не сотнями тысяч на один грамм, а сотнями миллионов. По Виноградскому, бедные микроорганизмами почвы содержат 200—500 миллионов бактерий на один грамм, почвы, средние по содержанию микроорганизмов,— до одного миллиарда, а почвы богатые — до двух миллиардов и выше.

Из приведённой ниже таблицы видно, что в целинном чернозёме общее число бактерий в поверхностном горизонте достигает почти трёх миллиардов (2 709 миллионов). С продвижением вниз количество их падает, чтобы опять возрасти на большей глубине в горизонте B_2. Обращает на себя внимание преобладание коккообразных форм и сравнительно малое число палочек. Учёт азотобактера весьма условен: учитываются все клетки, напоминающие по своей форме азотобактер. Интересно, что во всех случаях количество его возрастает в нижних горизонтах.

Вспашка и посев пшеницы вызывают резкое увеличение числа бактерий, особенно в поверхностном горизонте почвы. Так, например, в чернозёме

вместо почти трёх миллиардов бактерий в горизонте A_1 их становится уже свыше шести миллиардов, а в солонце вместо трёх с лишним их насчитывается почти шесть миллиардов на один грамм почвы.

Число бактерий в целинной и культурной почве в миллионах на 1 г
(по данным П. А. Генкеля и Е. М. Данини)

Почва	Горизонты	Кокки	Палочки	Азотобактер	Всего бактерий в 1 г
Чернозём (целина)	A_1	2,050	410	260	2,709
	B_1	730	50	960	1,740
	B_2	790	20	1,760	2,570
Чернозём (вспаханный) .	A_1	5,540	240	590	6,470
	B_1	390	60	2,340	2,890
	B_2	550	0	1,130	1,750
Глубокостолбчатый солонец (целина)	A_1	2,620	280	290	3,230
	B_1	640	700	966	1,670
	B_2	580	40	480	1,000
Глубокостолбчатый солонец (вспаханный) . . .	A_1	4,300	400	600	5,820
	B_1	1,800	160	1,400	3,400
	B_2	600	12	3,200	3,872

Таким образом, в почве имеется огромное количество бактерий.

Если принять число бактерий в одном грамме почвы в два миллиарда, то это составит 2,3% сухого веса почвы, а ведь нам известно, что число бактерий может быть значительно выше. Вообще же роль микроорганизмов ещё больше, так как до сих пор не имеется методов учёта количества грибов, или, вернее, веса мицелия грибов в почве, который, несомненно, составляет значительную величину. Сейчас мы уже во всяком случае можем рассматривать почву не как мёртвое инертное образование, а как нечто живое, как особое естественно-историческое тело, которое не мыслится без живых организмов — бактерий, грибов, инфузорий, корней растений, водорослей и, наконец, ряда животных организмов.

Образование гумуса. Наш великий учёный В. В. Докучаев определил почву как о с о б о е е с т е с т в е н н о - и с т о р и ч е с к о е т е л о. До Докучаева на почву смотрели как на горную породу. Докучаев показал, что это не так. По его мнению, почва создаётся не только в результате выветривания горных пород, но и в результате жизнедеятельности микроорганизмов и высших растений. Действительно, как мы уже видели, почва содержит огромное число бактерий и других организмов, которые и создают своеобразную жизнь почвы. В результате жизнедеятельности высших растений и микроорганизмов в почве накапливается п е р е г н о й, или г у м у с, обусловливающий целый ряд свойств почвы. На перегной нельзя смотреть как на простой результат разложения остатков растений и животных. Перегной есть весьма сложное образование, возникшее в результате синтетической деятельности бактерий при разложении азотсодержащего и безазотистого органического вещества почвы. Разлагая лигнин, клетчатку, белки и другие органические соединения, бактерии в то же время синтезируют сложное вещество коллоидного характера — гумус или перегной. Так как перегной является результатом синтетической деятельности микроорганизмов, то вполне естественно, что он почти не разлагается бактериями. Количество и качество гумуса неодинаково в различных почвах. В более засушливом климате, при участии степной растительности, в чернозёмной зоне образуются очень большие количества гумуса—до 11% и выше. Много гумуса образуется и в заболоченных и луговых почвах. Как показал В. Р. Вильямс, в образовании гумуса участвуют аэробные и анаэробные процессы. При очень большом пре-

обладании аэробного процесса гумус образуется плохо. Образованию его способствует также и состав растительности. Однолетние, быстро отмирающие травы разлагаются в конце лета при небольшом количестве влаги, когда в почве преобладают аэробные процессы, минерализирующие органическое вещество почвы до конечных продуктов. При отмирании многолетних трав происходит разложение более медленное, при большом содержании влаги и в значительной мере в анаэробных условиях. В результате в почве накапливаются большие количества гумуса. Таким образом, на накопление гумуса в почве влияют климат, характер растительности и условия разложения органического вещества, т. е. преобладание анаэробного процесса над аэробным. В более северных почвах, где разложение органического вещества идёт при более низких температурах, гумуса накапливается сравнительно мало. Этому способствует сильное промывание этих почв. Когда промывание идёт слабее, а преобладает дерновый или болотный почвообразовательный процесс, гумуса накапливаются уже большие количества.

Особенно благоприятные условия для накопления гумуса создаются в условиях чернозёмной степи, где нет такого сильного промывания почвы, а растительность благоприятствует гумусообразованию.

В более южных условиях — в сухой степи, в Средней Азии и на юге Казахстана — очень жаркие условия лета и малое количество осадков не создают условий для пышного развития растительности и накопления гумуса.

Коллоиды гумуса и неорганические коллоиды почвы составляют так называемый поглощающий комплекс почвы, играющий основную роль в целом ряде свойств почвы.

Всякая почва состоит из твёрдой части (скелета и поглощающего комплекса), жидкой фазы (почвенного раствора) и газообразной фазы (почвенного воздуха). В почву, кроме того, входит и биологическая фаза, т. е. организмы почвы, играющие в ней огромную роль. Коллоидный комплекс почвы содержит в себе в поглощённом состоянии ряд необходимых для растения катионов, которые, попадая в почвенный раствор или непосредственно взаимодействуя с коллоидами корня, поступают в корневую систему растения. Такие необходимые для растения вещества, как фосфорная кислота и серная кислота, обычно находятся в небольшом количестве в растворе и в более значительном — в виде труднорастворимых соединений, которые, как мы знаем, растение всё же может частично усвоить.

Роль гумуса сводится к созданию прочной комковатой структуры почвы. Структурная почва отличается своим хорошим воздушно-водным режимом, обеспечивающим нормальное снабжение растения водой и минеральными веществами. В бесструктурной почве корневая система, а следовательно, и всё растение начинает страдать от недостатка или избытка воды и недостатка минеральных элементов, так как, чтобы усвоить минеральные элементы, растение должно поддерживать на нормальном уровне своё дыхание. Последнее не может быть осуществлено на бесструктурной почве.

Коренная мелиорация почв. Неблагоприятные химические и физические свойства почвы можно в значительной мере регулировать их коренной переделкой или мелиорацией. Очень кислые почвы, мало пригодные или совсем непригодные для растения, могут быть исправлены путём их нейтрализации при помощи известкования. При известковании происходит сложный процесс замены водородного иона на кальций в поглощающем комплексе, что уже ведёт к частичному улучшению структуры почвы, так как кальций обладает большей свёртывающей силой, чем водород, который не может в такой степени противостоять распыляющему действию гидроксильного иона в почве. Реакция среды при известковании сильно смещается в щелочную сторону. Количество вносимой извести при известковании колеблется от 3 до 12 *т* в виде CaO на гектар.

Известкование резко влияет на ход микробиологических процессов в почве. Усиливается процесс нитрификации, появляется азотобактер, если его в почве не было, интенсивнее идёт процесс разложения органического вещества. Таким образом, известкование есть не только мероприятие по нейтрализации кислотности, но оно изменяет структуру почв и резко повышает активность микробиологических процессов. Неумеренное, избыточное известкование вредно, так как при этом усиливается деятельность денитрификаторов, и целый ряд необходимых растению элементов выпадает в недоступной для них форме. В частности, это касается ряда микроэлементов.

Для болотных земель основным видом мелиорации будет отвод избыточного увлажнения, т. е. осушение, путём системы отводных канав и каналов. Осушённое болото необходимо произвествовать. Такое осушённое болото представляет собой обычно очень плодородную землю, так как оно богато органическим, и в частности азотистым, веществом. Однако этот органический азот недоступен растению, и лишь после осушения и известкования начинаются процессы разложения, приводящие к накоплению минеральных форм азота, фосфора и калия. Если до осушки болотные почвы содержат только гнилостные и разлагающие клетчатку бактерии, то после мелиорации в них появляются азотфиксаторы, нитрификаторы и начинается интенсивный ход микробиологических процессов.

Засолённые почвы, встречающиеся у нас в южной части Союза в чернозёмной и каштановой зонах, а также в области сухих степей и пустынь Казахстана и Средней Азии, тоже являются объектом переделки и использования под земледельческую культуру. В отношении засолённых почв можно отметить два типа их мелиорации. Для засолённых почв, солончаков, особенно в Средней Азии, может быть рекомендовано их промывание при наличии дренажной сети, куда отводится избыток воды. Обычно почву отмывают от солей зимой большими нормами воды и сеют на ней весной хлопчатник или другие культуры. Менее засолённые почвы солонцов, расположенные в чернозёмной и каштановой зонах, можно осваивать и без орошения, путём химической мелиорации — гипсованием.

Гипсование и глубокая вспашка солонцов приводят к резкому изменению хода микробиологических процессов. Интенсивно идущий в солонцах процесс нитрификации начинает проникать в нижние горизонты. Усиливается деятельность аммонификаторов и увеличивается общее число бактерий в почве.

Однако не только мелиоративные приёмы, но и ряд агротехнических мероприятий, как глубина вспашки, орошение, внесение удобрений, увеличивают интенсивность микробиологических процессов. Таким образом, вполне возможно регулировать микробиологические процессы в почве, управляя ими и направляя их в нужную для хозяйства сторону.

Здесь намечаются два пути: 1) внесение соответственных бактерий в почву с семенами (нитрагин, азотоген) и 2) регулировка микробиологических процессов путём мелиоративных и агротехнических мероприятий, которые действуют на поглощающий комплекс почвы, изменяют ход микробиологических реакций, так как изменяют окружающие условия. Для одних групп бактерий эти условия оказываются благоприятными, для других они неблагоприятны. Все агротехнические воздействия надо строить так, чтобы всячески стимулировать полезные для высшего растения микробиологические процессы и угнетать или совсем прекращать процессы, приносящие вред растению.

Травопольная система земледелия. Особенный интерес и значение в переделке почвы имеет травопольная система земледелия, разработанная русскими учёными В. В. Докучаевым, П. А. Костычевым, В. Р. Вильямсом. При этой системе земледелия человек получает возможность коренным образом переделывать не только почву, но в значительной мере и климатические условия.

В 1948 г. правительство вынесло специальное решение о переходе нашего земледелия на травопольные севообороты, о создании полезащитных лесных полос, устройстве запруд и водоёмов, облесении оврагов для предупреждения размывания (эрозии) почвы. Этот грандиозный Сталинский план преобразования природы предусматривает посадку государственных лесных полос, предохраняющих степные территории от действия суховеев. Государственные лесные полосы должны в значительной мере изменить климат прилегающих к ним территорий.

Каковы же основы травопольной системы земледелия? Основной житницей старой России являлись степи, дававшие богатый урожай пшеницы. В начале и середине прошлого века посевы пшеницы занимали сравнительно небольшие площади среди девственных, никогда не паханных целинных степей. Перистый ковыль, воспетый народом и поэтами, покрывал эти степи на огромном пространстве. Человек поднимал целину по ковыльному пласту, собирая шесть-семь лет хорошие урожаи пшеницы. Затем пашня забрасывалась на десятки лет, пока на ней снова не появлялась дикая степная растительность. Через 30—50 лет такая з а л е ж ь, или з а л о г, опять пахалась. Земли было много, и её эксплоатировали подобным образом. С развитием капиталистических отношений в России, особенно после освобождения крестьян, пошла неумеренная гонка товарного хлеба. Степи усиленно распахивались, на них помещиками выращивалась пшеница, которая в значительном количестве шла на мировой рынок в виде основного экспортного товара. Хищническое хозяйство при капитализме привело к полному истощению одного из исконных русских богатств—чернозёма. Целинные степи почти исчезли, а эксплоатируемые без севооборотов чернозёмы теряли свою прекрасную комковатую структуру, плохо удерживали весенние воды, которые бесполезно скатывались в балки и овраги, вызывая размывание почвы, ежегодно унося с собой сотни тысяч тонн ценной пахотной земли. К этому надо ещё прибавить и беспощадную вырубку степных лесов. В результате вырубки лесов, обмеления водоёмов, горячие ветры суховеи, не встречая на своём пути препятствий, губили труд земледельца, сжигая растения и унося с собой целые тучи земли (пыльные бури).

Всё это повело к тому, что в 1891 г. наступила страшная засуха, уничтожившая почти все посевы. Больше полумиллиона крестьян умерло от голода в этот страшный год. Однако при капитализме нельзя было и думать выправить положение, хотя лучшие представители науки — Тимирязев, Докучаев, Костычев, Измаильский — предлагали мероприятия для переделки природы наших степей. Эти мероприятия и получили сейчас название комплекса Докучаева — Костычева — Вильямса, или, иначе, т р а в о п о л ь н о й с и с т е м ы з е м л е д е л и я. Основой травопольной системы земледелия являются т р а в о п о л ь н ы е с е в о о б о р о т ы. Таких севооборотов акад. Вильямс предлагает два: п о л е в о й и к о р м о в о й. Один из них обеспечивает хозяйство хлебом, а второй фуражом для скота, что особенно важно, так как, по Вильямсу, обе стороны хозяйства — растениеводство и животноводство — должны развиваться одинаково успешно.

Существенным звеном травопольного севооборота является посев многолетних трав в виде смеси бобового растения и многолетнего злака. В зоне подзолистых почв, в более умеренном климате, такими травами обычно являются *клевер* и *тимофеевка*, а в более южных зонах — *люцерна* или *эспарцет* из бобовых и *житняк, костёр* или *пырей нежный* — из злаков.

По учению Вильямса, многолетние травы восстанавливают структуру почвы. Многолетние злаки дают основную массу корневых остатков, а бобовые способствуют накоплению азота и снабжают пахотные горизонты кальцием из более глубоких слоёв почвы. Без кальция не образуется достаточно прочный перегной, а без этого нельзя достигнуть образования хорошей структуры почвы. Таким образом, основным звеном травопольного севообо-

рота является посев многолетних трав, после которого следует в течение ряда лет посев зерновых культур, обычно в таком порядке: яровые, пропашные, пар, озимь, а затем травы. После трав опять высеваются яровые. Травы сеются обычно под покров или с яровыми, или с озимыми культурами. Вильямс рекомендует сеять тимофеевку осенью вместе с озимыми, а клевер подсевать весной в этот же посев. В обоих севооборотах травы играют важную роль, но в полевом травы сеются лишь для улучшения структуры почвы, а в кормовом они являются основной целью (получение корма для скота).

Об улучшении структуры почвы можно судить по увеличению процента прочных агрегатов почвы под посевами трав, а также и по увеличению содержания гумуса, приближающим почву из-под трав к целинной степи (см. таблицу).

Количество (в %) прочных агрегатов и перегноя
(по Дмитриеву, 1947 г.)

	% прочных агрегатов размером больше 0,25 *мм*	% перегноя
Люцерна 1-го года пользования	64,4	8,1
Люцерна + пырей нежный 1-го года пользования . .	72,1	8,5
Люцерна + пырей нежный 2-го года пользования .	76,9	8,9
Сложная 5-членная травосмесь 3-го года пользования . .	76,9	9,8
Сложная 5-членная травосмесь 4-го года пользования . .	80,9	9,9
Природная целина, косимая	83,2	9,9

Травопольная система земледелия предполагает кроме травопольных севооборотов применение: удобрений, снегозадержания и культурной вспашки полей. Пахать следует глубоко, на 20—22 *см*, а там, где почва не позволяет этого сделать, на всю глубину пахотного слоя. В основном пахать надо осенью под зябь, применяя предплужник, благодаря которому не разрушается структура почвы.

Кроме того, травопольная система земледелия предусматривает посадку полезащитных лесных насаждений, облесение оврагов и устройство прудов на высоких местах, чтобы не иссушить почву, так как на низких местах это будет способствовать стоку вод. Все эти мероприятия должны полностью уничтожить зависимость человека от стихийных сил природы, давая ему в руки возможность не столько бороться с последствиями засухи, сколько предупреждать её.

О значении лесных полос можно судить по влажности почвы, которая значительно выше среди лесных полос, а в открытой степи — выше в полях травопольного севооборота, чем паропропашного (см. таблицу).

Влажность почвы

	% влажности в пахотном горизонте	% влажности в подпахотном горизонте
Среди лесных полос	35,6	31,3
В открытой степи травопольного севооборота	30,4	28,6
В открытой степи пропашного севооборота	23,3	23,0

О преимуществах травопольного севооборота перед паропропашным можно судить по следующим данным, полученным Таловским госсортучастком (Воронежская область).

В среднем за 12 лет паропропашного периода (1926—1937 гг.) урожай 9,6 *ц/га*.

В среднем за 9 лет (1936—1946 гг.) при наличии травопольного севооборота урожай 20,7 *ц/га*.

В 1893 г. В. В. Докучаев начал по собственному почину насаждать лесные полосы. Работа эта продолжалась до 1897 г. Лесные полосы были заложены Докучаевым в трёх местах. Одно из них в Воронежской степи, около станции Таловой. Место это называется Каменная степь. Сейчас здесь в лесных полосах, насаженных Докучаевым, расположено крупнейшее научное учреждение — Институт земледелия черноземной полосы им. В. В. Докучаева. В этом Институте полностью применена травопольная система земледелия. В результате в засушливый 1946 г., когда лучшие колхозы в открытой степи имели урожай в 3 *ц с га*, Институт земледелия имел урожаи более низкие, чем обычно, но превышающие средние урожаи по району даже в нормальные годы. Средний урожай по району в 1943 г. составлял 11,3 *ц/га*, а в 1946 г. от 0,4 до 3,1 *ц/га*. Институт земледелия им. В. В. Докучаева получил в 1946 г. в условиях всего комплекса травопольной системы земледелия следующие урожаи.

Урожай, полученный Институтом земледелия им. В. В. Докучаева в 1946 г.

Культуры	На полях при полном воздействии лесных полос			На полях при частичном воздействии лесных полос			В открытой степи		
	площадь в *га*	зерна	соломы	площадь в *га*	зерна	соломы	площадь в *га*	зерна	соломы
Все зерновые и бобовые	307,1	11,7	19,9	147,3	7,2	17,2	158,1	6,5	12,4
Озимые хлеба . .	129,6	13,7	24,2	13,0	14,9	35,1	25,6	8,8	19,4
Яровые зерновые	177,5	10,1	16,7	79	5,4	11,5	132,5	6,4	10,2
Зерновые бобовые	—	—	—	59	8,4	21,9	—	—	—
Подсолнечник . .	29,3	21,2	—	—	—	—	24,6	20,4	—

Из приведённой таблицы видно влияние травопольной системы земледелия на урожай. Даже в открытой степи в условиях травопольного севооборота получились хорошие урожаи подсолнечника и были собраны урожаи и других культур. В то же время из этих данных видно, как повышается урожай в резко засушливый год от лесных полос. По любой культуре наибольшие урожаи имеются при полном воздействии лесных полос. Они уже несколько падают при частичном воздействии полос и ещё ниже — в открытой степи.

Из приведённых данных прекрасно видно, какую большую роль играет травопольная система земледелия в социалистическом сельскохозяйственном производстве. Грандиозный Сталинский план преобразования природы изменит облик наших степей, превратит их в цветущий сад и даст возможность независимо от погодных условий всегда получать устойчивые и высокие урожаи.

ПОБЕГ

Понятие о побеге. Расчленение побега. Стебель с прикрепляющимися к нему листьями называется п о б е г о м. Место прикрепления листа к стеблю называется у з л о м, расстояние между соседними узлами — м е ж д о у з л и е м. Расположение листьев на стебле подчиняется определённой закономерности, что приводит к равномерному распределению их на стебле или на ветке так, что листья не отягчают одной какой-либо их стороны. Кроме того, листья располагаются, не затеняя друг друга. У различных растений это достигается различным л и с т о р а с п о л о ж е н и е м. Различают:

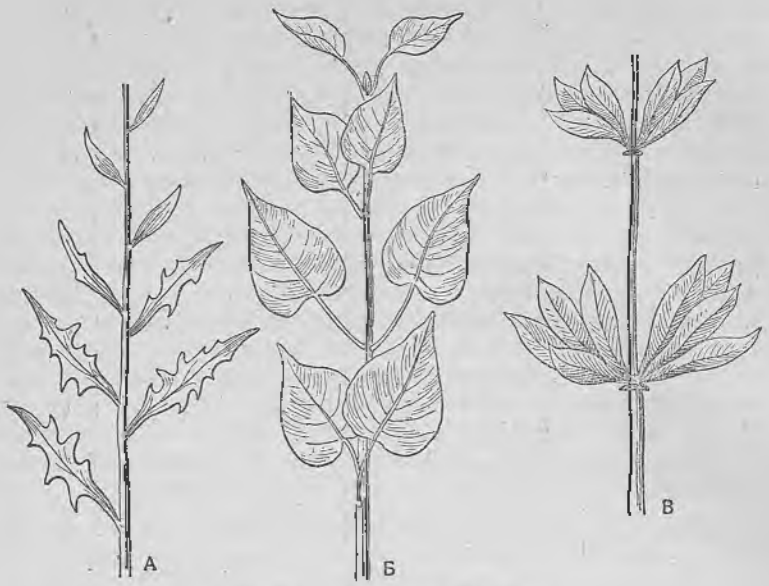


Рис. 67. Листорасположение:
А — очередное (*Lactuca*), *Б* — супротивное (сирень), *В* — мутовчатое (*Asperula*).

1) О ч е р е д н о е, или с п и р а л ь н о е, листорасположение (рис. 67, *А*), при котором листья прикрепляются по одному к узлу. Если соединить линией точки прикрепления листьев, получится спираль. Число листьев на спирали между двумя листьями, расположенными друг над другом, называется л и с т о в ы м ц и к л о м. Например, при одном обороте спирали число листьев может быть равным 3,5 и т. д. Нередко обозначают спиральные листорасположения дробью, где в числителе отмечают число оборотов спирали, а в знаменателе — число листьев в цикле. Например, если на одном обороте спирали данного цикла имеется 3 листа, то листорасположение выразится дробью $^1/_3$; если при 2 оборотах спирали в листовом цикле расположено 5 листьев, то листорасположение равно $^2/_5$ (рис. 68, *А — В*).

Очередное расположение листьев является наиболее распространённым среди цветковых растений.

2) С у п р о т и в н о е листорасположение. В этом случае к каждому узлу прикрепляется по 2 листа, друг против друга. Обычно выше находящаяся пара листьев расположена накрест супротивно в отношении нижних листьев. Таким путём достигается меньшее затенение листьев друг другом (рис. 67, *Б*).

Супротивное листорасположение характерно для многих семейств цветковых растений, например, для *губоцветных*.

3) М у т о в ч а т о е листорасположение, при котором в каждом узле прикрепляется 3 и больше листьев (рис. 67, *В*). Мутовчатое листорасположение встречается сравнительно редко, например, у *олеандра, вороньего глаза*.

Побег или развивается из верхушки материнского побега, или возникает в пазухе листа — в углу между листом и стеблем, к которому лист прикрепляется. Первоначально он представлен в виде п о ч к и.

Почки, их строение и типы. Почка — это укороченный побег со сближенными междоузлиями и тесно придвинутыми друг к другу листьями. По мере развития почки междоузлия удлиняются, и листья таким образом раздвигаются. Почкой заканчиваются верхушки растущего стебля и его разветвлений (в е р х у ш е ч н а я п о ч к а). Почки бывают расположены также в пазухе листа (п а з у ш н ы е п о ч к и).

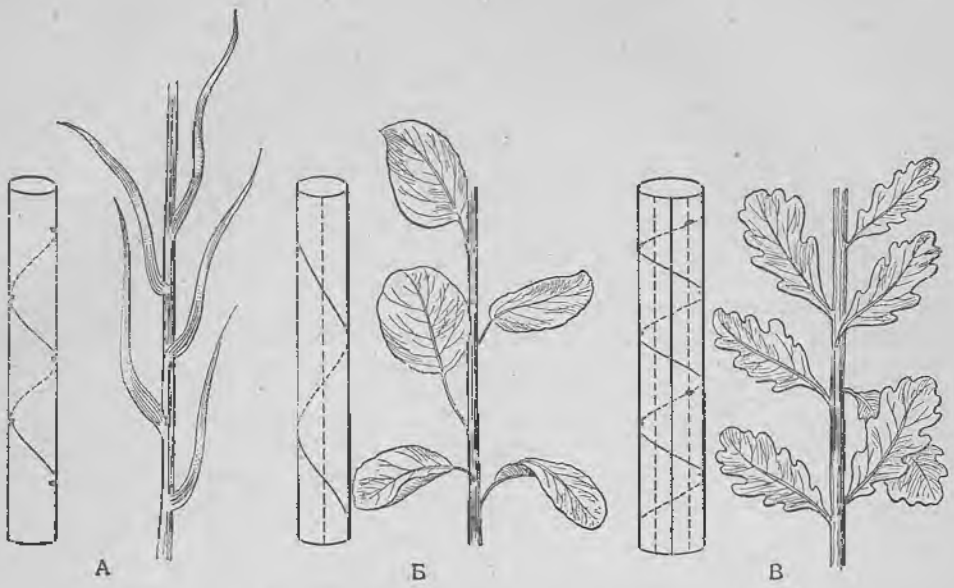


Рис. 68. Очередное листорасположение:

$А-\frac{1}{2}$; $Б-\frac{1}{3}$; $В-\frac{2}{5}$.

На продольном разрезе через почку заметен небольшой конический стержень — стебель, несколько ниже верхушки которого видны небольшие бугорки. Ниже такие бугорки становятся более крупными и ещё ниже имеют вид листочков (рис. 69). Самые наружные крупные листочки налегают черепитчато друг на друга. Они называются почечными чешуйками (рис. 70). Чешуйки эти обыкновенно буроватого цвета и выделяют клейкие смолистые вещества. Плотно смыкаясь, они защищают внутренние части почки от промерзания, от испарения.

Вершина стебелька в почке имеет обычно коническую форму (иногда она плоская или даже вогнутая) и называется конусом нарастания. На вершине его имеется меристематическая ткань, клетки которой делятся определённым образом, образуя ряд слоёв однородных клеток. Из них в дальнейшем формируются листья и ткани стебля.

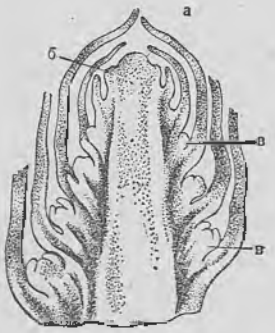


Рис. 69. Верхушка побега:
а — конус нарастания, *б* — бугорки — зачатки листьев, *в* — бугорки — зачатки пазушных почек.



Рис. 70. Зимующие почки бука (*Fagus silvatica*):
а — почечные чешуи.

Ниже конуса нарастания можно видеть два рода бугорков; из одних бугорков развиваются листья, а из других, находящихся в их пазухе, — конусы нарастания новых почек (рис. 69).

Таким образом, листочки залагаются в виде зачаточных бугорков, которые затем, по мере развития, формируются в листья.

Различают почки в е г е т а т и в н ы е, развивающие нормальные листостебельные побеги, и ц в е т о ч н ы е, развивающие цветочные побеги. Почки расположены обычно по одной в пазухе листа, реже по нескольку (у *грецкого ореха*, *сливы*, у некоторых *злаков*), и залагаются очень рано в основании конуса нарастания материнской почки. За время с весны до осени обычно происходит увеличение размеров почки, оформление и разрастание почечных чешуй. По опадении листьев осенью почки становятся хорошо заметными. Эти почки перезимовывают (з и м у ю щ и е п о ч к и), и следующей весной из них развивается побег. У многолетних растений (особенно у деревьев) не все пазушные почки трогаются в рост. Многие из них долгое время остаются в состоянии покоя, ежегодно нарастая у основания вслед за растущим стеблем. Такие почки называются с п я щ и м и (г л а з к и). При определённых условиях (например, при срезании побега над почкой, при поранении, обмерзании ствола) такие спящие почки всей массой трогаются в рост, образуя целую серию молодых побегов. Различают ещё п р и д а т о ч н ы е п о ч к и, образующиеся не в пазухе листьев. Они могут возникать на корне, старых стеблях, листьях (см. ниже — «Вегетативное размножение»). Образование придаточных почек наблюдается часто при срубании деревьев. При развитии их образуется п н ё в а я п о р о с л ь (у *дуба*, *орешника*, *липы* и др.)[1].

Лист, его морфология и анатомия

Части листа. Нормальный лист состоит из п л а с т и н к и, ч е р е ш к а и п р и л и с т н и к о в. У многих растений черешок не развивается, и лист прикрепляется к стеблю основанием своей пластинки. Такие листья называются с и д я ч и м и. У некоторых растений основание листа расширено, образуя в л а г а л и щ е, охватывающее в той или иной степени стебель (рис. 71). Иногда на основании листа развиваются прилистники (большей частью в числе двух). Обычно прилистники имеют небольшие размеры, но иногда сильно разрастаются и превышают размером листовую пластинку, например, у *чины* (рис. 72, *B*). Прилистники обычно свободные, не сросшиеся, но иногда могут срастаться, образуя так называемый р а с т р у б (в нашей флоре у семейства *гречишных* — *гречихи*, *щавеля* и др.) (рис. 73). Внешний вид листа определяется в значительной мере условиями его произрастания. Различная степень освещённости, отсутствие близко расположенных листьев или, наоборот, тесная их скученность определяют часто форму листовой пластинки и степень развития черешка.

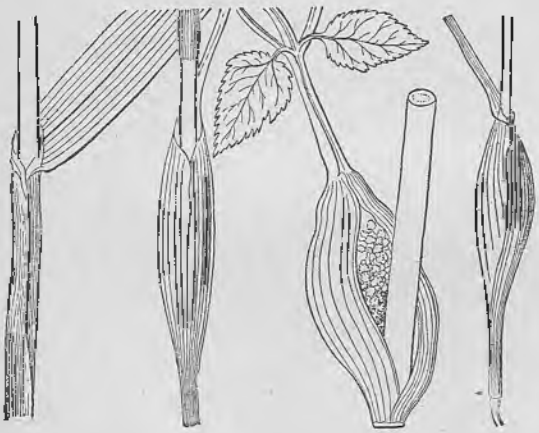


Рис. 71. Различные формы влагалища.

Так, например, молодые листья *плюща*, ещё не затенённые соседними листьями, имеют округлую пластинку. В дальнейшем, при разрастании следующих листьев, затеняющих ранее образовавшиеся, последние становятся пятилопастными.

---

[1] Наряду с придаточными почками побеги пнёвой поросли развиваются и из спящих почек.

Черешок у листьев одного и того же растения имеет различную длину, которая находится в определённом отношении к ширине пластинки. Черешок листа нарастает до тех пор, пока пластинка не расположится так, что листья не будут затенять друг друга. Особенно хорошо это явление заметно у деревьев (у *вяза, клёна* и др.) и носит название листовой мозаики (см. ниже).

Каждое растение имеет определённое соответствие формы, размеров пластинки и длины черешка.

К. А. Тимирязев приводит следующий интересный пример, иллюстрируя его рисунком: конский каштан и клён имеют расположение листьев, изображённое на рисунке 74. Листья расположены так, что не затеняют друг друга, и пространство бесполезно не теряется. Если же мы

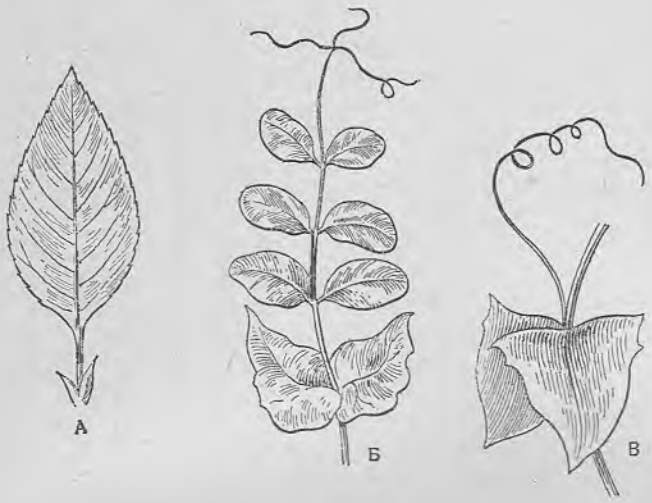


Рис. 72. Прилистники:
А — у спиреи, *Б* — у гороха, *В* — у чины (*Lathyrus aphaca*).

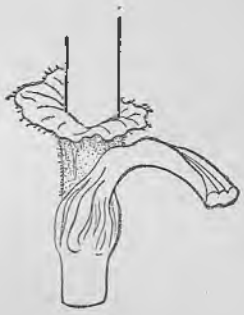


Рис. 73. Раструб при основании листа одного из гречишных.

расположим листья клёна так, как они расположены у каштана, с сохранением их черешков (рис. 75, слева), или заимствуя его черешки (рис. 75, справа), то листья расположатся или с большими просветами, или сильно затеняя друг друга.

Различают листья простые и сложные. Простой лист имеет черешок и одну пластинку и отпадает целиком. Сложный лист на черешке несёт несколько листочков, каждый из которых прикрепляется к главному черешку при помощи особых черешков.

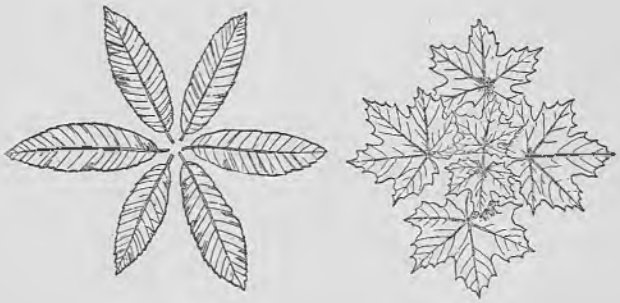


Рис. 74. Листорасположение у конского каштана (слева) и у клёна (справа).

При отмирании сложного листа сначала отпадают листочки, а потом — главный черешок.

Морфология листовой пластинки. Листовые пластинки различных растений чрезвычайно разнообразны по форме, величине, жилкованию и т. д. Эти признаки имеют большое систематическое значение и принимаются во внимание при составлении описания растений (диагноз). В значительной

мере определение растений основывается на признаках морфологического строения пластинки. Эти признаки подробно описываются в каждом определителе растений. Здесь принимается во внимание:

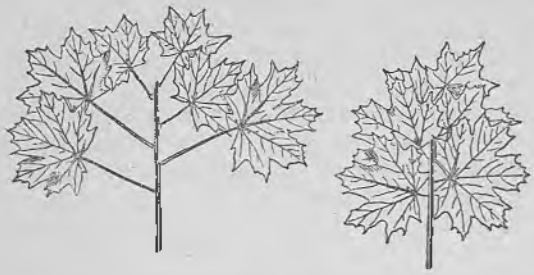


Рис. 75. Листья клёна, расположенные так, как листья каштана (слева): листья клёна с черешками листьев каштана (справа).

I. Форма листовой пластинки. Определяется соотношением длины и ширины её. Всё разнообразие листовой пластинки может быть сведено к нескольким типам. Различают листья: 1) округлые, 2) овальные, 3) продолговатые, 4) линейные, 5) ланцетные (рис. 76). Специально различают также: стреловидный лист (рис. 77, *1*), у которого боковые лопасти в нижней части пластинки расходятся под острым углом к черешку, копьевидный, когда лопасти отходят под прямым или тупым углом (рис. 77, *2*).

II. Характер основания листа. Различают листья: с клиновидным, с округлым, с сердцевидным основанием.

III. Характер верхушки листа. Различают листья: тупые, острые, заострённые, остроконечные.

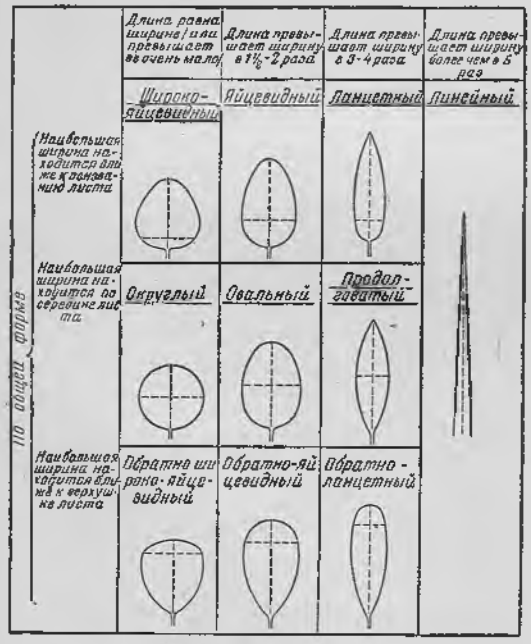


Рис. 76. Различные формы простых листьев (объяснения смотри в тексте).

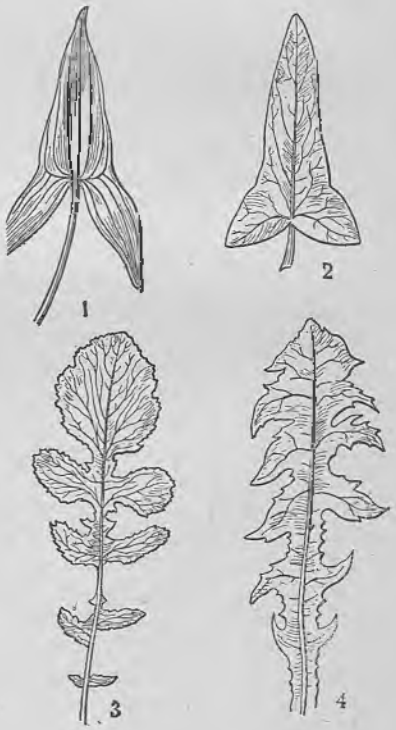


Рис. 77. Листья:
1 — стреловидный (стрелолист); *2* — копьевидный (щавель); *3* — лировидный (сурепка); *4* — струговидный (одуванчик).

IV. Степень рассечённости листовой пластинки. Различают: 1) цельные листья — если вырезы листа по краю не достигают четверти ширины пластинки; 2) лопастные листья —

вырезы достигают $^1/_4$ ширины листовой пластинки; 3) раздельные — вырезы заходят дальше $^1/_4$ ширины пластинки; 4) рассечённые — вырезы

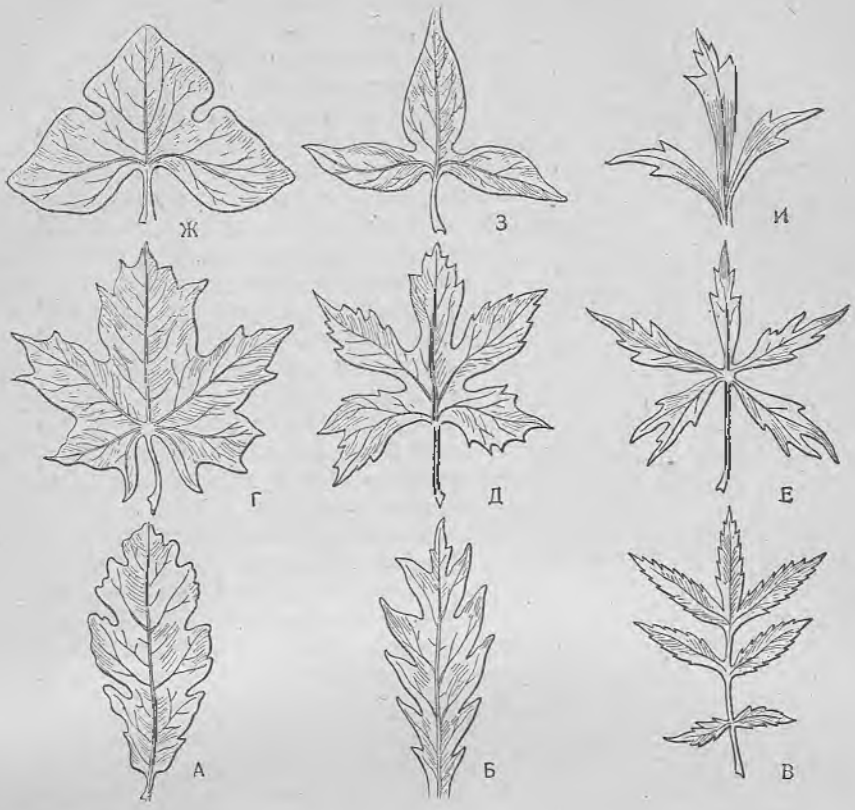


Рис. 78. Классификация листьев по степени рассечения листовой пластинки:
Листья: *А* — перисто-лопастный; *Б* — перисто-раздельный; *В* — перисто-рассечённый; *Г* — пальчато-лопастной; *Д* — пальчато-раздельный; *Е* — пальчато-рассечённый; *Ж* — тройчато-лопастной; *З* — тройчато-раздельный; *И* — тройчато-рассечённый.

доходят до средней жилки или до основания листа. Иногда вырезы располагаются на пластинке в известном порядке — тройчато, перисто,

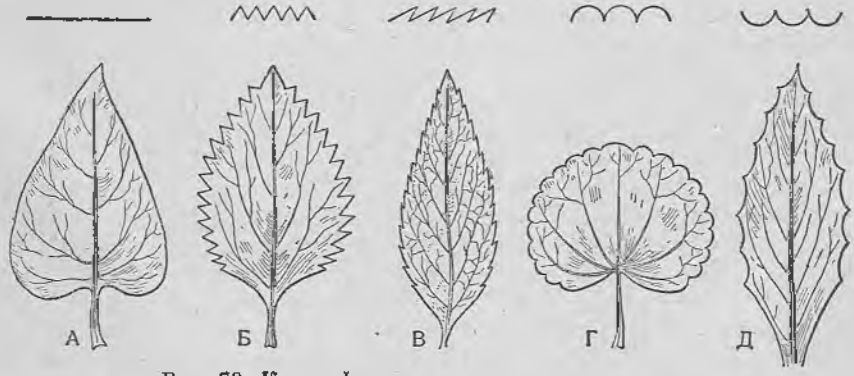


Рис. 79. Классификация листьев по краю листа:
А — пельнокрайний, *Б* — зубчатый, *В* — пильчатый, *Г* — городчатый, *Д* — выемчатый.

пальчато. Соответственно этому различают листья: тройчато-лопастные, -раздельные, -рассечённые, пальчато-

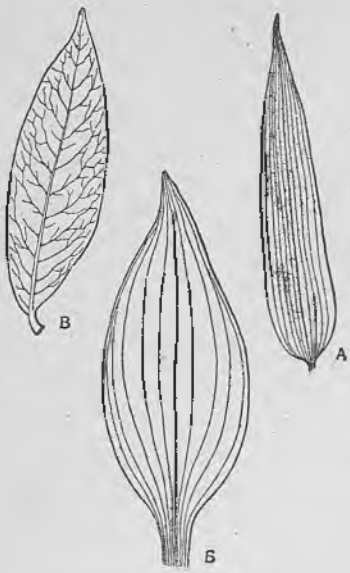


Рис. 80. Жилкование листа:
А — параллельное; *Б* —дуговое; *В* — сетчатое.

или перистолопастные, -раздельные, -рассечённые (рис. 78). Специально выделяют так называемые лировидные листья — перисторассечённые, у которых верхушечная доля значительно крупнее боковых (*сурепка, репа*) (рис. 77, *3*), и струговидные листья (у *одуванчика*) (рис. 77, *4*).

V. Характер края листа. Здесь отмечают цельнокрайние листья; зубчатые — если зубцы по краю острые и имеют более или менее равные стороны; пильчатые — если одна сторона зубца длиннее другой; городчатые — выемки острые и выпуклости тупые; выемчатые — выемки тупые и выпуклости острые (рис. 79, *А—Д*).

VI. Жилкование листьев. В мякоти листа проходят сосудистые пучки, которые называются жилками. Различают жилкование: параллельное, когда в листе имеется несколько равноправных жилок, идущих вдоль листа параллельно (рис. 80, *А*), дуговое (*купена, ландыш*), когда жилки сходятся у основания и у верхушки пластинки (рис. 80, *Б*), сетчатое — в этом случае имеется главная жилка, от которой отходят боковые, более тонкие; при дальнейшем разветвлении образуется целая сетка

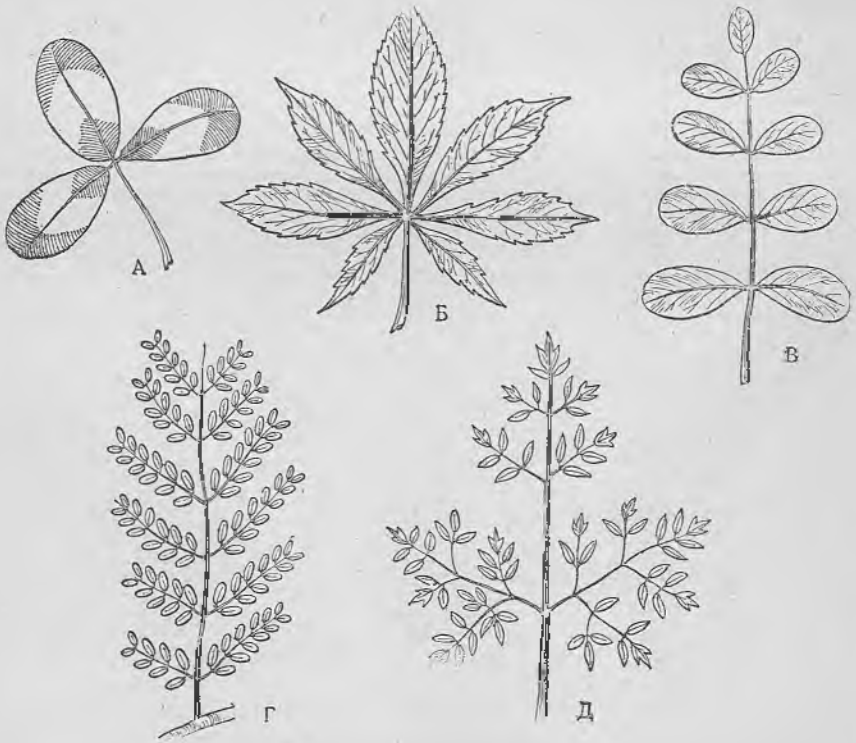


Рис. 81. Сложные листья:
А — тройчато-сложный, *Б* — пальчато-сложный, *В* — перистосложный, *Г* — дважды перистосложный, *Д* — трижды перистосложный.

мелких жилок, различным образом соединяющихся друг с другом (рисунок 80, *В*). Параллельное и дуговое жилкование свойственно преимущественно однодольным растениям. Сетчатое жилкование характерно преимущественно для двудольных.

Сложные листья могут быть тройчатосложными (*клевер, земляника*), пальчатосложными (*конский каштан*), перистосложными (*вика, жёлтая акация*) (рис. 81, *А*, *Б*, *В*).

Зачастую трудно бывает отличить сложные листья от простых — перисто-,пальчато-,тройчаторассечённых. Определённое решение можно принять, лишь проследив характер опадения листа (см. выше). Величина листьев колеблется от нескольких миллиметров до 20 *м* в длину (у некоторых пальм).

Три категории листьев. В нормальном побеге снизу вверх листья несколько отличаются друг от друга. Обычно различают низовые листья, срединные листья и верхушечные листья.

Низовые листья — первые листья побега — имеют обычно форму чешуек; нередко лишены пластинки, представлены одним влагалищем. Сюда относятся почечные чешуйки, чешуи луковиц и т. д. Своеобразными низовыми листьями являются семядоли, первые листочки зародыша (у однодольных — в числе одной, у двудольных — двух). У некоторых растений (*хвойные*) их может быть несколько. Они очень разнообразны у различных растений, нередко выполняют особые функции, в связи с чем сильно отличаются от нормальных листьев (см. ниже «Семя»).

Срединные листья являются типичными для данного растения. В них происходит основной процесс фотосинтеза. Они обычно состоят из пластинки, черешка и влагалища. При описании растений основываются главным образом на срединных листьях.

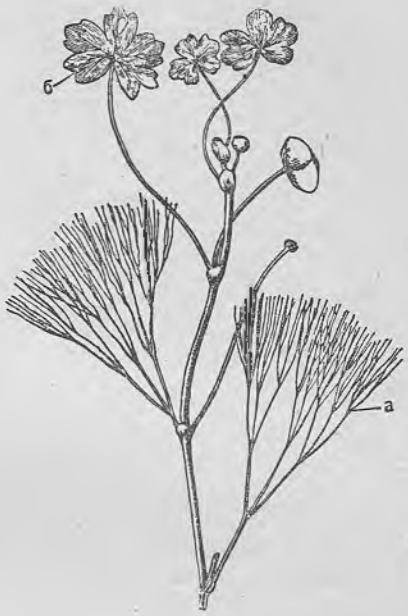


Рис. 82. Гетерофиллия у водного лютика (*Ranunculus aquaticus*):
а — подводные листья; *б* — надводные листья.

Верхушечные листья обычно имеют более мелкие размеры, более простой формы и нередко окрашены в различные цвета (кроющие листья цветков и соцветий, прицветники и т. д.).

Срединные листья многих растений на одном побеге могут резко различаться. Обычно это имеет место при расположении различных частей побега в различных условиях. Например, у водных растений в подводной части побега листья рассечены, а в надводной части — с нормальной плоской пластинкой. Такое явление носит название гетерофиллии (разнолистность) (рис. 82). У многих растений разную форму имеют листья на старых и новых побегах (у *эвкалиптов*), на побегах прямых и стелющихся (у *плюща*).

Анатомическое строение листа. Пластинка нормально двухстороннего (билатерального) листа, у которого верхняя сторона отличается от нижней, имеет следующее микроскопическое строение (рис. 83, *а—ж*). На верхней и нижней стороне лист покрыт эпидермисом (кожицей). Внутри расположена паренхимная ткань, называемая мезофиллом (мякотью) листа. В верхней части мезофилл составлен удлинёнными столбовидными, плотно придвинутыми друг к другу клетками. Эта ткань называется палисадной (столбчатой) паренхимой. В нижней половине

листа мезофилл составлен из округлых, рыхло соединённых клеток, между которыми имеются крупные воздушные полости — межклетники. Эта ткань называется губчатой паренхимой. На границе палисадной и губчатой паренхимы проходят сосудисто-волокнистые пучки — жилки. При наличии мощной средней жилки на поперечном разрезе она выделяется более крупными размерами. По сторонам от неё расположены более мелкие жилки. Сосудистые пучки окружены механическими волокнами. Кроме того, иногда в мезофилле можно найти отдельные склереиды.

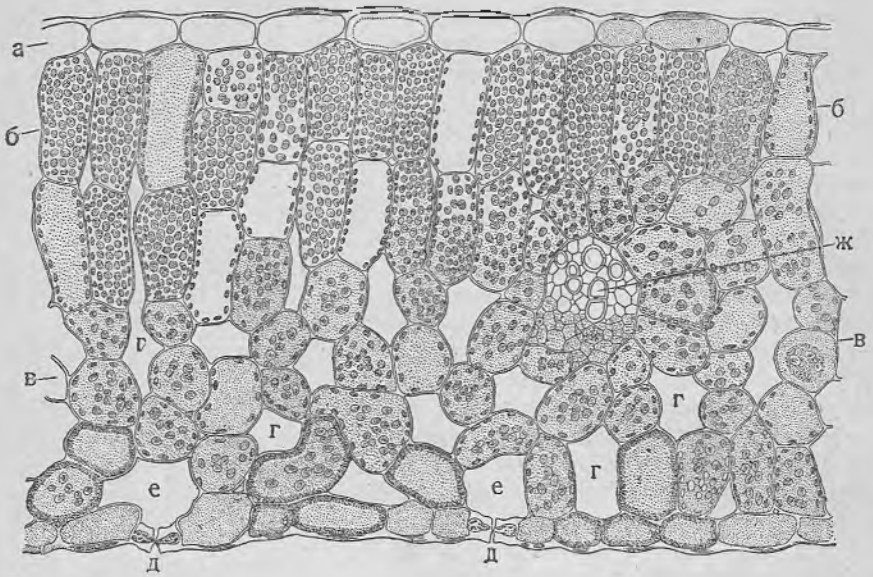


Рис. 83. Поперечный разрез листа свёклы (*Beta vulgaris*):

а — эпидермис, *б* — палисадная паренхима, *в* — губчатая паренхима, *г* — межклетные ходы, *д* — устьица, *е* — дыхательная полость, *ж* — боковая мелкая жилка.

У большинства растений эпидермис однослойный и состоит из одинаковых клеток, плотно соединённых друг с другом, без межклетников. Оболочки клеток тонкие на внутренних и радиальных стенках и утолщённые на наружной стороне. Самый наружный слой этих утолщённых стенок сливается в сплошную плёнку — кутикулу, которая таким образом покрывает всю поверхность листа. Кутикула, непроницаемая для воды и газов, хорошо защищает лист от испарения. У некоторых растений верхняя оболочка клеток эпидермиса пропитывается различными минеральными веществами, придающими ей большую прочность (например, у *хвоща* или у злаков — кремнезёмом). Иногда происходит отложение воскового налёта на поверхности эпидермиса (обычно это тонкая плёнка, — у восковой пальмы *Ceroxylon* слой воска достигает 5 *см* в толщину). Клетки эпидермиса живые, имеют протоплазму, ядро. В клеточном соке содержатся различные пигменты — главным образом фиолетовый, синий. Хлорофилловых зёрен обычно не бывает. Они имеются в клетках кожицы водных растений, а также у растений тенистых мест (например, у *лесных папоротников*). По мере роста органа клетки эпидермиса делятся; разрастаясь, они растягиваются, следуя за ростом листа. У некоторых растений имеется многослойный эпидермис (например, в листе *фикуса*). В этом случае внутренние слои его составлены широкими клетками, в которых запасается вода. Они называются гиподермой (подкожицей).

Мезофилл является ассимилирующей тканью. Здесь именно происходит фотосинтез — образование крахмала из воды и углекислого газа.

В клетках мезофилла имеется большое количество хлорофилловых зёрен. Клетки его живые, имеют тонкую оболочку, постенную протоплазму, ядро.

Палисадная паренхима имеет в своих клетках больше хлорофилловых зёрен, чем губчатая, в связи с чем верхний слой листа имеет более интенсивную зелёную окраску. Хлорофилловые зёрна расположены обычно вдоль продольных стенок столбчатых клеток, в постенном слое протоплазмы. Благодаря этому свет, проникая в клетку, распределяется по всей её полости равномерно, освещая все хлорофилловые зёрна. В зависимости от интенсивности солнечного освещения и направления световых лучей хлорофилловые зёрна могут перемещаться внутри клеток (при ярком освещении они перемещаются на поперечные стенки столбчатых клеток, так как яркий свет разрушает хлорофилл) (рис. 84). В палисадной ткани процесс фотосинтеза протекает наиболее интенсивно.

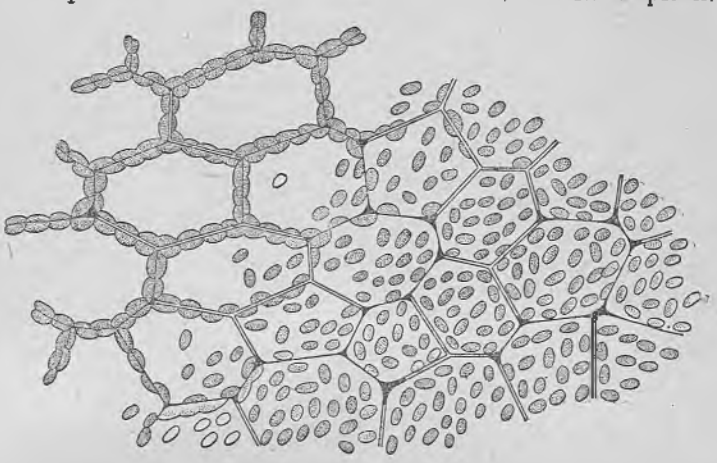


Рис. 84. Перемещение хлорофилловых зёрен (слева — при ярком освещении, справа — при рассеянном свете).

Губчатая ткань состоит из округлых клеток. По межклетникам свободно проникает воздух, попадающий в лист через устьица, расположенные на нижней стороне листа. В клетках губчатой ткани меньше хлорофилловых зёрен, и процесс фотосинтеза здесь менее интенсивен. В верхней части губчатая ткань переходит в так называемые собирающие клетки, имеющие несколько угловатую форму. Их назначение сводится к восприятию ассимилятов от палисадных клеток и передаче их в ситовидные трубки пучков (жилок). Сосудистые пучки (жилки), за редким исключением, не имеют камбия, всегда коллатеральные. Ксилема всегда расположена сверху, флоэма — снизу. Кроме доставки воды и отвода ассимилятов, жилки выполняют функцию механической опоры листа. Вокруг жилок развивается пучок механических клеток с утолщёнными стенками. Иногда над жилками или под ними формируется также колленхима. По мере следования от основания листа к его вершине жилки разветвляются, измельчаются и изменяют структуру. Сначала выпадают механические элементы, затем флоэмная часть, наконец, сосуды (трахеи), и в окончаниях мельчайших разветвлений остаются только трахеиды. Вдоль этих трахеид и их групп, примыкая к ним по бокам, расположены вытянутые паренхимные клетки (между столбчатой и губчатой тканью).

Нижний эпидермис имеет то же строение, что и верхний, но здесь клетки его прерываются щелевидными отверстиями — устьицами, через которые происходит газообмен с наружной средой. Строение и деятельность устьиц освещены выше на стр. 45 (раздел «Ткани»).

Строение черешка повторяет строение стебля. Из стебля группа сосудистых пучков направляется в черешок. В средней его части пучки расположены полукругом. Центральный пучок (средняя жилка пластинки) более крупный. Ближе к основанию черешка и к пластинке сосудистые пучки расположены в одной плоскости. В зависимости от условий роста, освещения,

расположение тканей листа и степень их развития подвергается большим изменениям.

Анатомическое строение листьев при разных условиях. Листья, выросшие в условиях яркого солнечного освещения (с в е т о в ы е листья), имеют резко дифференцированный на столбчатую и губчатую паренхиму мезофилл. Наружные стенки клеток эпидермиса сильно утолщены. Наоборот, у листьев растений, выросших в затенении (т е н е в ы е листья), мезофилл слабо дифференцирован, почти нет столбчатой паренхимы, наружные стенки клеток эпидермиса тонкие (рис. 85). У растений, имеющих вертикально расположенные листья и, следовательно, равномерно освещаемые, палисадная ткань развита с обеих сторон листа (*ирис, нарцисс*).

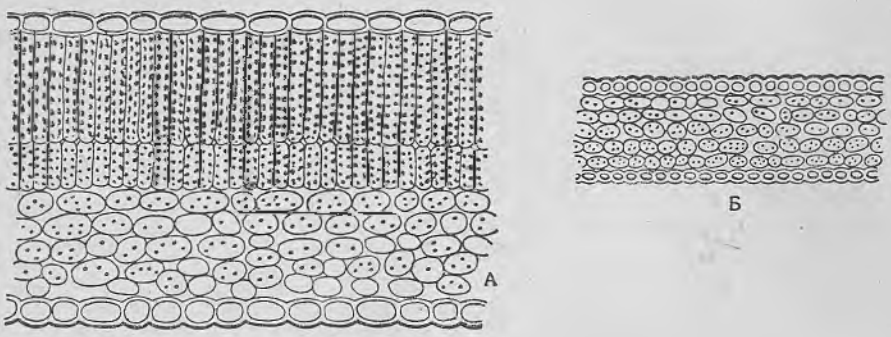


Рис. 85. Поперечный разрез листа бузины:
А — выросшего при ярком освещении, *Б* — выросшего в тени (схема).

Плавающие на поверхности воды листья водяных растений (*кувшинки, кубышки, водокрас*) несут устьица на верхней стороне пластинки.

К с е р о м о р ф и з м. Листья растений, выросших в условиях недостатка влаги, имеют приспособления к уменьшению испарения и нередко сильно изменяют внешний вид — приобретают к с е р о м о р ф н у ю с т р у к т у р у. Приспособления эти чрезвычайно разнообразны; перечислим некоторые из них:

1) Р е д у к ц и я л и с т о в о й п о в е р х н о с т и. Листья сильно уменьшаются в размерах или же превращаются (метаморфизируются — см. ниже) в колючки, чешуйки (*кактусы, молочаи* и др.). Функция ассимиляции переходит тогда к стеблю. 2) М о щ н о е р а з в и т и е к у т и к у л ы. 3) Г л у б о к о е п о г р у ж е н и е у с т ь и ц в ткань листа. 4) С в ё р т ы в а н и е п л а с т и н к и л и с т а вдоль так, что устьица оказываются защищёнными от непосредственного нагревания солнечными лучами. 5) Р а з в и т и е в о с к о в о г о н а л ё т а на клетках эпидермиса. 6) Р а з в и т и е м о щ н о г о п о к р о в а и з в о л о с к о в, создающих особую атмосферу у пластинки листа, и т. д. Более подробные сведения и иллюстрации см. в разделе «Экология» (стр. 458).

Продолжительность жизни листьев. В условиях умеренной зоны листья большинства растений развиваются в течение одного вегетационного периода. Однако и здесь имеются листья с более продолжительным существованием. Так, листья *сосны* (хвоя) живут 2 года, хвоя *ели* — до 12 лет. Анатомическое строение хвои имеет некоторые специфические особенности. Она явно ксероморфного строения. Эпидермис составлен мелкими, тесно сомкнутыми клетками, имеющими утолщённые верхние стенки. Под эпидермисом располагается в несколько слоёв механическая ткань (склеренхима). Устьица (нормального строения) погружены довольно глубоко в ткань листа. Мезофилл представлен своеобразными клетками со складчатыми стенками (с к л а д ч а т а я п а р е н х и м а). Складки заходят глубоко в полость клеток. При расположе-

нии хлорофилловых зёрен вдоль стенок клеток достигается таким образом увеличение ассимилирующей поверхности хвои. Сосудистые пучки расположены в центре двумя группами. Центральная часть отделяется от столбчатой паренхимы хорошо выраженной эндодермой. Ткань листа пронизана смоляными ходами (рис. 86). У вечнозелёных растений тропических стран листья имеют продолжительность жизни от 1 до 15 лет. Сбрасываются они, однако, не все сразу, что и выражается в виде «вечнозелёности» этих растений.

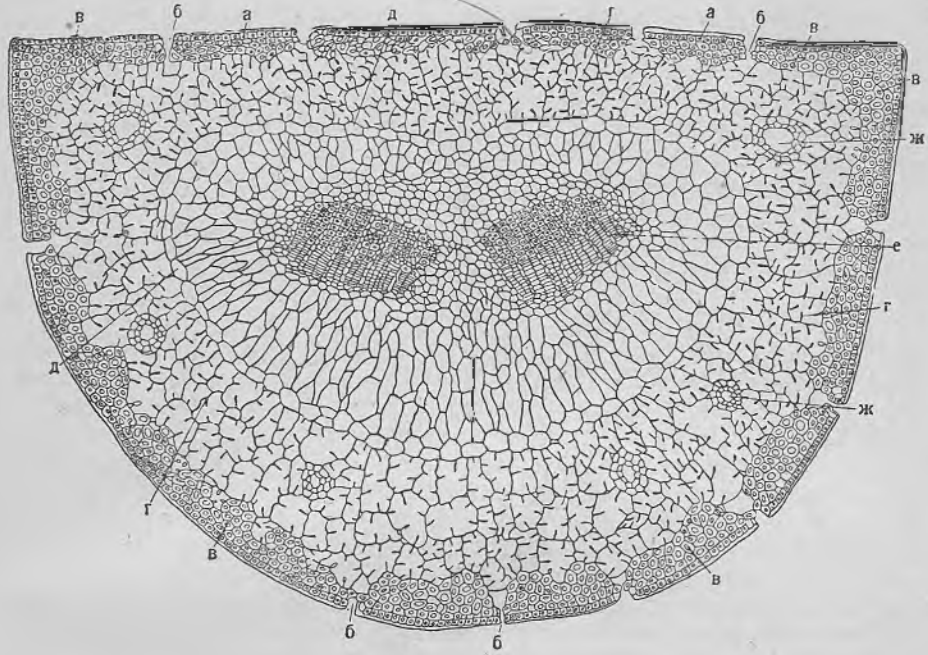


Рис. 86. Поперечный разрез хвои сосны (*Pinus*):

а — эпидермис; *б* — устьица; *в* — склеренхима; *г* — складчатая паренхима; *д* — эндодерма; *е* — сосудистый пучок; *жс* — смоляной ход.

Листопад. Явление массового опадения листвы на холодное время года (умеренные зоны) или на жаркое сухое время (в тропических и субтропических странах) носит название листопада. Листопад является биологическим приспособлением растений к защите от испарения. При сохранении листвы на сухое время года растения подвергались бы опасности непосредственного иссушения (физическая сухость). Наличие листвы в холодное время года, когда корни, расположенные в скованной морозом почве, не в состоянии подавать в растение достаточное количество влаги, тоже вело бы к иссушению растения (физиологическая сухость). При замерзании воды в тканях листа происходит отнятие воды у протоплазмы, что приводит к свёртыванию (коагуляции) её и потере ею жизненных свойств. Сбрасывая листву, растение предохраняется от высыхания. Несомненно, процесс выработки листопадных форм протекал в течение длительного периода исторического развития растений. Естественный отбор закреплял формы, сбрасывающие листву на неблагоприятное время года. Растения, таким образом, вырабатывают определённый ритм развития, соответствующий их климатической обстановке (подробнее см. раздел «Экология»). Подготовка к сбрасыванию листьев начинается в растении задолго до наступления неблагоприятных условий. При ослаблении интенсивности жизненных процессов, ближе к осени, наблюдается разрушение пигментов. Первым разрушается хлорофилл. Каротин

и ксантофилл, как более стойкие, сохраняются дольше. Постепенность разрушения пигментов и является причиной осенней окраски листьев. При основании листа паренхимные клетки черешка начинают усиленно делиться, образуя так называемый разъединяющий слой. Клетки этого слоя постепенно округляются, между ними возникают большие межклетники, что ведёт, наконец, к полному разъединению клеток. Тогда под тяжестью пластинки лист обрывается и отпадает. Ранка затягивается пробкой. Место прикрепления листа к стеблю после его опадения называют листовым рубцом. Следы сосудистых пучков, шедших из стебля в лист, обычно заметны и называются перерезами листовых следов. Форма, размеры листового рубца, число и порядок расположения листовых следов характерны для различных родов и видов растения, на чём основано определение деревьев и кустарников в безлистном состоянии (рис. 87).

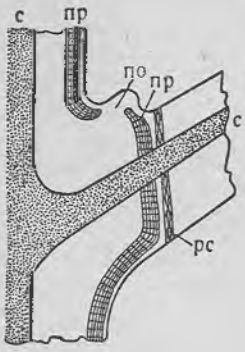


Рис. 87. Схематический продольный разрез через основание черешка тополя перед опадением листа:

с — сосудистая ткань листа и стебля; *пр* — пробка; *рс* — разъединяющий слой; *по* — почка.



Рис. 88. Колючки листового происхождения у барбариса (*Berberis vulgaris*).



Рис. 89. Молодое растение *Acacia macradenia*.

Внизу двоякоперистые листья с обычными черешками и уменьшенными пластинками. Вверху — листья, состоящие из одних черешков, принявших форму и функцию пластинок (филлодии).

Метаморфозы листьев. В связи с особыми условиями жизненной обстановки (приспособление к уменьшению испарения, особые способы питания и т. д.) наблюдаются нередко метаморфозы (превращения) листьев. Приведём некоторые примеры.

У растений, выросших в засушливых условиях, мы отмечали выше редукцию листовых пластинок, доходящую нередко до полной потери ими основной своей функции — фотосинтеза. В этом отношении особенно интересны *кактусы*, характерные растения пустынь Северной и Центральной Америки. Листья их превращены в колючки. В центральных районах Мексики осадки не выпадают в течение 6—8 месяцев. Уменьшение испаряющей поверхности вследствие редукции листьев, таким образом, является хорошим приспособлением к засушливым условиям. Некоторые кактусы, например, виды рода *Peireskia*, распространённого в более влажных условиях, имеют нормальные листья, но наряду с ними и листья, превращённые в колючки. Доказа-

тельства листовой природы колючки можно получить экспериментально, поместив растение во влажные условия. Тогда вместо колючек вырастают нормальные листья. Колючки *барбариса* также являются метаморфизированными листьями. Это доказывается и тем, что в пазухе таких многораздельных колючек помещаются укороченные побеги, несущие пучки нормальных листьев (рис. 88).

У многих растений, питающихся за счёт готовых органических соединений (гетеротрофные организмы в отличие от фотосинтезирующих — автотрофных), наблюдается потеря хлорофилла и сильная редукция листовой пластинки. Например, у *заразихи* (*Orobanche*), *повилики* (*Cuscuta*) листья превращены в небольшие бесцветные чешуи. Особенно интересны метаморфозы листьев у насекомоядных растений (см. раздел «Экология»). У многих растений со слабым стеблем листья превращаются в усики, при помощи которых растения цепляются за окружающие предметы, поддерживая своё тело в вертикальном положении, например, листья *гороха*, *вики* и др. (рис. 72).

У многих австралийских *акаций* (*Acacia*) вместо свойственных этому роду сложных перистых листьев развиваются плоские листовидные образования, которые с первого взгляда можно признать за листья. Однако при прорастании семени у растения возникают нормальные перистые листья. У последующих листьев наблюдается уплощение черешка и меньшее развитие листовой пластинки. Наконец, листья, возникающие ещё позднее, совсем не образуют пластинки. Уплощённые черешки, принявшие форму листа и функционирующие как листья, называются филлодиями (рис. 89). Этим достигается: а) уменьшение листовой поверхности, б) уменьшение числа устьиц, которых на черешке меньше, чем на пластинках. Такие филлодийные акации произрастают в засушливых областях Австралии.

Развитие листа. Лист закладывается на верхушке побега в конусе нарастания экзогенно, в виде бугорка — группы возвышающихся клеток. По мере разрастания бугорка он дифференцируется на основание и верхнюю часть. Из основания, если оно дальше развивается, возникают влагалище и прилистники. Из верхушечной части бугорка возникают пластинка и черешок. Самой старой частью листа является верхушка; пластинка и черешок формируются последними. Нарастание черешка идёт обычно за счёт вставочной (интеркалярной) меристемы. Если последняя не закладывается, развивается сидячий, бесчерешковый лист.

Фотосинтез растений

Развитие учения о фотосинтезе. Основной функцией листа является едва ли не самый замечательный процесс, происходящий на нашей планете в органическом мире, а именно — процесс фотосинтеза. Под фотосинтезом понимается усвоение растением углекислого газа из атмосферы и образование из него и воды органического вещества (углеводов) под влиянием солнечной энергии. Энергия солнечного луча, перехваченного зелёным растением, становится энергией тех органических соединений, которые образуются в этом поистине удивительном процессе. Впервые с фотосинтезом учёные столкнулись в XVIII в. Ломоносов был первым, кто начал понимать великую роль зелёного растения на нашей планете, но не успел экспериментально доказать свои мысли. Английский химик Пристли, открывший кислород, заинтересовавшись судьбой этого газа, произвёл свой знаменитый опыт с мышью и веткой зелёного растения. В его опытах мышь погибала под стеклянным колпаком, но оставалась живой, если с ней вместе помещалась ветка зелёного растения (мяты). Отсюда Пристли сделал вывод о том, что зелёные растения исправляют испорченный дыханием животных

воздух. Пристли неверно понял процесс фотосинтеза как процесс дыхания растений и не сумел установить условия, при которых он идёт. Последнее удалось Ингенхузу и Сенебье, которые установили, что процесс идёт только на свету в зелёных частях растений. Сенебье рассматривал процесс фотосинтеза как процесс питания, а не дыхания растений.

Начиная с 70-х годов прошлого столетия, после появления блестящих работ К. А. Тимирязева, наиболее крупные успехи в области фотосинтеза были получены в России. Работами русских учёных Пуриевича, Цвета, Ивановского, Рихтера, Любименко, Крашенинникова, Л. А. Иванова, Костычева, Гайдукова и др. были изучены многие стороны этого процесса.

Суммарная формула фотосинтеза. Суммарная формула фотосинтеза изображается следующим образом:

$$6CO_2 + 5H_2O = \underset{\text{крахмал}}{C_6H_{10}O_5} + 6O_2 - 674 \text{ } кал.$$

Как видно из приведённой формулы, в процессе фотосинтеза из углекислого газа и воды образуется крахмал и выделяется свободный кислород. Образование крахмала идёт в зелёных пластидах—хлоропластах. Здесь, внутри маленького хлорофиллового зерна и создаётся органическое вещество — крахмал. У некоторых растений крахмала вообще не образуется, а возникает близкое к нему вещество — сахар, как, например, у обыкновенного лука. В этом случае формулу фотосинтеза можно уже написать следующим образом:

$$6CO_2 + 6H_2O = C_6H_{12}O_6 + 6O_2 - 674 \text{ } кал.$$

Убедиться в том, что в процессе фотосинтеза крахмал образуется в хлоропластах, очень легко. Для этого нужно взять любое растение, растворить хлоралгидратом белковую основу хлоропласта и окрасить имеющийся крахмал в синий цвет раствором иода в иодистом калии. На том месте, где были хлоропласты, будут видны мелкие синие зёрнышки крахмала. Если взять растение, специально выдержанное в темноте, то реакция на крахмал не происходит. Таким образом, крахмал действительно образуется на свету и только в зелёных хлоропластах.

Хлоропласты как орган фотосинтеза. Хлоропласты являются теми специальными органами или органоидами клетки, где осуществляется процесс фотосинтеза. Хлоропласты представляют собой живые образования клетки, состоящие из протоплазмы, характеризующейся очень высоким содержанием липоидов. Форма хлоропластов у большинства зелёных растений эллиптическая, хотя у некоторых водорослей хлоропласты, называемые в этом случае хроматофорами, имеют форму спиральных лент, звёзд или пластинок (рис. 14). Форма хлоропластов в виде эллиптических зёрен оказалась наиболее целесообразной и закрепилась в растительном мире. Повидимому только в водной среде, где растению не грозит значительный перегрев содержимого клеток, могли сохраниться и другие формы зелёных пластид. Представим себе, что у наземного растения имелся бы большой пластинчатый хроматофор. Совершенно ясно, что подобный хроматофор не мог бы так легко, как это происходит с хлоропластами, занять в отношении света профильное положение. У высших растений хлоропласты при сильном освещении ориентируются к свету таким образом, чтобы он падал не на каждый отдельный хлоропласт, а освещал бы их в профиль. При этом, конечно, возможность перегрева сильно уменьшается. Хлоропласты перемещаются в клетке движущейся плазмой, но обладают способностью и к самостоятельному, активному, хотя и очень медленному перемещению. Число хлоропластов увеличивается в клетках делением, происходящим путём простого их перешнуровывания.

Хотя процесс фотосинтеза происходит внутри хлоропласта, однако нельзя считать, что в этом процессе не участвует вся клетка. Изолированные хлоропласты, правда, способны выделять на свету кислород, но не могут

синтезировать крахмал или сахар. Без плазмы не идёт образование органического вещества, а без ядра не идёт растворение крахмала и превращение его в сахар и отток его от хлоропластов в другие части растения. И. И. Герасимов ещё в 1902 г. сделал такой замечательный опыт. Он воздействовал на делящуюся водоросль спирогиру низкой температурой (около 0° С в течение 30 минут или одного часа) или эфиром. Деление такой клетки шло ненормально, и в результате образовалась одна клетка с двойным количеством ядерного вещества, а другая — совсем без ядра. В безъядерной клетке процесс фотосинтеза шёл, но затем останавливался, так как не происходило растворения крахмала в хроматофоре.

Из изложенных фактов следует, что процесс фотосинтеза происходит в хлоропластах, но осуществляется всеми частями растительной клетки — протоплазмой, ядром и хлоропластами. Зелёный цвет хлоропластов и способность их к фотосинтезу зависят от наличия зелёного пигмента хлорофилла.

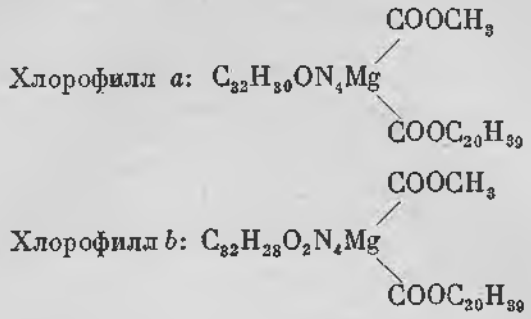
Хлорофилл. Ч. Дарвин в личной беседе с К. А. Тимирязевым сказал, что хлорофилл является самым интересным органическим веществом на земной поверхности. Хлорофилл находится не во всей пластиде, а в особых её частях, гранулах. Таким образом, только часть зелёной пластиды содержит хлорофилл. Большой интерес представляет вопрос о том, в каком состоянии находится хлорофилл в хлоропласте. Как это впервые показал Любименко, хлорофилл находится в химической связи с белками хлоропласта.

Оптические свойства хлорофилла. Обратимся к изучению оптических свойств хлорофилла. Хлорофилл легко извлекается из растения этиловым спиртом. Вытяжка хлорофилла в проходящем свете изумрудно-зелёная, а в отражённом она кажется вишнёвокрасной. Зависит это от свойства хлорофилла давать явление флуоресценции. При флуоресценции свет отражается с изменённой длиной волны. Способностью флуоресцировать отличается ряд фотохимически активных веществ, к которым относится и хлорофилл. Спиртовая вытяжка хлорофилла содержит его в молекулярном растворе. Этот раствор очень неустойчив и легко разрушается на свету. Стоит, однако, к спиртовому раствору хлорофилла прилить немного воды, чтобы получился коллоидальный непрозрачный раствор, не способный флуоресцировать.

В спиртовой вытяжке имеется не один пигмент, а несколько. Это легко показать следующим образом. К спиртовой вытяжке нужно прибавить две или три капли воды и прилить бензину, а затем встряхнуть пробирку, чтобы образовалось два слоя. Более лёгкий по удельному весу бензиновый слой будет зелёного цвета, а нижний, спиртовый — жёлтого. В нём содержится жёлтый пигмент ксантофилл, относящийся к непредельным углеводородам. Формула его $C_{40}H_{56}O_2$. В бензиновом слое будет содержаться не один, а три пигмента: два хлорофилла и жёлтый пигмент каротин, имеющий близкий к ксантофиллу состав $C_{40}H_{56}$. Наличие двух хлорофиллов, *a* и *b*, доказал русский учёный Цвет, разработавший хроматографический метод, имеющий исключительное значение в органической химии. Метод этот в кратких чертах сводится к следующему. Берут химически чистый порошок мела или сахарной пудры и через столбик с этим адсорбентом (поглотителем) пропускают окрашенный раствор, в котором предполагается наличие нескольких веществ. Разные вещества поглощаются адсорбентом неодинаково. Поэтому в столбике образуются несколько слоёв различной окраски. Разрезая столбик с адсорбентом на отдельные куски с различной окраской, приливают к ним растворитель и получают вещество уже в чистом от других примесей виде. Обычно эту операцию по очищению веществ друг от друга повторяют несколько раз. Пропуская спиртовую вытяжку хлорофилла через столбик адсорбента, Цвет обнаружил, что имеются два хлорофилла, различных по своей окраске. Один из них сине-зелёного, а другой зелёного цвета.

Впоследствии было обнаружено, что и химический состав их различен.

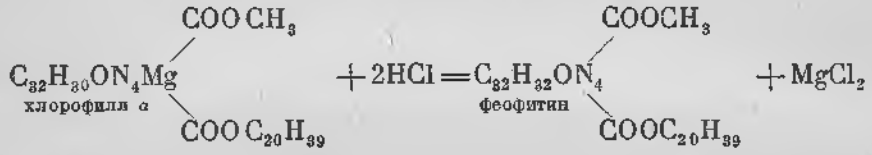
Химический состав хлорофилла. По своему химическому составу хлорофилл представляет сложный эфир дикарбоновой кислоты хлорофиллина.



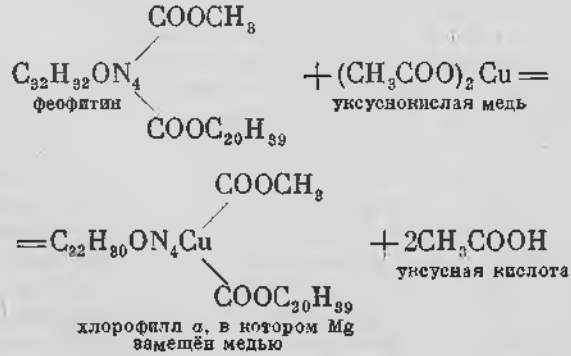
Как видно из вышеприведённых формул, хлорофилл *a* отличается от хлорофилла *b* только наличием двух лишних атомов водорода и отсутствием одного атома кислорода.

Нетрудно видеть, что центральное место в молекуле хлорофилла занимает металл магний; в одном из карбоксилов имеется остаток метилового спирта CH_3, а в другом остаток спирта фитола — $C_{20}H_{39}$, т. е. имеется сочетание, характерное для сложных эфиров.

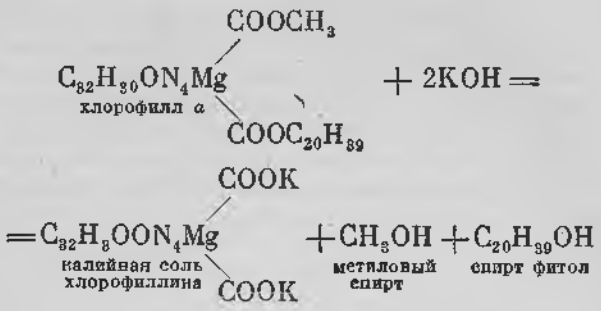
Наличие магния обнаруживается легко. Если подействовать на спиртовую вытяжку хлорофилла слабым раствором соляной или какой-нибудь другой кислоты, то магний отщепляется. При этом произойдёт изменение окраски — вытяжка приобретает жёлтобурый оттенок. Хлорофилл без магния получил название ф е о ф и т и н а.



В молекулу феофитина легко ввести обратно какой-нибудь металл и восстановить металлорганическую связь. Для этого к раствору феофитина прибавляют уксуснокислой меди или уксуснокислого цинка и нагревают. Цинк или медь входят в молекулу хлорофилла и вытяжка становится опять зелёного цвета.



Наличие спиртовых групп можно доказать реакцией отделения их действием щёлочи. При этом зелёная окраска хлорофилла не исчезает.



При этой реакции омыления получается калийная соль хлорофиллина и два спирта: метиловый спирт и фитол.

Перейдём к знакомству со спектром поглощения хлорофилла. Если поставить за плоскими кюветами со спиртовым раствором хлорофилла спектроскоп, то можно увидеть, что поглотились почти все красные лучи и сине-фиолетовые (рис. 91). В концентрированных растворах хлорофилла почти нацело поглощаются красные и синие лучи, и почти без изменения проходят и отражаются зелёные лучи, от чего и зависит зелёная окраска хлорофилла и зелёного листа, дополнительная к поглощаемым красным лучам. В разбавленных растворах имеется шесть полос поглощения и концевое поглощение фиолетовых лучей (рис. 90). В наибольшем количестве поглощаются красные лучи между фраунгоферовыми линиями B и C. Влево от линии B часть красных лучей хлорофиллом не поглощается.

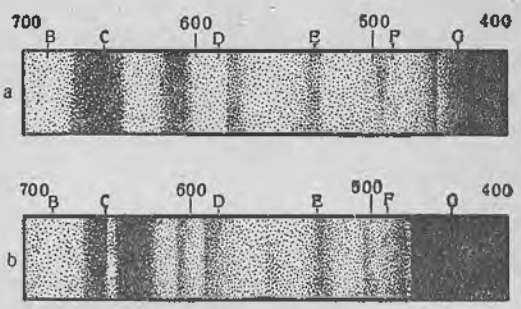


Рис. 90. Спектр поглощения хлорофилла *a* (вверху) и хлорофилла *b* (внизу).

Спектры поглощения каротина и ксантофилла очень близки друг к другу. Они характеризуются двумя полосами поглощения в сине-фиолетовой части.

Образование хлорофилла в растениях. Для образования хлорофилла в растении необходимы следующие основные условия: 1) наличие пластид, способных зеленеть; 2) наличие света; 3) наличие железа; 4) подходящая температура. Проростки растений бесцветны, но они на свету быстро зеленеют. Если выращивать растение в темноте, то оно вырастает бесцветным и сильно вытянутым. Такие растения называются этиолированными. Стоит такое этиолированное растение выставить на свет, чтобы оно зазеленело. Из этого опыта следует вывод о том, что свет является необходимым условием для образования хлорофилла. Однако для того чтобы растение позеленело на свету, оно должно ещё иметь лейкопласты, содержащие бесцветное вещество лейкофилл, из которого на свету образуется хлорофилл. В растении бывают и другие лейкопласты, не содержащие лейкофилла и поэтому никогда не зеленеющие. Такие лейкопласты имеются, например, в эпидермисе листа традесканции. Если растение или какая-нибудь его часть не содержит лейкопластов, то оно также не зеленеет на свету. Весь класс грибов не образует хлорофилла. Не содержат его и корни, и многие стебли растений.

Многие растения могут образовывать хлорофилл и в темноте. К этому способны проростки ряда хвойных растений и некоторые водоросли.

Наличие железа для образования хлорофилла необходимо. При недостатке железа получаются хлоротические растения, характеризующиеся наличием бледных полос и слабой зелёной окраски.

Если мы искусственно будем лишать растение магния, то хлорофилл также не будет образовываться. Однако в природной обстановке магний всегда имеется, в то время как железа может и нехватать, особенно на щелочных почвах, где оно находится в малодоступной для растения форме.

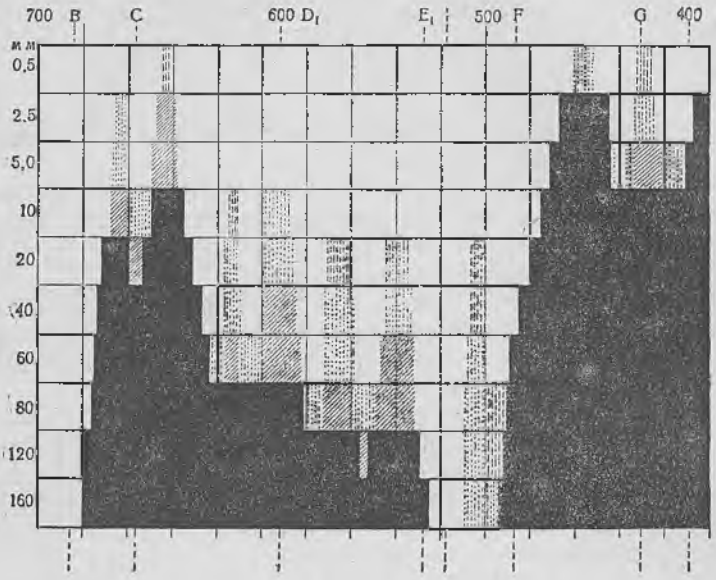


Рис. 91. Слияние полос поглощения спектра хлорофилла по мере увеличения толщины слоя раствора.

При прорастании растения в условиях пониженных температур, до 10° С, хлорофилл также образуется плохо. При возврате холодов весной можно наблюдать, что начавшие прорастать растения не зеленеют до наступления тёплой погоды. Однако многие злаки могут образовывать хлорофилл и при сравнительно низких положительных температурах.

Каково же участие хлорофилла в процессе фотосинтеза?

Химизм фотосинтеза. Мы уже знаем, что фотосинтез не идёт без хлорофилла. По взглядам, которые развивал Тимирязев почти восемьдесят лет назад, опередившим на 50—60 лет науку того времени, хлорофилл является оптическим сенсибилизатором, т. е. переносчиком энергии на субстрат, и в то же время химически участвует в процессе. Непосредственное участие хлорофилла в процессе фотосинтеза можно сейчас считать доказанным. По современным взглядам хлорофилл направляет энергию солнечного луча не на углекислый газ, а на воду. Происходит окисление воды, водород присоединяется к хлорофиллу, а затем уже восстанавливает углекислоту с образованием углеводов. Этот процесс окисления воды получил название фотоокисления. Если это представление о фотоокислении воды правильно, то ясно, что кислород, выделяемый при фотосинтезе, должен быть кислородом воды, а не углекислого газа. Оказывается, последнее положение можно доказать и экспериментально. Известно, что кислород воды и кислород углекислого газа отличаются по своему изотопному составу, т. е. по своему атомному весу. Как и большинство химических элементов, кислород имеет как бы несколько разновидностей — изотопов, отличающихся этим признаком.

В настоящее время доказано существование трёх изотопов кислорода с атомными весами: 16(O_{16}); 17(O_{17}) и 18(O_{18}). O_{18} легче соединяется с углеродом, чем с водородом. Поэтому в составе молекул CO_2 его больше, чем в молекулах воды. В молекулах воды находится наиболее лёгкий кислород O_{16}. А. П. Виноградову удалось собрать 20 *л* кислорода, образовавшегося в процессе фотосинтеза у водного растения элодеи, и установить его атомный вес. Оказалось, что по изотопному составу кислород, выделенный в процессе фотосинтеза, соответствует кислороду воды, но не кислороду углекислого газа.

Другим прекрасным подтверждением этого положения являются работы Ван-Ниля с пурпурными и зелёными серобактериями. Долгое время оставалось непонятным, способны ли эти бактерии к фотосинтезу. На свету они развиваются явно лучше, чем в темноте, и содержат хлорофилл, маскируемый у пурпурных серобактерий красным пигментом бактериопурпурином. В то же время эти бактерии никогда не выделяют кислорода. Исходя из представлений о том, что луч солнца действует не на углекислый газ, а на воду, Ван-Ниль сделал допущение, что роль воды здесь играет сероводород. Разлагая сероводород, зелёные и пурпурные серобактерии откладывают его в виде серы, или же сера сразу же окисляется ими до серной кислоты. Проведенные им опыты вполне подтвердили теоретические расчёты и объяснили, почему исследователи не обнаруживали кислорода при изучении фотосинтеза у пурпурных серобактерий.

Восстановление углекислого газа не за счёт воды, а за счёт другого соединения, например, сероводорода, получило в отличие от фотосинтеза название фоторедукции.

Работы Тимирязева. Познакомившись с механизмом фотосинтеза, обратимся к ознакомлению с работами К. А. Тимирязева и с вкладом, который он сделал в науку.

Когда Тимирязев вступал на научное поприще, то основным нерешённым вопросом в области фотосинтеза был вопрос о том, подчиняется ли этот процесс закону сохранения энергии или организмы не подчиняются этому основному закону природы. Последний взгляд давал повод к идеалистическим выводам об особой природе живых организмов, т. е. давал простор виталистическим измышлениям о наличии особого нематериального начала — жизненной силы, которая управляет организмом. Крупный физик того времени Дрэпер ставил опыты с определением интенсивности фотосинтеза в лучах различной длины волны. Как нам уже известно, хлорофилл лучше всего поглощает красные лучи. Между тем Дрэпер обнаружил наибольший фотосинтез в жёлтых и оранжевых лучах. Получалось явное несоответствие между количеством поглощённой энергии и произведённой работой, т. е. несоответствие закону сохранения энергии. Молодой Тимирязев не побоялся выступить против мнения крупного физика. Правда, выступил он во всеоружии знаний, после нескольких лет тяжёлой и упорной работы. Тимирязев показал, что вывод Дрэпера покоится на грубой методической ошибке. При использовании монохроматического света, т.е. света одной длины волны (красного, синего и т. д.), очень трудно получить свет достаточной интенсивности, чтобы шёл процесс фотосинтеза. Поэтому Дрэпер и пользовался широко открытой щелью спектроскопа, так как при этом получается свет большей интенсивности. При такой постановке опыта, как это обнаружил Тимирязев, получается нечистый монохроматический свет. К жёлтым лучам примешиваются при этом красные и другие лучи. Таким образом, Дрэпер фактически вёл опыт не в оранжевом, а в белом свете. Для того чтобы правильно провести опыт, Тимирязев усовершенствовал методику газового анализа, и это позволило ему устанавливать разложение углекислоты при очень малой интенсивности света. Пользуясь разработанным им методом газового анализа, Тимирязев смог воспользоваться чистым монохроматическим светом при помощи узкой щели в спектроскопе (рис. 92).

В результате этого изучения Тимирязев установил следующие три положения: 1) только поглощаемые хлорофиллом лучи производят работу, т. е. процесс фотосинтеза; 2) фотосинтез пропорционален поглощению лучей, т. е. чем больше поглощаются лучи, тем больше величина фотосинтеза; 3) на процесс фотосинтеза растение использует лишь небольшую часть поглощённых лучей, от 1 до 3 процентов.

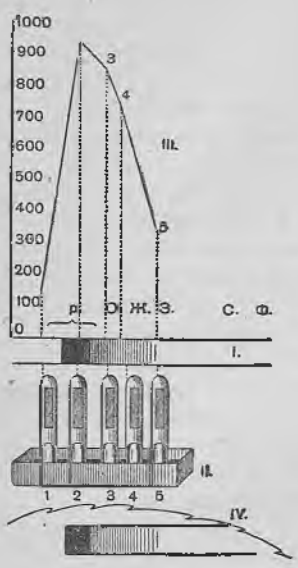


Рис. 92. Опыт Тимирязева по фотосинтезу в разных лучах спектра.

Таким образом, в результате работы Тимирязева выяснилась полная приложимость закона сохранения энергии к процессу фотосинтеза. Кроме того, стала ясной фотохимическая природа фотосинтеза.

Тимирязев установил наличие двух максимумов фотосинтеза, а именно, один — в наиболее поглощаемых красных лучах и второй, меньший максимум — в сине-фиолетовых лучах.

Очень важным явилось положение Тимирязева о небольшом коэфициенте использования поглощённой растением солнечной энергии. Правда, величина коэфициента сильно возрастает при ослабленном освещении, но всё же в большинстве случаев коэфициент этот очень низок.

Тем не менее зелёное растение является единственным источником использования солнечной энергии на земле и даёт возможность существовать всему остальному органическому миру, лишённому хлорофилла. Тимирязев как дарвинист был глубоко убеждён, что приспособление растения к красному свету не случайно. По его мнению, растение приспособилось к свету, наиболее подходящему для фотосинтеза, т. е. к свету, содержащему наибольшее количество энергии. Это убеждение Тимирязев отстаивал даже вопреки мнению современных ему физиков, считавших зелёные лучи содержащими наибольшее количество энергии. Мысль эту Тимирязев доказывал своими вычислениями, которые ему показали, что крутизна волны в красном свете значительно больше, чем в других лучах.

Современная наука целиком подтвердила справедливость мнения Тимирязева и соответствие его квантовой теории света. По квантовой теории, лучистая энергия распространяется в виде сгустков энергии — квант. Фотохимические реакции идут пропорционально числу квант, по одной кванте на молекулу. Величина квант весьма различна, уменьшаясь от сине-фиолетового к красному концу спектра. Таким образом, в красных лучах на единицу поверхности в единицу времени падает большее число квант, чем в других лучах спектра.

Иными словами, одна калория лучистой энергии в красной части спектра содержит большее число квант, чем в сине-фиолетовой. В то же время фотохимическая активность обусловлена не величиной, а числом квант. Стало быть, красная часть спектра, несущая большее число квант в единицу времени на единицу поверхности, будет более активна, чем всякая другая часть видимого света.

Всё это и объясняет выясненную Тимирязевым высокую активность красного света в процессе фотосинтеза.

Таким образом, научная деятельность Тимирязева блестяще утвердила материалистические позиции в науке, обогатила её новыми фактами и методами работы и на долгие годы определила всё направление научной мысли в этой области знания.

Современные представления о механизме фотосинтеза. По современным представлениям для образования органического вещества в процессе фотосинтеза необходима затрата 119 грамм-калорий на грамм-молекулу поглощённого углекислого газа. В то же время, если каждая из молекул углекислого газа поглотит один квант энергии синих лучей, то это даст всего 37 калорий, а один квант красных лучей — 62 калории. Таким образом, энергии одного кванта нехватает, чтобы осуществить процесс фотосинтеза, так как её при этом бывает в 2—4 раза меньше.

Поэтому сейчас считают, что на восстановление одной молекулы CO_2 до углеводов требуется от 8 до 12 квантов энергии. Последнее обстоятельство и подчёркивает всю сложность процесса фотосинтеза.

При обычных фотохимических реакциях кванты света посредством сенсибилизаторов поглощаются молекулами. Молекулы при этом переходят в возбуждённое состояние, приобретая дополнительный запас энергии. Таким образом, при фотохимической реакции энергия света играет роль толчка, который даёт возможность прохождения экзотермической реакции. Можно представить это себе в виде модели. Представим себе наклонную плоскость, в верхней части которой помещён шар, удерживаемый барьером. Если уподобить шар молекуле, обладающей потенциальной энергией, то квант энергии можно уподобить силе, переталкивающей шар через барьер, что даст ему возможность скатиться вниз, т. е. израсходовать свой запас энергии в экзотермической реакции. При фотосинтезе наблюдается обратная картина. Энергия кванта не растрачивается, а сохраняется в виде продуктов реакции и накапливается. Если мы представим себе нашу наклонную плоскость и шар, то отдельные кванты как бы перебрасывают шар на более и более высокие барьеры, которые не дают ему упасть обратно. Падая на барьер, шар теряет часть приобретённой энергии, но всё же остаётся на более высоком энергетическом уровне.

Представленный столь просто в виде модели, процесс аккумулирования энергии при фотосинтезе фактически идёт очень сложно. До сих пор мы не знаем его деталей, а только представляем, что он состоит из 8—12 отдельных фотохимических процессов или фотоактов и идёт, в противоположность другим фотохимическим процессам, не с выделением, а с накоплением энергии.

Дальнейшее развитие наших знаний привело к установлению весьма сложной природы фотосинтеза. Оказалось, что фотосинтез не есть только фотохимическая реакция, но включает в себя и химические реакции, называемые здесь, для противопоставления фотохимическим реакциям, т е м н о в ы м и. Эти темновые реакции протекают гораздо медленнее, чем световые. Если скорость световой реакции составляет 0,00001 секунды, то скорость темновой 0,04 секунды. Основными продуктами фотосинтеза являются углеводы — крахмал и сахар. Есть основание думать, что вопрос этот сложнее. Ещё старыми работами В. В. Сапожникова было установлено наличие белков среди продуктов фотосинтеза. Очевидно, они образуются из углеводов и восстановленного в хлоропластах нитратного азота. Крахмал и сахар являются уже к о н е ч н ы м и п р о д у к т а м и. Представляло бы огромный интерес обнаружить и промежуточные продукты фотосинтеза, но этого до сих пор не удалось сделать.

Методы учёта фотосинтеза. Остановимся в самых кратких чертах на методах определения фотосинтеза. Эти методы могут быть разбиты на две категории: 1) методы, связанные с учётом органических продуктов фотосинтеза, и 2) газометрические методы, учитывающие выделение кислорода или поглощение углекислоты. Как первые, так и вторые могут быть качественного, сравнительного и количественного характера. Из качественных методов мы уже знаем к р а х м а л ь н у ю п р о б у. Её можно произвести не только микроскопически, но и макроскопически. Для этого берут обескрахмаленный лист и выставляют его на свет, закрывши часть листа тёмной бумагой или станиолью. В тех местах, которые не были закрыты бумагой, образуется крахмал. Последнее легко

доказать, обесцвечивая лист спиртом и действуя на него раствором иода в иодистом калии.

Работа по методу половинок возможна только с крупными и симметричными листьями. От листа вдоль по средней жилке срезается половинка. Из неё шаблоном вырезается определённая площадь и высушивается до сухого веса при 105° С. Вторая половинка листа оставляется на растении на свету в течение нескольких часов. После этого с нею поступают так же, как и с первой. Кроме того, в опыте должен быть и второй лист, у которого оставляется на несколько часов закрытая тёмной бумагой половинка для учёта оттока углеводов из листа и его дыхания. Привес первого листа с прибавленной к нему убылью второго и даст нам величину фотосинтеза. Её обычно вычисляют на один *кв. дм* площади листа за один час.

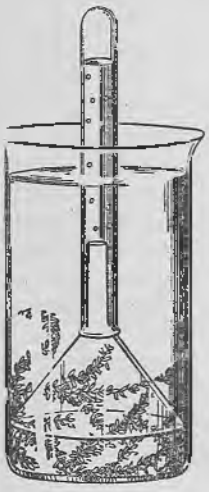


Рис. 93. Выделение кислорода водяным растением—элодеей.

Из методов, основанных на изучении другой стороны фотосинтеза, а именно учитывающих газообмен, следует отметить качественный метод Ингенхуза. Водное растение, например, элодея, выставляется на свет, и выделяющийся кислород собирается в наполненную водой пробирку (рис. 93). Когда кислорода собирается достаточное количество, вынимают пробирку и вносят в неё тлеющую лучинку. Лучинка вспыхивает.

Сравнительный метод счёта пузырьков также проводится с водным растением элодеей. Для этого устанавливают ветку элодеи в пробирке таким образом, чтобы её конус нарастания был обращён вниз, а срез стебля вверх. Из среза стебля выделяются пузырьки кислорода, число которых и подсчитывается за одну минуту. Используя этот метод, можно выяснить относительную интенсивность процесса фотосинтеза в зависимости от температуры и качества света.

Количественные газометрические методы по учёту фотосинтеза многообразны. Остановимся лишь на одном, который даёт возможность изучать процесс в естественной обстановке. Не отрывая от растения лист, его заключают в стеклянную камеру, сквозь которую просасывается воздух при помощи аспиратора. Воздух с оставшейся после фотосинтеза углекислотой проходит через специальную трубку с налитым в неё раствором барита (едкий барий), поглощающим оставшуюся углекислоту воздуха. Перед входом в трубку небольшой продырявленной пластинкой воздух разбивается на мелкие пузырьки, которые, проходя через раствор барита, отдают раствору находящуюся в них углекислоту. После окончания опыта барий титруют кислотой. Чем больше поглотилось углекислого газа зелёным листом, тем больше кислоты пойдёт на титрование, так как при этом будет образовываться меньшее количество углекислого бария. Параллельно ставится вторая трубка, через которую просто проходит воздух, чтобы определить в нём содержание углекислоты и выяснить количество углекислоты, поглощённой зелёным листом. Метод этот хорош тем, что даёт возможность определить фотосинтез в природной обстановке при нормальном содержании углекислоты в воздухе. Недостатком его являются искусственные условия в камере, приводящие нередко к перегреву листа. При перегреве нормальный ход фотосинтеза изменяется, так как интенсивность процесса при этом сильно падает.

Процесс хемосинтеза. Виноградским был открыт иной путь образования органического вещества из неорганического, помимо фотосинтеза, а именно процесс хемосинтеза, когда синтез органического вещества идёт за счёт химической энергии окисления. Способностью к хемосинтезу обладают только некоторые немногочисленные группы бактериальных организмов.

При изучении серобактерий, а затем нитрификаторов Виноградский отметил отрицательную роль органического вещества для их развития. Заражая почвой минеральные среды, содержащие аммиак, Виноградскому удалось показать, что бактерии эти развиваются без доступа органического вещества, синтезируя его за счёт окисления аммиака в азотистую кислоту и азотистой кислоты в азотную. Один из этих процессов производится бактерией, получившей название *Nitrosomonas*, а второй процесс вызывается бактерией *Nitrobacter*. Для того чтобы усвоить одну часть углерода, *Nitrosomonas* должен окислить 35 частей азота, а *Nitrobacter* 135 частей, как это видно из таблицы.

Соотношение между усвоенным углеродом и окисленным азотом у нитритного и нитратного микроба

Nitrosomonas			
Окислено N	722,0	506,1	928,3
Усвоено C	19,7	15,2	26,4
Отношение $\frac{N}{C}$	36,6	33,3	35,2
Nitrobacter			
Окислено N	475	466	385
Усвоено C	3,52	3,55	2,63
Отношение $\frac{N}{C}$	135	131	146

Nitrosomonas является более энергично работающей формой. Последнее понятно, если учесть, что в первой фазе нитрификации ($2NH_3+3O_2=2HNO_2+2H_2O+158$ *кал*) выделяется 158 калорий. Во второй фазе нитрификации образуется значительно меньшее число калорий ($2HNO_2+O_2=2HNO_3+$ +43,2 калории). Для синтеза органического вещества нитрификаторы, так же как и зелёные растения, используют углекислоту воздуха или углекислоту бикарбонатов ($NaHCO_3$), имеющуюся в почве. Бикарбонаты легко разлагаются, переходя в карбонаты и выделяя при этом углекислый газ.

$$\underset{\text{бикарбонат натрия}}{2NaHCO_3} = \underset{\text{карбонат натрия}}{Na_2CO_3} + CO_2 + H_2O$$

Виноградскому удалось обнаружить очень высокую чувствительность нитрификаторов к органическому веществу в среде, которое действует на них как ядовитое вещество. *Nitrosomonas* более к нему чувствителен, чем *Nitrobacter*. В отношении доз можно отметить, что уже малые концентрации органического вещества задерживают рост бактерий, а несколько бо́льшие его окончательно останавливают.

Влияние органического вещества на рост бактерий нитрификации

Вещества	Нитритный микроб		Нитратный микроб	
	задерживает рост	останавливает рост	задерживает рост	останавливает рост
Виноградный сахар . .	0,025%	0,05%	0,05%	0,2%
Пептон	0,025%	0,2%	0,8%	1,25%
Аспарагин	0,025%	0,3%	0,05%	0,5%

Совершенно ясно, что процесс хемосинтеза играет ничтожную роль в смысле накопления органического вещества на нашей планете, но важна сама возможность подобного пути синтеза органического вещества.

Серобактерии. Серобактерии широко распространены в водоёмах, где образуется сероводород. Они окисляют сероводород до серы, а затем и до серной кислоты по формуле:

$$\left.\begin{aligned} 2H_2S + O_2 &= 2H_2O + 2S \\ 2S + 2H_2O + 3O_2 &= 2H_2SO_4 \end{aligned}\right\} + 115 \text{ } кал.$$

В процессе окисления сероводорода до серы и серной кислоты бактерии черпают необходимую для хемосинтеза энергию. Серобактерии широко распространены в природе и играют значительную роль в процессе круговорота серы на нашей планете. Поглощённая зелёным растением сера восстанавливается и входит в состав белков. При разложении трупов животных и растений сера выделяется в виде сероводорода. Кроме того, сероводород выде-

ляется и в результате вулканической деятельности. Сероводород окисляется серобактериями с образованием серной кислоты, которая опять может быть усвоена зелёными растениями.

Большую роль серобактерии играют в Чёрном море. Жизнь в Чёрном море возможна лишь до глубины 150—200 *м*, так как ниже в нём встречаются огромные массы сероводорода. Наличие серобактерий, окисляющих сероводород, позволяет другим организмам населять верхние слои моря.

Помимо нитрификаторов и серобактерий, Виноградскому удалось установить наличие хемосинтеза и у железобактерий. Железобактерии окисляют закисное железо с образованием гидрата окиси железа, выпадающего в осадок.

$$2FeCO_3 + 3H_2O + O = Fe_2(OH)_6 + 2CO_2 + 29 \text{ кал.}$$

Они являются образователями болотных железных руд и широко распространены как в пресных, так и в морских водоёмах. В море они образуют железисто-марганцовистые конкреции.

Влияние окружающих условий на фотосинтез. Как и все физиологические процессы, фотосинтез протекает с различной интенсивностью в зависимости от условий окружающей среды. В первую очередь интенсивность процесса фотосинтеза определяется интенсивностью света и концентрацией углекислого газа. Большое значение имеет также и температура, так как фотосинтез есть реакция не только фотохимическая, но и темновая.

Количество света, необходимое для наилучшего фотосинтеза, у различных экологических групп растений неодинаково. Ещё Тимирязев установил, что у теневых растений интенсивность фотосинтеза достигает своего максимума примерно при половине полного солнечного освещения, а у светолюбивых возрастает почти до полного солнечного освещения. Растения выработали своё отношение к свету в связи с различными условиями местообитания. Особенно ярко это выражено у древесных пород. Наибольшим светолюбием отличаются такие породы, как лиственница, сосна, берёза. Клён, бук и особенно самшит развиваются при ничтожной части дневного освещения, как это видно из приведённой таблицы.

Название растения	Минимальная интенсивность освещения (в долях полного солнечного света)
Лиственница	$\frac{1}{5}$
Берёза	$\frac{1}{7} - \frac{1}{9}$
Сосна	$\frac{1}{9} - \frac{1}{11}$
Дуб	$\frac{1}{26}$
Ель	$\frac{1}{28} - \frac{1}{33}$
Клён	$\frac{1}{55}$
Бук	$\frac{1}{60} - \frac{1}{80}$
Самшит	$\frac{1}{100}$

Нижний порог фотосинтеза, как это показал Любименко, также ниже у теневыносливых растений, чем у светолюбивых.

Используя электрический свет, можно выращивать растения в зимнее время. Для этого можно воспользоваться лампочками накаливания, но перед

ними надо поставить экран из воды, чтобы поглотить избыток инфракрасных лучей, которые вызывают перегрев растения. Хорошо растут растения и при свете люминесцентных ламп холодного света, называемых иногда лампами дневного света. В местах, где электроэнергии много или где это существенно необходимо, например, на Дальнем Севере, применяя искусственный свет, можно выращивать зимой овощи, необходимые как источник витаминов.

Углекислота содержится в воздухе в количестве 0,03% по объёму. Этого количества оказывается вполне достаточно, чтобы получить интенсивный фотосинтез. Опыты, однако, показали возможность дальнейшего повышения интенсивности фотосинтеза и урожая при небольшом добавлении углекислоты до 0,04 или 0,05%. При повышении содержания углекислоты до 0,04% урожайность плодов иногда почти удваивается. Большее повышение — до 0,1% — уже ведёт к заболеванию некоторых растений, выражающемуся в скручивании листьев (помидоры).

Для удобрения углекислотой можно давать её в теплицах из баллонов с углекислотой или повышать её содержание в воздухе сжиганием опилок и другого малоценного топлива в специальных печах. В больших масштабах использование углекислоты производится в парниках, где разлагающийся навоз является источником углекислоты.

В природной обстановке очень часто наблюдается под пологом поля падение процента углекислоты ниже 0,03%. Удобряя поле навозом и даже минеральными удобрениями, мы усиливаем деятельность бактерий и увеличиваем содержание углекислоты в почве, повышая этим самым урожай не только за счёт минеральных элементов, усваиваемых растением, но и за счёт увеличения содержания углекислоты в почве. Основным источником углекислоты для растения является так называемое п о ч в е н н о е д ы х а н и е. Углекислота здесь накапливается за счёт дыхания микроорганизмов, корней растений, животных и за счёт разложения органических веществ. Выделяемый организмами углекислый газ в процессе фотосинтеза вновь превращается в органическое вещество.

Поступление углекислого газа в растение совершается беспрепятственно при открытых устьицах, несмотря на то, что общая площадь их очень невелика. Оказывается, что углекислый газ поступает пропорционально не площади, а диаметру устьичных щелей. Расположение же устьиц таково, что углекислый газ при открытых устьицах поступает так, как будто бы эпидермиса совсем и нет, т. е. почти с такой же скоростью, как и в открытый стакан со слабым раствором щёлочи.

Углекислый газ является тяжёлым газом, и значительные его количества находятся ближе к земле. Поэтому большое дерево и маленькая травинка находятся в неодинаковых условиях снабжения углекислым газом. Под пологом леса, у поверхности почвы, содержание углекислого газа может достигать до 0,08%. Этим теневыносливые растения как бы компенсируют недостаток света. Они отличаются также и значительно бóльшим содержанием хлорофилла, чем световые формы. Листья этих растений приспособлены к диффузному свету, они не имеют палисадной паренхимы, содержат значительно бóльший процент хлорофилла и имеют более крупные хлоропласты.

Т е м п е р а т у р а играет заметную роль в интенсивности фотосинтеза. Большинство растений имеют наибольшую интенсивность процесса при температурах между 20 и 28 градусами. Вверх и вниз от этих границ идёт уменьшение интенсивности фотосинтеза. Есть, однако, и исключения из этого правила. Так, например, бурые и багряные водоросли наших северных морей имеют оптимум, лежащий при 7—8° тепла. При подъёме температуры у них очень сильно начинает возрастать дыхание и падает фотосинтез, так что он быстро переходит за компенсационный пункт. К о м п е н с а ц и о н н ы м п у н к т о м называется отношение фотосинтеза к дыханию, при котором

фотосинтез равен дыханию ($\frac{\text{фотосинтез}}{\text{дыхание}}=1$). Ясно, что когда дыхание будет превосходить фотосинтез, то начнётся трата вещества, запасённого ранее растением. Если такой процесс будет продолжаться длительное время, то он должен рано или поздно истощить растение и привести его к гибели. Существует определённый суточный ритм фотосинтеза. Он выражается чаще всего двувершинной кривой; с одним утренним максимумом, провалом кривой в самое жаркое время дня и новым, несколько меньшим подъёмом в 4—5 часов дня. Иногда наблюдается и одновершинная кривая. Наличие двувершинной кривой говорит о том, что в середине дня, при максимальном напряжении света и температуры, происходит снижение интенсивности фотосинтеза. Связано оно, очевидно, с уменьшением степени отомкнутости устьиц, уменьшением оводнения протоплазмы и накоплением значительного количества углеводов. Все эти факторы могут быть названы внутренними условиями процесса фотосинтеза, т. е. связаны с физиологическим состоянием растения. Как мы уже знаем, уменьшение содержания воды вызывает целый ряд биохимических реакций в растении, и естественно, что это отражается и на ходе процесса фотосинтеза. Обезвоживание сказывается и на устьичном аппарате, вызывая сокращение устьичной щели. Кроме того, как это было доказано опытами А. Л. Курсанова, и само накопление углеводов в пластиде вызывает приостановку фотосинтеза. Курсанов показал это опытами кольцевания ветки, при котором исключался отток. При более благоприятном сочетании окружающих условий фотосинтез нарастает в связи с усилением напряжения света и температуры и падает с уменьшением их интенсивности. В этом случае получаются одновершинные кривые.

Фотосинтез и урожай. Огромную роль играет процесс фотосинтеза в накоплении урожая. Основная задача сельского хозяйства — накопление наибольшей массы урожая — зависит главным образом от этого процесса. Мы знаем, что без достаточного количества углеводов не может интенсивно идти дыхание, а без него не идёт и поступление питательных минеральных веществ в растение. Таким образом, в конечном итоге процесс фотосинтеза обусловливает накопление урожая. В то же время коэфициент использования солнечной энергии у растений очень низок.

Как же поднять этот коэфициент использования солнечной энергии растением? К сожалению, процесс фотосинтеза слабее поддаётся непосредственной регулировке, чем, например, водный режим или минеральное питание, где мы можем применить орошение или внести удобрения. Мы не можем регулировать свет в полевой обстановке. Прямо регулировать температуру и концентрацию углекислого газа мы тоже не можем. Однако у нас остаются средства косвенно повлиять на этот процесс. Внося удобрения, мы в то же время подкармливаем растение углекислотой и этим уже влияем на процесс фотосинтеза. Ориентируя определённым образом посевы с севера на юг, мы тем самым ставим их в условия лучшего освещения. Этой же цели служит и крестообразный посев, при котором свет наилучшим образом используется растениями. Все мероприятия, повышающие урожай, будут уже косвенно служить делу увеличения использования солнечной энергии.

Однако можно ещё специальным путём увеличивать использование солнечной энергии, применяя ранние сроки посева, чтобы почва не оставалась без зелёного растения. Тимирязев говорил, что каждый солнечный луч, попавший не на зелёное растение, пропал для нас бесследно. Увеличивая время вегетации растений и уплотняя посевы, мы улавливаем большее количество солнечных лучей.

Работы Тимирязева показали великую роль зелёного растения, или, вернее, маленького хлорофиллового зёрнышка, в жизни нашей планеты. Только зелёное растение является той единственной в мире лабораторией, которая аккумулирует солнечную энергию. Усваивая солнечную энергию, зелёное

растение сохраняет её в виде потенциальной химической энергии многочисленных органических соединений, образовавшихся в процессе фотосинтеза. Упавший на зелёное растение луч света не исчез, а сохранился в виде крахмального зёрнышка в хлоропласте. Зелёное растение кормит весь остальной животный и растительный мир, лишённый зелёной окраски. Зелёное растение в буквальном смысле слова кормит, одевает и согревает нас. Горят ли дрова в печке или сжигается нефть и уголь на производстве — всё это результаты деятельности зелёного растения. Поглощённый сотни миллионов лет тому назад зелёным растением, солнечный луч сохранился до наших дней в виде энергии каменного угля и нефти.

Выделяя кислород в процессе фотосинтеза, зелёное растение накопило в нашей атмосфере кислород, без которого мы не можем жить. Такова космическая роль зелёного растения, ставшая ясной благодаря трудам К. А. Тимирязева.

Стебель, его морфология и анатомия

Основными функциями стебля являются: 1) поддержание кроны растения, в связи с чем он обильно ветвится и развивает во внутреннем строении мощные поддерживающие ткани, и 2) передвижение веществ от корня к листьям и обратно. Выполнение этой функции осуществляется развитием внутри стебля проводящей системы. У некоторых растений стебель служит вместилищем запасных веществ, в связи с чем принимает своеобразную форму (см. ниже).

В зачаточном состоянии стебель находится уже в семени — в виде так называемого подсемядольного колена. У большинства растений при дальнейшем развитии стебель сильно вытягивается в длину, расчленяется на узлы и междоузлия и несёт на узлах листья. Размеры стеблей колеблются в значительных пределах: от 2 *мм* (некоторые эпифитные *орхидеи*, некоторые *крестоцветные*) до огромных деревьев в 155 *м* высоты (например, *эвкалипты*, растущие в Австралии) и даже до 300 *м* в длину (у некоторых *лиан*). Толщина стеблей деревянистых растений может достигнуть 10 *м* в диаметре (африканский *баобаб*) и даже 11—15 *м* (у *Sequoia* — *мамонтового дерева*).

По консистенции различают стебли травянистые и деревянистые (травы, деревья и кустарники). Деревья и кустарники наибольшего разнообразия и мощного развития достигают в тропических странах.

По продолжительности жизни различают однолетние, двулетние и многолетние растения.

Многолетние растения особенно широко представлены среди древесных и кустарниковых форм. Продолжительность жизни некоторых деревьев поразительна: *тисс* (*Taxus baccata*) — до 3000 лет; *дуб* (*Quercus pedunculata*) до 2000 лет; *американская секвойя* (*Sequoia gigantea*) до 4000—6000 лет.

Двулетние растения в первый год существования развивают вегетативные органы — корень, стебель и лист — и накапливают обычно в подземных частях (корень, корневище) питательные вещества. На следующую весну развивается цветочная стрелка и образуются семена и плоды. Такими двулетниками являются наши овощные растения — *морковь*, *редька*, *свёкла* и др. У *капусты* накопление питательных веществ происходит в надземной части — в стебле и листьях.

Однолетние растения весь цикл развития проходят в течение одного вегетационного сезона. Однолетние растения обычно имеют сравнительно небольшие размеры. Интересно проследить распространение однолетников. Они почти отсутствуют в арктических странах и в высокогорных областях. Там при неблагоприятных условиях и коротком лете растения не

успевают пройти полный цикл развития. Наибольшего распространения они достигают в сухих и жарких областях. Например, в пустынях они появляются ранней весной, когда почва содержит ещё достаточное количество влаги, быстро зацветают, обсеменяются и сохраняются в почве в виде семян до следующего года (так называемые весенние эфемеры).

По форме различают стебли: цилиндрические — в поперечном сечении округлые, свойственные большинству растений; четырёхгранные, например, у растений из семейства *губоцветных*; многогранные, например, у *кактусов*; трёхгранные — у *осок*; сплюснутые — у многих пустынных растений, например, *опунции* из семейства кактусов, у *мятлика сплюснутого — Poa compressa*.

По ориентировке в пространстве различают стебли: прямостоящие, стелющиеся, приподнимающиеся, лазающие, цепляющиеся за посторонние предметы различными выростами, метаморфизированными листьями, стеблями (усики) и т. д., вьющиеся — обвивающиеся вокруг опоры. Последние две формы объединяются под названием лиан (рис. 94).

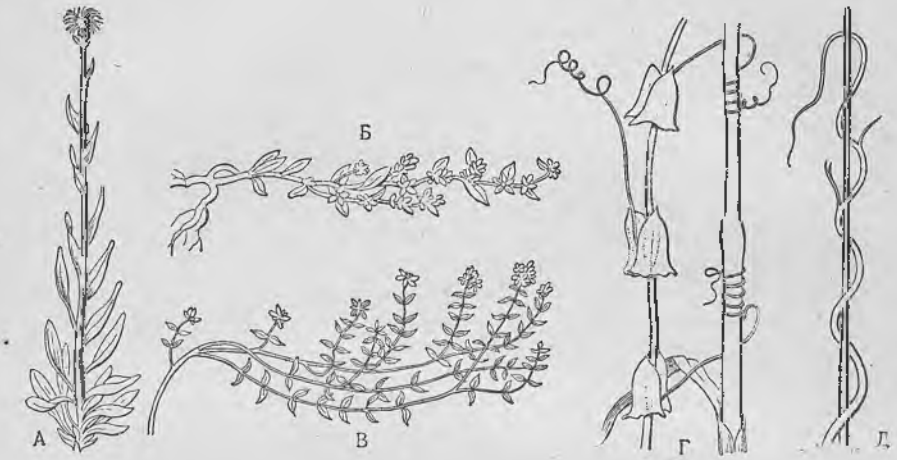


Рис. 94. Форма роста стеблей:
А — прямостоящий, *Б* — стелющийся, *В* — ползучий с приподнимающимися ветвями, *Г* — цепляющийся с прицепками — изменёнными листьями, *Д* — вьющийся.

Лианы могут быть деревянистыми и травянистыми. Они встречаются среди самых разнообразных семейств растений. Наиболее широкого развития лианы достигают в тропических влажных лесах (*ротанговые пальмы* в тропической Азии достигают 300 *м* в длину при толщине в 2—4 *см*). В нашей флоре имеются лишь травянистые лианы (*хмель*, *бобовые* и др.).

Анатомическое строение стебля. Анатомическое строение стебля однодольных и двудольных растений резко различно.

Двудольные растения. Стебель, до начала деятельности камбия, производящего коренную перестройку его анатомии, имеет следующее строение: снаружи он покрыт эпидермисом, далее идёт первичная кора, составленная несколькими рядами преимущественно паренхиматических клеток; далее к центру располагается центральный цилиндр, составленный сосудисто-волокнистыми пучками и сердцевиной. Эндодерма, отделяющая кору от центрального цилиндра, имеется лишь у немногих растений.

Эпидермис составлен однородными, плотно придвинутыми друг к другу клетками обычного для эпидермиса строения. В первичной коре обычно различают 2 слоя. Наружный составлен из клеток, плотно соединённых друг

с другом. Клетки эти имеют утолщения в углах оболочек и представляют собой колленхиму. Внутренний слой коры составлен более крупными, рыхло соединёнными между собой клетками, имеющими тонкие оболочки. Эндодерма (при наличии её) представлена одним слоем крупных клеток, содержащих зёрна крахмала («крахмальное влагалище»).

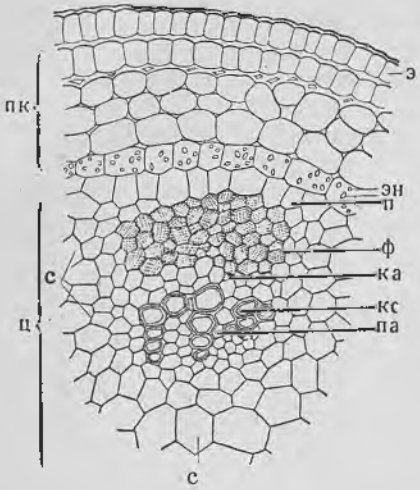


Рис. 95. Часть поперечного разреза стебля пролески (*Mercurialis annua*):

э — эпидермис; *пк* — первичная кора; *ц* — центральный цилиндр; *эн* — эндодерма; *п* — перицикл; *ф* — флоэма; *ка* — камбий; *кс* — ксилема; *с* — сердцевина; *па* — паренхима.

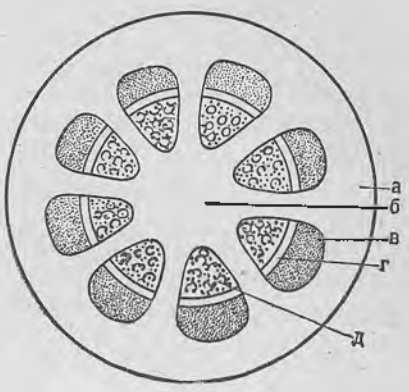


Рис. 96. Расположение элементов стебля лютика на поперечном разрезе:

а — кора, *б* — сердцевина, *в* — флоэма, *г* — пучковый камбий, *д* — ксилема.

Центральный цилиндр начинается перициклом, который является местом образования придаточных корней (возникающих эндогенно). Иногда перицикл развивается в многоклетную механическую ткань, одевающую снаружи сосудистый пучок. Такие перициклювые волокна имеют утолщённые, часто одеревенелые стенки, или же они сохраняют клетчатковый состав (рис. 95). Основной, наиболее важной частью центрального цилиндра является проводящая ткань в виде открытых сосудисто-волокнистых пучков, расположенных правильным кольцом. Они коллатерального типа, т. е. ксилема их обращена внутрь, флоэма — кнаружи, а между ними проходит узкая прослойка камбия (рис. 9). Пучки разделены группами паренхимных клеток, соединяющих кору с сердцевиной. Это будут первичные сердцевинные лучи. Иногда сосудистые пучки расположены не одним, а двумя слоями. В этом случае внутренние пучки состоят только из флоэмы. При тесном примыкании их к наружным пучкам возникают биколлатеральные пучки (у *тыквы*).

Сердцевина, занимающая центральную часть стебля, составлена крупными, плотно соединёнными паренхимными клетками. Иногда сердцевина исчезает, а вместо неё в центре стебля образуется воздушная полость (у *зонтичных*).

Однодольные растения. У однодольных растений разделения стебля на кору, проводящую ткань и сердцевину не наблюдается благодаря разбросанному расположению сосудистых пучков по всей поверхности среза (рис. 97). Это характерно для стебля *лилейных*, *пальм* и некоторых *злаков*, имеющих сплошной стебель (например, у *кукурузы*, *сорго*, сахарного *тростника*). У большинства же злаков срединная часть стебля, соответствующая сердцевине, атрофируется, и стебель становится полым внутри (соломина). В этом случае пучки расположены в ткани стебля более правильно,

в периферических слоях стебля, по кругу. Кора у однодольных имеется, но не бывает так резко выражена, как у двудольных растений.

У однодольных, имеющих длинные междоузлия, пучки при своём следовании в стебле, выйдя из листа (о б щ и е п у ч к и), сначала приближаются к центру стебля, затем идут вдоль стебля отвесно, а ниже приближаются к периферии и там уже присоединяются своими нижними концами к другим пучкам. При прохождении в центральной части стебля пучки утолщаются, и поэтому в центре поперечного разреза расположены более крупные пучки. Такое расположение пучков имеет место, например, у *пальмы*, *аспидистры* (п а л ь м о в ы й т и п). У однодольных с меньшим развитием междоузлий, например, у наших злаков, пучки тянутся отвесно.

С т р о е н и е п у ч к а. Проводящие пучки у однодольных растений замкнутые (т. е. не имеют камбия), коллатеральные—флоэма их обращена к периферии, ксилема — к центру. На поперечном разрезе пучка *кукурузы* (рис. 98) прежде всего бросаются в глаза два крупных сосуда с очень характерными, неравномерно утолщёнными стенками—пористые сосуды. На их стенках имеются окаймлённые поры (видные на продольном разрезе стебля). Ниже пористых сосудов расположен спиральный сосуд, стенки которого имеют утолщения в виде спиралей, а ещё ниже — сосуд кольчатый. Окружающие кольчатый сосуд п а р е н х и м а т и ч е с к и е клетки рано разрушаются, и на их месте в пучке образуется полость. Все эти элементы вместе составляют к с и л е м н у ю ч а с т ь п у ч к а. С наружной стороны (с периферии) к пористым сосудам примыкает ф л о э м а. Она состоит из ситовидных трубок с сопровождающими клетками. Последние более мелких размеров и плотно примыкают к ситовидным трубкам. Между ксилемой и флоэмой прослойки деятельных клеток — камбия — не имеется. Элементы ксилемы и флоэмы окружены механическими клетками, которые окружают с периферии и весь пучок («механическое влагалище»).

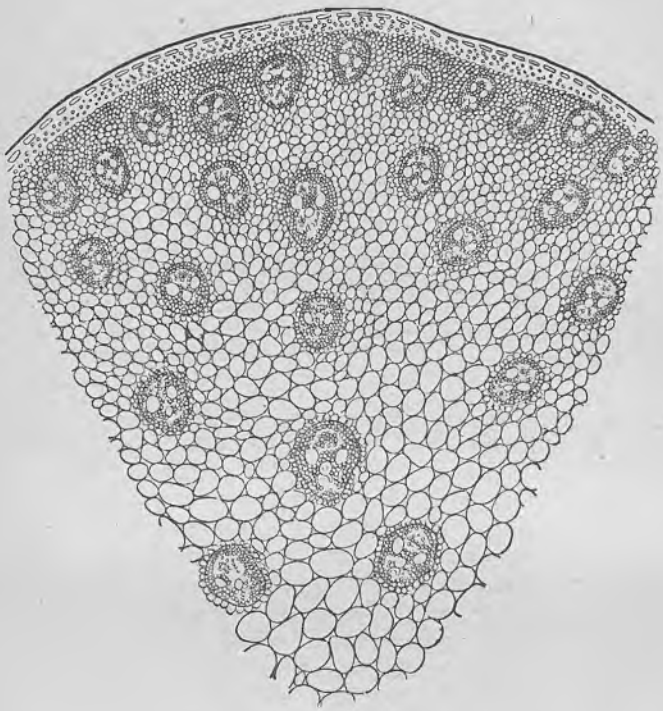


Рис. 97. Поперечный разрез стебля кукурузы.

Вследствие отсутствия камбия в пучках стебель однодольных растений рано теряет способность к утолщению. Увеличение диаметра стебля может идти лишь за счёт разрастания первоначально заложившихся клеток, но у некоторых однодольных, например, у древовидных лилейных —*юкк, драцен* (*Jucca, Dracaena*), стебель может утолщаться. Утолщение стебля у них идёт не за счёт камбия пучков, а за счёт возникновения в основной ткани новых замкнутых пучков.

В молодой верхушечной части стебля сначала закладываются обычно закрытые, коллатеральные сосудистые пучки. Через некоторое время паренхимные клетки, расположенные к периферии от наружного кольца пучков,

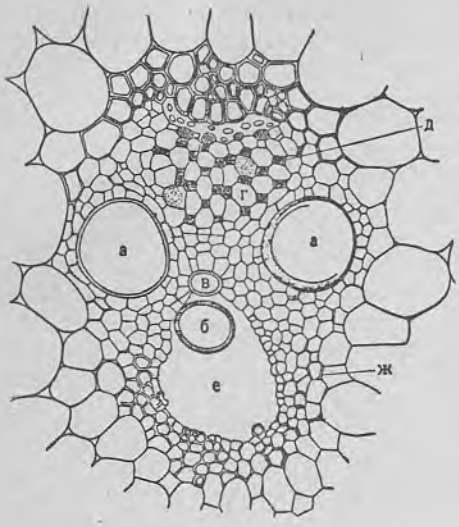


Рис. 98. Поперечный разрез сосудистого пучка кукурузы (*Zea mays*):

а — пористые сосуды; *б* — кольчатый сосуд; *в* — спиральный сосуд; *г* — ситовидные трубки; *д* — сопровождающие клетки; *е* — межклетная полость; *ж* — механическая ткань.

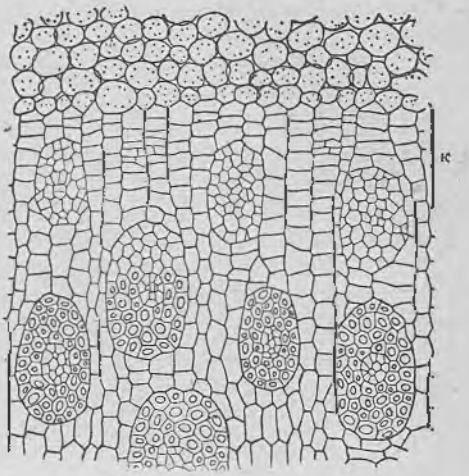


Рис. 99. Часть поперечного разреза ствола драцены (*Dracaena marginata*):

вверху — коровая паренхима; к — кольцо утолщения и в нём образующиеся сосудисто-волокнистые пучки. Далее внутрь — сформировавшиеся сосудистые пучки (закрытые).

усиленно делятся преимущественно тангентальными (параллельными поверхности стебля) перегородками, и вокруг наружных пучков возникает кольцо делящихся паренхимных клеток, которые называются кольцом утолщения (рис. 99).

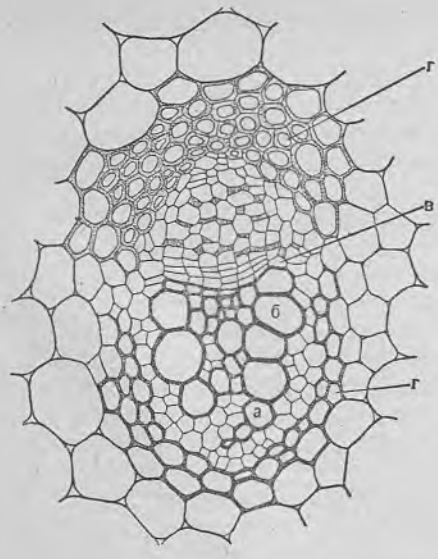


Рис. 100. Поперечный разрез открытого сосудистого пучка из стебля лютика (*Ranunculus repens*):

а — спиральные сосуды; *б* — пористые сосуды; *в* — камбий (пучковый); *г* — механическая ткань.

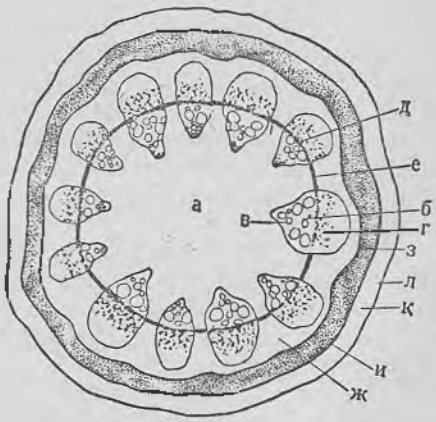


Рис. 101. Поперечный разрез ветви кирказона (*Aristolochia Sipho*) толщиной в 5 *мм* (схема):

а — сердцевина; *б* — сосудистый пучок; *в* — ксилемная часть его; *г* — флоэмная часть его; *д* — пучковый камбий; *е* — межпучковый камбий; *ж* — перицикл; *з* — склеренхимное кольцо; *и* — крахмалоносное влагалище (эндодерма); *к* — первичная кора. В ней *л* — колленхима.

Кольцо утолщения возникает в слое перицикла. Меристематические клетки кольца утолщения откладывают новые паренхимные клетки кнаружи — в кору—в небольшом числе, и ковнутри — в значительно большем количестве. Эти клетки постепенно дифференцируются в элементы пучка. Таким образом, возникает новое кольцо закрытых сосудистых пучков. В дальнейшем могут возникнуть новые кольца утолщения. За счёт разрастания пучков стебель драцен и юкк утолщается.

Такие вторичные пучки в листья не заходят и являются специальными пучками. Во внутреннем строении они также отличаются от первичных пучков. Вторичные пучки не имеют сосудов, и проводящие элементы их состоят из удлинённых трахеид. Кроме того, вторичные пучки — концентрические.

На поперечном разрезе стебля драцены от периферии к центру сменяют друг друга следующие элементы: 1) однослойный эпидермис, 2) пробка (об её образовании см. стр 47), 3) паренхимная ткань коры, 4) кольцо утолщения, 5) вторичные пучки (вытянутые) и 6) первичные пучки (округлые) (рис. 99).

Интересно отметить, что у драцен и юкк, развивающихся в условиях смены дождливого и сухого времени года, имеет место образование годичных слоёв (см. «Двудольные»).

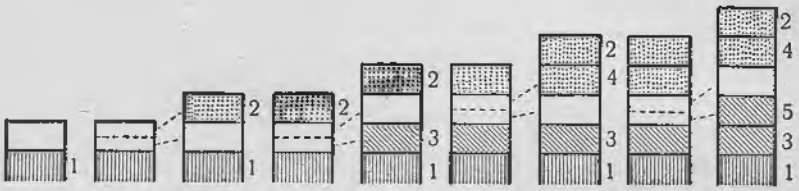


Рис. 102. Схема последовательных делений камбиальной клетки (светлая клетка):
Клетки ксилемы обозначены штрихами, клетки флоэмы точками. Прерывистая линия намечает деление клетки камбия.

Вторичное строение стебля двудольных растений. У двудольных травянистых многолетних растений и у деревьев и кустарников в конце первого года жизни стебля начинает свою деятельность камбий, коренным образом меняющий строение стебля. В пучках между ксилемой и флоэмой открытого пучка имеется прослойка камбия — так называемый пучковый камбий (рис. 100). Вторичное утолщение начинается с образования межпучкового камбия. В паренхимных клетках первичных сердцевинных лучей — между камбиями соседних пучков — наблюдается деление, и образующиеся при этом клетки приобретают таблитчатую форму (межпучковый камбий). В дальнейшем происходит смыкание пучкового и межпучкового камбиев. Возникает сплошное камбиальное кольцо (рис. 101).

Камбий отчленяет клетки кнаружи и внутрь. Последних образуется раза в четыре больше. Схематически деятельность камбия может быть изображена следующим образом. Сначала, при делении камбиальной клетки на две, внутренняя идёт на образование ксилемы (древесины), наружная, т. е. клетка собственно камбия, дорастая до первоначального размера, снова делится на две. Новая наружная клетка превращается в дальнейшем в элементы флоэмы, а расположенная от неё внутрь, достигнув нормальных размеров, снова делится. Нижняя опять даёт элементы ксилемы, верхняя продолжает сохранять меристематический характер (рис. 102). Элементы, отчленяемые камбием внутрь, носят название вторичной ксилемы (древесины); отчленённые кнаружи называют вторичной флоэмой.

Все ткани, находящиеся кнаружи от камбия, называют вторичной корой. В результате деятельности камбиального кольца осенью образуется сплошное кольцо ксилемы и флоэмы.

Не все клетки, отчленяемые камбием, превращаются в элементы ксилемы и флоэмы. Некоторые из них сохраняют паренхиматическое строение. Таким образом, возникают радиальные ряды ксилемных элементов, которые перемежаются с рядами паренхимных клеток; последние продолжают свой рост от центра к периферии в виде первичных сердцевинных лучей.

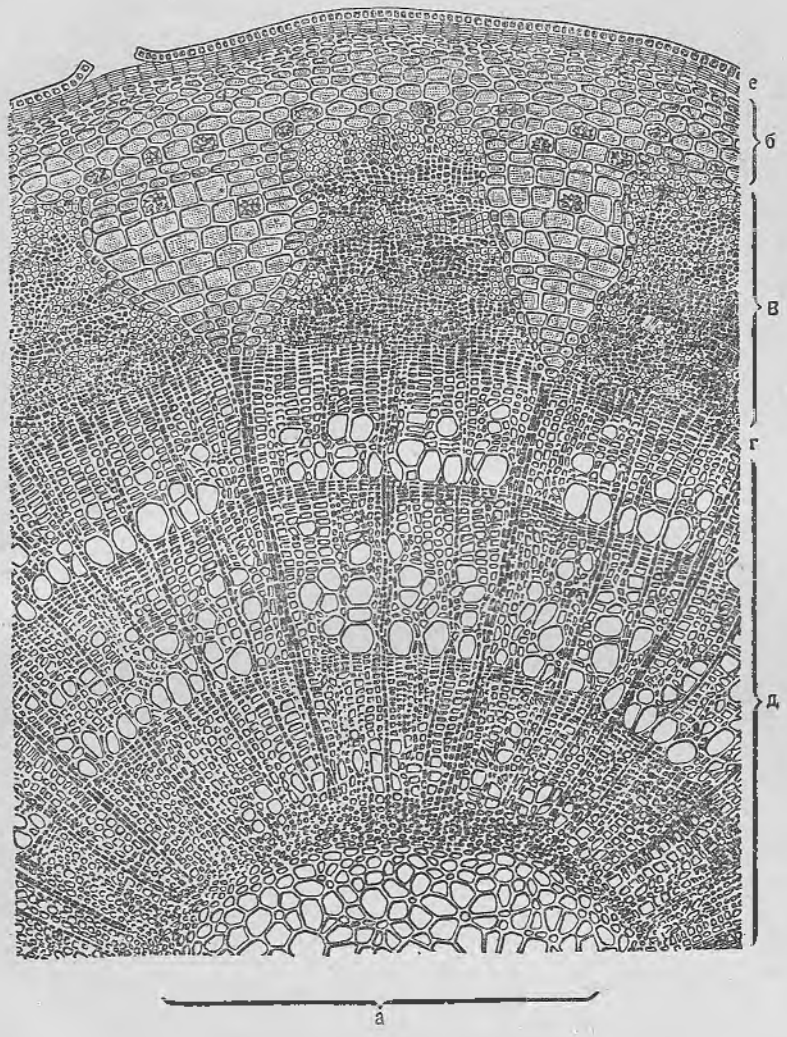


Рис. 103. Поперечный разрез многолетней ветви липы:
а — сердцевина; *б* — первичная кора; *в* — вторичная кора; *г* — камбий, *д* — вторичная древесина; *е* — корка.

Дальнейшее развитие стебля идёт сходным образом. После зимнего перерыва камбий возобновляет деятельность, и на следующий год даёт новое кольцо ксилемы (древесины) и флоэмы (луба). Вследствие меньшего объёма флоэмной части при утолщении стебля флоэма располагается не сплошным кольцом, а отдельными трапециевидными участками, благодаря чему первичные сердцевинные лучи как бы расширяются к периферии в области коры (рис. 103).

Годичные кольца. Зимой деятельность камбия прекращается. Весной, при усиленном притоке питательного материала, образуются более крупные

элементы ксилемы — весенняя древесина (рис. 104). Она богаче сосудами и трахеидами; последние более крупных размеров и тонкостенные. Ближе к осени, по мере замирания деятельности камбия, вследствие уменьшения притока питательного материала и сильного сопротивления кольца коры, откладывается так называемая осенняя древесина, составленная толстостенными сосудами и большим количеством механических элементов (либриформ). Весенняя и осенняя древесина, таким образом, формирует одно годичное кольцо. Переход между весенней и осенней древесинами одного года—не резкий, постепенный; между осенней и весенней древесиной следующего года — очень резкий.

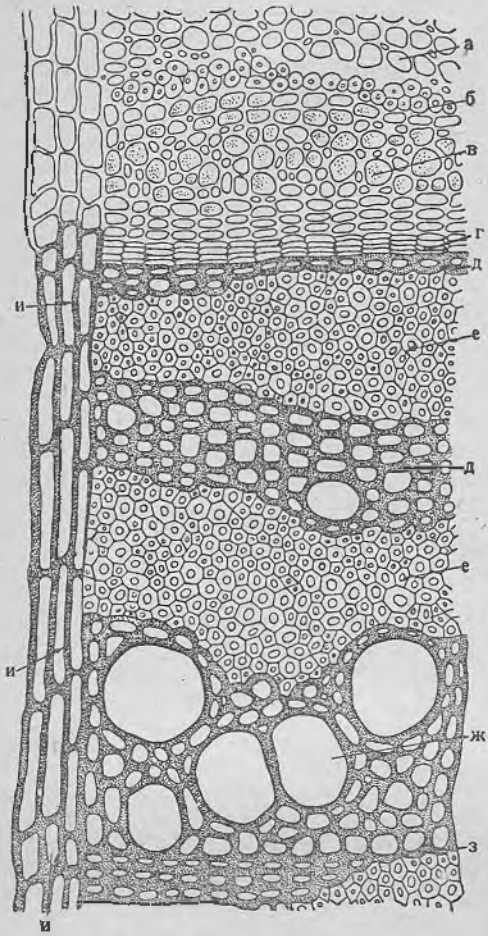


Рис. 104. Поперечный разрез древесины и коры ракитника (*Laburnum vulgare*), кустарника из семейства бобовых:

а — коровая паренхима; *б* — лубяные волокна; *в* — ситовидные трубки и другие проводящие элементы коры; *г* — камбий; *д* —элементы сосудистой системы и древесинная паренхима; *е* —либриформ; *ж* — весенняя древесина с широкополостными сосудами; *з* — граница годичного слоя; *и* — сердцевинный луч.

Годичные кольца хорошо выражены у деревьев и кустарников, обитающих в областях с резкой сменой времён года, при наличии периода с затуханием действия камбия (у нас зимой). В областях, где нет резкой смены времён года, например, в области влажных тропиков, нет и годичных колец. Ширина годичного кольца в разные годы неодинакова, в зависимости от условий года. Поэтому на срезе дерева можно наблюдать различную ширину годичных колец, и, отсчитывая от периферического слоя годичные кольца, можно установить, какие годы являлись благоприятными для развития растения.

По мере нарастания стебля отчленяемые камбием паренхимные клетки могут образовать новые сердцевинные лучи, которые не доходят до сердцевины. Они называются вторичными сердцевинными лучами (рис. 103).

Сердцевинные лучи, как первичные, так и вторичные, состоящие из паренхимных клеток, являются местом скопления запасных питательных веществ, которые откладываются здесь на зиму. Кроме того, через межклетные пространства среди паренхимных клеток сердцевина сообщается с корой, и через чечевички — с атмосферным воздухом.

Вторичная ксилема и флоэма имеют сложное строение. Вторичная ксилема — сложная ткань. Кроме основных проводящих элементов — сосудов и трахеид,— в её состав входят механические элементы (либриформ). Среди них разбросаны паренхимные живые клетки (древесинная паренхима). Здесь же проходят сердцевинные лучи. Вторичная флоэма составлена ситовидными трубками с сопровождающими клетками,

клетками лубяной паренхимы и механическими элементами (лубяные волокна) (рис. 103). Иногда встречаются каменистые клетки. Соотношения перечисленных элементов в различных разрезах (радиальном, продольном, поперечном и тангентальном) приведены на схематическом рисунке 105.

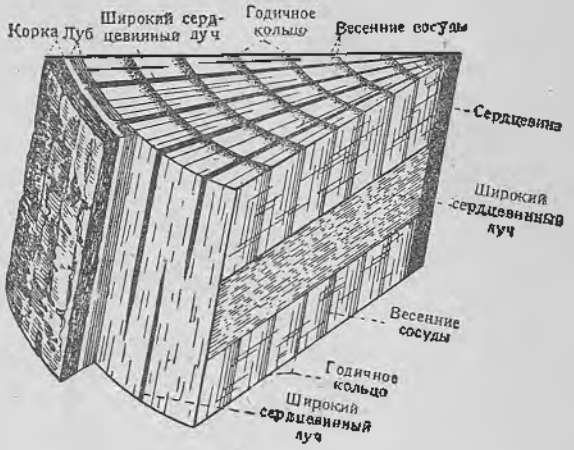


Рис. 105. Сегмент ствола дуба.

Справа радиальный разрез, над ним — поперечный. Слева — часть луба и коры удалены, под ними получается картина тангентального разреза. На радиальном разрезе один сердцевинный луч попал в полость разреза. Кроме широких сердцевинных лучей (первичных) много узких (вторичных).

У многих деревьев (у *дуба* и др.) более старая внутренняя часть древесины темнее и называется я д р о м; наружная же, более светлая, называется з а б о л о н ь ю. Изменение окраски связано с изменением состава древесины. Полости сосудов ядра и их оболочки заполняются различными минеральными соединениями. В результате ядро становится очень прочным и не проводит воду. Передвижение воды идёт в этом случае только по сосудам более молодой заболони. Ядровая древесина высоко ценится в столярном деле. Пропитанное различными веществами ядро становится более стойким против гниения.

С разрастанием стебля в толщину происходит изменение первичной коры. Эпидермис на ветвях наших деревьев уже к осени первого года сбрасывается и заменяется вторичной покровной тканью — п е р и д е р м о й (пробкой), возникающей за счёт деятельности ф е л л о г е н а (пробкового камбия). По мере дальнейшего нарастания перидерма сменяется к о р к о й (см. «Ткани»).

У многих двудольных растений в самом начале развития стебля в конусе нарастания закладывается сплошное прокамбиальное кольцо, которое в дальнейшем даёт замкнутые кольца ксилемы и флоэмы. В этом случае трудно различить, где кончается первичное строение стебля и начинается вторичное.

Строение стебля хвойных растений. Строение стебля хвойных растений в общем сходно со строением стебля двудольных растений. Важным отличием хвойных является отсутствие сосудов. Ксилема хвойных составлена только трахеидами — удлинёнными, в поперечном сечении почти квадратными клетками. Все трахеиды более или менее одинаковы. Однако граница между осенней и весенней древесиной и у хвойных очень резкая, так как осенние и весенние трахеиды различны по величине и по толщине оболочки. Трахеиды на продольных стенках имеют окаймлённые поры, посредством которых их полости сообщаются друг с другом.

В коре, в сердцевинных лучах и в древесине у хвойных развиваются с м о л я н ы е х о д ы.

Метаморфозы стебля (и побега в целом). В связи с выполнением дополнительных функций стебель и побег (стебель с листьями) претерпевают ряд превращений (метаморфизируются). Перечислим важнейшие из них:

У к о р о ч е н н ы е п о б е г и. У многих растений из пазушных почек развиваются особые укороченные побеги — со сближенными узлами и короткими междоузлиями. Стебли таких побегов вырастают всего на несколько миллиметров в год. Листья у них так сближены, что кажутся выходящими из одной точки. Назначение таких побегов сводится к более равно-



Рис. 106.

1. Удлинённый однолетний побег осины с 4 листовыми почками. *2.* Укороченный четырёхлетний побег осины с 2 листовыми и двумя цветочными почками. *3.* Удлинённый побег яблони. *4.* Многолетний укороченный побег яблони (плодовый). *5.* Укороченные побеги барбариса.

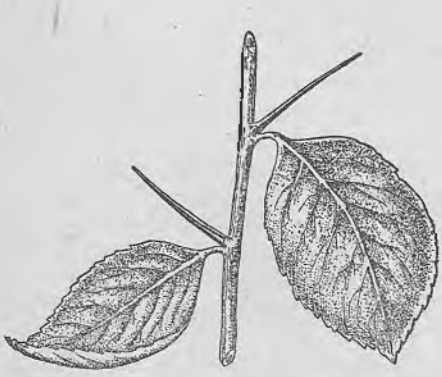


Рис. 107. Колючки стеблевого происхождения у боярышника.



Рис. 108. Филлокладии (кладодии) у *Ruscus*.

мерному и густому облиственію кроны. Особенно типично это выражено у *яблони, груши, тополя, лиственницы*. У некоторых растений листья образуются только на таких укороченных побегах (*барбарис*) (рис. 106). Часто только такие укороченные побеги несут цветки и плоды (*груша, яблоня*). Укороченными побегами являются также и розетки *одуванчика, примулы, моркови, свёклы* и др.



Рис. 109. Усики — стебли переступня.

Колючки являются защитным приспособлением от поедания животными. Они могут быть стеблевого и листового происхождения (*барбарис, кактусы* — см. выше). Колючки стеблевого происхождения встречаются у *боярышника, дикой яблони, крушины слабительной*. При культуре во влажных условиях такие колючки развивают листья. Определить стеблевую природу колючки обычно можно по её положению. Являясь метаморфизированным побегом, она сидит в пазухе листа (рис. 107).



Рис. 110. Корневища:
1 — осоки, *2* — купены (*Polygonatum*).

Кладодии. Побеги растений, произрастающих в засушливых условиях, могут сильно редуцировать листья и сами приобретать вид и форму листьев. Такие уплощённые побеги, принявшие форму листьев, называют кладодиями, или филлокладиями. Они имеются, например, у широко распространённого у нас на Кавказе и южном берегу Крыма кустарника *иглицы* (*Ruscus*). Листочки у него мелкие. В пазухах таких листочков сидят листовидные зелёные ветви второго порядка — кладодии. На их поверхности в пазухе маленького листочка-прицветника развиваются цветки, а затем и плоды (рис. 108).

В флоре средней полосы кладодии встречаются, например, у *спаржи* (*Asparagus officinalis*), растущей по заливным лугам. Листья здесь имеют вид мелких буроватых чешуек; в пазухе каждой такой чешуйки находится игловидная зелёная веточка, заменяющая лист.

Усики — видоизменённые стебли, служащие для прикрепления растения к окружающим предметам, встречаются, например, у *дикого винограда, тыквы, переступня* (рис. 109).



Рис. 111. Развитие клубней картофеля (*Solanum tuberosum*):

а — семядоли, *б* — зелёные листья, *в* — клубни, *г* — глазки (почки), *д* — подземные листья.

К о р н е в и щ е — подземный стебель. От корня оно отличается наличием сильно редуцированных, чешуйчатых листьев, отсутствием чехлика. Корневища имеет огромное большинство многолетних травянистых растений. Внешний вид корневища может быть весьма различный. У *осоки ранней* (*Carex praecox*), у *пырея* и др. корневища шнуровидные, тонкие, длинные (к о р н е в и щ н ы е р а с т е н и я, рис. 110). У многих злаков корневища укороченные. Многие болотные осоки образуют своими сильно разросшимися и перепутанными корневищами высокие плотные кочки. При помощи корневищ, разрастающихся в разные стороны, многие растения (*пырей*, *тростник* и др.) быстро расселяются, занимая огромные площади, так как на корневищах образуются в большом числе надземные облиственные побеги. У *купены*, *ландыша* корневища короткие, толстые. Их верхушечная почка — конусовидная, плотная, наверху заострённая — прокладывает себе дорогу в почве. У купены надземные побеги после отмирания оставляют на корневищах крупный рубец, похожий на круглую печать. Отсюда русское название растения «*соломонова печать*». Корневище растения, накопив большое количество питательных веществ, обеспечивает развитие цветоносных побегов и цветение растения ранней весной, когда другие растения ещё только начинают развивать свои вегетативные части. В этом отношении интересна группа весенних растений наших лиственных лесов (*ветреницы*, *адокса* и др., см. раздел «Экология»).

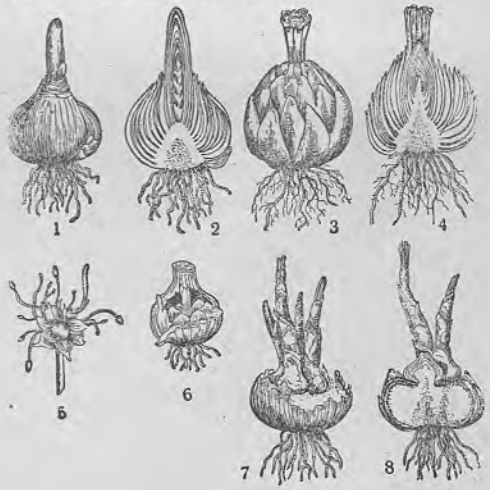


Рис. 112. Луковицы:

1 — плёнчатая луковица гиацинта; *2* — продольный разрез её; *3* и *4* — чешуйчатая луковица лилии; *5* — луковицы в соцветии лука; *6* — детки в луковице; *7* — клубнелуковица шафрана; *8* — разрез её.

У с ы, п л е т и, с т о л о н ы — это обычно надземные стелющиеся побеги. Они укореняются в узлах, и если имеют короткие междоузлия, то называются плетями; если же длинные — усами, столонами (например, у *земляники*, *будры* и пр.).

К л у б н и являются мясистыми утолщениями одного или нескольких междоузлий стебля. Типичным клубнем будет к л у б е н ь к а р т о ф е л я. Удлинённые корневища (столоны)

картофеля получают на конце утолщения в связи с накоплением крахмала. На таких клубнях листья сильно редуцируются, имея вид коротких чешуек, скоро отваливающихся. В пазухах таких чешуек сидят почки, называемые обычно глазками (рис. 111). В каждом глазке имеется несколько почек (три и больше). Но прорастает обычно одна почка, остальные являются спящими. У многих растений развиваются надземные клубни.

Луковица (рис. 112) — видоизменённый укороченный побег, у которого стеблем является нижняя, расширенная часть — донце. От донца отходят в большом количестве придаточные корни, укрепляющие луковицу в земле и доставляющие растению воду и растворённые в ней минеральные вещества. Наружные листья превращены в короткие кожистые чешуи, защищающие внутренние части луковицы. В центре луковицы находится конус нарастания стебля, окружённый тонкими листочками. Они разрастаются на следующую весну в листья нормального надземного побега, причём из верхних частей образуют надземные зелёные пластинки, к концу вегетации засыхающие, а основание их — влагалище — превращается в мясистые чешуи луковицы. В пазухах мясистых чешуй луковицы часто образуются почки — так называемые детки (у *чеснока*), дающие при развитии добавочные (пазушные) побеги. У некоторых растений имеют место промежуточные образования — клубнелуковицы (у *шафрана* — *Crocus*, у *гладиолуса*). Питательные вещества у них откладываются в разрастающемся донце, а листья отмирают целиком (рис. 112). У некоторых растений имеются надземные луковицы, развивающиеся в пазухе надземных листьев (*зубянка*) или в соцветиях (у *чеснока*).

Водный режим

Роль воды в жизни растения. Вода имеет огромное значение в жизни растения. Во всяком живом растительном организме содержится от 80 до 90 частей воды. Клетки растений содержат значительно больше воды, чем клетки животных. Этому способствует наличие оболочки, а также и образование специальных вместилищ для воды в клетке в виде вакуоль. Вакуоля содержит воду с растворёнными в ней органическими и минеральными веществами. Кислый и сладкий вкус плодов зависит от содержания сахаров и кислот в вакуолях клеток плодов. Кислица, щавель являются примерами растений, содержащих растворённый кислый щавелевокислый калий в своём клеточном соке. Из сказанного ясно, что далеко не вся вода, находящаяся в растении, находится в протоплазме. Бо́льшая часть воды заключена в вакуоле. Молодые клетки или совсем не содержат вакуолей, или содержат очень маленькие вакуоли в небольшом числе. По мере роста и развития растения протоплазма начинает понемногу обезвоживаться, образуя крупные вакуоли, часто затем сливающиеся вместе и образующие одну большую центральную вакуолю.

Содержание воды, как мы уже отмечали, не остаётся неизменным в течение жизненного цикла растения, оно постоянно меняется. Несмотря на образование вакуолей, старые клетки более бедны водой, чем молодые клетки. По мере увеличения возраста клетки, её старения, коллоиды её плазмы становятся менее набухаемыми. Особенно незначительное количество воды имеется у растения в созревших семенах, где её содержание колеблется в среднем от 3 до 15%.

В то же время нам хорошо известен низкий уровень жизнедеятельности сухих семян. Сухие семена лежат годами и жизнь в них как будто замерла, но стоит им дать воду, как в них начинается интенсивный обмен веществ. Эти примеры ясно показывают роль, которую играет вода в жизнедеятельности растения. Как поступает вода в растение? Корневая система растений насасывает воду из окружающего почвенного раствора. Вода как бы на-

гнетается корнем в растение. Это легко обнаружить, срезав растение под корень. С поверхности пенька растения будет выделяться сок, получивший название сока плача, или пасоки растения. Плач растений доказывает наличие корневого давления. Последнее можно измерить, если приделать к «плачущему» растению ртутный манометр (рис. 113). Величина корневого давления составляет даже у травянистых растений 2—3 атмосферы. Пасока представляет собой раствор сахара, белковых и минеральных веществ. Особенно много сахара содержит весенняя пасока некоторых деревьев, например, берёзы. Если весной поранить берёзу, то из места поранения начинает выделяться сладкий сок (пасока). После того как дерево развернёт свои листья, поранение уже не вызывает выделения пасоки, так как присасывающая сила листьев вызывает уже отрицательное давление в древесине.



Рис. 113. Измерение корневого давления.

Плач растений, несомненно, представляет осмотическое явление. Если поместить растение в раствор с осмотическим давлением, равным осмотическому давлению сока плача, то плач при этом немедленно прекращается. Если взять окружающий раствор более концентрированным, чем сок плача, то он может даже начать сосать воду из растения. Возникает вопрос, не является ли плач патологическим явлением, которое возникает в результате повреждения растения при его срезании?

О том, что плач растения является нормальным явлением, можно судить по явлению гуттации. Гуттация наблюдается в природной обстановке только утром, когда окружающий растение воздух приближается к насыщению водяными парами. В лаборатории её легко наблюдать, закрывши растение, например, проростки пшеницы, стеклянным колпаком. На поверхности молодых листочков пшеницы будут выделяться капельки воды. В природе легче всего наблюдать гуттацию в поле, на листьях манжетки, или в саду, на листьях настурции. При гуттации никакого повреждения растения не происходит, и тем не менее, благодаря наличию корневого давления, растение выделяет капельножидкую воду. Гуттационная вода не является чистой водой, а в ней всегда содержится некоторое количество солей.

При помощи гуттации растение освобождается от избытка солей, в частности солей кальция, который поступает в растение из почвы в большом количестве. Многие растения засолённых почв (солончаков) путём гуттации освобождаются от избытка поглощённого ими хлора и натрия.

Таким образом, наличие плача и гуттации показывает, что корневая система поглощает воду и накачивает её в растение. На этом основании корневая система растения называется нижним концевым двигателем водного тока.

Транспирация растений. Однако вода играет ещё одну весьма существенную роль в жизни растения. Огромные её количества всё время непрерывным потоком идут через растение, испаряясь с поверхности её листьев, а у травянистых растений и с поверхности стеблей. Процесс испарения воды растением получил название транспирации. Особое название для процесса испарения воды имеет свои основания, так как здесь мы имеем дело не с простым физическим явлением испарения, а со сложным физиологическим процессом.

В основе процесса транспирации лежит физический процесс испарения, подчиняющийся известной формуле Дальтона:

$$V = K(F - f)\frac{760}{P} \cdot S.$$

В этой формуле испарение (V) равняется константе (K), найденной эмпирическим путём, помноженной на разницу между упругостью пара, насыщающего пространство при данной температуре (F), и упругостью пара, наблюдаемой в опыте (f), на отношение нормального давления (760 *мм*) к наблюдаемому в опыте (P) и на площадь испаряющей поверхности. Как видно из формулы, основной величиной, определяющей испарение, является дефицит насыщения, т. е. разница между F и f. Чем больше разница между этими двумя величинами, тем больше величина испарения.

Подчиняясь этому закону, транспирация всё же от него сильно отклоняется, как сложный физиологический процесс, регулируемый растением. Прежде чем перейти к анализу процесса транспирации, отметим её роль в жизни растительного организма.

Значение транспирации для растения. Осуществляя свой газообмен с окружающей средой, растение неизбежно теряет воду в процессе транспирации сквозь открытые устьичные щели. Таким образом, необходимость углеродного питания и приводит растение к значительным потерям воды, что и дало повод К. А. Тимирязеву считать транспирацию неизбежным физическим злом. Поглощая солнечные лучи в процессе фотосинтеза, растение естественно сильно нагревается, так как основная часть энергии переходит при этом в тепловую и лишь незначительная часть расходуется непосредственно на фотосинтез.

В этом охлаждающем действии транспирации на растение и заключается одно из основных её значений. Если мы сильно замедлим транспирацию, то растение начинает перегреваться, плазма отмирает, и на листьях появляются бурые пятна запала, т. е. гибель от коагуляции протоплазмы, вследствие повышения температуры. Такой запал очень легко создаётся во влажном воздухе оранжерей под стеклом. Транспирация растений во влажном воздухе почти сведена на-нет, и поглощённые солнечные лучи в этом случае вызывают ожоги растений. Для предохранения от ожогов стёкла оранжерей летом белят или покрывают матами.

Кроме того, транспирационный ток способствует передвижению минеральных веществ от корня к листьям.

Методы учёта транспирации. Определение транспирации может проводиться качественным или количественным путём. Качественный метод обнаружения транспирации заключается в следующем. Берут фильтровальную бумагу, пропитанную трёхпроцентным раствором хлористого кобальта. Пропитанная этой солью бумажка обладает способностью менять свой цвет в зависимости от своей влажности. В сухом виде бумажка голубого цвета, а во влажном состоянии розового. Приложивши предварительно подсушенную бумажку голубого цвета к растению, наблюдают её порозовение. Время порозовения может служить для сравнительного определения интенсивности транспирации. Если растение выращивается в вегетационном сосуде, то можно учесть потерю в весе, предохраняя поверхность почвы сосуда от испарения.

Чаще всего для определения транспирации в естественных условиях пользуются методом Л. А. Иванова. Нельзя назвать этот метод строго количественным, но всё же он даёт наилучшее представление о ходе транспирации в естественной обстановке. Он даёт значительно более верные результаты, чем метод срезывания веточек и опускание их срезом в воду с последующим учётом испарившейся воды (рис. 114).

Метод Л. А. Иванова сводится к следующему. Срезают лист или веточку растения, быстро её взвешивают на специальных торзионных или квадрантных весах, где сразу по шкале отмечается вес, затем экспонируют от 1 до 10 минут и снова взвешивают. Полученные результаты перечисляют на 1 *г* сырого веса растения за один час или на единицу поверхности (на 1 *кв. дм* в час).

Устьичная и кутикулярная транспирация. Различают два типа транспирации: устьичную и кутикулярную, т. е. транспирацию сквозь устьичные щели и транспирацию через поверхность кутикулы, покрывающей эпидермис листа. Кутикулярная транспирация обычно значительно меньше устьичной. Однако молодые листья растений имеют высокую интенсивность кутикулярной транспирации. В молодом листе кутикула бывает ещё маломощной и сквозь неё происходит интенсивная транспирация. Если у старого листа кутикулярная транспирация составляет 5—10% общей транспирации, то у молодого листа она нередко составляет 40—70%. Естественно, что молодые растения особенно нуждаются в водоснабжении и очень чувствительны к недостатку воды в почве, легко засыхая.

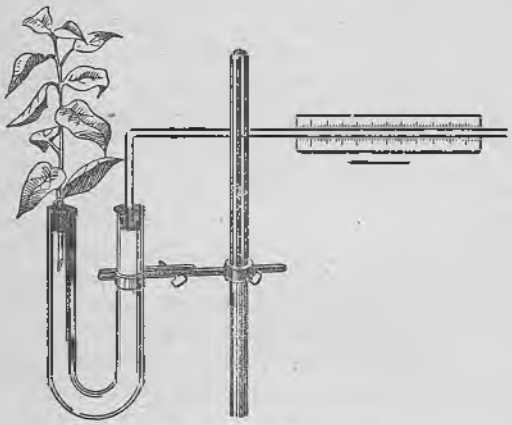


Рис. 114. Потометр.

Регулировка транспирации. Растение способно регулировать интенсивность своей транспирации. Закрывая устьица, растение снижает транспирацию и одновременно повышает температуру своего тела. Однако при закрытых устьицах растение не может усваивать углекислоту воздуха и нормально питаться. Поэтому устьичный аппарат в растении и реагирует весьма сложным образом на окружающие условия, то замыкая, то размыкая свою щель.

Долгое время не могли понять эту «игру» устьичной щели, пока не выяснилось, что она зависит от целого ряда условий. Различают три категории условий, вызывающих замыкание и размыкание устьичной щели. Прежде всего устьичная щель может замыкаться и размыкаться пассивно, благодаря тургорному давлению соседних клеток. При полном насыщении клеток водой устьичная щель пассивно замыкается; при небольшой потере воды, в 3—4%, она пассивно размыкается. При дальнейшей потере воды уже возникают активные движения. Основой этих движений является переход крахмала в сахар в замыкающих клетках устьица. При переходе крахмала в сахар осмотическое давление внутри замыкающих клеток возрастает и щель начинает открываться. При переходе сахара в крахмал наблюдается обратная картина. Теряя воду, замыкающие клетки при небольших степенях обезвоживания (до 15%) реагируют размыканием своей щели, а затем при дальнейшем обезвоживании начинают замыкаться. Свет способствует размыканию, а темнота — замыканию устьиц. Всего вероятнее, что и температура не остаётся без влияния, действуя на размыкание и замыкание устьичной щели. Можно предположить, что с повышением температуры устьица размыкаются, с её падением замыкаются, хотя это остаётся ещё недоказанным. Таким образом, в течение дня растение одновременно испытывает влияние ряда условий, одни из которых способствуют замыканию, а другие размыканию устьичной щели. В то время как обезвоживание влечёт за собой замыкание, свет оказывает противоположное действие, и в результате наблюдается сложная «игра» устьиц в виде непрерывного изменения ширины устьичной щели.

С увеличением устьичной щели увеличивается и интенсивность транспирации, достигая своего максимума при 50—60% отомкнутости щели, и больше уже не возрастает при дальнейшем более широком отмыкании устьиц.

Помимо устьичной регулировки транспирации, можно наблюдать и внеустьичную её регулировку. Особенно хорошо заметен этот тип регулировки у *хлопчатника*. В очень жаркий день часто удаётся отмечать полную остановку транспирации у этого растения при широко открытых устьицах. Явление это, повидимому, связано с подсыханием оболочек клеток. Высокая температура способствует широкому размыканию устьиц, а при широко отомкнутых устьицах происходит быстрое иссушение оболочек поверхностных клеток. При испарении вода всегда поступает из протоплазмы в оболочку клетки и испаряется уже с поверхности последней.

Повидимому, многие растения более южного климата способны в большей мере к внеустьичной регулировке транспирации, чем растения более умеренного климата. У пшеницы главную роль играет устьичная регулировка транспирации, а у хлопчатника — внеустьичная.

Зависимость транспирации от окружающих условий. Как уже отмечалось, транспирация зависит от внешних условий, а именно: от температуры воздуха, света, ветра и в первую очередь от дефицита насыщения воздуха парами воды. Последняя величина очень сильно зависит от первых трёх, так как ясно, что чем выше температура, тем большее количество паров находится в воздухе. В Средней Азии при большом содержании паров воды, часто превышающем содержание этих паров в умеренной части Европейской части СССР, дефицит будет очень большим, так как для того чтобы насытить водяными парами пространство при данной высокой температуре, их надо гораздо больше, чем при более низкой температуре.

Как общую закономерность можно отметить значительное увеличение интенсивности транспирации с увеличением температуры, силы ветра и интенсивности освещения. Однако, как мы уже отмечали, само содержание воды в растении вызывает регулировку, снижая интенсивность процесса транспирации. В результате и получаются те сложные кривые хода этого процесса, которые наблюдаются в природе. Очень часто суточная транспирация выражается кривой с рядом вершин и провалов. Нередко наблюдается минимум транспирации в самые жаркие часы дня, связанный с обезвоживанием растения и замыканием устьиц.

Единицы измерения транспирации. Интенсивность транспирации колеблется от 0,1—0,2 до 2—3 *г* на 1 *г* сырого веса в час. Наблюдались и более высокие величины, но они представляют скорее исключение, чем правило.

Мы уже видели, что между величиной транспирации и отомкнутостью устьичной щели существует определённая зависимость. Так как и интенсивность фотосинтеза в какой-то мере также связана со степенью отомкнутости устьиц, то нас не должно удивлять и наблюдаемое соотношение между транспирацией и накоплением сухого вещества. Величина эта получила название транспирационного коэфициента. Транспирационным коэфициентом называется количество воды, испаренное растением на один грамм образовавшегося сухого вещества. Величина транспирационного коэфициента колеблется от 300 до 1000 *г*. Л. А. Иванов предложил для характеристики этого же процесса другую величину — продуктивность транспирации. Продуктивностью транспирации называется количество граммов сухого вещества, образовавшегося при испарении одного литра воды (1000 *г*). Нетрудно видеть, что продуктивность транспирации представляет собой величину, обратную транспирационному коэфициенту. Транспирационный коэфициент крайне непостоянен, часто изменяется почти в два-три раза у одного и того же растения

по отдельным годам, в зависимости от режима погоды. Всё же он в известной мере характеризует потребность растения в воде и может быть полезен при расчёте ориентировочно норм орошения. Попытка взять его как критерий засухоустойчивости растений не оправдалась, так как он слишком варьирует в зависимости от внешних условий. Для отдельных видов он всё же даёт приблизительное представление об их потребности в воде и об их продуктивности.

Физиологическая роль стебля. Поданная корнем вода быстро перемещается по растению к листьям. Возникает вопрос, как же передвигается вода по растению? Поглощённая корневыми волосками вода проходит расстояние в несколько миллиметров по живым клеткам, а затем уже поступает в мёртвые сосуды ксилемы. Передвижение воды по живым клеткам возможно благодаря наличию сосущей силы, возрастающей от корневого волоска к живым клеткам, прилегающим к сосудам ксилемы. Такое же распределение сосущей силы имеется и в живых клетках листа (рис. 115). При передвижении воды по живым клеткам листа сосущая сила каждой последующей клетки должна отличаться на 0,1 атмосферы. В одном из опытов удалось установить, что в листе *плюща* в третьей клетке от жилки имелась сосущая сила, равная 12,1 атмосферы, а в 210-й клетке — 32,6 атмосферы. Таким образом, на преодоление сопротивления 207 клеток разница в сосущей силе составила 20,5 атмосферы, т. е. как раз около 0,1 атмосферы на каждую клетку. Из этих данных следует, что сопротивление осмотическому передвижению воды по живым клеткам равняется около 1 атмосферы на 1 *мм* проходимого водой пути. Отсюда становится понятным, почему растения, не имеющие сосудов (*мхи, лишайники*), не достигают больших размеров. Только в связи с появлением трахеид (папоротникообразные и голосеменные) и сосудов (покрытосеменные) в процессе эволюции создалась возможность для растения достигать высоты в несколько десятков и даже свыше сотни метров (*эвкалипты, секвойи*). Только небольшую часть своего пути в растении вода проходит по живым клеткам — в корнях, а затем в листьях. Бóльшую часть пути вода проходит по сосудам корня, стебля и листа. Испарение воды с поверхности листьев создаёт наличие сосущей силы в клетках листа и корня и поддерживает постоянное передвижение воды по растению. Поэтому листья растений и получили название верхнего концевого двигателя, в отличие от корневой системы растения, которая нагнетает воду в растение.

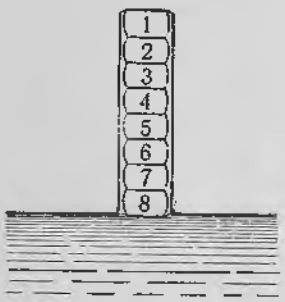


Рис. 115. Схема передвижения воды по паренхиме.

О значении перемещения воды по мёртвым клеткам древесины — сосудам и трахеидам — можно судить по такому опыту.

Если мы срежем ветку какого-либо травянистого растения и поставим её в воду, то вода будет поступать к листьям, передвигаясь по сосудам, благодаря испарению с их поверхности. Если закупорить полости сосудов погружением ветви в расплавленную желатину, а затем, когда желатина втянется в сосуды и застынет, соскоблить её с поверхности среза и опустить ветку в воду, то листья быстро завянут. Этот опыт показывает, что по живым клеткам паренхимы вода не может быстро перемещаться к листьям.

Испаряя воду с поверхности своих листьев, растения автоматически тянут воду по сосудам. Чем интенсивнее транспирация, тем сильнее сосёт воду растение. Присасывающее действие транспирации легко обнаружить, если срезанную ветку герметически укрепить в верхнем конце стеклянной трубки, наполненной водой, нижний конец которой погружён в чашку со

ртутью. По мере испарения воды на её место в трубку будет втягиваться ртуть (рис. 116). Конец поднятию ртути кладёт воздух, выделяющийся из межклетников, который прерывает сообщение сосудов с водой. Обычно, однако, в подобном опыте удаётся поднять ртуть на значительную высоту. Работа верхнего концевого двигателя играет значительно большую роль в природе по сравнению с нижним, так как она идёт автоматически, за счёт энергии солнечных лучей, нагревающих лист и повышающих испарение. Работа нижнего концевого двигателя связана с затратой энергии за счёт расходования накопленных в процессе фотосинтеза ассимилятов. Однако весной, когда ещё не распустилась листва, или во влажных тенистых местообитаниях, где транспирация очень невелика, основную роль в передвижении воды играет корневая система, нагнетающая воду в растение.



Рис. 116. Присасывающее действие листьев.

Присасывающая сила листьев настолько велика, что если перерезать облиственную ветку, то наблюдается не вытекание, а засасывание воды. В высоких деревьях это сосание воды листьями передаётся вниз на десятки метров. В то же время известно, что любой всасывающий насос не может поднять воду на высоту, превышающую 10 *м*, так как вес этого водяного столба будет соответствовать атмосферному давлению и им уравновешиваться. Наблюдаемое различие между всасывающим насосом и стеблем растения зависит от сцепления воды со стенками сосудов. Опыты с кольцом спорангия *папоротника* показали, что сила сцепления воды здесь составляет 300—350 атмосфер. Как известно, кольцо на спорангии папоротника состоит из мёртвых клеток, у которых внутренние и боковые стенки утолщены, а наружные тонки. При созревании спорангиев клетки эти, наполненные водой, теряют её и уменьшаются в размерах. При этом происходит втягивание внутрь тонкой стенки и сближение концов толстых стенок между собой. Получается как бы натянутая пружина, стремящаяся оторвать от стенок воду. Когда происходит отрыв воды, то пружина распрямляется и споры с силой разбрасываются из спорангия, как из метательной машины. Вызвать этот отрыв воды можно погружением спорангиев в концентрированные растворы некоторых солей. Измерения показали, что сила, производящая отрыв воды, оказалась равной примерно 350 атмосферам. Из изложенного понятно, что сплошные водяные столбы, заполняющие сосуды, крепко спаяны благодаря силе сцепления. Вес столба воды в 100 *м* высоты соответствует всего лишь 10 атмосферам. Таким образом, огромная сила сцепления позволяет воде в стеблях растений подниматься на высоту, значительно превышающую барометрическую. Корневое давление и присасывающее действие листьев двигают водяной ток на значительную высоту. Большое значение при этом имеют также поперечные перегородки в сосудах, так как воздух, попадая в сосуды, изолируется, и из общей системы водоснабжения исключаются лишь небольшие участки.

Скорость движения воды по древесине. Скорость движения воды по сосудам сравнительно невелика. Для лиственных древесных пород она составляет в среднем 20 *см*³ в час на 1 *см*² поперечного сечения древесины, а для хвойных всего 5 *см*³ в час. В то же время кровь по артериям движется со скоростью 40—50 *см*³ в секунду, а вода по водопроводным магистралям 100 *см*³ на 1 *см*² сечения в секунду.

Нисходящий ток. Помимо передвижения воды по сосудам из корневой системы к листьям, имеется ещё и другой ток веществ, а именно — передвижение накопленных растениями ассимилятов из листьев в стебли, корни, семена, т. е. в те органы, где идёт новообразование частей или откладывание вещества в запас.

Стебель является как бы посредником, связующим звеном между другими частями растения в их обмене веществ. Наличие двух токов в растении было открыто ещё в 1727 г. Гельсом. Им впервые был описан плач у *виноградной лозы*, а также сделаны первые опыты по кольцеванию, установившие наличие отводящего, или нисходящего тока, т. е. тока органических веществ по флоэме. Для того чтобы прекратить отток ассимилятов из листа, черешок лозы подвергается кольцеванию, т. е. кругом стебля срезается вся кора с флоэмой.

Образующиеся в большом количестве в листе моносахара переходят во флоэме в сахарозу, которая является транспортной формой углеводов. Наибольшая концентрация сахарозы наблюдается во флоэме, а в листьях, в стебле и корне её концентрация падает, и таким образом её передвижение идёт из мест с большей концентрацией к местам с меньшей концентрацией. Поэтому-то передвижение совершается именно в том направлении, где углеводы требуются на ростовые процессы или откладываются в запас в виде крахмала, гемицеллюлозы. Азотистые вещества передвигаются в виде аминокислот, причём концентрация их в листе также выше, чем в стебле или корне. При кольцевании стебля выше кольца всегда наблюдается повышенное содержание углеводов и азотистых веществ.

Наименее изученным является вопрос о механизме передвижения органических веществ у растения. До сих пор нет ни одной теории, которая удовлетворительно объясняла бы передвижение органических веществ. Можно лишь отметить, что передвижение веществ связано со значительным расходованием энергии и очень сильно падает, если ухудшается аэрация, т. е. уменьшается доступ кислорода к растению. Таким образом, только дальнейшее изучение может пролить свет на этот важный вопрос жизни растений.

Водный баланс растения. Поступление, передвижение и расходование воды растением составляет водный баланс растений. Водный баланс может складываться у растения различно. Здесь теоретически могут иметь место три случая: 1) когда поступление воды превышает её расходование, 2) когда поступление равно расходованию и 3) когда расходование воды больше, чем поступление.

Первый случай может наблюдаться тогда, когда растение испытывает недостаток воды и восполняет убыль этой воды. Второй случай — бездефицитного баланса — является наиболее желательным, и, наконец, третий случай ведёт к возникновению водного дефицита, иначе, к обезвоживанию клеток растений. Недостаток насыщения клеток водой или водный дефицит приводит у ряда растений к заметной потере тургора. В жаркий летний день можно легко наблюдать, как вянут листья у тыквы или дурмана. Вечером, когда интенсивность транспирации падает, они опять восполняют свой водный дефицит и восстанавливают нормальный тургор своих листьев. Однако далеко не все растения дают такую яркую картину водного дефицита, наблюдаемую непосредственно глазом. У большинства растений благодаря наличию механической ткани потеря тургора внешне не заметна, несмотря на большие водные дефициты. Возникший водный дефицит влечёт за

собой определённые последствия. Растение начинает защищаться от обезвоживания прежде всего изменением интенсивности своего обмена. В нём начинается расход крахмала с превращением его в сахар, и очень усиливается дыхание. Как известно, при дыхании выделяется вода, которая несколько уменьшает нарастающий водный дефицит. Таким образом, обезвоживание вызывает значительные изменения во всей физиологии растения. Растение начинает приспособляться к обезвоживанию своих клеток. Небольшое обезвоживание может вначале стимулировать и процесс фотосинтеза, но затем начинается резкое его падение.

Помимо дневного дефицита, отличают ещё остаточный водный дефицит, т. е. тот дефицит, который не выравнивается даже за ночное время суток. Возникновение остаточного водного дефицита связано с ухудшением водоснабжения растения, с недостатком воды в почве.

При водном дефиците реакция растения на обезвоживание усиливается. Обмен, как мы уже отмечали, изменяется. Если растение в течение длительного времени испытывает водный дефицит, то это резко сказывается прежде всего на ростовых процессах, а затем и на урожае. Ростовые процессы особенно чутко реагируют на обезвоживание коллоидов плазмы, поэтому растения, например, пшеницы, перенёсшие сильную засуху, имеют низкую солому, плохо развитой колос и щуплое зерно. Нарастание остаточного водного дефицита говорит о наличии почвенной засухи.

Понятие засухи. Остановимся на самом понятии засухи. Под засухой понимают режим погоды, характеризующийся отсутствием осадков, повышением температуры воздуха и падением относительной влажности воздуха. Отличают два типа засухи: 1) атмосферную, и 2) почвенную. Следует подчеркнуть, что засуха, за очень редкими исключениями, начинается как атмосферная засуха, переходя затем в почвенную. В то же время атмосферная засуха может быть и при отсутствии почвенной, когда она проявляется в виде горячего ветра — суховея. Суховей может возникнуть и тогда, когда в почве в распоряжении растения ещё имеются значительные запасы воды. Атмосферная засуха может появляться при спокойной безветреной погоде или проявляется в виде суховея, а иногда в виде мглы. При мгле атмосфера мутнеет, заволакивается дымкой. Во время мглы среди дня легко смотреть на солнце, настолько его блеск затмевается. Обычно мгла сопровождает суховей. По наблюдениям многих учёных мгла особенно губительно действует на растения. В. Р. Заленский считал, что твёрдые частицы, во множестве взвешенные в воздухе во время мглы, нагреваясь от солнечных лучей, становятся как бы очагами тепла для прилегающих к ним слоёв воздуха и способствуют созданию большой ненасыщенности последнего парами воды.

По сроку своего воздействия на растения засухи могут быть кратковременными и длительными. Несмотря на недолгий срок своего воздействия, кратковременные засухи могут быть очень губительными, особенно если в почве наблюдается некоторый недостаток воды. Защищаясь от слишком сильного перегрева усиленной транспирацией, растение при кратковременном, но сильном суховее зачастую не успевает подать своей корневой системой достаточное количество воды, в результате чего происходит перегрев растения и его повреждение.

Таким образом, даже кратковременное воздействие засухи на растение не проходит для него бесследно. Вот почему и следует всячески предупреждать повреждения растений от засухи. Мы уже знаем, что лучшей мерой борьбы с засухой является травопольная система земледелия.

Причины засух. Остановимся в самых кратких чертах на причинах засух. Мы хорошо знаем, что засуха в Европейской и на севере Азиатской (Западная Сибирь, Казахстан) части СССР бывает далеко не каждый год.

В чём же причина этих иногда возникающих засух? Нагреваемые солнцем воды Атлантического океана испаряют большие количества воды, которые выпадают в виде дождей в Западной Европе. В Англии, Франции, Италии летом выпадает очень значительное количество осадков. С продвижением на восток количество осадков всё уменьшается и уменьшается, но всё же в нормальные годы их выпадает вполне достаточно и на юго-востоке Европейской части СССР, и на Украине. Однако в некоторых случаях воздушные течения, несущие осадки, уклоняются в сторону, и в результате осадков выпадает меньше или они выпадают несвоевременно. Так приходит засуха, против которой борются как дикорастущие, так и культурные растения, а прежде всего — человек, имеющий в нашем социалистическом обществе все предпосылки, чтобы переделывать природу, а не слепо следовать за ней и подчиняться стихийным бедствиям, как это было в условиях капиталистической царской России. Растение борется с засухой, приспособляясь к ней, как это отмечал в своей замечательной лекции «Борьба растения с засухой» К. А. Тимирязев.

Работа Тимирязева по засухе. Прежде всего Тимирязев выясняет, для чего растению необходима вода. Во-первых, она входит в состав тела растения, а во-вторых, химические процессы в растении могут идти только в жидкой среде, и, наконец, вода связана с механизмом роста растений. Всю эту воду, тесно связанную с телом самого растения, Тимирязев называет о р г а н и з а ц и о н н о й в о д о й. Количества этой воды, необходимые растению, очень невелики. Однако, помимо организационной воды, растение нуждается в гораздо большем количестве воды р а с х о ж е й, т. е. воды, испаряемой поверхностью листьев. На один пуд (16 *кг*) образовавшегося зерна растение испаряет до 1000 пудов воды. По данным, приводимым Тимирязевым, поле пшеницы испаряет за лето 102 *мм* воды. В засушливом климате нашего юго-востока летом выпадает обычно 138 *мм* осадков, но в 1891 г. их выпало всего 69 *мм*. Ясно, что в 1891 г. растения сильно повреждались и гибли от засухи.

Осветив закономерности испарения воды растением, Тимирязев ставит вопрос, нуждается ли, строго говоря, растение в этой воде, которую оно тут же отдаёт воздуху? «Это явление — испарение воды,— представляет ли оно необходимое физиологическое жизненное отправление, или только неизбежное физическое зло, бороться с которым приходится растению и человеку? Ответить на этот вопрос уже далеко не так легко». Отмечая несомненное значение испарения воды как регулятора температуры, Тимирязев подчёркивает значение испарения воды для питания растения, так как при закрытых устьицах оно не могло бы усваивать углекислоту воздуха.

Признав процесс испарения за неизбежное физическое зло, Тимирязев подчёркивает, что растения выработали ряд особенностей для противодействия усиленному испарению. К этим приспособлениям относятся: наличие кутикулы, воскового налёта, покрова из волосков, сокращение листовой поверхности, сбрасывание листьев во время засухи и устьичная регулировка.

В своей лекции Тимирязев развивает положение о том, что самые совершенные приспособления в борьбе с засухой выработались в семействах, позднее всех появившихся на земле, а именно — у сложноцветных и мотыльковых растений.

Особенно подчёркивается Тимирязевым факт автоматичности приспособлений, выработанных растением для защиты от засухи. По его мнению, эти приспособительные механизмы действуют автоматически, при помощи тех самых враждебных сил, с которыми растение вступает в борьбу. Этим последним положением Тимирязев хотел подчеркнуть, что в процессе эволюции растения выработали те приспособления, которые служат им для борьбы с засухой в их индивидуальном развитии. В этих же словах кроется

и мысль о значении условий существования и их изменений для появления новых признаков и свойств, передаваемых по наследству, т. е. одно из основных положений мичуринской биологии.

Таким образом, из сущности работы К. А. Тимирязева совершенно явно вытекает положение о засухоустойчивости растений, как о приспособительной реакции, возникшей в процессе эволюции. Как ксерофитные, так и мезофитные растения при воздействии на них засухи повреждаются в двух направлениях, а именно: 1) от перегрева и 2) от обезвоживания. Эти две стороны повреждения от засухи следует строго отличать, тем более, что и пути приспособления растений шли в разных направлениях. Одно и то же растение может быть устойчиво к перегреву и неустойчиво к обезвоживанию.

Устойчивость растений к перегреву. В чём же заключается устойчивость к перегреву? При изучении этого вопроса можно прийти к выводу о большом значении обводнённости клеток. Чем менее обводнены клетки растения, тем они устойчивее к перегреву. Известно, что сухие семена многих растений без особого для себя вреда выносят температуры выше 100° С в течение нескольких часов. Так же устойчивы и споры бактерий. Мы уже отмечали, что основную роль здесь, повидимому, играет уменьшённое содержание воды, а также и то, что вода здесь не является растворителем, а в значительной мере связана коллоидами протоплазмы. В то же время играет роль и само состояние протоплазмы. Если протоплазма находится в состоянии геля, растения особенно устойчивы к перегреву. Таким образом, всякое изменение содержания воды и увеличение вязкости протоплазмы влечёт за собой повышение её устойчивости к перегреву. Ряд исследователей давно уже отмечали значительное увеличение жаростойкости (устойчивости к перегреву) при нарастании водных дефицитов в растении. Кроме отмеченного увеличения вязкости и перехода воды в связанную форму, играет очевидную роль и качество белков, входящих в состав протоплазмы. В то время как одни белки свёртываются при более низкой температуре, другие выносят и значительно более высокую температуру.

При определении вязкости протоплазмы исходят из положения, что чем большей вязкостью обладает данная среда, тем медленнее в ней происходит падение взвешенных частиц, отличающихся от неё по своему удельному весу. Ткани растений или отдельные части растений (кусочки черешка) подвергают центрифугированию. При этом взвешенные в протоплазме хлоропласты, содержащие крахмал и потому более тяжёлые, чем протоплазма, смещаются в одну сторону. Время, необходимое для перемещения хлоропластов под действием определённой центробежной силы, и служит мерилом относительной вязкости протоплазмы. Чем больше времени надо затратить для того, чтобы сместить хлоропласты, тем более вязкой является протоплазма.

Устойчивость растения к обезвоживанию. Причиной устойчивости растения к обезвоживанию можно считать способность протоплазмы противостоять механическому повреждению (обрыв, повреждение оболочки); кроме того, в ряде случаев имеет место и далеко зашедший процесс распада веществ, затрагивающий уже белки самой протоплазмы.

При сильном обезвоживании клетки вовсе не наблюдается плазмолиза, как многие себе неправильно представляют, а наоборот, возникает отрицательный тургор или ц и т о р р и з. Сокращаясь в своём объёме при обезвоживании, протоплазма тянет за собой оболочку. При этом может произойти отрыв её от оболочки или повреждение протоплазмы складывающейся наподобие гармоники оболочкой.

Оказывается, растения обладают различной по степени эластичности протоплазмой. Более эластичная протоплазма является более устойчивой к напряжениям, возникающим при обезвоживании клетки. Эластичность протоплазмы наблюдалась рядом исследователей на различных растительных объектах. Так, например, известно сокращение плазменных нитей, идущих от оболочки к протоплазме, при плазмолизе. Можно вытянуть протоплазму иглой специального прибора — микроманипулятора, позволяющего

производить под микроскопом различные хирургические опыты (см. рис. 24), и убедиться в том, что после прекращения вытягивания плазматическая нить опять возвращается в исходное положение, т. е. обладает эластическими свойствами. Для сравнительного определения эластичности протоплазмы был разработан метод центрифугирования в гипотоническом растворе сахарозы. В ниже приведённой таблице приводятся данные по эластичности протоплазмы у разных растений.

Эластичность протоплазмы у различных растений

Название растений	Время, необходимое для обрыва протоплазмы при центрифугировании (в минутах)
Ксерофиты	
Veronica incana	25
Aster villosus	30
Мезофиты	
Fragaria collina	8
Plantago maxima	10

Как видно из таблицы, эластичность плазмы значительно выше у более засухоустойчивых ксерофитов по сравнению с менее засухоустойчивыми мезофитами.

Определение понятия ксерофит. После выяснения причин повреждения растения от перегрева и обезвоживания постараемся на конкретных примерах показать, как представители разных групп растений борются с засухой. Начнём наше знакомство с группы ксерофитных растений, как наиболее устойчивых к засухе форм.

Исходя из представления о засухоустойчивости как приспособительной реакции растения, мы можем определить ксерофиты как растения сухих местообитаний, обладающие способностью в процессе своего онтогенеза хорошо приспособляться к засухе, благодаря наличию ряда признаков и свойств, возникших под влиянием условий существования в процессе эволюции.

Группа мезофитных растений обладает весьма ограниченной способностью приспособляться к действию засухи, так как условия существования этой группы растений не способствовали появлению соответственных свойств и признаков в процессе эволюции.

Долгое время считали характерной особенностью ксерофитов их очень экономное расходование воды. Н. А. Максимов в 1916 г. показал несостоятельность этой точки зрения. Изучая в Тбилисском ботаническом саду транспирацию у ряда ксерофитов и мезофитов, он установил, что ксерофиты испаряют не меньше воды, чем мезофиты, а больше. Основное различие между ксерофитами и мезофитами Максимов видел не в интенсивности транспирации, а в способности выносить обезвоживание во время засухи. Сейчас к этому положению Максимова можно добавить ещё и способность выносить перегрев.

Различные типы ксерофитов. Ксерофиты не представляют однородной группы растений. Способы борьбы с засухой складывались у них крайне различно. Одной из характерных групп ксерофитов являются суккуленты, к которым относятся всем известные кактусы, агава, алоэ, ряд молочайных растений. Из представителей нашей флоры ксерофитами являются очитки, заячья капуста, молодило и др. Вся эта группа растений характеризуется мясистыми листьями или стеблями, как у кактусов, у которых листья реду-

цировались до колючек, а их роль приняли на себя стебли. В этих мясистых листьях и стеблях запасены очень значительные количества воды. Суккуленты запасают воду в специальных тканях своего тела, добывая её своей разветвлённой, но поверхностной корневой системой, а затем её очень медленно расходуют. Транспирация у этих растений очень невысокая, благодаря малому числу устьиц и сильному развитию кутикулы. Осмотическое давление клеточного сока у них очень невелико, составляя всего несколько атмосфер. Как показали соответствующие наблюдения, кактусы очень хорошо переносят высокую температуру, до 65° С, в то время как пшеница погибает при температуре в 49° С в течение десяти минут. Оставалось непонятным, почему кактусы и другие суккуленты могут переносить такие высокие температуры при большом содержании воды в своём теле. С точки зрения развитых нами выше представлений о роли вязкости протоплазмы и связанной воды вопрос становится совершенно ясным.

Вязкость плазмы и содержание связанной воды у некоторых мезофитов и ксерофитов

Название растения	Число оборотов центрифуги в минуту	Время смещения хлоропластов (в минутах)	% связанной воды
Мезофиты			
Бобы	1 500	4	—
Рожь	—	—	24,1
Ксерофиты			
Кактус *Cereus*	3 000	15	—
» *Mamillaria*. . .	3 000	20	58,6
Опунция	3 000	15	67,7
Алоэ	3 000	15	70,0
Очиток едкий	3 000	—	56,0

Как видно из приведённой ниже таблицы, кактусы отличаются очень высокой вязкостью своей протоплазмы и большим содержанием связанной воды. Воды в кактусе много, но она не свободна, а связана коллоидами протоплазмы и клеточного сока. Вот почему эти растения могут выносить без вреда такие высокие температуры. Высокой вязкостью протоплазмы обусловлен мало интенсивный обмен у этих растений; у них дыхание часто идёт не до конца, а образуются такие продукты, как органические кислоты.

Возникает, однако, второй вопрос: почему же суккуленты неспособны выносить обезвоживание? На этот вопрос можно ответить, посмотрев величины, характеризующие степень эластичности протоплазмы. Эластичность протоплазмы у суккулентов невысока, сбрыв протоплазмы при центрифугировании в гипотоническом растворе сахарозы происходит у них через 3—5 минут, что и объясняет их неспособность переносить обезвоживание. Эволюция всей этой группы растений пошла по пути накопления запасов воды, а не по пути приспособления к перенесению больших водных дефицитов.

Возьмём вторую группу растений, которую можно назвать настоящими ксерофитами. К ним относятся некоторые наши степные растения: *вероника седая* (*Veronica incana*), *астра мохнатая* (*Aster villosus*), *полынь горькая* (*Artemisia glauca*) и др. Эволюция этих растений шла по пути выработки приспособлений к перенесению засухи. Соответственно эти растения имеют опушение, они жароустойчивы, отличаются мало интенсивной транспирацией, высоким осмотическим давлением и способностью выносить обезвоживание. Определение их протоплазматических свойств показало, что они отличаются высокой эластичностью и вязкостью своей протоплазмы.

Третья группа полуксерофитов, куда относятся *шалфей, Falcaria* и др., отличается очень высокой транспирацией, своей нежароустойчивостью, глубокой корневой системой, бесперебойно снабжающей растение водой. У некоторых представителей этой группы корни идут до грунтовой воды. Наконец, эти растения не способны выносить обезвоживания. Оказывается, что и вязкость, и эластичность протоплазмы очень невысоки у этих растений. Последнее и объясняет неустойчивость этой группы растений к обезвоживанию и перегреву. Таким образом, между этими свойствами протоплазмы и устойчивостью растения к засухе можно отметить полный параллелизм.

Особую группу представляют растения, не регулирующие своего водного режима, как, например, большинство лишайников. Эти растения живут от дождя до дождя. Пройдёт дождь, растения намокнут и начинают проявлять интенсивную жизнедеятельность, а затем они снова высыхают до воздушно-сухого состояния. Кто не испытывал особого ощущения в сосновом борубеломошнике, покрытом лишайниками, когда в сухой летний день под ногами раздаётся характерный хруст от разламывающихся сухих лишайников?

В пустынях Средней Азии имеется большое число растений, уходящих от засухи. Ранней весной вся пустыня представляет собой зелёный пёстрый ковёр от массы покрывающих её растений. Проходит всего один или полтора месяца, и пустыня выгорает. Растения за этот короткий срок уже закончили своё развитие и образовали семена, с тем чтобы опять прорасти следующей весной. Такие растения получили название эфемеров. Среди них есть и многолетние формы, так называемые эфемероиды, которые большую часть года проводят под землёй в недеятельном покоящемся состоянии в виде луковиц, корневищ и клубней.

Таковы разнообразные приспособления растений для борьбы с засухой. Из их краткого обзора видно, что одни растения приспособились переносить засуху активно, а другие — пассивно, уходя от неё. В то время как песчаная акация, саксаул и другие растения пустыни вегетируют в течение всего лета, эфемеры уходят от засухи, переживая её в недеятельном состоянии в виде покоящихся форм (луковиц, семян и т. д.).

Устойчивость мезофитов к засухе. В группе мезофитов, как и следовало ожидать, вязкость и эластичность протоплазмы очень неодинаковы у различных представителей. Известно, что среди мезофитов встречаются формы как очень устойчивые, так и сравнительно мало устойчивые к засухе. Это касается не только различных видов, но и отдельных сортов. Так, например, западноевропейские пшеницы менее устойчивы, чем наши степные пшеницы. Сорт пшеницы Цезиум 111 или Лютесценс 62 более устойчив, чем сорт Диамант или Маркиз.

Рассматривая устойчивость растения, мы уже подчёркивали значение приспособительной реакции растения в его индивидуальном развитии. Несомненно, развитие растения определяет способность его противостоять засухе. Известно, что растения в разные периоды своего развития неодинаково реагируют на перегрев и обезвоживание. Во время образования репродуктивных органов, в фазах бутонизации и цветения, растение особенно чувствительно к этим неблагоприятным условиям среды. Растение особенно сильно снижает свой урожай при действии засухи именно в это время. Как показали исследования, у самых разнообразных групп растений в период образования репродуктивных органов происходит резкое снижение вязкости и эластичности их протоплазмы. Лишь одни настоящие ксерофиты не дают такого снижения и являются устойчивыми к обезвоживанию и в этот период развития. Таким образом, все свойства растения, весь его обмен не остаются постоянными, а меняются в процессе индивидуального развития растения. Можно считать, что в критический период, в связи с уменьшением вязкости, обмен становится весьма интенсивным. В этом нельзя

не видеть весьма целесообразного приспособления растения к той большой перестройке, которая наблюдается в нём в этот период. В это время происходят интенсивные ростовые процессы и образование новых органов — цветков. Ростовые же процессы требуют очень большого расхода энергии, что и достигается сильным повышением интенсивности обмена.

Мероприятия по борьбе с засухой. Познакомившись с явлениями засухи и характером приспособления к ней растений, обратимся к мероприятиям по борьбе с засухой. Основным мероприятием по борьбе с засухой является травопольная система земледелия, обеспечивающая нормальное снабжение растения водой. При хорошей структуре почва хорошо сохраняет осенне-зимние осадки и обеспечивает растение водой даже и при отсутствии или недостаточном количестве весенних и летних атмосферных осадков, особенно при применении снегозадержания. Полезащитные лесные полосы умеряют силу горячего ветра-суховея и резко меняют микроклимат в благоприятную сторону. Температура воздуха несколько падает, а относительная влажность воздуха повышается. Изменение влажности воздуха и температуры уменьшает транспирацию, тем самым снижая непроизводительную затрату воды на испарение. Всё это влечёт за собой улучшение условий жизни растения и увеличение урожая. В этих условиях и минеральные удобрения эффектируют значительно сильнее, чем в засушливой открытой степи.

В качестве примера можно привести урожаи, полученные в Каменной степи в Институте земледелия Центрально-чернозёмной полосы им. В. В. Докучаева в лесозащитных полосах и в открытой степи (см. выше, раздел «Корень», стр. 59).

Помимо травопольной системы, ставящей растение в нормальную обстановку в отношении обеспечения питательными веществами и водой, в сухом земледелии должны применяться и мероприятия, направленные на изменение самого растения. Важнейшими из них будут селекционные, т. е. создание устойчивых к засухе сортов. Дело в том, что и в условиях травопольной системы земледелия растение всё же не гарантировано от водных дефицитов, которые, как мы уже знаем, не проходят для растения бесследно. Таким образом, в засушливой полосе даже в условиях травопольного севооборота должны использоваться засухоустойчивые сорта, т. е. сорта, переносящие засуху без значительного ущерба для себя и своего урожая. Подобные сорта должны создаваться на основе теории стадийного развития растений, так как развитие растений играет важную роль в устойчивости их к засухе.

Одним из важнейших мероприятий является яровизация культур. При предпосевной яровизации растение значительно ускоряет своё развитие, цветение и созревание и этим самым может уходить от суховеев, которые, как правило, бывают во вторую половину лета. Если прояровизированное растение не попадает в критический период развития под суховей, то этим самым уже спасается значительная часть урожая. Кроме того, предпосевная яровизация и непосредственно увеличивает засухоустойчивость растения. Прояровизированные посевы, как показали многочисленные опыты в колхозах на тысячах и миллионах гектаров, увеличивают урожайность яровой пшеницы от 1 до 6 *ц* на гектар. Каждый лишний центнер зерна с гектара на миллионах гектаров даёт уже миллионы центнеров товарного зерна.

На основе теории стадийного развития был разработан и специальный метод предпосевного повышения засухоустойчивости. Этот метод исходит из развитого Мичуриным представления о высокой пластичности растения в молодом возрасте. Как известно, эта пластичность особенно велика во время прохождения растением стадии яровизации. В то же время в состоянии наклюнувшихся семян растения ещё мало чувствительны к действию неблагоприятных факторов: они могут сравнительно легко приспособляться к ним. Подвергая наклюнувшиеся семена подсушиванию (своеобразному

подвяданию) один или несколько раз (до трёх), удаётся перестроить растение таким образом, что в течение всего своего индивидуального развития оно легче переносит обезвоживание и перегрев. Растения, получившие подобное предпосевное приспособление, отличаются повышенным обменом (ферменты, дыхание, фотосинтез), имеют меньший водный дефицит и большее содержание воды при засухе, отличаются повышенной эластичностью своей протоплазмы. В результате они приносят и больший урожай при наличии не очень продолжительной засухи (см. табл. ниже). В дождливые годы они дают обычно незначительную прибыль урожая. Особенно отзывчивы на предпосевную яровизацию с повышением засухоустойчивости подсолнечник и кукуруза.

Урожай пшениц в засушнике, прошедших предпосевное приспособление к засухе во время прохождения стадии яровизации (в 1937 г.)

Сорт	Схема опыта	Урожай зерна в *г* на 1 *кв. м*	В %
Мильтурум 321	Контрольные	43,9	100
	Опытные	50,5	115
Цезиум 111	Контрольные	19,6	100
	Опытные	54,0	275
Гордеиформе 10	Контрольные	25,8	100
	Опытные	55,5	215
Леукурум	Контрольные	34,1	100
	Опытные	59,4	174

Урожай пшеницы Лютесценс 62, прошедшей предпосевное приспособление к засухе
(полевой опыт на площади 10 га, МТС «Доброволец». Тамбовской области, 1937 г.)

	В *ц с га*	В %
Контрольные	14,3	100
Опытные	19,0	132

Одним из самых эффективных мероприятий по борьбе с засухой является орошение. Но не все земли можно и нужно орошать, и не надо думать, что в дальнейшем можно будет полностью перейти на орошение. К тому же, травопольная система земледелия даёт нам возможность получать большие и даже рекордные урожаи в сухом земледелии.

Орошение растений. Орошение применяется двумя основными способами: 1) дождеванием и 2) поливом по почве. Последний вид может быть дан под землёй (подземное орошение) и над землёй (наземное орошение). Обычно полив ведётся по бороздам. Это наиболее культурный вид полива. Иногда поливают и напуском — просто напуская воду на поле. Основная задача при орошении — это добиться наибольшего эффекта с наименьшим количеством воды.

Получаемые при орошении урожаи могут быть очень большими. Правильно проведённое орошение всегда гарантирует высокий и устойчивый урожай. Одним из недостатков полива, снижающим урожайность, является полегание растений, особенно пшеницы. Оно происходит от нескольких причин. При орошении полегание связано главным образом с размыванием почвы и недостаточной, в связи с этим, укреплённостью растения, которое не может вынести тяжести колоса и полегает. Основным мероприятием по борьбе с полеганием может быть создание неполегающих сортов, а также и некоторые агротехнические мероприятия, как применение удобрений, подкашивание посевов и т. д.

РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ

ОРГАНЫ ВЕГЕТАТИВНОЙ ЖИЗНИ И ОРГАНЫ РАЗМНОЖЕНИЯ

Растительный организм, достигнув известной максимальной и определённой для него величины и пройдя ряд стадий развития, приступает к размножению.

У многих низших растений, именно у одноклеточных форм, происходит при этом разделение особи на две клетки, которые вырастают и снова приступают к делению.

У многоклеточных растений размножение особи начинается до прекращения роста.

Более сложно организованные растения могут размножаться путём разделения их тела на участки, каждый из которых становится самостоятельным растением.

Многие цветковые растения (например, широко распространённая в наших водах *Elodea canadensis*), разорванные на куски, восстанавливают из каждой части новые растения.

Такой способ размножения называют вегетативным размножением.

По мере развития растительного мира способность к образованию новых элементов сосредоточивалась в определённых участках организма. Так обособились, например, верхушечные клетки, которые продолжают рост индивидуума в определённом направлении. Точно так же и способность к образованию новых особей сохраняют большей частью лишь определённые участки тела, на которых образуются специальные органы размножения.

В органах размножения образуются одиночные клетки, которые способны по отделении от материнского растения в благоприятных условиях восстановить целостный организм.

Такой способ размножения, когда в специальных органах образуются клетки, восстанавливающие в дальнейшем развитии целые особи и являющиеся, по существу, также частью материнского растения, носит название бесполого размножения.

Органы, служащие для такого размножения, называются спорангиями, а элементы (клетки), в них образующиеся, — спорами.

Этим двум способам бесполого размножения может быть противопоставлено половое размножение.

Половое размножение принципиально отличается от бесполого. В этом случае имеет место половой процесс — слияние двух клеток, называемых гаметами, — отцовской и материнской, причём сливаются плазма и ядра этих клеток. Гаметы возникают в определённых клетках или органах растения.

Организмы, производящие гаметы, в силу своего произрастания в несколько (а подчас очень резко) отличающихся условиях, обладают и наследственными свойствами несколько иными, возникшими как приспособление к условиям жизни.

Образующаяся в результате слияния двух гамет новая клетка, называемая зиготой, развивается в новый организм, принципиально отличающийся от организмов, произведших гаметы, так как содержит наследственные свойства отцовского и материнского организмов.

Эта двойственная наследственность зиготы обеспечивает гораздо бо́льшую жизненность развивающемуся из неё организму, который вследствие этого обладает большей приспособляемостью к изменяющимся условиям жизни.

Половая клетка завершает собой цикл развития организма и является биологически наиболее сложной в организме.

В половой клетке наследственные свойства организма выражены в наибольшей степени. Понятно, что при слиянии двух гамет, происшедших от разных особей, зигота развивается в организм гораздо более жизненный, в сравнении с организмом, происшедшим при самооплодотворении.

Каковы взаимоотношения гамет при оплодотворении?

Каждый процесс в организме есть процесс физиологический, процесс обмена веществ, основанный на ассимиляции и диссимиляции. Несомненно, при слиянии двух половых клеток также происходят эти процессы. Зигота — это не механическое объединение двух гамет, а новая — третья клетка, образовавшаяся от взаимной ассимиляции гамет.

Отрыв полового процесса от физиологических процессов обмена веществ, сведение оплодотворения к чисто механическому сочетанию отцовских и материнских хромозом в зиготе, как это принималось морганистами-цитогенетиками, — неприемлемы.

При половом процессе происходит собственно не размножение данного организма, а возникновение нового, почему часто половое размножение называют воспроизведением. Гаметы, если не произойдёт их слияния, отмирают.

Учитывая жизненные отправления растительных организмов, тело их расчленяют на органы вегетативные, обслуживающие потребности данного индивидуума, и органы генеративные, обеспечивающие существование той систематической единицы, к которой принадлежит данная особь. У цветковых растений, как мы знаем, вегетативными органами будут корень, лист и стебель. Генеративным органом является цветок.

ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Вегетативное размножение основано на способности растения к регенерации (восстановлению утраченных органов). У большинства низших растений тело, расчленённое на отдельные клетки, восстанавливается каждой из них. У цветковых растений вегетативное размножение осуществляется образованием почек на отдельных органах, чаще всего на стеблях, корнях, реже на листьях, но оно может осуществляться и обломками тела, кусками побегов.

Например, членистые стебли *кактусов* могут распадаться на куски, каждый из которых даст начало новому экземпляру.

Размножение корневищами. В пазухах чешуевидных листьев на корневищах закладываются почки, развивающиеся в вертикальные надземные побеги. В нижних узлах последних образуются придаточные корни. При сгнивании или при искусственном расчленении корневища на участки каждый из них даёт начало новой особи.

Так размножаются многолетние травы, иногда образующие огромную массу зачатков, как, например, трудно искоренимый сорняк *пырей* (*Agropyrum repens*). Благодаря ежегодному нарастанию корневищ, растения могут далеко отходить от места своего первичного возникновения. Длина ежегодного прироста у *сахалинской гречихи*, например, равняется 150—300 *см*, у *хвоща* — до 10—15 *см*, у *иван-чая* — до 85—100 *см* и т. д.

Размножение усами, плетями, столонами сходно с размножением корневищами. Побеги в этом случае надземные, стелющиеся по земле, например, у *земляники*, *костяники* и др.

Длина ежегодного прироста плетей, например, у *камнеломки* равна 4 *см*, а у *земляники* — 1,5 *м*.

Размножение луковицами. В пазухах чешуевидных листьев луковицы возникают новые почки, которые при дальнейшем развитии дают новые растения. Так размножаются декоративные растения — *тюль-*

паны, *лилии*, *нарциссы* и др. Иногда луковицы образуются в соцветиях (некоторые *луки*, *чеснок*). В этом случае обычно образуется мало цветков.

Размножение клубнями —у *картофеля* (см. рис. 111).

В пазухах прицветных листьев некоторых растений образуются мелкие облиственные побеги, опадающие на землю и прорастающие в новые особи. Такие растения часто называют живородящими. Примером их может служить *степной мятлик* (*Poa bulbosa var. vivipara*), живородящая гречиха (*Polygonum viviparum*). Такие живородящие растения встречаются главным образом в областях, где растения не успевают пройти цикл развития за короткий вегетационный период (в степях, в тундрах, в высокогорных альпийских областях).



Рис. 117. Вегетативное размножение розового осота (*Cirsium arvense*):
1 и *1а* — проростки; *2* — растения к концу первого года вегетации; *3* — взрослое цветущее растение; *4* — отпрыски на подземной части.

Размножение растений иногда осуществляется благодаря образованию на корнях придаточных почек. Например, у *розового осота* (*Cirsium arvense*), злостного сорняка, развивается мощная корневая система, проникающая в землю до глубины 9—10 *м*. От вертикальных корней отходят более короткие горизонтальные корни, на конце загибающиеся вниз. В месте изгиба возникает придаточная почка, образующая вертикально вверх растущий побег, выходящий на поверхность (рис. 117). При обработке почвы плугом корни осота разрываются на части, каждая из которых образует новую особь. Вследствие этого борьба с осотом очень затруднительна. Так же размножается и *жёлтый осот* (*Sonchus arvensis*), *кок-сагыз* и др. Однажды на 1 *га* пашни было найдено 5,25 млн. обрезков корней *розового осота* и 16,6 млн. зачатков *жёлтого осота*. Для сравнения можно указать, что на 1 *га* высевается 3—4 млн. зёрен пшеницы.

У некоторых дикорастущих растений, например, *сердечника* (*Cardamine pratensis*), в выемках листьев возникают придаточные почки, которые укореняются, и после сгнивания листа на почве можно найти несколько новых растений сердечника, возникших вегетативным путём. Образование почек на листе наблюдается у незначительного числа растений. Участками листа размножают некоторые декоративные растения, например, *бегонии*.

Искусственное вегетативное размножение и его практическое значение. В своей деятельности с культурными растениями человек разработал ряд особых приёмов искусственного вегетативного размножения.

Черенкование. Черенком называется отрезанный от материнского растения побег (стебель с листьями, в пазухах которых находятся почки). Такие побеги обладают способностью к образованию под узлами придаточных корней. Помещая черенок в соответствующие условия, добиваются образования новой особи. Черенками хорошо размножаются *ивы* (виды рода

Salix), *тополь*, *смородина* и др. При образовании придаточных корней последние закладываются эндогенно, возникая в перицикле, нередко с образованием наплыва в нижнем конце черенка, так называемого каллюса (рис. 118).

Кроме стеблевых черенков, можно растения размножать корневыми черенками, для чего берут участки корней, на которых образуются придаточные почки. Образование побегов на корневых черенках ускоряется тем, что черенки кладут в землю под некоторым углом; так размножают *розы*, *малину*, *кок-сагыз* и другие растения. При черенковании обнаруживается явление полярности—различие между морфологической верхушкой и основанием тела растения. Из морфологически верхнего конца черенка (ближе к верхушке растения до его срезки) развиваются побеги; из морфологически нижнего конца черенка (ближе к корню растения до срезания черенка) всегда развиваются придаточные корни. Если разрезать черенок на части, морфологическая природа верхнего и нижнего конца проявляется так же резко.



Рис. 118.

А — Размножение черенками. Образование корней в нижней части черенка. *Б* — Образование каллюса на срезе междоузлия двудольного растения с возникшими из ткани каллюса побегами.

При плохом укоренении черенков применяют другой способ размножения.

Размножение отводками. Для этого пригибают надземные ветки и засыпают их землёй. Это стимулирует образование корней. После укоренения ветки она отделяется от материнского растения. Так размножают, например, *виноград*, *крыжовник*, *чай* и др. Ветви толстых стволов «отводят», помещая их в горшок, пропиленный сбоку и засыпанный землёй. После укоренения ветку ниже горшка срезают (рис. 119).

Прививка (трансплантация). Заключается в сращивании черенков или почек с растением, сидящим в почве. Прививаемое растение (черенок, почка) называется привоем, а то, к которому прививают, называется подвоем (дичок); таким образом, прививается привой на подвой. Чем лучше и быстрее будет срастание с подвоем, тем лучше результаты прививки.

Прививка употребляется с целью дать прививаемому растению более мощную питательную корневую систему, обладающую большей морозостойкостью, стойкостью к грибным заболеваниям, с целью получения вегетативных гибридов (см. ниже) и т. д. При прививке сортовых растений, не дающих семян, только таким образом осуществляется размножение растений.

Имеется больше 100 способов прививок. Из них наиболее распространёнными являются: копулировка, прививка за кору, прививка в расщеп, окулировка (рис. 120).

Копулировка — сращивание привоя и подвоя, имеющих одинаковую толщину. Привой и подвой в этом случае срезаются косо и срезанными

частями сближаются так, чтобы отдельные ткани (особенно камбий) того и другого тесно соприкасались. Сближенные объекты завязываются и обмазываются садовым варом. Прививка за кору, прививка в расщеп осуществляются в случае неодинаковой толщины привоя и подвоя. При окулировке пересаживается почка привоя (называемая в этом случае глазком) под кору подвоя. На подвое делается Т-образный разрез, и кора отгибается в стороны. В образовавшийся кармашек помещается почка привоя, которая обыкновенно срезается с участком древесины (щиток). Глазок плотно пригоняют к растению под кору, прижимая его к древесине подвоя; отогнутые части коры подвоя снаружи забинтовывают. Обыкновенно в год прививки происходит срастание привоя с подвоем. Развитие почек и образование побегов начинается на следующий год. Окулировку обычно производят в нижней части побега, с тем чтобы зимой прививка была защищена снегом от промерзания.



Рис. 119. Размножение отводками дерева.

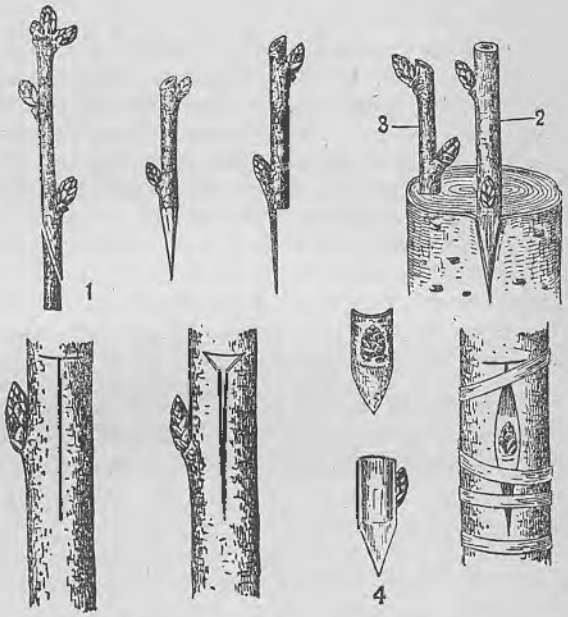


Рис. 120. Различные способы прививок:
1. Копулировка. *2.* Прививка за кору. *3.* Прививка в расщеп. *4.* Окулировка.

Процесс срастания привоя и подвоя. При совпадении тканей привоя и подвоя (особенно важно совпадение камбиев) срастание происходит довольно быстро. В месте соприкосновения тканей обыкновенно образуется так называемая изолирующая прослойка, возникающая из отмерших клеток соседствующих тканей. Она имеет буроватый цвет. При наличии щелей между привоем и подвоем они заполняются каллюсом. Оболочки соседних клеток привоя и подвоя соединяются образующимся межклетным веществом. Образование вновь растущих клеток, производящих соединение тканей привоя и подвоя, идёт главным образом за счёт камбия или же за счёт обычных паренхимных клеток сращиваемых растений, которые получают способность к делению и образованию камбиальных участков (вторичная меристема).

Лучше всего срастание происходит при близком родстве прививаемых растений — при сращивании сортов одного и того же вида. Чем более отдалёнными являются родственные отношения между привоем и подвоем, тем

срастание идёт труднее. Сращивание видов одного и того же рода — довольно распространённое явление. Прививка родов одного и того же семейства удаётся уже не всегда. Однако в садоводстве успешно производится прививка *груши* на *айву*, *абрикоса* на *сливу*. Точно так же легко сращиваются между собой *дыня*, *тыква*, *огурец*, *люффа*, *арбуз* и другие тыквенные, а также и растения из семейства бобовых. Например, С. П. Лебедева прививает *дыню* на *тыкву*, что позволяет продвинуть далеко к северу культуру дыни. Межсемейственные прививки удаются значительно труднее. Так, И. В. Мичурин осуществил прививку *лимона* на *грушу*, Гладков привил *хризантему* на *малину*, на *томат*.

Трудность таких прививок, вероятно, объясняется биохимическим различием протоплазмы клеток, определяющимся историческим развитием этих форм.

Интересно отметить, что у однодольных растений прививки удаются крайне редко, что объясняется наличием у них закрытых пучков — без прослойки камбия.

Раньше считали, что взаимоотношения между привоем и подвоем ограничиваются только лишь получением привоем питательных веществ из подвоя, при полном сохранении индивидуальных особенностей того и другого. Так, при прививке сортовых яблонь на дичок образуются плоды с сохранением особенностей сорта; при прививке дурмана на картофель последний образует нормальные клубни, со всеми их свойствами, хотя органическую пищу он получает от дурмана; при сращивании двудомных растений каждый из компонентов сохраняет свой пол. Однако и в этих случаях наблюдается влияние подвоя на привой. При прививке черенка из соцветия *репы* на молодой её корень образуется олиственный побег; при прививке же на старый корень (репа — растение двулетнее и зацветает и плодоносит на 2-й год) развивается цветочный побег.

РАБОТЫ И. В. МИЧУРИНА И Т. Д. ЛЫСЕНКО ПО ВЕГЕТАТИВНОМУ РАЗМНОЖЕНИЮ

Вегетативные гибриды. И. В. Мичурин своими работами показал, что при прививках происходит передача наследственных свойств от одного из компонентов к другому. Он показал, что при прививках образуются вегетативные гибриды, обладающие свойствами привоя и подвоя.

Работы И. В. Мичурина создали возможность массового получения вегетативных гибридов. Дальнейшую разработку вопросы вегетативной гибридизации получили в трудах акад. Т. Д. Лысенко и его сотрудников. Эти работы показали, что полученные путём вегетативной гибридизации признаки (помесь двух пород) передаются в последующие поколения при семенном размножении, как и у половых гибридов (см. ниже стр. 274).

Акад. Т. Д. Лысенко так резюмирует накопленные в последнее время данные работ по вегетативной гибридизации:

«Ясно, что привой и подвой не могли обмениваться хромосомами ядер клеток, и всё же наследственные свойства передавались из подвоя в привой и обратно. Следовательно, *пластические вещества, вырабатываемые привоем и подвоем так же, как и хромосомы, как и любая частичка живого тела, обладают породными свойствами*, им присуща определённая наследственность.

Любой признак можно передавать из одной породы в другую посредством прививки, так же, как и половым путём.

Большой фактический материал по вегетативной передаче различных признаков картофеля, помидоров и ряда других растений приводит к выводу, что вегетативные гибриды принципиально не отличаются от половых гибридов».

Подробнее о вегетативной гибридизации см. в разделе «Наследственность», стр. 267.

БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Бесполое размножение у растений осуществляется при помощи одной только клетки, называемой спорой. Споры обычно возникают в специальных органах — спорангиях. Споры бывают или неподвижные, или обладают подвижностью.

Первые пассивно распространяются после выпадения из спорангия ветром или током воды.

Подвижные споры обладают жгутиками (ресничками) в виде тонких плазменных нитей, отходящих большей частью от переднего конца клетки, и называются зооспорами. Соответственно спорангий, в котором они образовались, называют зооспорангием.

В большинстве случаев подвижные зооспоры имеют голый протопласт, лишённый оболочки. Последняя образуется лишь после того, как, прекратив движение, зооспора переходит к сидячему образу жизни, прикрепившись к субстрату.

Споры отличаются между собой деталями способов своего возникновения, о чём более подробно будет сказано дальше в отделе систематики. Можно различать споры, которые возникают всегда в результате повторного деления материнской клетки, путём так называемого учетверения. Последнее состоит в том, что из одной материнской клетки получается обязательно четвёрка клеток, иначе называемая тетрадой. Характерно, что первое деление ядра материнской клетки всегда бывает редукционным, т. е. снижающим количество ядерного вещества вдвое, и что это редукционное деление, называемое иначе мейозисом, в цикле развития каждой особи происходит только один раз — перед формированием четвёрки (тетрады) спор (см. ниже).

ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Различные типы полового размножения. Половой процесс, как указано выше, заключается в слиянии половых клеток — мужской и женской, называемых гаметами.

Образующаяся от слияния двух гамет клетка называется зиготой. При дальнейшем развитии она даёт начало новому организму. В растительном мире различают три типа полового процесса, представляющие три ступени его совершенствования.

Наиболее простым типом является изогамный половой процесс (изогамия). В этом случае обе гаметы подвижны, совершенно одинаковы по величине и внешнему виду. При слиянии они сохраняют подвижность, обладая жгутиками на переднем конце округлого или грушевидного тельца. Изогамия имеет место у низших растений — у водорослей, грибов (рис. 121, *1*).

Следующей ступенью является гетерогамный половой процесс (гетерогамия). При гетерогамии обе гаметы подвижны, имеют жгутики, но различаются величиной. Одна из них, меньших размеров, отличается большей подвижностью и считается мужской гаметой. Другая, несколько более крупная, менее подвижна. В плазме её содержится некоторое количество запасных питательных веществ. Она считается женской гаметой.

Гетерогамия имеет место только у низших растений, например, у некоторых зелёных водорослей (*Chlamydomonas Braunii*) и бурых водорослей (например, у *Ectocarpus*) (рис. 121, *2*).

Гаметы обычно образуются в особых клетках, иногда не отличающихся от обычных вегетативных клеток растения, чаще же имеющих отличную от последних характерную форму. Клетки, производящие гаметы, называются гаметангиями.

Следующей ступенью является о о г а м н ы й половой процесс (о о г а м и я). В этом случае гаметы резко различны по форме, величине и характеру. Одна из них — мужская — очень мелкая, её протопласт представлен главным образом ядром и тонким слоем цитоплазмы; в передней части её можно видеть небольшое количество плазмы, от которой отходят жгутики. Мужская гамета активно подвижна и носит здесь специальное название с п е р м а т о з о и д а. Женская гамета лишена подвижности. Она называется я й ц е к л е т к о й. Её крупный протопласт имеет крупное ядро. В цитоплазме содержится большое количество питательных веществ (рис. 121, *3*).

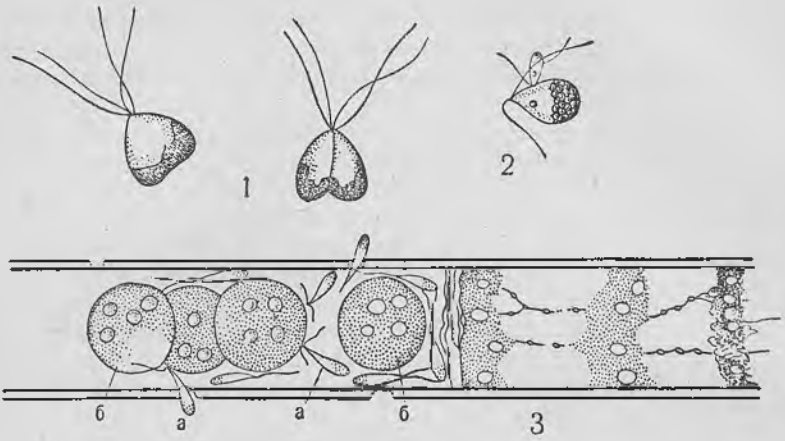


Рис. 121. Различные виды полового процесса у зелёных водорослей:
1 — изогамия у *Ulotrix*; *2* — гетерогамия у *Codium*; *3* — оогамия у *Sphaeroplea*: *а* — сперматозоиды; *б* — яйцеклетки.

Оогамия имеет место у всех высших растений и у громадного большинства низших растений. Мужские органы, в которых развиваются сперматозоиды, называются а н т е р и д и я м и; женские же, в которых образуются яйцеклетки, у низших растений называются о о г о н и я м и, у высших растений — а р х е г о н и я м и [1]. Оогоний всегда является одноклеточным образованием; архегоний представляет собой уже многоклеточное тело, имеющее сложное строение (см. ниже, рис. 128, 130, 131).

Редукционное деление. Гаметы имеют набор хромозом, равный, положим, числу x. Зигота, образующаяся от слияния гамет, всегда содержит двойной набор хромозом в своём ядре ($2x$). В первом случае число хромозом (x) называется г а п л о и д н ы м, во втором случае ($2x$) — д и п л о и д н ы м. Переход от гаплоидного состояния к диплоидному происходит при половом процессе, при слиянии гамет. Зигота всегда диплоидна. Обратный переход осуществляется через р е д у к ц и о н н о е д е л е н и е (или м е й о з и с).

Кроме обычного кариокинетического деления (митоз) и прямого деления (амитоз) существует редукционное деление, часто предшествующее образованию половых клеток.

При половом процессе происходит слияние двух половых клеток — гамет. Количество ядерного вещества в зиготе увеличивается вдвое. Если бы не было редукционного деления, в следующем поколении после слияния гамет образовались бы растения с клетками, имеющими уже вчетверо больше ядерного вещества. При этом объём ядер всё время увеличивался

[1] У цветковых растений архегонии, как и женские заростки, сильно редуцированы — см. ниже.

бы. Это привело бы к образованию гигантских клеток, размеры которых увеличивались бы до бесконечности. «В итоге не могла бы иметь место никакая эволюция органического мира» (П. В. Макаров).

Но при редукционном делении количество ядерного вещества и число хромозом вдвое уменьшается, возвращаясь к гаплоидному. Поэтому и не происходит бесконечного увеличения ядерного вещества. У цветковых растений редукционное деление происходит при образовании пыльцы в тычинках и при образовании зародышевого мешка в семяпочках.

Весь процесс мейозиса слагается из двух делений, быстро следующих одно за другим.

Первое деление начинается со стадии профазы. Хромозомы, возникающие в профазе заново, сперва рассеяны в массе цитоплазмы, а потом попарно сближаются. При этом они постепенно укорачиваются и утолщаются. Образовавшиеся пары хромозом (число этих пар будет естественно вдвое меньшим, чем число единичных хромозом) затем располагаются в пластинку (метафаза). В дальнейшем продольного расщепления хромозом не происходит, а они целиком расходятся к полюсам (анафаза редукционного деления).

Таким образом, каждая пара хромозом при редукционном делении ведёт себя как одна хромозома при кариокинезе. Образующаяся к этому времени поперечная перегородка разделяет клетку на две. В каждой из них теперь число хромозом будет вдвое меньшим. На этом редукционное деление заканчивается.

Второе деление. Образовавшиеся две гаплоидные клетки сейчас же приступают к обычному делению (кариокинезу), которое начинается фактически с метафазы. Оболочки дочерних ядер исчезают. Хромозомы их продольно расщепляются и половинки их расходятся к полюсам. В итоге получаются 4 гаплоидные клетки, которые называют тетрадой (четвёркой).

Расположение клеток тетрадами свидетельствует большей частью о происшедшем здесь редукционном делении.

Изложенный выше процесс редукционного деления был описан впервые русским ботаником, питомцем Московского университета проф. В. И. Беляевым (1894 г.), проследившим его сначала на материнских клетках пыльцы *даурской лиственницы*, а затем у ряда растений из семейства *лилейных*.

Между кариокинезом и мейозисом существуют глубокие качественные отличия. Медленные количественные изменения в процессе кариокинеза (а у дерева, например, до редукционного деления происходят сотни миллионов кариокинетических делений) дают качественный результат — редукционное деление.

Доказательством глубоких изменений вещества при редукционном делении может служить тот факт, что из споры, например, папоротника вырастает заросток, совершенно не похожий на взрослое растение папоротника (см. ниже).

В настоящее время, после победы мичуринской биологии, процессы, сопровождающие редукционное деление, тщательно изучаются с применением новых фиксаторов, не нарушающих структуры. Полученные данные показывают, что при подготовке к редукционному делению ядра клеток гомогенны. Они не имеют тех структур, которые описывались как особые, подготовительные к мейозису стадии и которым морганисты приписывали особенно большое биологическое значение.

В результате этих работ должна быть построена теория редукционного деления, объясняющая качественное своеобразие его, исходя из взаимодействия растения и среды.

У различных растений редукционное деление имеет место в различное время их развития, в связи с чем циклы развития их (от гаметы до гаметы) сильно разнятся.

Рассмотрим основные типы циклов развития растений. У многих низших растений, например, у большинства зелёных водорослей, первое же деление ядра зиготы — редукционное. В результате обра-

зуется тетрада спор. Эти споры обычно подвижны, носят общее название з о о с п о р и далее развиваются в новую водоросль.

На таких растениях отдельные клетки (гаметангии) развивают гаметы. Гаметы в акте полового процесса сливаются, формируя зиготу.

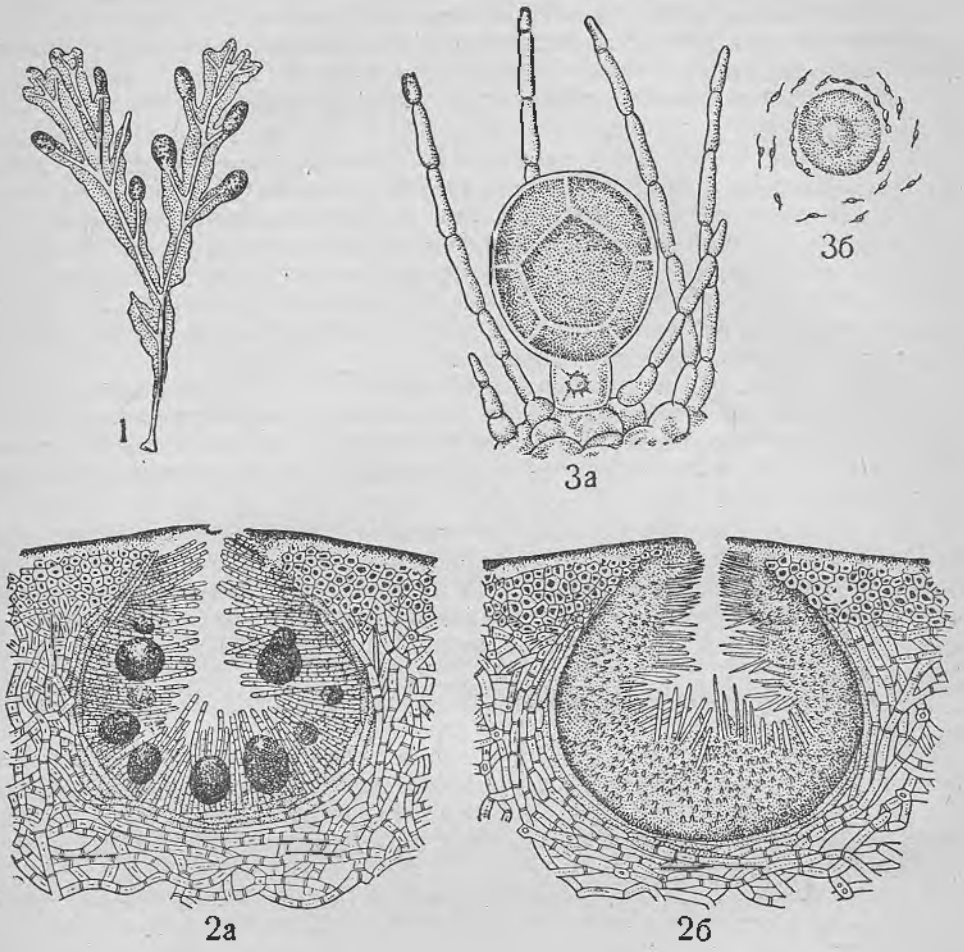


Рис. 122. Внешний вид и строение органов размножения бурой водоросли *Fucus*:
1. Внешний вид *Fucus*. *2*. Разрез женского (*а*) и мужского (*б*) скафидия. *3*. *а* — оогоний; *б* — оплодотворение.

У всех в ы с ш и х растений (мхи, папоротники, хвощи, плауны, голосеменные и покрытосеменные растения) и у многих низших растений (подробнее см. раздел «Систематика») з и г о т а д е л и т с я б е з р е д у к ц и и. Постепенно здесь формируется особь определённого внешнего вида и размера.

Для лучшего понимания последовательности фаз развития рассмотрим два примера из группы бурых водорослей.

Fucus (бурая водоросль). Здесь цикл развития несколько сходен с циклом развития зелёных водорослей, но зигота не испытывает непосредственно при прорастании редукционного деления, а делится кариокинетически и развивается в особь, имеющую вид дихотомически разветвлённой плоской пластинки до 0,6 *м* длиной (рис. 122). На конечных разветвлениях таких пластинок в особых углублениях (с к а ф и д и я х) развиваются половые органы — а н т е р и д и и и о о г о н и и, где при образовании сперматозоида и яйцеклеток в их материнских клетках и происходит

редукционное деление, и каждая материнская клетка даёт гаметы. В антеридии образуется большое количество сперматозоидов, в оогонии — 8 яйцеклеток. Сперматозоиды по вскрытии антеридиев выплывают наружу (они подвижны, имея 2 жгутика); неподвижные яйцеклетки по вскрытии оогония вываливаются в воду, где (вне организма) и происходит слияние их в зиготу.

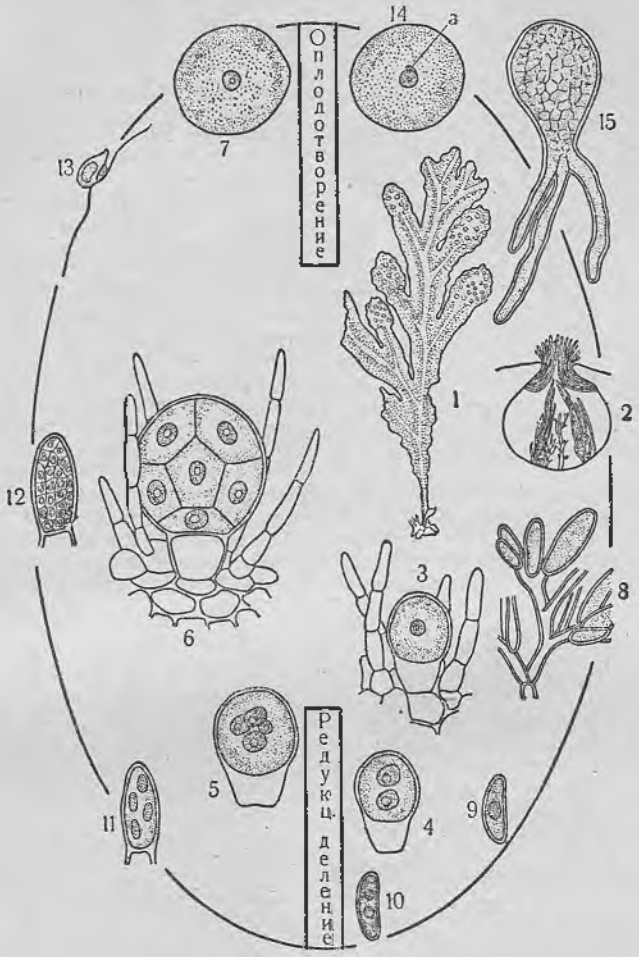


Рис. 123. Схема цикла развития бурой водоросли *Fucus*:

1 — взрослое растение; *2* — разрез скафидия; *3* — молодой оогоний; *4* — первое деление ядра оогония; *5* — второе деление; *6* — зрелый оогоний с 8 яйцеклетками (2 из них не видны); *7* — яйцеклетка; *8* — собрание молодых антеридиев; *9* — молодой антеридий; *10* — первое деление; *11* — второе деление; *12* — зрелый антеридий с большим числом сперматозоидов; *13* — сперматозоид; *14* — оплодотворение; *a* — сперматозоид; *15* — прорастание зиготы.

Таким образом, в отличие от зелёных водорослей, у *фукуса* редукционное деление, как мы видели, отодвинуто на более позднюю стадию развития — к моменту образования половых элементов (рис. 123).

Дальнейшие усложнения цикла развития растений сводятся к тому, что в каждом цикле мы встречаем два типа особей: 1) особь, образующую только органы бесполого размножения (спорангии со спорами), и 2) особь, образующую только органы полового размножения (антеридии, оогонии) с гаметами. Здесь, таким образом, имеет место с м е н а п о к о л е н и й. Название «смена поколений» явно неудачное. Здесь собственно нет смены одного поколения другим, так как обычно поколениями называют организмы, происшедшие от родительских в результате оплодотворения. В нашем же случае имеет место с м е н а ф а з р а з в и т и я одного и того же организма — с п о р о ф и т а и г а м е т о ф и т а. Однако термин «смена поколений» с середины XIX столетия прочно укрепился в науке и является общеупотребительным. Растение, образующее

половые органы (антеридии и оогонии), называют половым поколением, гаметофитом; растение же, несущее органы бесполого размножения — спорангии,— бесполым поколением — спорофитом. В цикле развития указанных выше растений ясно развита только одна фаза, одно поколение.

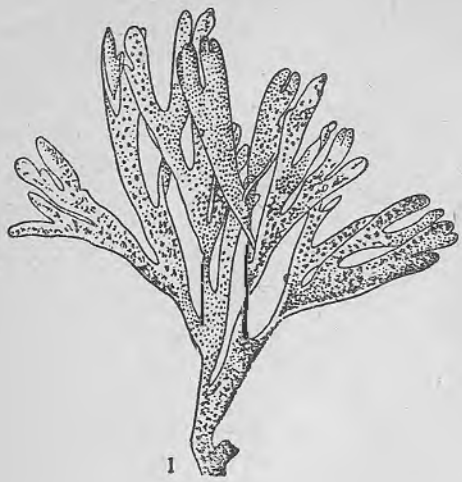


Рис. 124.
1 — Внешний вид водоросли *Dictyota*.

Dictyota. Существуют водоросли, у которых в цикле развития оба поколения могут быть совершенно одинаковыми по внешнему виду. В качестве такого примера разберём цикл развития бурой водоросли *Dictyota* — тип с одинаковым развитием спорофита и гаметофита.

Из зиготы вырастает растение (спорофит), представленное плоской дихотомически разветвлённой пластинкой (рисунок 124); на ней образуются спорангии, в которых формируется по 4 округлых, неподвижных споры (тетраспоры) (рис. 125). После выпадения из спорангиев в воду каждая из них прорастает в новую особь, по внешнему виду и размерам совершенно не отличающуюся от предыдущей, но несущую уже органы полового размножения (гаметофит). На одних особях гаметофита развиваются антеридии с большим количеством сперматозоидов, на других — оогонии с одной яйцеклеткой в каждом. *Dictyota* — растение двудомное. По оплодотворении яйцеклетки сперматозоидом зигота снова даёт начало особи, несущей спорангии (спорофиту). Оба поколения, таким образом, здесь равноправны, не отличимы морфологически (по внешнему виду). Редукционное деление имеет место в спорангии при образовании спор (рис. 126).

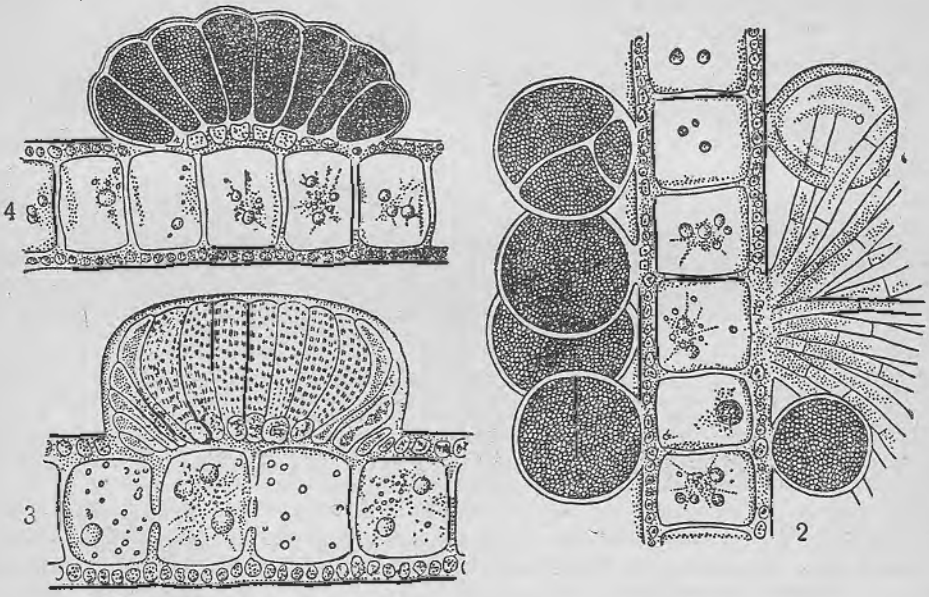


Рис. 125. Строение органов размножения бурой водоросли диктиота (*Dictyota*):
2 — тетраспорангии с тетраспорами; 3 — антеридии; 4 — оогонии.

У высших растений всегда имеется правильная смена поколений (фаз развития — гаметофита и спорофита), причём здесь отсутствует тип с равноправным их развитием. У *мхов* имеет место преобладание полового поколения («преобладает гаметофит»), у *всех же остальных групп* (папоротники, хвощи, плауны,

голосеменные и покрытосеменные) преобладает бесполое поколение («преобладает спорофит»). У высших растений происходит образование только таких спор, которым предшествует редукционное деление, или мейозис; в этом их отличие от низших слоевцовых растений.

Рассмотрим циклы развития у высших растений.

Мхи (пример—кукушкин лён — *Polytrichum*). На верхушке стебелька мха *Polytrichum* весной образуются скрытые среди верхушечных листочков половые органы: на одних особях мужские — антеридии, на других женские — архегонии (рисунок 127).

В антеридиях, имеющих форму мешковидно удлинённых телец, одетых многоклеточной стенкой, формируются в большом числе двужгутиковые сперматозоиды. В архегониях в нижней их расширенной части — брюшке — образуется одна яйцеклетка. В сырую погоду, во время дождя, росы, антеридий вскрывается на верхушке, и сперматозоиды выплывают наружу. К моменту созревания яйцеклетки архегоний также вскрывается на верхушке (шейке) каналом, образованным от расплывания внутренних так называемых канальцевых шейковых клеток. Расположенная над яйцеклеткой брюшная канальцевая клетка тоже расплывается. Сперматозоиды, подплывая к архегонию, проникают по слизи канала к яйцеклетке, и один из них сливается с ней, производя оплодотворение. Оплодотворённая яйцеклетка (зигота), не покидая материнского растения, начинает делиться, и в дальнейшем внутри растягивающегося брюшка архегония формируется новое растеньице. Верхняя, узкая часть архегония — шейка — после оплодотворения завядает и отваливается. Вновь образованное растеньице представлено коробочкой, сидящей на ножке. Ножка своим основанием внедряется в верхушку стебля, всасывая необходимые для развития коробочки питательные вещества. В таком виде растение уходит под снег. Следующей весной ножка сильно

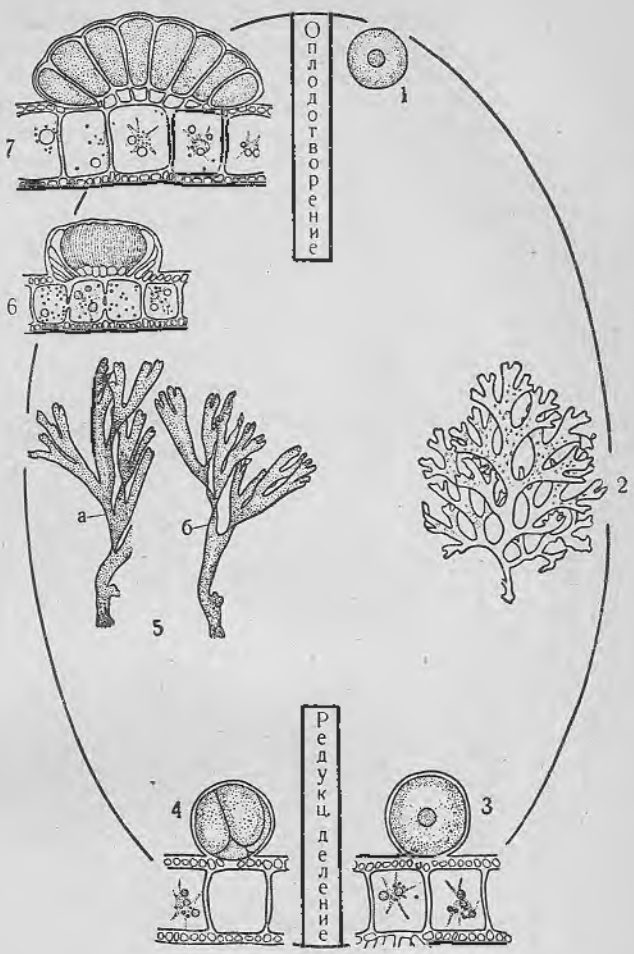


Рис. 126. Схема цикла развития бурой водоросли диктиота, *Dictyota*:

1 — зигота; *2* — выросшее из зиготы взрослое растение; *3* — молодой спорангий; *4* — тетраспорангий с четырьмя тетраспорами, образовавшимися в результате редукционного деления; *5* — выросшие из тетраспор растения: с антеридиями (*а*) и оогониями (*б*); *6* — антеридий; *7* — оогоний с яйцеклетками.

удлиняется и выносит коробочку высоко над покровными листьями. Коробочка при этом отрывает верхушку брюшка архегония, которая остаётся на ней в виде волосистого образования — колпачка (калиптра), предохраняющего молодую коробочку от высыхания, понижения температуры и т. д. Взрослая коробочка имеет следующее строение: сверху она прикрыта крышечкой, средняя часть называется урночкой, нижняя, слегка расширенная после перетяжки, называется апофизой (шейкой коробочки). Внутри коробочки, в центре её, проходит тяж бесплодных клеток — колонка, наверху расширяющаяся в эпифрагму. Со всех сторон вокруг колонки висит на нитях спорангий, в котором формируются споры (рис. 127).

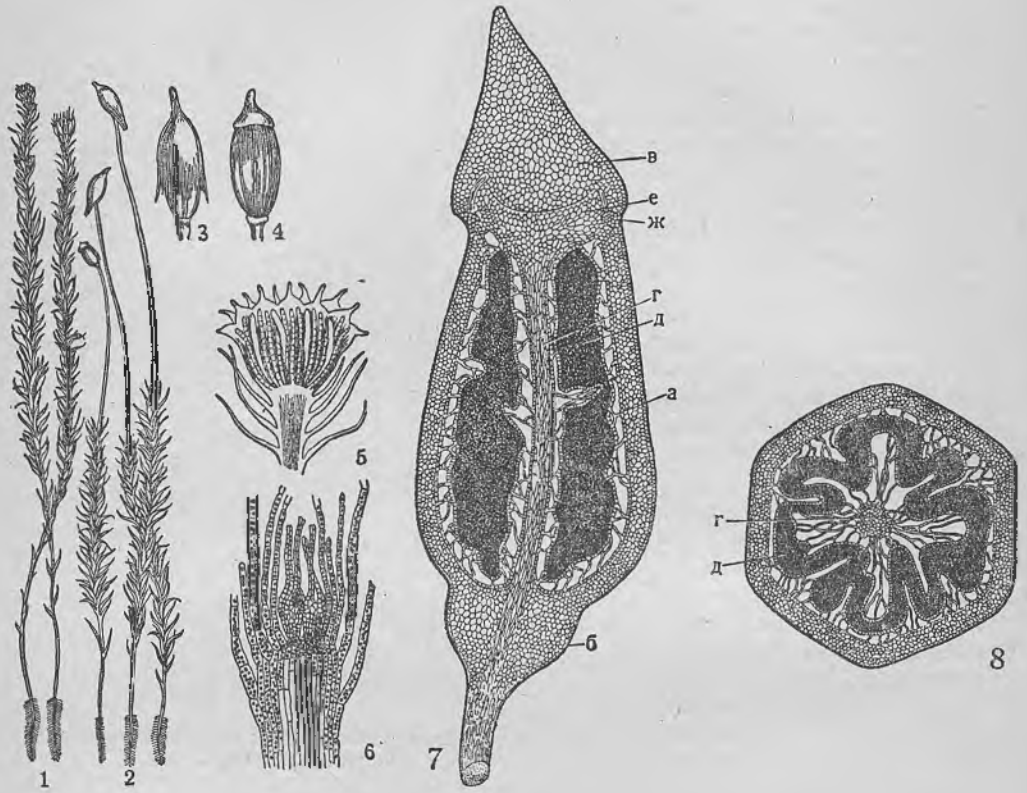


Рис. 127. Кукушкин лён (*Polytrichum commune*):

1 — стебель с розетками антеридиев; *2* — стебельки со спорогониями; *3* — коробочка, покрытая колпачком (калиптра); *4* — коробочка с крышечкой; *5* — собрание антеридиев; *6* — собрание архегониев; *7* — продольный разрез через коробочку: *а* — урночка, *б* — шейка (апофиза), *в* — крышечка, *г* — колонка, *д* — спорангий со спорами, *е* — эпифрагма, *ж* — зачаточный перистом; *8* — поперечный разрез коробочки.

По созревании спор (начало — середина лета) колонка и стенка спорангия разрушаются, и споры лежат в полости урны. Затем сбрасывается крышечка (сбрасывание обусловливается развитием особого аппарата), и по верхнему краю урночки обнаруживается так называемый перистом, состоящий из зубцов, расположенных в один ряд. Вход в урночку закрыт плёнкой (эпифрагмой). Зубцы перистома очень гигроскопичны и меняют своё положение в зависимости от влажности воздуха. Во влажную погоду они загибаются внутрь, прижимая плёнку к краям урны, что препятствует проникновению воды в коробочку. В сухую погоду зубцы перистома отгибаются наружу, плёнка ссыхается и споры высеиваются наружу через отверстия между зубцами.

Спора, попав на сырую землю, прорастает и образует обильно разветвлённую нить — п р о т о н е м у, на которой возникают почки, развивающие затем листостебельные растеньица мха (рис. 128).

Таким образом, у мхов имеется «смена поколений». Листостебельное растение (сам мох), образующее половые органы (г а м е т о ф и т), сменяется коробочкой на ножке, внутри которой образуется спорангий со спорами (с п о р о ф и т), причём это новое поколение не порывает связи с гаметофитом. Редукционное деление происходит при образовании спор в спорангии коробочки.

В цикле развития преобладает гаметофит (сам мох). Спорофит слабо развит и имеет небольшие размеры и кратковременное существование. У некоторых мхов на коробочке развивается ассимиляционная ткань с устьицами, но основное питание спорофит получает от гаметофита.

Бесполое поколение у мхов (коробочка вместе с ножкой) носит специальное название — с п о р о г о н и й. Колпачок принадлежит гаметофиту (остаток брюшка архегония) (рис. 128). Спорофит мхов к самостоятельному размножению, помимо образования спор, не способен. Но если какую-либо его часть (например, ножку спорогония) срезать, разрубить на мелкие куски и поместить их в плошку с землёй, накрыв её стеклом для создания влажной атмосферы, то из каждого кусочка разовьётся протонема, на которой возникнут почки, а последние затем разовьются в листостебельные побеги. Это явление, образование гаметофита из клеток спорофита помимо спор, получило название а п о с п о р и и.

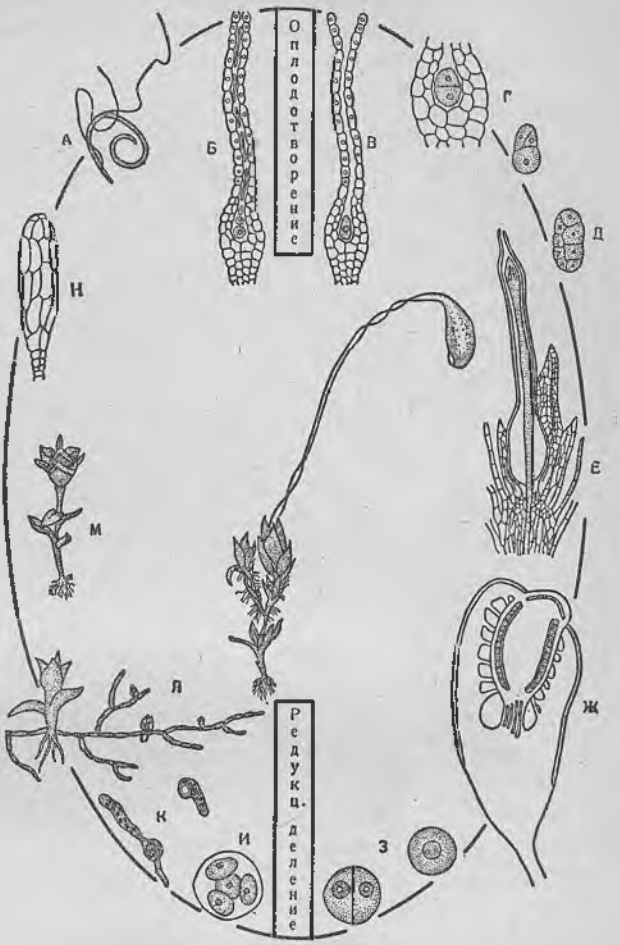


Рис. 128. Схема цикла развития зелёного мха *Funaria*: *А* — сперматозоид; *Б* — архегоний; *В* — оплодотворённый архегоний; *Г—Д* — развитие спорогония в брюшке архегония; *Е* — спорогоний; *Ж* — коробочка со спорангием; *З — И* — образование спор; *К* — прорастание спор; *Л* — протонема; *М* — молодой стебелёк мха; *Н* — антеридий.

Клетки возникших таким образом растений будут содержать, в отличие от обычного гаметофита, двойной ($2x$) набор хромозом. В одном опыте на таких «диплоидных гаметофитах» удалось наблюдать половые органы и после оплодотворения — развитие спорогония, содержащего четырёхкратный набор хромозом. Разрубленная на куски ножка такого спорогония снова давала при культуре в плошках протонему и листостебельные растения с четверным набором хромозом.

Эти опыты прекрасно иллюстрируют несостоятельность характеристики поколений только набором хромозом, так как диплоидные и тетраплоидные гаметофиты сохраняют строение обычного гаметофита.

Равноспоровые папоротники. Примером может служить любой из папоротников, встречающихся в наших лесах, хотя бы *мужской папоротник Aspidium filix mas* (рис. 129).

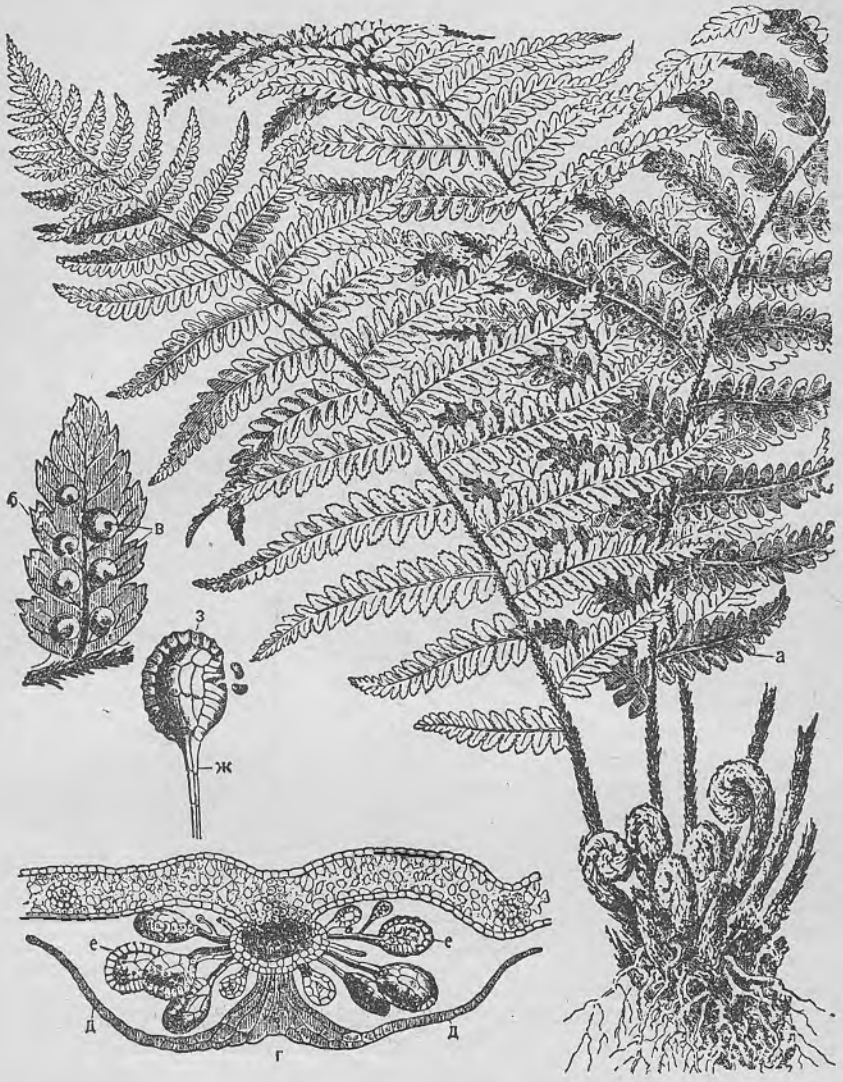


Рис. 129. Строение и размножение равноспорового папоротника *Aspidium filix mas*:

а — взрослое бесполое поколение с молодыми, скрученными улиткообразно листьями; *б* — часть листа с сорусами (*в*), одетыми покрывалами (индузиями); *г* — поперечный разрез через лист с сорусом; *д* — индузий; *е* — спорангии; *жз* — спорангий с кольцом (*з*).

На нижней стороне его сложноперистого листа, вдоль средней жилки образуются кучки спорангиев со спорами — с о р у с ы, покрытые округло-сердцевидной пластинкой — п о к р ы в а л ь ц е м (и н д у з и е м). Спора, попав во влажную среду, прорастает и даёт сначала короткую прямую нить, затем формирующуюся в округло-сердцевидную пластинку, так называемый з а р о с т о к (рис. 130, *А*). Заросток состоит из нескольких слоёв кле-

ток, по краю же — однослойный, размер его 1—1,5 *см* в диаметре. В верхней части, в выемке, помещается точка роста. Клетки заростка содержат большое количество хлорофилловых зёрен, и заросток, таким образом, питается самостоятельно. На заростке образуются антеридии и архегонии (последние ближе к выемке).

Антеридии — округлой формы, одеты однослойной оболочкой. В них образуются сперматозоиды — в виде штопорообразного скрученного тельца, на нижнем конце несущего венец жгутиков. Архегонии погружены брюшной частью в ткань заростка, шейками же возвышены над его поверхностью. Строе-

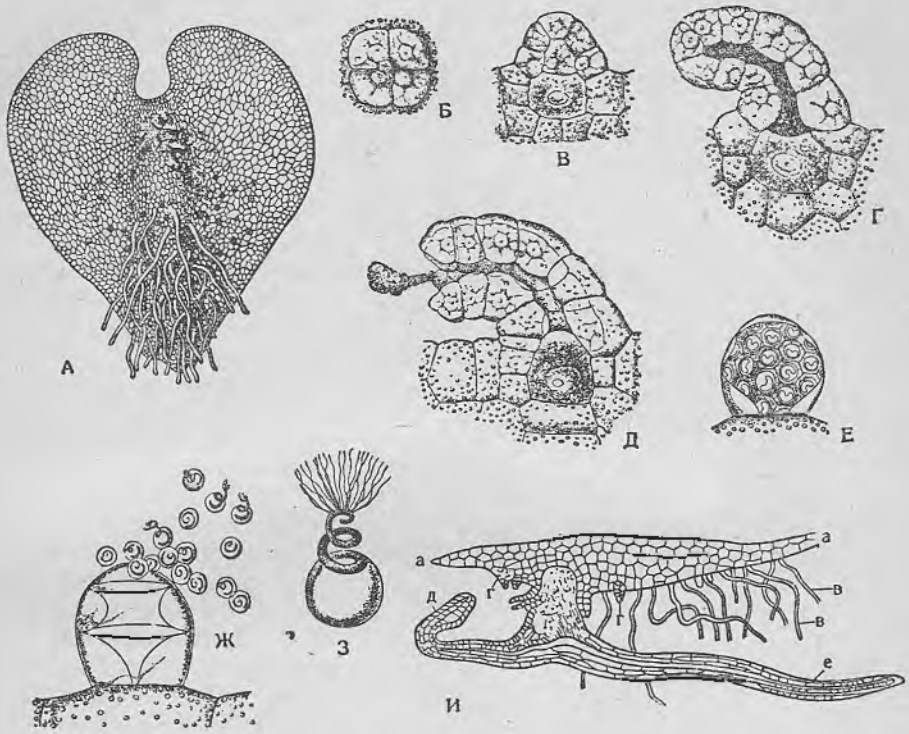


Рис. 130.

А—заросток папоротника *Aspidium filix mas*; *Б — Д* — развитие архегония; *Е* — зрелый антеридий; *Ж* — он же в момент выхода сперматозоидов; *З* — сперматозоид; *И* — папоротник *Adianthum*. Поперечный разрез заростка (*а—а*) и зародыша: *в* — ризоиды; *г* — неоплодотворённые архегонии; *д* — первый лист зародыша — «семядоля»; *е* — первичный корень.

ние их обычное. При созревании архегониев шейка вскрывается на верхушке, сперматозоиды попадают внутрь архегония, и один из них сливается с яйцеклеткой, производя оплодотворение (рис. 130, *Ж*).

Оплодотворённая клетка—зигота, приступив к делению, формирует з а р о д ы ш, первоначально питающийся за счёт заростка. После образования корешка, стебля и листа (семядоли) (рис. 130, *д*) зародыш начинает самостоятельное существование и образует постепенно взрослое растение — *папоротник*. Здесь мы также имеем правильную «смену поколений»: бесполое поколение (папоротник) сменяется половым (заростки), которое опять сменяется бесполым. В цикле развития преобладает, однако, спорофит—сам папоротник—мощное растение, на листьях которого образуются спорангии со спорами. Гаметофит же (заросток) имеет незначительные размеры, кратковременное существование. Оба поколения, в отличие от мхов, и м е ю т с а м о с т о я т е л ь н о е с у щ е с т в о в а н и е, разделены друг от друга. Редукционное деление происходит при образовании спор (рис. 131).

Такой же цикл развития имеют современные *хвощи* и *равноспоровые плауны*, а также некоторые водоросли, например, *ламинарии* — из типа бурых водорослей (см. раздел «Систематика»).

Дальнейшее усложнение будет связано с появлением внешних различий в формах спор: спор мелких размеров, или м и к р о с п о р, и спор крупных размеров — м а к р о с п о р. Это различие носит название р а з н о с п о р о в о с т и. Из микроспор всегда развивается гаметофит, производящий сперматозоиды, т. е. мужской.

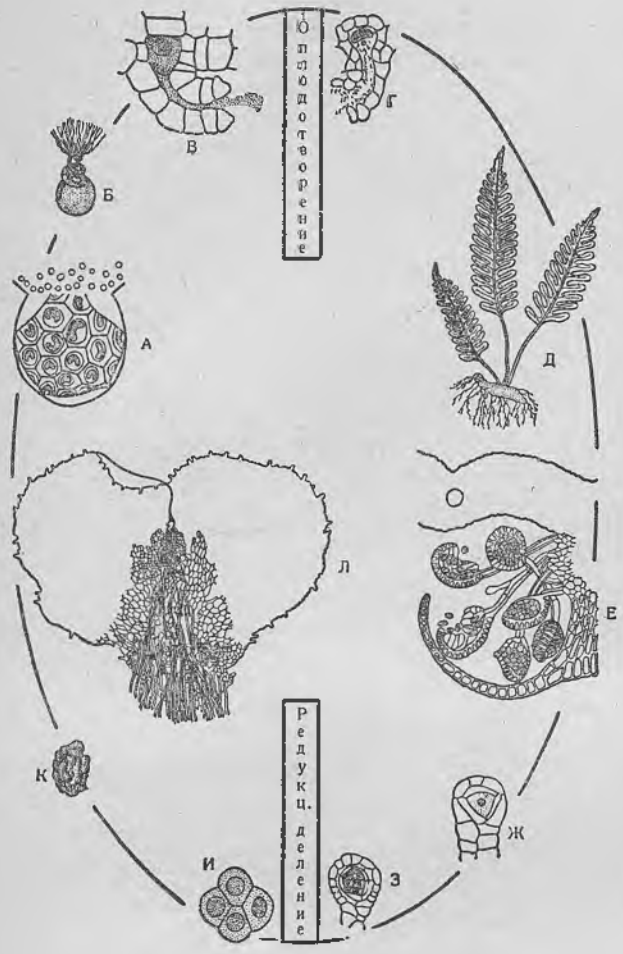


Рис. 131. Схема цикла развития папоротника:

А — антеридий; *Б* — сперматозоид; *В* — архегоний; *Г* — оплодотворение; *Д* — взрослое растение (спорофит); *Е* — сорус со спорангиями; *Ж* — *З* — спорангий; *И* — тетрады спор; *К* — спора; *Л* —заросток.

Из макроспор вырастает гаметофит, на котором возникают архегонии с яйцеклетками, т. е. женский. Соответственно различию в спорах и спорангии называются: содержащие микроспоры — м и к р о с п о р а н г и я м и, а содержащие макроспоры — м а к р о с п о р а н г и я м и.

Листья высших растений, производящие спорангии, получили название с п о р о ф и л л о в.

Рассмотрим цикл развития таких разноспоровых форм у папоротникообразных и у голосеменных растений.

Разноспоровые папоротники. Представителем их возьмём водный *папоротник Salvinia natans.* Это небольшое, до 15 *см* длиной, плавающее на поверхности воды растеньице встречается в южной половине Европейской части СССР. Тонкий стебелёк *Salvinia natans* несёт в узлах листья, сидящие мутовкой по 3. Два листа — овально-ланцетные, зелёные, плавающие, третий лист — подводный, сильно рассечённый, заменяющий растению корни. Настоящих корней у *Salvinia* нет (рис. 132).

В анатомическом строении стебля и листьев резко выражены черты приспособления к водной жизни: много крупных воздушных полостей, ничтожно развиты механические элементы, сильно редуцирована проводящая ткань.

У основания подводного листа, на коротких боковых разветвлениях образуются шарообразные сорусы, называемые здесь с п о р о к а р п и я м и. Они все одинакового размера и формы, но содержат внутри разные спорангии. В одних спорокарпиях образуется большое число мелких шаровидных спо-

рангиев (микроспорангиев), в других — небольшое число более крупных яйцевидноовальных спорангиев (макроспорангиев).

Снаружи спорокарпии одеты двойной оболочкой — индузием. В микроспорангиях развиваются 64 мелкие микроспоры. В зрелых макроспорангиях находится одна крупная макроспора.

При созревании микроспоры прорастают внутри микроспорангия и образуют сильно редуцированный (упрощённый) мужской заросток, состоящий из нескольких вегетативных клеток и двух антеридиев. В каждом антеридии образуется по четыре спирально скрученных сперматозоида, с венцом жгутиков на переднем конце. Заростки при прорастании пробивают стенку спорангия и высовываются наружу (рис. 132, *4*).

Макроспора отпадает от материнского растения, окружённая оболочкой макроспорангия, и при прорастании образует женский заросток, состоящий из зелёных клеток. На заростке образуются архегонии, погружённые брюшком в ткань заростка.

После оплодотворения из зиготы развивается небольшой зародыш, связанный первоначально небольшой ножкой с заростком. Постепенно развиваясь, зародыш даёт далее начало взрослому растению *Salvinia* (рис. 132, *6*). Таким образом, цикл развития разноспоровых папоротников совершенно сходен с таковым у равноспоровых (наземных) папоротников. Преобладает в цикле развития спорофит — взрослое растение *Salvinia*. Различие сводится к наличию разного рода спор и двух видов заростка — мужского и женского.

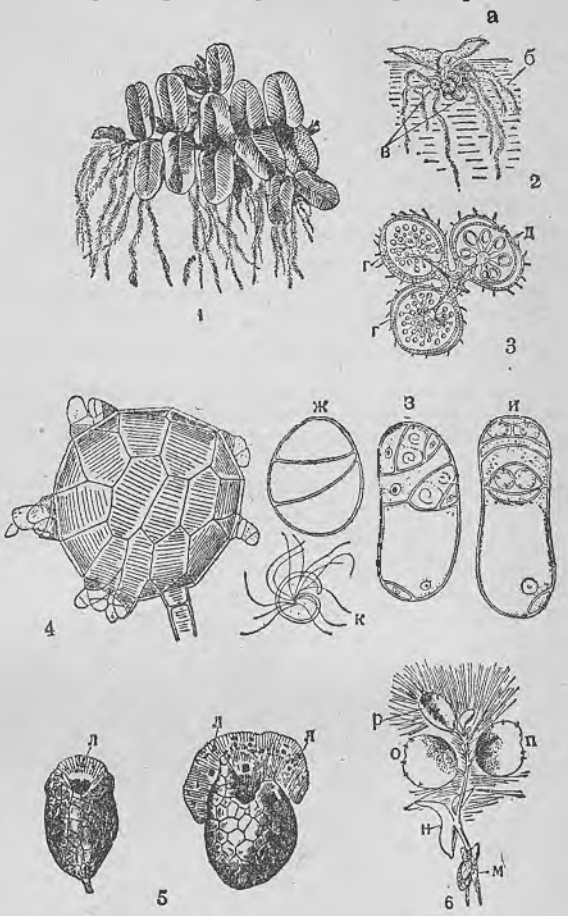


Рис. 132. Строение и размножение разноспорового папоротника *Salvinia natans*:

1. Общий вид *Salvinia*. *2*. Часть растения: *а* — надводные листья; *б* — подводные листья; *в* — спорокарпии. *3*. Поперечный разрез спорокарпиев: *г* — микроспорокарпии с микроспорангиями; *д* — макроспорокарпий с макроспорангиями. *4*. Микроспорангий *Salvinia*, из которого выставляются мужские заростки (микроспоры проросли внутри микроспорангия *е*); *ж* — первые деления прорастающей микроспоры; *з*—*и* —мужские заростки с антеридиями (*з* — сбоку, *и* — спереди); *к* — сперматозоид. *5*. Макроспорангий *Salvinia*. Женские заростки выставляются из макроспоры заключённой в макроспорангии; *л* — архегонии. *6*. Зародыш, связанный ещё с заростком (*м*); *н* — зародышевый листок (семядоля); *о*, *п*, *р* — следующие за ним листья.

Чрезвычайно важно отметить сильную редукцию полового поколения (заростка), особенно мужского. Во всех группах высших растений, параллельно возникновению разноспоровости, наблюдается редукция полового поколения.

Развитие мужских заростков у разноспоровых папоротникообразных было установлено русским учёным В. И. Беляевым (1885 г. и позже);

им же установлена гомология частей их мужских заростков с пыльцевыми зёрнами семенных растений (см. ниже).

Кроме папоротников, разноспоровые формы встречаются в классе плаунов (*Selaginella, Isoëtes*).

Следующий тип циклов развития связан с группой семенных растений. Макроспорангии у споровых растений по созревании теряют связь с материнским растением. Развитие заростков из спор протекает у них вне растения, их произведшего. Это приводит к гибели большого числа заростков, так как не все они попадают в благоприятные условия существования. У семенных растений макроспорангии не покидают материнского растения вплоть до образования вполне сформировавшегося зародыша (макроспорангий опадает в виде семян). Прорастание макроспор, образование женского заростка, оплодотворение и формирование зародыша идёт на материнском растении, доставляющем развивающейся особи питательные вещества. Все семенные растения — разноспоровые. Здесь имеется ещё более сильная редукция заростков.

Саговниковые (голосеменные). В качестве представителя их мы рассмотрим род *Cycas*, *саговник*, встречающийся в тропической Азии (рис. 133). На верхушке стволов на одних экземплярах развиваются мужские шишки, достигающие 50—70 *см* в длину.

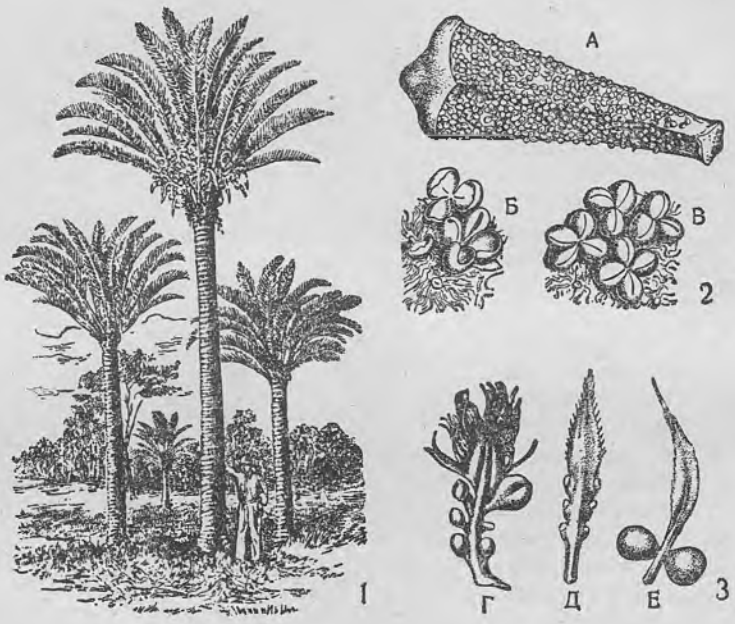


Рис. 133.

1. Общий вид саговника *Cycas Nordmanbyana*. *2. А* — микроспорофилл *Cycas circinalis*; *Б* и *В* — сорусы микроспорангиев. *3.* Макроспорофиллы с макроспорангиями (семяпочками) различных видов *Cycas*; *Г* — *Cycas revoluta*, *Д* — *Cycas circinalis*; *Е* — *Cycas Nordmanbyana*.

На оси такой шишки помещаются листочки (микроспорофиллы), на которых образуются микроспорангии, содержащие большое количество микроспор (рис. 133, *2*). Микроспорофиллы у семенных растений получают название тычинок. Микроспоры называют пыльцой (пылинки). На других экземплярах *Cycas* на верхушке образуются макроспорофиллы, напомчнающие обыкновенные вегетативные листья, но меньших размеров и окрашенные в желтоватый цвет. На них образуются макроспорангии величиной со сливу. Макроспорофиллы у семенных растений называются плодолистиками, а макроспорангии — семяпочками (рис. 133, *3*). У других родов саговников макроспорофиллы собраны в женские шишки.

Пылинки (микроспоры) прорастают, ещё находясь внутри микроспорангия, и дают вначале 3 клетки. Одна из них, более мелкая, является единственной вегетативной клеткой мужского заростка; средняя клетка — антеридиальная, дающая в дальнейшем начало сперматозоидам; из третьей клетки (более крупной) образуется далее пыльцевая трубка (рис. 134).

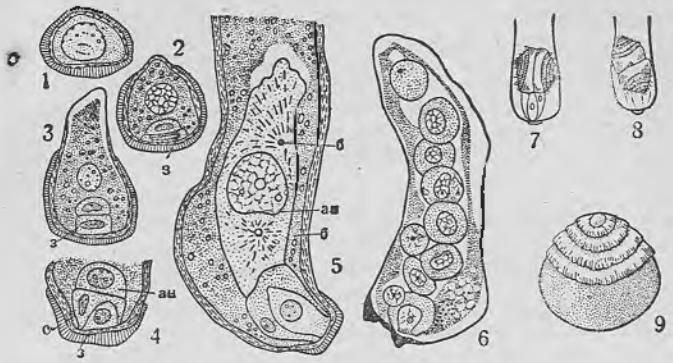


Рис. 134. Прорастание спор саговника *Dioon*:

1 — микроспора с ядром; *2* — микроспора разделилась и образовались 2 клетки заростка (*з*); *3* — верхняя клетка вытянулась в пыльцевую трубку; *4* — нижняя часть пыльника: *ан* — антеридий; *с* — сестринская клетка; *з* — заросток; *5* — развитие сперматозоидов; *6* — проросшая пылинка саговника *Microcycas* с 9 материнскими клетками спёрматозоидов; *7—8* — конец пыльцевой трубки со сперматозоидами; *9* — зрелый сперматозоид саговника *Zamia*.

В такой трёхклетной стадии пыльца переносится обычно ветром на семяпочку. Семяпочка (макроспорангий) имеет сложное строение (рис. 135). Снаружи она покрыта покровом (интегумент), состоящим из трёх слоёв клеток — внутреннего и наружного — сочных и среднего каменистого. На вершине семяпочки интегумент не

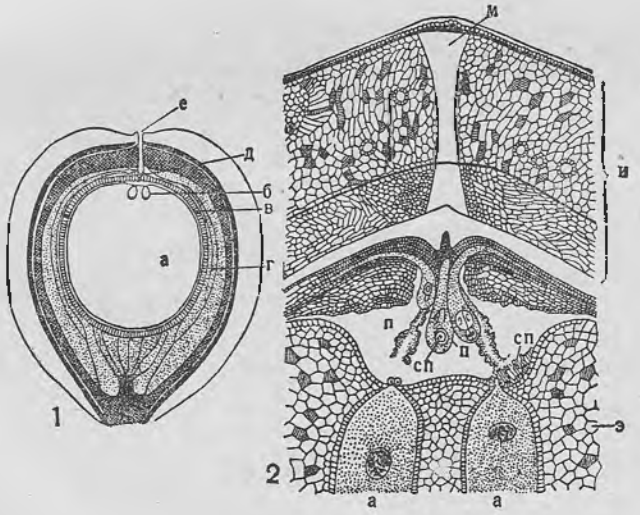


Рис. 135.

1 — Схема строения семяпочки саговника *Cycas*: *а* — эндосперм (заросток); *б* — архегонии; *в* — нуцеллус; *г* — интегумент: *д* — пыльцевая камера; *е* — пыльцевход. *2* — Продольный разрез через семяпочку саговника *Dioon*: *а* — архегонии; *п* — пыльцевые трубки; *сп* — сперматозоиды; *и* — интегумент; *м* — микропиле; *э* — эндосперм.

срастается, и здесь образуется канал (пыльцевход, микропиле), ведущий к внутренним частям семяпочки. За интегументом расположен слой мелкоклетной ткани — так называемый нуцеллус или ядро семяпочки, далее следует эндосперм, представленный тесно придвинутыми друг к другу клетками. Они имеют тонкие стенки и набиты крахмалом. В верхней части эндосперма помещаются обычно два архегония,

каждый с крупной яйцеклеткой и с двумя маленькими клетками шейки. К моменту созревания архегониев вершина нуцеллуса растворяется, и образуется углубление — пыльцевая камера. Развитие семяпочки идёт следующим образом. В центре молодой семяпочки располагается её нуцеллус. В подэпидермальном слое нуцеллуса возникает несколько крупных клеток. Одна из них разрастается больше других и делится редукционно на две клетки, каждая из которых ещё раз делится. Получаются четыре клетки (макроспоры), расположенные одна над другой. Далее 3 из них отмирают, а нижняя, четвёртая, делится и образует ткань эндосперма с архегониями в верхней его части. Таким образом, эндосперм, образовавшийся от прорастания макроспоры, является, очевидно, женским зароcтком, несущим архегонии, как и у папоротников.

Нуцеллус является стенкой макроспорангия, в котором образуются первоначально 4 макроспоры, но развивается далее в зароcток лишь одна, остальные отмирают.

Интегумент — образование новое для семенных растений, и у папоротников не встречается. Интересно отметить, что в клетках зароcтка саговников (эндосперм) содержатся лейкопласты, и будучи вычлененными из семяпочек, зароcтки могут зеленеть, что указывает на прежнее их свободное существование.

Трёхклетная микроспора (пыльца) попадает на вершину семяпочки (макроспорангия), проникает через микропиле на нуцеллус и здесь прорастает. Оболочка микроспоры лопается. Вегетативная клетка вытягивается в пыльцевую трубочку, которая нижним концом внедряется в ткань нуцеллуса, всасывая оттуда питательные вещества,— это так называемая гаустория. В шаровидно разрастающуюся на другом конце пыльцевую трубочку входят образовавшиеся из второй (антеридиальной) клеточки 2 сперматозоида, имеющих кубаревидную форму и несущих венец жгутиков на переднем конце. Далее трубочка вскрывается на конце, и сперматозоиды попадают в жидкость, наполняющую пыльцевую камеру (от расплывшихся клеток нуцеллуса). Поплавав здесь некоторое время, сперматозоид проникает в архегоний и сливается с яйцеклеткой, производя оплодотворение.

Таким образом, у саговников имеются подвижные сперматозоиды. С открытием их (в 1897 г.) споровые и семенные растения удалось ещё теснее связать друг с другом. Вместе с тем у саговников пыльцевая трубка слабо развита и её назначение иное, чем у семенных растений, не обладающих подвижными сперматозоидами, например, у сосны (см. ниже).

Пыльцевая трубка у саговников выполняет роль гаустории — сосальца, при посредстве которого добываются из клеток нуцеллуса питательные вещества для развития крупных сперматозоидов, во много раз превышающих размерами пылинку.

Оплодотворённая яйцеклетка (зигота) делится; образуется большое количество клеток, располагающихся в нижней части архегония. Нижние клетки дают начало зародышу, а верхние вытягиваются в подвесок, вдвигающий разрастающийся зародыш во всё новые слои эндосперма, за счёт которого и идёт его развитие.

В таком виде семяпочка отпадает. К этому времени она сильно разрастается, интегумент снаружи становится сочным и яркоокрашенным, а внутри — деревянистым, плотным. Этот кожистый слой хорошо защищает находящийся внутри зародыш от повреждений. Животные, поедая наружный, мясистый слой семяпочек, разносят семена саговника, способствуя таким образом расселению растения.

Дозревание зародыша идёт уже после опадения семяпочек, на земле. Зрелый зародыш имеет зачаточный стебелёк — подсемядольное колено, переходящий ниже в первичный корень, одетый корневым чехликом. В верхней части стебелёк несёт пучок листочков (семядолей), среди которых скрыт конус нарастания стебля.

Зародыш окружён эндоспермом, который затем используется также прорастающим растеньицем.

При прорастании саговника семядоли остаются в семени и служат для всасывания эндосперма. Стебелёк вытягивается, выходит наружу и развивает затем листочки.

Таким образом, здесь развитие гаметофита (зароcтка) происходит внутри макроспорангия, тесно связанного с материнским растением. Сперматозоиды подводятся к архегонию специальным образованием — пыльцевой трубкой — и защищены, следовательно, от высыхания, являющегося главным бичом для растений, растущих на суше.

Самостоятельное существование новое поколение получает уже после полного сформирования. Всё это заставляет считать семенные растения более приспособленными к сухопутным условиям по сравнению с папоротникообразными.

В цикле развития саговников преобладает спорофит (растение *Cycas*). Половое поколение очень сильно редуцировано. Здесь оба поколения (спорофит и гаметофит) связаны друг с другом, как и у мхов, но соотношение их различно и прямо противоположно. Чрезвычайно важно отметить для саговников наличие подвижных сперматозоидов — архаический признак, свидетельствующий о связи саговников с папоротникообразными.

По этому же типу развиваются некоторые другие голосеменные древние растения, например, *гинкго* (*Ginkgo biloba*).

Сосна (голосеменные). Сосна (*Pinus silvestris*), широко распространена в лесной зоне СССР. Мощные высокие деревья на концах ветвей несут почки, развивающиеся в побеги двух родов. Одни из них — удлинённые и покрыты буроватыми чешуйками, другие же, сидящие в пазухах этих чешуек, — укороченные, несущие пучки листьев (хвоя), по 2 хвоинки в пучке.

У основания удлинённых побегов располагаются м у ж с к и е ш и ш к и (рис. 136, *а*), собранные в густое колосовидное соцветие. Каждая шишечка имеет продольную ось, к которой прикрепляются м и к р о с п о р о ф и л л ы, с нижней стороны несущие м и к р о с п о р а н г и и, в которых развивается п ы л ь ц а (микроспоры) (рис. 137).

Пылинка имеет оригинальный внешний вид (рис. 137, *4*). Наружная её оболочка (э к з и н а) имеет 2 полушаровидных полых выроста — воздушных мешка, являющихся летательным аппаратом. Прорастание микроспор начинается внутри микроспорангия, и к моменту раскрывания последнего они состоят из двух клеточек — верхней более мелкой — а н т е р и д и а л ь н о й и более крупной нижней — в е г е т а т и в н о й. В таком виде пылинки подхватываются ветром и переносятся на семяпочки женских шишек.

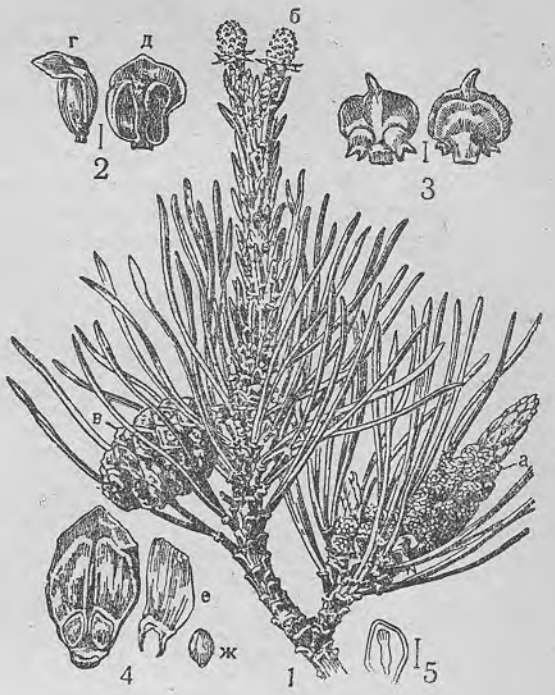


Рис. 136. Сосна (*Pinus silvestris*):

1. Ветка с шишками сосны: *а* — мужская шишка; *б* и *в* — женские шишки. *2.* Тычинка: *г* — сбоку; *д* — снаружи. *3.* Направо кроющая чешуя, за нею семенная чешуя, за которой (внизу) видны верхушки семяпочек. Налево (с обратной стороны) видны две семяпочки; за ними семенная чешуя. *4.* Семенная чешуя зрелой шишки с двумя семенами: *е* — крыло; *ж* — семя. *5.* Семя в продольном разрезе; виден зародыш.

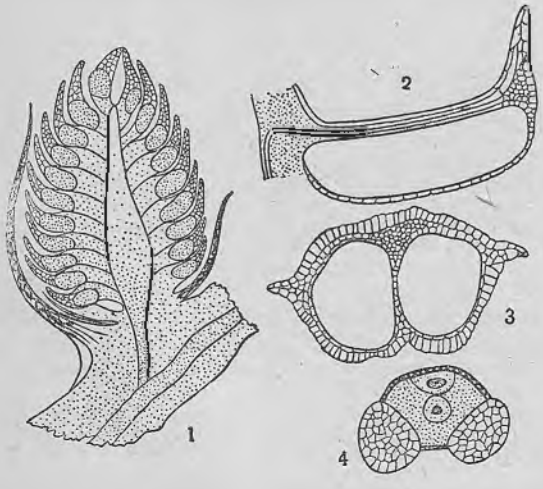


Рис. 137. Строение мужской шишки и пылинки сосны (*Pinus silvestris*):

1. Продольный разрез через мужскую шишку. *2.* Продольный разрез через микроспорофилл (тычинку). *3.* Поперечный разрез через микроспорофилл. Видны два гнезда пыльника (микроспорангия). *4.* Пылинка (микроспора) с двумя воздушными пузырями; в микроспоре 2 клетки (антеридиальная — верхняя и вегетативная — нижняя).

Микроспора при этом делится. Образуются две клетки — маленькая (рис. 138, *7 а*) и большая (*б*). Большая клетка в свою очередь делится, отчленяя новую клетку (*в*), которая прикладывается к маленькой (*а*) (рис. 138, *9*). Оставшаяся клетка при дальнейшем делении даёт четвёртую клетку (*г*). Две верхние клетки вскоре расплываются и представляют собой последние следы вегетативной ткани гаметофита. Оставшиеся две клетки дают антеридиальную клетку (*г*),

вокруг которой формируется оболочка, и вегетативную (*д*) (рис. 138, *11*). На такой двухклетной стадии развития пыльцевое зерно (микроспора), ставшее свободным благодаря разрыву стенки спорангия, сдувается ветром. Попав через пыльцевход на вершину нуцеллуса семяпочки, пылинка остаётся здесь в таком состоянии до следующего лета. Затем она прорастает, экзина её лопается, а содержимое, окружённое внутренней оболочкой — интиной, вытягивается в пыльцевую трубку, которая растёт в ткани нуцеллуса. Вблизи конца её находится ядро пыльцевой трубки. Тем временем антеридиальная клетка делится на клетку-ножку (*е*) и материнскую клетку спермиев [1] (рис. 138, *12 ж*).

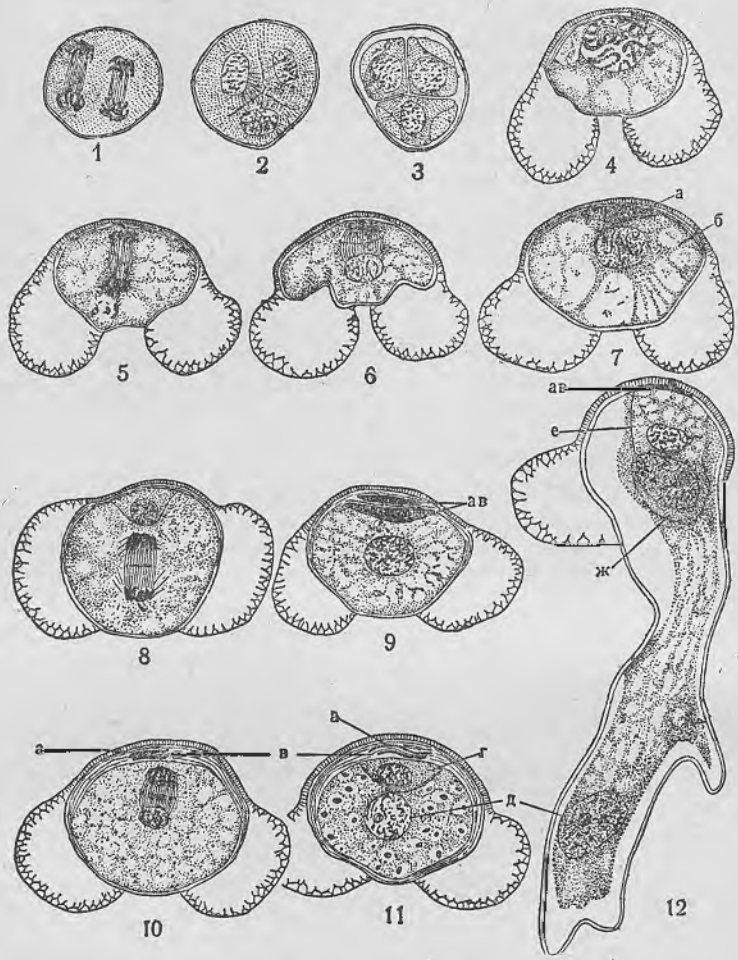


Рис. 138. *Pinus Laricio*. Образование и прорастание микроспоры:

1 — первое деление материнской клетки; *2* — второе деление; *3* — тетрада микроспор; *4* — микроспора; *5* — *12* — прорастание микроспоры.

Эти клетки являются остатками антеридия. Материнская клетка спермиев спускается вниз по пыльцевой трубке и делится на две мужские гаметы — спермия. Клетка-ножка антеридия постепенно разрушается и исчезает. Пыльцевая трубка дорастает до архегония, где лопается на нижнем конце, изливая в архегоний своё содержимое. Один из спермиев соединяется с яйцеклеткой, чем и осуществляется процесс оплодотворения (рис. 139, *4*). Другой спермий отмирает.

Женские шишки состоят из оси и спирально расположенных на ней

[1] Спермиями называются сперматозоиды, лишённые подвижности.

чешуек, сидящих попарно (рис. 136, *б—в*). Наружная, кроющая чешуйка — мелкая, внутренняя, более широкая — плодущая (семенная) чешуя (рис. 136, *3, 4*). С внутренней стороны, обращённой к оси, последняя в нижней части несёт две семяпочки. Семяпочка (макро-

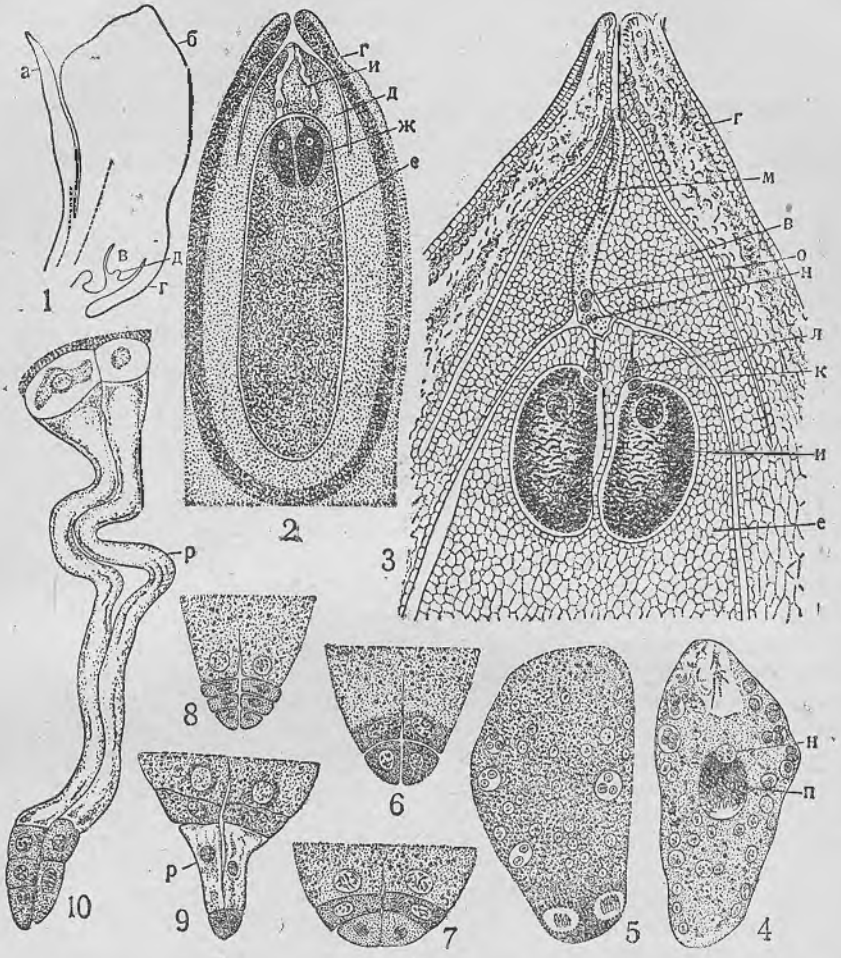


Рис. 139. Строение семяпочки, оплодотворение и образование зародыша у сосны (*Pinus*):

1. Продольный разрез молодых чешуек из шишки *Pinus Laricio*: *а* — кроющая чешуя; *б* — семенная чешуя; *в* — ядро семяпочки (нуцеллус); *г* — интегумент (покров); *д* — пыльцевая камера. *2.* Продольный разрез зрелой семяпочки *Pinus Laricio*: *г* — интегумент; *д* — нуцеллус; *е* — эндосперм (женский заросток); *ж* — архегоний; *и* — пыльцевая трубка. *3.* Верхняя часть семяпочки обыкновенной сосны (*Pinus silvestris*) на втором году развития семяпочки: *г* — интегумент; *д* — нуцеллус; *е* — эндосперм; *и* — яйцеклетка; *к* — брюшная канальцевая клетка; *л* — клетка шейки архегония; *м* — пыльцевая трубка; *н* — мужские гаметы (спермии); *о* — ядро пыльцевой трубки. Ниже — остаток клетки — ножки антеридия. *4.* Яйцеклетка *Pinus silvestris* в момент оплодотворения: *н* — ядро яйцеклетки; *к* — спермий. *5 — 10* — последовательные стадии развития зародыша; *р* — подвесок.

спорангий) снаружи покрыта интегументом, на вершине не срастающимся. Здесь образуется канал (микропиле), ведущий внутрь семяпочки. Далее следует нуцеллус. В центре созревшей семяпочки помещается эндосперм с двумя архегониями в верхней части (рис. 139).

Развитие семяпочки (рис. 140). Одна из клеток нуцеллуса (археспорий) делится редукционно. Затем каждая из клеток делится ещё раз. Образуются 4 клетки, расположенные цепочкой. Нижняя из них (макроспора), сильно разрастаясь, вытесняет три остальные, которые вскоре отмирают. Эта макроспора прорастает внутри макроспорангия, обра-

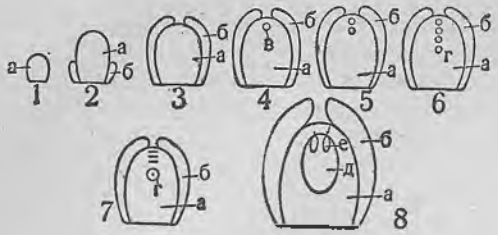


Рис. 140. Развитие семяпочки сосны (схема):

1 — 8. Последовательные стадии развития семяпочки и женского заростка: *а* — нуцеллус; *б* — интегумент; *в* — археспорий; *г* — макроспоры; *д* — эндосперм; *е* — архегонии.

открыто русским ботаником, профессором Московского университета И. Н. Горожанкиным (1880, 1883). До исследования Горожанкина считали, на основании работ немецкого ботаника Страсбургера, что спермии растворяются и диффундируют через пыльцевую трубку к яйцеклетке. И. Н. Горожанкин установил, что перед оплодотворением конец пыльцевой трубки лопается, и спермий, входя в непосредственное соприкосновение с яйцеклеткой, производит оплодотворение. Этот процесс был показан И. Н. Горожанкиным на препарате (1883). При делении оплодотворённой яйцеклетки (зиготы) постепенно формируется з а р о д ы ш, развивающийся за счёт эндосперма (рисунок 141). Не весь эндосперм идёт на развитие зародыша. Значительная часть его используется зародышем при прорастании семени.

Сформировавшийся з а р о д ы ш состоит из короткого стебля или п о д с е м я д о л ь н о г о к о л е н а, несущего на вершине розетку первичных листьев, или с е м я д о л е й, которые окружают к о н у с н а р а с т а н и я стебля. Кончик корня многоклетную ткань — э н д о с п е р м (зароток). В верхней части его формируются два архегония. Здесь, как и у саговников, нуцеллус гомологичен оболочке макроспорангия. Иногда оплодотворяются оба архегония, но дальнейшее развитие получает лишь одна оплодотворённая яйцеклетка.

Оплодотворение у хвойных (на примере сосны) было впервые

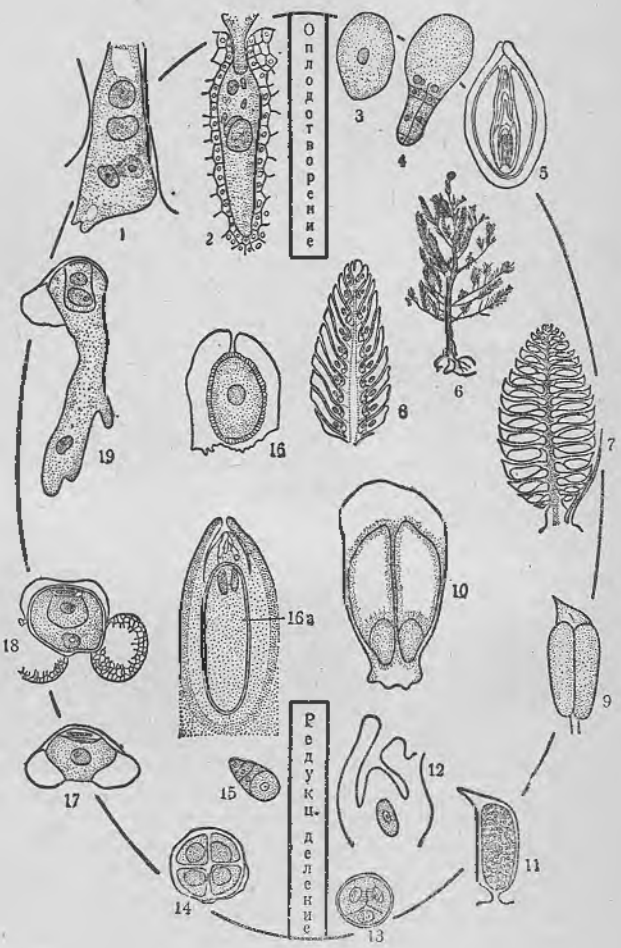


Рис. 141. Схема цикла развития сосны:

1 — спермии (внизу) в пыльцевой трубке; *2* — пыльцевая трубка подросла к эндосперму с архегонием; *3* — оплодотворённая яйцеклетка (зигота); *4* — развитие зародыша; *5* — зародыш в семени; *6* — молодой спорофит; *7* — мужская шишка; *8* — женская шишка; *9* — микроспорофилл с двумя микроспорангиями; *10* — макроспорофилл (плодущая чешуя женской шишки) с двумя семяпочками; *11* — разрез через микроспорофилл с микроспорангием; *12* — семяпочка в разрезе — видна материнская клетка спор; *13* и *14* — образование тетрады микроспор; *15* — образование тетрады макроспор в семяпочке; *16* — разросшаяся макроспора; *16а* — одна макроспора проросла в женский зароток с архегониями (эндосперм); *17* — пылинка; *18* — проросшая пылинка; *19* — пыльцевая трубка; внизу — ядро пыльцевой трубки, вверху — антеридиальная и сестринская клетка (клетка — ножка антеридия).

р н я, находящийся на нижнем конце подсемядольного колена, направлен в сторону семявхода.

Зрелое семя выпадает из шишки и распространяется большей частью при помощи ветра, благодаря особой летучке, соединённой с семенем (рис. 136). В дальнейшем, попав в благоприятные условия, зародыш трогается в рост, начинает прорастать, формируя растение (с е я н ц ы).

Зрелое семя сосны впитывает воду; его семенная кожура лопается, и разрастающийся корешок направляется в почву; после этого подсемядольное колено удлиняется и приподнимает семядоли, ещё окружённые эндоспермом. В течение этого периода семядоли всасывают запасные питательные вещества, содержащиеся в эндосперме, которые идут на развитие молодого растения.

Почечка затем развивается в вертикальный побег. Одно-, двухлетние сеянцы имеют только удлинённые побеги со спирально расположенными листочками. В дальнейшем вместо хвои на удлинённых побегах образуются бесцветные плёнчатые чешуйки, в пазухах которых развиваются укороченные побеги, несущие только 2 хвои, что является характерным для взрослых особей обыкновенной сосны.

Женские шишки сосны имеют двухлетний период развития. О п ы л е н и е (перенос пыльцы из микроспорангиев на семяпочку) происходит весной. Попав на нуцеллус, пылинка остаётся здесь до следующей весны, когда происходит прорастание пылинки и оплодотворение. К осени созревает семя. По мере роста шишка увеличивается в размерах.

Таким образом, цикл развития сосны почти тот же, что и у саговников. Существенными отличиями являются:

1. Более сильная редукция мужского гаметофита.
2. Образование длинной пыльцевой трубочки.
3. Неподвижные мужские ядра — спермии.

При наличии пыльцевой трубки, подводящей мужские элементы к архегонию, подвижные сперматозоиды излишни.

Эти признаки, как и целый ряд других данных (изучение ископаемых остатков, современное распространение и т. д.), заставляют считать *сосну* и другие хвойные деревья (*ель*, *пихта*, *лиственница* и др.) более совершенными растениями по сравнению с саговниками.

Половое размножение цветковых растений

Морфология цветка. Ц в е т о к е с т ь м е т а м о р ф и з и р о в а н н ы й п о б е г, п р и с п о с о б л е н н ы й д л я ц е л и р а з м н о ж е н и я. Все части цветка являются изменёнными листьями. Собственно «цветок» имеется и у голосеменных (мужская и женская шишка). Однако наиболее типично цветок развит у покрытосеменных растений. Первым и главным отличием от «цветка» голосеменных является у покрытосеменных с р а с т а н и е п л о д о л и с т и к о в (макроспорофиллов) к р а я м и, вследствие чего образуется полое внутри, замкнутое вместилище, называемое п е с т и к о м, или п л о д н и к о м. Пестик состоит из нижней расширенной части — з а в я з и, внутри которой и помещаются с е м я п о ч к и (м а к р о с п о р а н г и и). Завязь вверху сужается в с т о л б и к. Верхняя часть столбика расширена (головчатая, лопастная) в так называемое р ы л ь ц е (рис. 142). Рыльце улавливает пыльцу гораздо более эффективно, чем лежащие открыто семяпочки голосеменных растений. Защищённость семяпочки от внешних воздействий внутри пестика является весьма важным отличием покрытосеменных (откуда и название их).

Второй отличительный признак — наличие так называемого о к о л о ц в е т н и к а (см. ниже).

Типичный цветок покрытосеменных растений состоит из следующих частей: чашелистиков, совокупность которых называют чашечкой, лепестков, совокупность которых называют венчиком, тычинок (совокупность их — андроцей) и пестиков. Совокупность пестиков называют гинецеем (рис. 142).

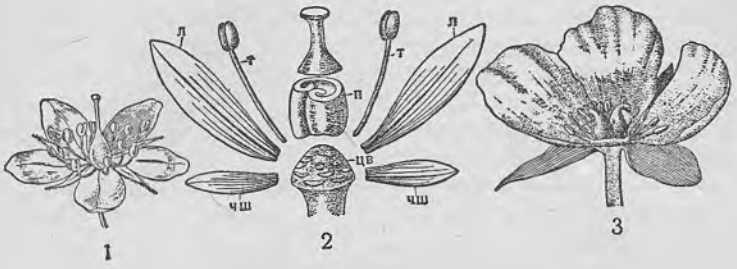


Рис. 142. Строение цветка:

1. Обоеполый цветок (общий вид). *2.* Схематический рисунок цветка: *цв* — цветоложе, *чш* — чашелистики, *л* — лепестки, *т* — тычинки, *п* — пестик. *3.* Цветок пиона в разрезе. Много тычинок, 2 пестика (остальные удалены).

Являясь метаморфизированным укороченным побегом, цветок обычно развивается из почки, сидящей в пазухе листа, называемого кроющим листом, или прицветником (рис. 157, *к. л.*). Стеблевая часть (цветоножка) цветочного побега имеет ограниченный рост и несколько расширена вверху, образуя так называемое цветоложе, к которому прикрепляются все остальные части цветка — чашечка, венчик, тычинки, пестик. На цветоножке часто развиваются чешуевидные мелкие листочки, называемые прицветничками (157, *п*).

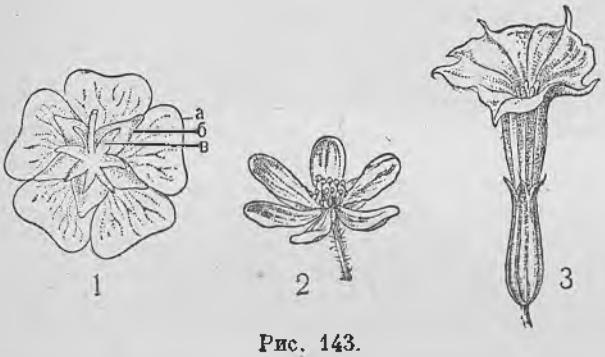


Рис. 143.

1. Подчашие у мальвы; *а* — венчик; *б* — чашечка; *в* — подчашие. *2.* Раздельнолепестный венчик *Hepatica triloba*. *3.* Спайнолепестный венчик дурмана (*Datura stramonium*).

Морфология околоцветника. Околоцветник составляет наружные круги цветка. Различают: 1) простой околоцветник (*Perigonium — P*), когда все листочки однородны; при яркой окраске листочков околоцветник называется венчиковидным (*тюльпан, ирис*), при наличии зелёных листочков — чашечковидным (*вороний глаз, манжетка*); 2) двойной околоцветник. Гораздо чаще околоцветник состоит из 2 кругов: наружного — чашечки (зелёного) и внутреннего — венчика (окрашенного) (рис. 143).

Чашечка (*Kalyx — K*) состоит из зелёных листочков — чашелистиков, в большинстве случаев имеющихся в цветке в определённом числе (3, 4, 5 и т. д.). Чашелистики могут быть свободными или сросшимися (сростнолистная чашечка).

Чашечка обычно опадает после отцветания растения, но иногда остаётся при плоде (у наших плодовых деревьев — *яблони, груши*), разрастается (у *мошнухи — Physalis*) или превращается в летательный аппарат в виде волосистого хохолка, пёрышка, способствующего рассеиванию плодов (у *одуванчика, скерды кровельной* и др.). Иногда снаружи развиваются мелкие листочки, как бы вторая чашечка, называемая тогда подчашием (у *лапчатки*,

мальвы) (рис. 143, *1*). Назначение чашечки — защита расположенных внутри частей цветка до их сформирования (в бутоне).

В е н ч и к (*Corolla* — *C*) состоит из яркоокрашенных (в синий, белый, красный и другие цвета) листочковидных образований — л е п е с т к о в, число которых в большинстве случаев постоянно для данного растения. Лепестки могут быть совершенно свободны (свободно- или раздельнолепестный венчик, рис. 143, *2*), или же могут быть сращены между собой в той или иной степени (спайно- или сростнолепестный венчик, рис. 143, *3*). У раздельнолепестных венчиков различают н о г о т о к — нижнюю суженную часть и пластинку,— верхнюю расширенную (рисунок 144, *1*). У спайнолепестных венчиков соответственно сросшуюся часть лепестков называют т р у б о ч к о й, а несколько отгибающиеся, несросшиеся части — о т г и б о м. Место перехода отгиба в трубочку называют з е в о м (рис. 144, *2*).

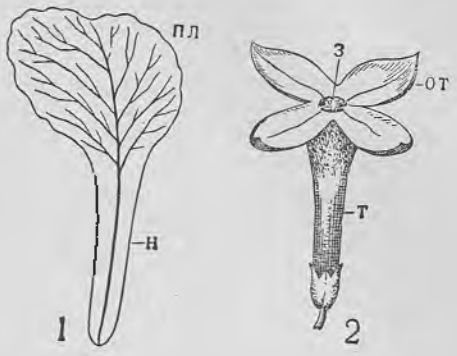


Рис. 144.

1. Лепесток с ноготком (*н*) и пластинкой (*пл*). *2*. Сростнолепестный венчик: *т* — трубка венчика; *от* — отгиб; *з* — зев.

Симметрия цветка. В цветке, как и в других органах растений, имеет место явление симметрии. Различают цветки: 1) п р а в и л ь н ы е, или а к т и н о м о р ф н ы е, если через венчик можно провести несколько пло-

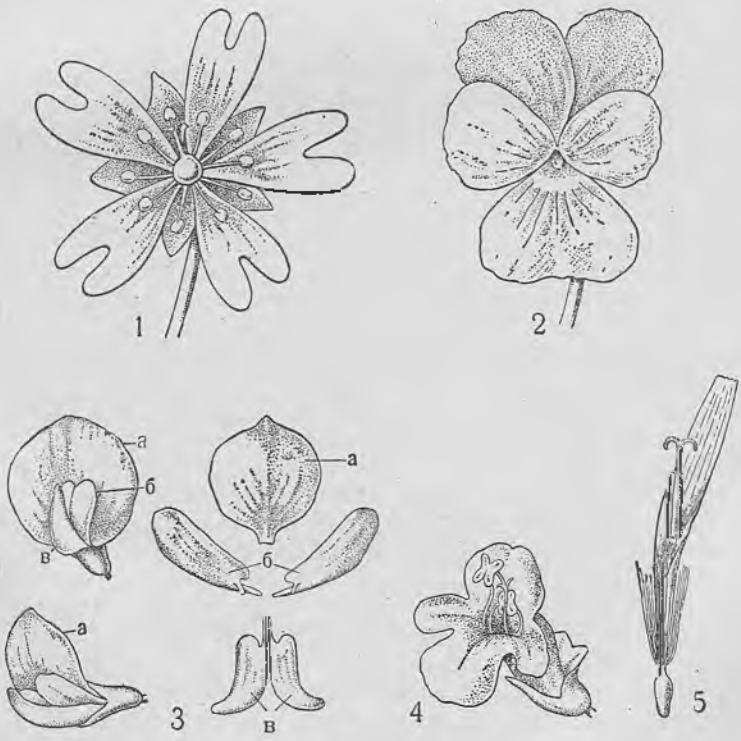


Рис. 145.

1. Актиноморфный (полисимметрический) цветок. *2*. Зигоморфный (моносимметрический) цветок (*Viola*). *3*. Мотыльковый венчик: *а* — флаг; *б* — *б* — крылья (вёсла); *в* — лодочка. *4*. Двугубый цветок мелиссы (*Melissa officinalis*). *5*. Язычковый цветок одуванчика.

скостей симметрии, разделяющих его на равные части (полисимметрические цветки, рис. 145, *1*); 2) неправильные, или зигоморфные, если через венчик можно провести лишь одну плоскость симметрии (моносимметрические цветки) (например, *анютины глазки*, *горох*, рис. 145, *2*).

Среди зигоморфных венчиков различают специально: двугубые, мотыльковые, язычковые.

Двугубые венчики образованы пятью сросшимися лепестками. В области отгиба лепестки разделены на две губы: одна — верхняя — из двух лепестков, другая — нижняя — из трёх сросшихся лепестков. В нижней части венчика они сращены в общую трубку. Двугубый венчик характерен для семейства *губоцветных* (*Labiatae*), для некоторых *норичниковых* (*Scrophulariaceae*) и др. (рис. 145, *4*).

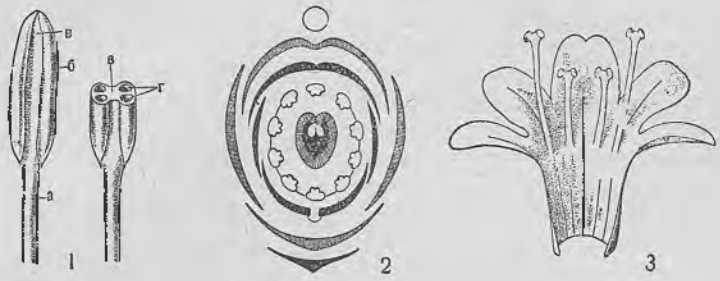


Рис. 146.

1. Тычинка (с двух сторон): *а* — нить тычинки; *б* — пыльник; *в* — связник; *г* — гнёзда пыльника. *2*. Сросшиеся в трубку тычинки; диаграмма цветка бобов (*Vicia Faba*). *3*. Тычинки, сросшиеся с венчиком.

Мотыльковый венчик является особенностью семейства *бобовых* растений (*Leguminosae*). Здесь различают один верхний крупный лепесток — флаг или парус; по бокам от него расположены два одинаковых лепестка, называемые вёслами или крыльями. Нижние два лепестка срастаются между собой, образуя так называемую лодочку. Всего, следовательно, здесь 5 лепестков (рис. 145, *3*).

Язычковый венчик встречается в семействе *сложноцветных* (*Compositae*). В соцветии (корзинке), например, *ромашки*, в центре расположены правильные трубчатые цветки жёлтого цвета. По краю же корзинки расположены белые язычковые цветки. При ближайшем рассмотрении такой венчик оказывается двугубым — на длинной части заметны 3 зубца, соответствующие трём лепесткам, а у основания зева, с противоположной стороны, имеется недоразвитая губа из двух лепестков (рис. 145, *5*).

Асимметрические цветки — такие, через венчик которых нельзя провести ни одной плоскости симметрии (у *валерианы*, *канны*).

Назначение венчика сводится главным образом к привлечению насекомых (яркая окраска), а также к защите тычинок и пестиков, расположенных глубже. В некоторых случаях можно наблюдать переходы от чашелистиков к лепесткам (у *зимовника*, у *пиона* — *Paeonia*).

Андроцей и его морфология. Совокупность тычинок называют андроцеем (*Androcaeum* — *A*). Число тычинок в большинстве случаев постоянно. Они располагаются или спирально, или кругами, в 1 или в 2 круга.

Тычинка (микроспорофилл) состоит из нити и двух пыльников. Пыльники соединены друг с другом и с нитью при помощи так называемого связника. Каждый пыльник содержит 2 пыльцевых гнезда (микроспорангия), в которых развивается пыльца (микроспоры). Нить тычинки может быть тонкой или расширенной к основанию или к вершине (рис. 146, *1*). Тычинки могут срастаться между собой нитями,

образуя трубку. Например, у мотыльковых могут срастаться все 10 тычинок (однобратственные тычинки), или же 9 срастаются между собой в трубку, а 10-я остаётся свободной (двубратственные тычинки) (рис. 146, *2*). Срастание может касаться пыльников, а нити остаются свободными (в семействе *сложноцветных*). Нередко наблюдается срастание тычинок с другими частями цветка, например, с долями венчика (рис. 146, *3*).

Развитие тычинки. Тычинка залагается в виде бугорка. Первоначально развивается пыльник, а затем, благодаря вставочному (интеркалярному) росту, формируется нить тычинки.

Сначала пыльник состоит из однородных клеток, покрытых однослойным эпидермисом. Постепенно в четырёх углах пыльника, в подэпидермическом его слое, выделяются группы делящихся клеток, образующих два слоя. Внутренний слой далее формирует клетки археспория. Клетки наружного слоя в дальнейшем делятся тангентальными перегородками на 3 слоя клеток, из которых наружный даёт начало фиброзному слою, средний слой сдавливается, клетки его разрушаются и идут на питание пыльцы. Клетки внутреннего ряда клеток благодаря делению образуют так называемый выстилающий слой (тапетум). Фиброзный слой расположен почти на всём протяжении пыльника, отсутствуя лишь по внутренним сторонам гнёзд. По мере развития пыльцы разрушаются оболочки клеток тапетума, а густое протоплазматическое их содержимое идёт на питание развивающейся пыльцы (рис. 147). Ко времени созревания пыльника фиброзный слой имеет радиально вытянутые клетки, с сетчатыми утолщениями стенок (волокна-фибры). При распускании цветков пыльники под воздействием более сухой атмосферы начинают терять воду. Пыльник сжимается. Однако этому сжатию препятствует фиброзный слой. В конце концов напряжение здесь становится настолько сильным, что фиброзный слой, стремясь выпрямиться, обрывается в области внутренних частей гнёзд, где отсутствуют фиброзные клетки, и пыльник вскрывается одновременно по пограничной линии соседних двух гнёзд, заворачиваясь лопастями наружу. Здесь пыльца подхватывается ветром или собирается насекомыми (рис. 148).

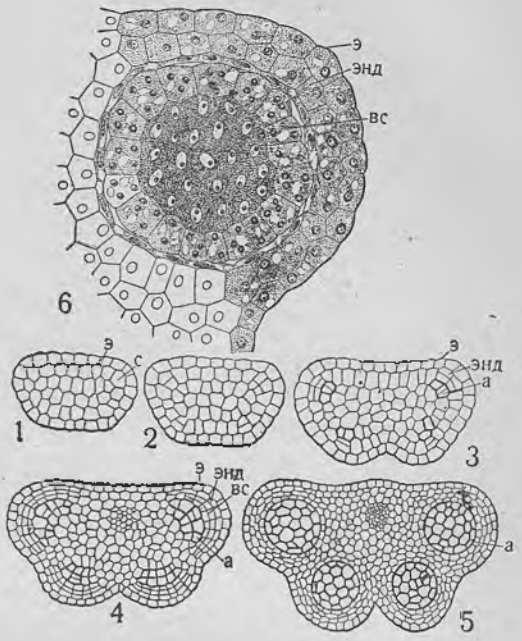


Рис. 147.

1—5. Развитие и строение взрослого пыльника: *э* — эпидермис; *с* — субэпидермический слой; *энд* — эндотеций (фиброзный слой); *вс* — выстилающий слой; *а* — археспорий. *6.* Одно пыльцевое гнездо с археспорием: *э* — эпидермис, *энд* — фиброзный слой, *вс* — выстилающий слой.

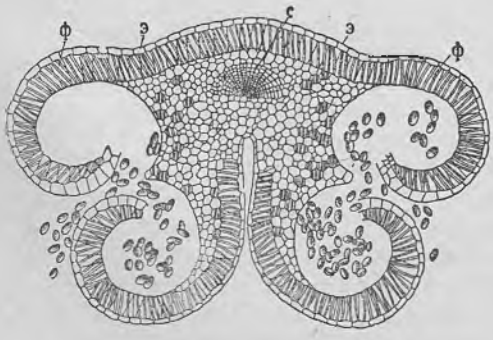


Рис. 148. Вскрывшийся пыльник:

э — эпидермис; *ф* — фиброзный слой; *с* — проводящий пучок связника.

Строение пылинки. Зрелая пылинка имеет внутри густое плазматическое содержимое с ядром, окружённое двумя оболочками: внутренней — более тонкой — интиной и наружной — более толстой — экзиной. Ядро пылинки делится на два, после чего формируются две клетки: одна вегетативная, более крупная, дающая в дальнейшем пыльцевую трубку, другая генеративная, более мелкая, дающая при последующем делении две мужские половые клетки (спермии) (рис. 149). В такой двухклетной стадии пыльца переносится ветром или

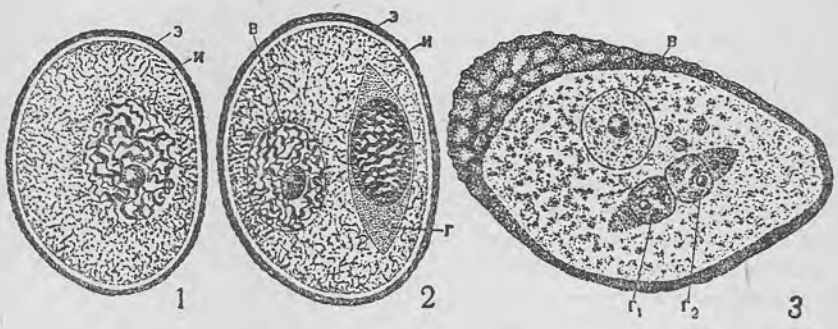


Рис. 149. Строение пылинки:

1—2. *э* — экзина; *и* — интина; *в* — вегетативное ядро; *г* — генеративная клетка. *3* — генеративная клетка разделилась на две ($г_1$ и $г_2$).

насекомыми на рыльце пестика. Формы и размеры пылинок чрезвычайно разнообразны. У ветроопыляемых растений пыльца очень мелкая, пылевидная, округлая, сухая, с гладкой наружной оболочкой. Экзина обычно не сплошная. В ней имеется одно или несколько отверстий (поры, щели). Основным веществом экзины является углевод полленин. Внутренняя оболочка — интина — тонкая, облекает протопласт пылинки и плотно изнутри примыкает к экзине. Интина состоит из пектиновых веществ.

У насекомоопыляемых растений пыльца более крупная, липкая, с различными выростами в виде шипов, бугров на экзине. У каждого вида растений пыльца имеет особое, характерное для него строение, величину и форму. Этим пользуются при определении ископаемых растений (особенно в торфе — так называемый пыльцевой анализ, см. разделы «Экология» и «География») и при определении состава и происхождения мёда.

Клетки археспория делятся и образуют материнские клетки пыльцы. Последние делятся редукционно, и благодаря следующему затем простому делению каждая из клеток образует тетрады (четвёрки) пылинок (микроспор). Обычно по созревании они распадаются на отдельные пылинки, но у некоторых растений (в семействе *вересковых*, например, у *брусники*, *черники* и др.) высыпаются четвёрками. У ряда растений (например, у *орхидных*) тетрады остаются склеенными между собой в общий пыльцевой комок, называемый поллинием.

Гинецей и его морфология. Совокупность пестиков называется гинецеем (*Gynoecaeum* — *G*) (рис. 150). Пестики занимают центральное положение в цветке. Пестик может быть и в единственном числе.

Пестик образуется от срастания плодолистиков (макроспорофиллов). Если в цветке несколько пестиков, то они или остаются свободными, образуя апокарпный гинецей, или срастаются между собой, тогда гинецей называется синкарпным.

Типы и строение завязей. Типичный пестик (плодник) состоит из нижней, расширенной части — завязи, средней, суженной — столбика и верхней — рыльца. Иногда столбики не развиваются, и тогда рыльце, располагаю-

щееся непосредственно на завязи, называется сидячим. Срастание плодолистиков может осуществляться различными их частями.

1. Плодолистики срастаются только завязями. Столбики и рыльца остаются свободными.

2. Плодолистики срастаются завязями и столбиками — остаются свободными только рыльца.

3. Все части плодолистиков срастаются. Тогда пестик кажется простым, имеющим одну завязь, один столбик и одно рыльце.

Столбик служит для проведения пыльцевых трубок в завязь к семяпочке. Внутри столбика, образованного несколькими плодолистиками, проходит канал, заполненный паренхимными клетками — проводниковой тканью. Канал этот может быть закрытым, целиком заполненным проводниковой тканью (пыльцевые трубки тогда прорастают по межклетникам); открытым, когда он выстлан лишь эпидермисом (например, у однодольных); полузакрытым, если он выстлан железистыми клетками проводниковой ткани. В двух последних случаях пыльцевые трубки растут в слизи, выделяемой клетками.

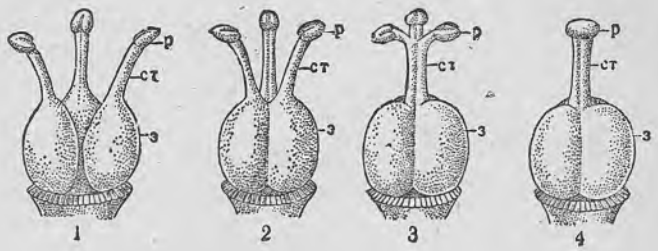


Рис. 150. Гинецей, образованный тремя плодолистиками:
1 — апокарпный; *2* — *4* — синкарпный в разных степенях срастания плодолистиков; *з* — завязь; *ст* — столбик, *р* — рыльце.

Рыльце имеет различную форму у разных групп растений (головчатое, перистое, удлинённое и т. д.).

Завязь. Стенка завязи с обеих сторон одета эпидермисом. Между эпидермисами находится паренхимная ткань. В эпидермисе с обеих сторон имеются устьица, а часто волоски и различные выросты. Иногда волоски внутренней стороны завязи сильно разрастаются и становятся сочными, входя в состав плода (см. цитрусовые — *лимон, апельсин*).

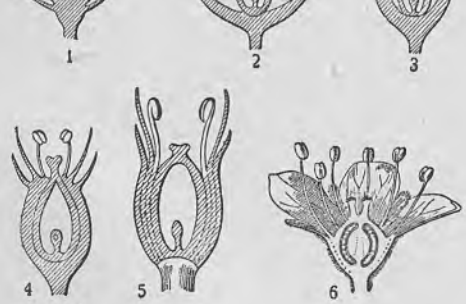


Рис. 151. Положение завязи в цветке:
1. Верхняя завязь на выпуклом цветоложе. *2* — *3*. Верхняя завязь на вогнутом цветоложе. *4*. Нижняя завязь, образованная плодолистиками, сросшимися с цветоложем. *5*. Нижняя завязь, образованная плодолистиками, сросшимися с нижними частями тычинок, лепестков и чашелистиков. *6*. Полунижняя (средняя) завязь.

Положение завязи относительно других частей цветка у различных групп цветковых растений различно (рис. 151). Здесь различают:

1. Цветки с верхней завязью. Стенка завязи образована только плодолистиками. Завязь может находиться на плоском или выпуклом цветоложе, и тогда все остальные части цветка прикрепляются ниже её, или же завязь помещается на дне вогнутого цветоложа, тогда остальные члены цветка прикрепляются наверху цветоложа (*вишня, слива*).

2. Цветки с нижней завязью, когда пестик погружён в бокальчато-вогнутое цветоложе, срастающееся со стенкой завязи. Тычинки и околоцветник прикрепляются выше завязи — над пестиком. Здесь тоже возможны несколько случаев:

1) завязь срослась только с цветоложем, 2) завязь (плодолистики) срослась с цветоложем и с другими частями цветка.

3. Цветки с полунижней (средней) завязью. В этом случае завязь срослась с цветоложем или с другими частями цветка только в нижней части, верхняя же её часть остаётся свободной (*бузина, жимолость*).

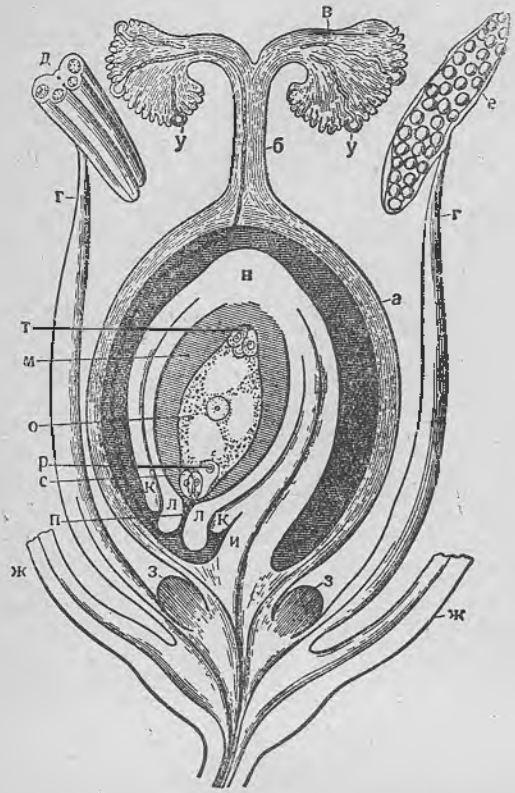


Рис. 152. Схема строения цветка покрытосеменных растений:

а — завязь; *б* — столбик; *в* — рыльце; *г* — *г* — две тычинки; пыльник одной (*д*) разрезан поперёк, пыльник другой (*е*) — вдоль; *ж* — часть околоцветника; *з* — нектарники. В завязи одна обратная семяпочка; *и* — семяножка; *к* — наружный интегумент (покров); *л* — внутренний интегумент; *м* — нуцеллус; *н* — халаза; *о* — зародышевый мешок; *п* — семявход (микропиле). В зародышевом мешке: *р* — яйцеклетка; *с* — две синергиды; *т* — антиподы (три клетки) в центре вторичная клетка зародышевого мешка; *у* — пыльцевые зёрна, проросшие на рыльце, и пыльцевые трубки; одна из них проросла через ткань столбика завязи и подошла через микропиле к зародышевому мешку.

Более примитивной является верхняя завязь. Цветки со средней и нижней завязью развились из цветков с верхней завязью.

Внутри завязи помещаются семязачатки, или семяпочки (макроспорангии). Семяпочка короткой ножкой (семяножкой) прикрепляется к семяносцу (плаценте).

Строение семяпочки. Место прикрепления семяпочки к семяножке называется рубчиком. Нижняя часть семяпочки, от которой отходят интегументы или покровы семяпочки, называется халазой (рис. 152).

В завязи синкарпного гинецея плодолистики могут срастаться только краями, по периферии, образуя тогда одногнёздную завязь; или же плодолистики, заворачиваясь, срастаются краями внутри завязи, разделяя её на ряд гнёзд (многогнёздная завязь).

Зрелая семяпочка снаружи покрыта интегументом — одним, или чаще двумя (наружным и внутренним). Интегументы на верхнем конце не срастаются, образуя пыльцевход (микропиле). Далее внутрь располагается нуцеллус (ядро семяпочки).

Сильно развитый нуцеллус с двумя многослойными интегументами имеется у проще организованных—раздельнолепестных растений. Сложнее организованным спайнолепестным (за рядом исключений) свойственен небольшой нуцеллус с одним (внешним) интегументом. Внутренний интегумент у них не развивается. Таким образом, один покров спайнолепестных не гомологичен одному интегументу голосеменных.

В верхней части нуцеллуса расположен зародышевый мешок. Зародышевый мешок в верхней, обращённой к микропиле части, содержит яйцевой аппарат, состоящий из голых или одетых белковой оболочкой клеток. Одна из них, центральная, более крупная — яйцеклетка, две боковые, — так называемые синергиды (клетки-помощницы). На противоположном конце зародышевого мешка имеются три клетки,

называемые антиподиальными (антиподы). В центральной части зародышевого мешка расположена вторичная клетка, образовавшаяся от слияния двух. В таком виде зародышевый мешок готов к оплодотворению.

Плацентация. Семяпочки, как и всякий спорангий, могут возникать в любой части спорофилла, или плодолистика. Обычно они расположены в известном порядке, в определённых местах завязи. Место прикрепления семяпочки называется семяносцем (плацентой) (рис. 153).

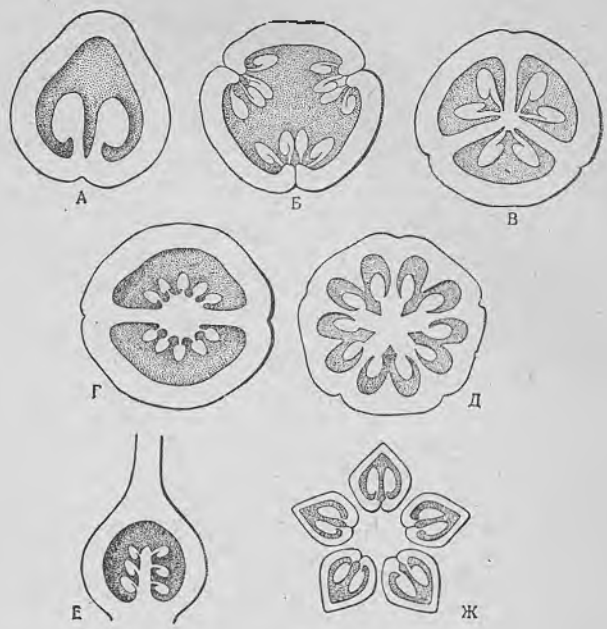


Рис. 153. Схема различных типов строения завязи и плацентации:

А — одногнёздная завязь, образованная одним плодолистиком; *Б* — одногнёздная завязь из трёх плодолистиков (семяносец постенный); *В* — трёхгнёздная завязь из трёх плодолистиков; *Г* — двухгнёздная из двух плодолистиков (семяносец центральный); *Д* — пятигнёздная из пяти плодолистиков; *Е* —продольный разрез (семяносец центральный); *Ж* — поперечный разрез через апокарпный гинецей (из пяти пестиков).

Различают постенные семяносцы (у *гороха, бобов*, у многих *маковых*, например, у *чистотела*, у *крестоцветных* — *редьки, брюквы* и др.) и центральные семяносцы, когда они располагаются в центре и срастаются своими краями (например, у *примулы*).

У некоторых растений микропиле находится на продолжении продольной оси от семяножки к нуцеллусу. Такие семяпочки называются прямыми (атропными) (рис. 154, *1, 2*). Однако у большинства растений, благодаря неравномерному росту, семяпочки оказываются перевёрнутыми, вследствие чего продольная ось, проходящая через зародышевый мешок и микропиле и вдоль семяножки, образует две параллельные линии; такие семяпочки называются обращёнными (анатропными) (рис. 154, *5—6*). Бывают ещё и так называемые изогнутые (кампилотропные) семяпочки, у которых нуцеллус и покровы изгибаются в процессе роста семяпочки так, что ось нуцеллуса и ось семяножки проходят по отношению друг к другу под прямым углом (у *гвоздичных*, у ряда *крестоцветных* и др.) (рис. 154, *3—4*).

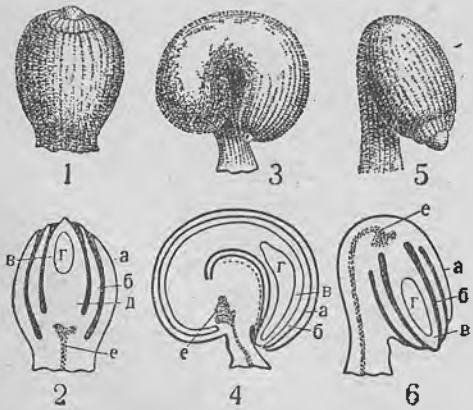


Рис. 154. Различные формы семяпочек (схема):

1 — 2 — прямая (атропная); *3 — 4* — согнутая (кампилотропная); *5 — 6* — обратная (анатропная). *1, 3, 5* — внешний вид. *2 4 6* — семяпочки в разрезе: *а* — наружный интегумент; *б* — внутренний интегумент; *в* — нуцеллус; *г* — зародышевый мешок; *е* — халаза.

Развитие семяпочки. Семяпочки залагаются в виде небольшого поверхностного бугорка на плодолистике. Первым образуется нуцеллус. Затем из

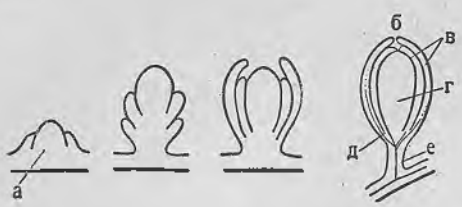


Рис. 155. Схема развития прямой семяпочки:

а — плацента; *б* — пыльцевход; *в* — интегументы; *г* — нуцеллус; *д* — халаза; *е* — семяножка.

нижней части семяпочки (халазы) возникает интегумент, сначала внутренний, затем наружный (рис. 155).

Развитие зародышевого мешка. В подэпидермальном слое нуцеллуса, первоначально составленном из однородных клеток, дифференцируется одна более крупная клетка. Она затем делится редукционно на две клетки, каждая из которых затем простым делением делится ещё раз. Образуются 4 клетки (макроспоры), расположенные в один ряд, друг над другом. Верхние три затем отмирают, а нижняя, четвёртая, сильно разрастается, образуя зародышевый мешок (рис. 156).

При прорастании этой макроспоры, которое происходит в семяпочке, на материнском растении, она делится на две клетки, которые отходят к разным концам зародышевого мешка: одна — к верхнему микропилярному, другая — к нижнему халазальному. Здесь они делятся ещё два раза, образуя по 4 на каждом полюсе зародышевого мешка. Затем по одной клетке от верхнего и нижнего полюса отходят к центру зародышевого мешка и здесь сливаются, образуя вторичную клетку зародышевого мешка (зачаток эндосперма) (рис. 156). В верхнем и нижнем конце зародышевого мешка остаётся по три клетки (яйцевой аппарат и антиподы).

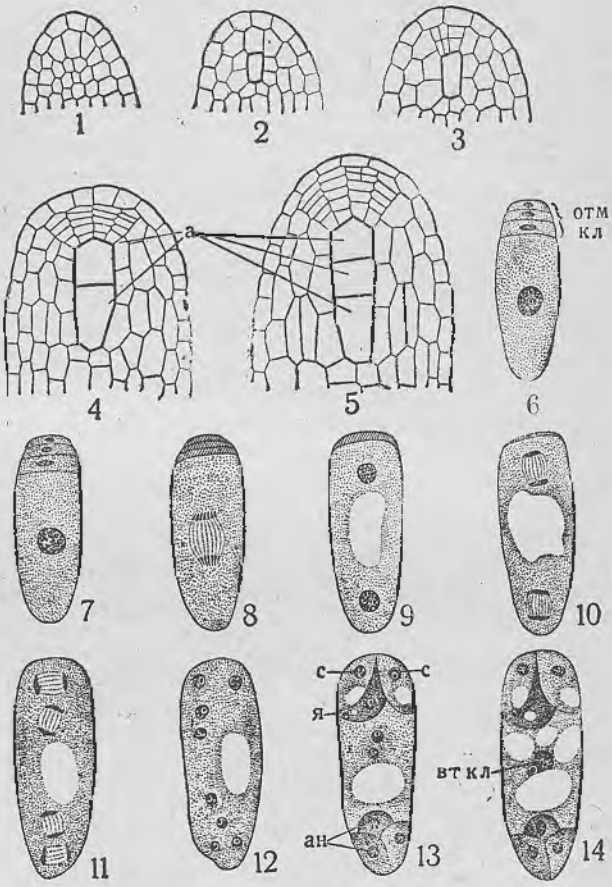


Рис. 156. *1—14.* Образование макроспор, развитие и прорастание зародышевого мешка:

а — археспорий; *отм. кл.* — отмирающие клетки археспория (три клетки — макроспоры); *с* — синергиды; *ан* — антиподы; *я* — яйцеклетка; *вт. кл.* — вторичная клетка зародышевого мешка.

Закономерности размещения частей цветка. У большинства покрытосеменных растений части цветка располагаются кругами (циклами)—это циклическое расположение. У некоторых групп покрытосеменных растений имеет место спиральное (ациклическое) расположение частей цветка. Последнее свойственно голосеменным растениям (мужские и женские шишки) и среди покрытосеменных рассматривается как более примитивное. Различают, кроме того, гемициклическое (полукруговое)

расположение частей цветка, когда, например, чашелистики и лепестки расположены по кругу, а тычинки и пестики — по спирали (рис. 157).

Из закономерностей размещения частей цветка необходимо указать для циклических цветков: закон чередования кругов и правило кратных отношений.

Закон чередования кругов выражается в том, что все члены каждого круга располагаются, чередуясь с членами предыдущего и последующего кругов. Обычно цветок имеет 5 кругов: 1) круг чашелистиков, 2) круг лепестков, 3) наружный круг тычинок, 4) внутренний круг тычинок, 5) круг плодников. Например, у *герани* каждый из 5 лепестков располагается, чередуясь с чашелистиками. Точно так же тычинки наружного круга расположены в промежутках между лепестками и т.д.

Правило кратных отношений определяет, что число членов каждого круга одинаково или находится в кратных отношениях с соседними; например, у *гвоздики* имеется 5 чашелистиков, 5 лепестков, 10 тычинок, 5 плодолистиков.

Цветки, у которых выражено правило кратных отношений и закон чередования кругов, считаются нормальными, типичными. Встречаются отклонения в расположении членов (например, противостоящие тычинок долям околоцветника у *примулы*).



Рис. 157.

А. Схема, изображающая построение диаграммы цветка: к. л.— кроющий лист; п — прицветнички; ч — чашелистики; л — лепестки; о — ось цветка. Внутренний круг тычинок не развит. Б. Диаграммы цветков: 1—ациклического; 2—3— циклического; 4— гемициклического.

Перечисленные выше закономерности строения цветков удобно выражать в виде формулы и диаграммы, наглядно представляющих числовые отношения членов его (формула), а также и пространственные закономерности взаимного расположения кругов (диаграмма).

Формула цветка. Каждый круг цветка имеет свои буквенные обозначения: чашечка— *K* (*Kalyx*), или *Чш.*, венчик *C* (*Corolla*), или *Внч.*, тычинки (андроцей) — *A* (*Androcaeum*), или *Тч.*, плодолистики (гинецей) — *G* (*Gynoecaeum*) или *Пл.*

Число членов каждого круга отмечается цифрой. Явления срастания отмечаются заключением соответствующей цифры в скобки, например, $K_{(5)}$, означает, что чашечка сростнолистная, из 5 чашелистиков. В формуле отражают также положение завязи. Нижняя завязь обозначается чертой, проведённой над числом плодолистиков, например, $\underline{(3)}$. Верхняя завязь — чертой под числом плодолистиков, например $\underline{(3)}$. Правильный цветок обозначается звёздочкой, а неправильный — стрелкой, которые ставят перед формулой.

Так, формула цветка *гвоздики* будет:

$$* \; K_5C_5A_{5+5}\underline{G_{(5)}}$$

Формула цветка *гороха:*

$$\uparrow K_5C_{1+2+(2)}A_{(5+4)+1}\underline{G_1}$$

Большое, неопределённое число членов цветка обозначается знаком ∞. Например, *лютик едкий*:

$$* \; K_5C_5A\infty\underline{G\infty}$$

При простом околоцветнике, не расчленённом на чашечку и венчик, формулы выглядят так: например, цветок *тюльпана* (*Tulipa*): * $P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$, где P — простой околоцветник (*Perigonium*).

Диаграмма цветка определяется проекцией его членов на плоскость, перпендикулярную к оси цветка. Все части цветка, а также кроющий лист цветка и ось материнского побега обозначаются определёнными значками. Ориентируется диаграмма так, что вверху изображается ось побега, внизу — кроющий лист и между ними — части цветка (рис. 157, *А*).

Соцветия. Часто цветки сидят не поодиночке, а бывают собраны в различные соцветия. Соцветия разделяются на неопределённые (бокоцветные) и определённые (верхоцветные). Неопределённые соцветия характеризуются моноподиальным ветвлением. Главная ось не заканчивается цветком. Цветки развиваются снизу вверх на боковых разветвлениях оси. Самые старые находятся в нижней части соцветия. К таким соцветиям относятся (рис. 158):

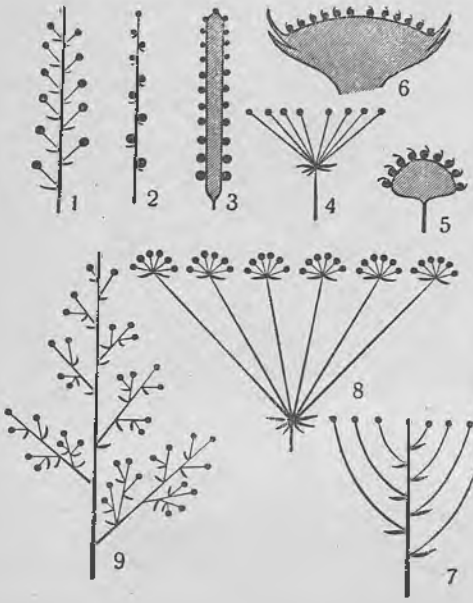


Рис. 158. Определённые соцветия (схема):
1 — кисть; *2* — колос; *3* — початок; *4* — зонтик; *5* — головка; *6* — корзинка; *7* — щиток; *8* — сложный зонтик; *9* — метёлка.

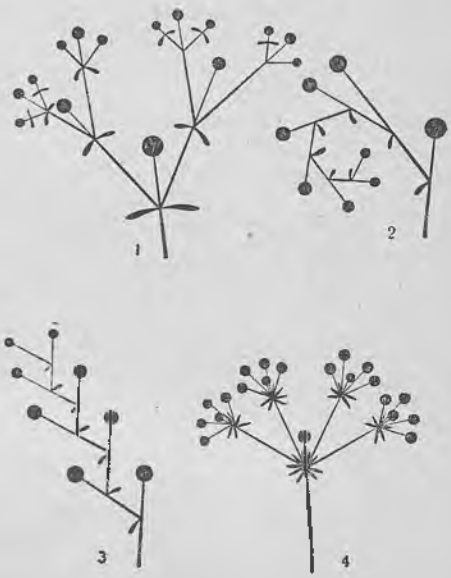


Рис. 159. Неопределённые соцветия (схема):
1 — дихазий; *2* — завиток (монохазий); *3* — извилина; *4* — плейохазий.

1. Колос. Отдельные цветки здесь собраны на длинной оси—сидячие или на очень короткой ножке (*подорожник*) (рис. 158, *2*). С простым колосом не надо смешивать сложный колос, у которого сидячими бывают отдельные мелкие соцветия (колоски и др.). Сложный колос имеется, например, у *ржи*, *пшеницы*.

2. Початок сходен с простым колосом, но ось у него мясистая (*кукуруза*), у основания початка нередко развиваются листья, образующие так называемое крыло; последнее бывает часто ярко окрашенным (рис. 158,*3*).

3. Кисть. На главной оси прикрепляются цветки на длинных, хорошо заметных цветоножках (*смородина*, *черёмуха*) (рис. 158, *1*).

4. Метёлка, относящаяся к сложным соцветиям, похожа на кисть, но с той только разницей, что у неё вместо отдельного цветка находятся кисти 2-го порядка, иногда в свою очередь разветвлённые. Если на ответвлениях расположены не цветки, а соцветия, например, колоски, — говорят о сложной метёлке (например, *овёс*) (рис. 158,9).

5. Щ и т о к — это кисть, у которой цветки имеют цветоножки не равной длины, нижние длинные, кверху более короткие, вследствие чего цветки располагаются на более или менее одинаковом уровне (*рябина*, *калина*, рис. 158, *7*).

6. З о н т и к — укороченная кисть. Из верхушки её главной оси выходят мутовкою боковые оси, все одинаковой величины. Цветки расположены на одном уровне (рис. 158, *4*).

Если каждая из осей заканчивается, в свою очередь, более короткими осями, расположенными зонтиком, несущими цветки, то соцветия называются с л о ж н ы м з о н т и к о м (рис. 158,*8*).

7. Г о л о в к а — это укороченная кисть. Главная ось у неё, растущая вверх, короткая, иногда утолщённая, цветки на коротких цветоножках или без них, сидячие (*клевер*) (рис. 158, *5*).

8. К о р з и н к а. Главная ось (цветоложе), в отличие от оси головки разрастающаяся вширь, широкая, мясистая; поверхность её выпуклая, плоская или вогнутая. Нижние верхушечные листья окружают соцветие со всех сторон, так что получается впечатление корзинки, на дне которой сидят цветки, расположенные по спирали (рис. 158, *6*).

9. С у л т а н (л о ж н ы й к о л о с) — соцветие, среднее между метёлкой и колосом. С первого взгляда кажется, что цветки (колоски) сидячие; при более внимательном рассмотрении оказывается, что они сидят на коротких, но заметных ножках. В сущности султан — это метёлка с укороченными ножками. Султан имеется у некоторых злаков, например, у *тимофеевки*, *лисохвоста*.

О п р е д е л ё н н ы е с о ц в е т и я характеризуются симподиальным ветвлением. Главная ось заканчивается верхушечным цветком и дальше не нарастает. Ниже её развивается одна или несколько боковых осей, каждая из которых также заканчивается цветком, и т. д. Таким образом, самый старый цветок находится на вершине оси. Определённые соцветия встречаются значительно реже. Сюда относятся (рис. 159):

1) О д н о л у ч е в ы е о п р е д е л ё н н ы е с о ц в е т и я (м о н о х а з и й) (рис. 159, *2*, *3*). В этом соцветии развивается только по одной боковой ветви, обычно перерастающей главную и заканчивающейся цветком. Если боковые ветви отходят попеременно вправо и влево, то соцветие называют и з в и л и н о й (*гладиолус*, *гравилат*, *ирис*), если же боковые ветви обращены все в одну сторону — соцветие называют з а в и т к о м (*незабудка*, *медуница* и другие растения из семейства *бурачниковых — Borraginaceae*) (рис. 159, *2*, *3*).

2) Р а з в и л и н а, и л и д в у л у ч е в ы е о п р е д е л ё н н ы е с о ц в е т и я (д и х а з и й). Под цветком, заканчивающим главную ось, развиваются две боковые оси, в свою очередь заканчивающиеся цветками. Эти оси ветвятся дальше таким же образом. Ветвление идёт по типу ложной дихотомии; такие соцветия называются иногда полузонтиком, например, у *гвоздичных* (рис. 159, *1*).

3) М н о г о л у ч е в ы е о п р е д е л ё н н ы е с о ц в е т и я (плейохазий). Ниже цветка, заканчивающего главную ось, развивается несколько осей, продолжающих рост дальше. Такие соцветия называют л о ж н ы м з о н т и к о м, например, у *молочая* (рис. 159, *4*).

Число цветков в соцветии различно и колеблется в значительных пределах: от нескольких цветков до десятков тысяч (у *пальм*, *агав*). Величина соцветия может меняться от нескольких сантиметров до 14 *м* в длину (у некоторых пальм). Цветки в соцветиях сидят всегда в пазухе листа (прицветника). Эти прицветники нередко сильно видоизменяются (плёнчатые, волосовидные прицветники — у сложноцветных). Иногда же они атрофируются нацело.

Опыление

Процесс о п ы л е н и я заключается в переносе пыльцы на рыльце пестика после её освобождения из лопнувшего пыльника. Распределение тычинок и пестиков в цветках различных растений различно:

1) о б о е п о л ы е ц в е т к и — имеют и тычинки, и пестики;

2) о д н о п о л ы е ц в е т к и — имеют или только тычинки (мужские цветки), или только пестики (женские цветки). Если мужские и женские цветки находятся на одной особи (экземпляре), то растение называется о д н о д о м н ы м — (*берёза, дуб* — рис. 160, *кукуруза*); если же на разных особях, то растение называют д в у д о м н ы м, например, у *конопли*, некоторых ив (рис. 161).



Рис. 160. Пример однодомного растения. Дуб (*Quercus pedunculata*):

1. Ветвь дуба: в верхней части женские соцветия, в нижней части—мужские (тычиночные) соцветия. *2.* Отдельный женский цветок. *3.* Три тычиночных цветка.

Самоопыление и перекрёстное опыление. Различают два биологических типа опыления: с а м о о п ы л е н и е — при попадании пыльцы внутри обоеполого цветка с тычинок на рыльце пестика — и п е р е к р ё с т н о е опыление, когда пыльца данного цветка переносится на рыльце пестика другого цветка.

Самоопыление менее распространено в растительном мире в сравнении с перекрёстным опылением. Чаще оно встречается у культурных сортов многих наших полезных растений (*ячмень, пшеница, горох, фасоль* и др.). Наиболее резкого выражения самоопыление достигает у так называемых к л е й с т о г а м н ы х ц в е т к о в (нераскрывающихся). В этом случае пыльца лучше защищена от влияния сырости (дождя), от поедания её насекомыми. Клейстогамные цветки наблюдаются у многих наших культурных злаков (*ячмень*). Замечательно явление клейстогамии у одной из наших лесных фиалок — *фиалки удивительной* (*Viola mirabilis*). Она образует крупные, сильно пахучие цветки ранней весной, когда наши широколиственные леса (дубняки, липняки) ещё не покрыты листвой и посещение цветков насекомыми осуществляется легко. Но так как насекомых в это время ещё немного, то эти цветки остаются неопылёнными; позднее же *Viola mirabilis* образует клейстогамные цветки — невзрачные, мелкие, с коротким венчиком, закрытым чашелистиками. Эти клейстогамные цветки развиваются, когда листва на деревьях распускается и лёт насекомых внутри леса становится затруднительным. Клейстогамные цветки имеются у *кислицы* (*Oxalis acetosella*), *сердечника* (*Cardamine*), у *овсяницы* (*Festuca*). В клейстогамных цветках пыльца прорастает в пыльцевую трубку ещё в пыльнике, пробивает его стенку и внедряется в завязь.

Работы Ч. Дарвина по опылению у растений. Перекрёстное опыление является в растительном мире преобладающим. Огромное большинство растений опыляется перекрёстно. Несомненно, перекрёстное опыление является

прогрессивным явлением в эволюции растений, так как при перекрёстном опылении образующееся далее потомство, объединяя свойства отцовской и материнской особи, вырастающих нередко в несколько различных условиях, обладает бóльшими возможностями в борьбе за существование. Над выяснением значения перекрёстного опыления много работал Ч. Дарвин.



Рис. 161. Пример двудомного растения. Ива ломкая (*Salix fragilis*):
1 — ветвь с женскими соцветиями. *2* — ветвь с мужскими соцветиями.

Дарвин более 25 лет занимался изучением приспособлений растений к перекрёстному опылению и своими опытами показал, что потомство, получающееся при перекрёстном опылении, является более сильным; наоборот, самоопыление приводит в большинстве случаев к ослаблению и вырождению потомства. Основываясь на этом мнении Ч. Дарвина, акад. Т. Д. Лысенко считает, что такие самоопыляющиеся культурные растения, как *пшеница*, *ячмень* и др., постепенно вырождаются, так как при самоопылении мужские и женские половые клетки обладают одними и теми же наследственными свойствами. Кроме того, в культуре растения развиваются всегда примерно в одних и тех же условиях среды.

Некоторый, очень незначительный процент самоопылителей подвергается в поле перекрёстному опылению, при котором происходит обогащение наследственности, вследствие совмещения в потомстве свойств отцовского и материнского организмов. Однако в условиях культуры, когда на посев идёт 5—10% собранных семян, естественное перекрёстное опыление не может обновить сорта и сделать его жизненностойким. Сорт будет вырождаться.

Условия существования даже в пределах одного поля несколько разнятся, и перекрёстное опыление внутри сорта поэтому может привести к обогащению наследственной природы и увеличить приспособляемость растения к условиям среды.

Для улучшения сорта и предотвращения его вырождения при самоопылении акад. Т. Д. Лысенко разработал метод внутрисортового скрещивания самоопыляющихся культурных растений, выросших в несколько различающихся условиях. При перекрёстном опылении самоопылителей соединяются несколько различные по свойствам мужские и

женские половые клетки, в результате чего потомство получается более жизнестойким, не вырождающимся. Этот способ применяется теперь на полях Советского Союза в широком масштабе.

Пыльца большинства растений обладает стойкостью по отношению к внешним условиям. Она переносит легко низкие температуры до —20° С. Высокие же температуры действуют губительно, резко снижая способность пыльцы к дальнейшему развитию. Способность к прорастанию пыльца у большинства растений сохраняет длительное время. Например, в воздушно-сухом состоянии пыльца лилии сохраняет способность к прорастанию в течение 60—65 дней, пыльца *тюльпана* 37—108 дней, пыльца сливы 180—220 дней. Большая стойкость пыльцы позволяет производить опыление многих культурных растений пыльцой, привезённой за многие тысячи километров. Но пыльца *злаков* теряет жизненные свойства очень быстро; например, у *ржи* от 12 часов до 2 дней, у *кукурузы* 1—2 дня. Точно так же недолговечна пыльца *цитрусовых* (4—6 дней), гречихи (7—10 дней).

Самоопыление как запасный акт. У многих растений, опыляющихся перекрёстно, если последнее не осуществляется, к концу цветения наблюдается самоопыление. Самоопыление в этом случае достигается или благодаря изменению положения цветка, например, у *одноцветковой грушанки* (*Moneses uniflora*), или загибанию тычинок и расположения их в цветке над пестиком, или загибанию рылец и пр.

Экология опыления. Перенос пыльцы при перекрёстном опылении может осуществляться различными агентами: ветром (ветроопыляемые, или анемофильные растения), насекомыми (насекомоопыляемые, или энтомофильные растения), птицами (орнитофильные растения), водой (гидрофилия).

Ветроопыляемые растения составляют около 19% нашей флоры цветковых растений. Ветроопыляемыми являются многие из наших деревьев и кустарников: *берёза*, *осина*, *дуб*, *ольха*, *орешник* и др., а также из травянистых растений все злаки, осоки и др.

Тычинки ветроопыляемых растений имеют крупные пыльники, длинные нити, выносящие пыльники за пределы покровов цветка. Околоцветник у них или совсем отсутствует, или сильно редуцирован. Хорошо развитый околоцветник здесь только мешал бы опылению.

Количество пыльцы, производимой этими растениями, очень велико, так как вероятность опыления здесь ничтожна.

Характерным является произрастание ветроопыляемых растений большими группами, зарослями (например, злаки и осоки на лугах). Вероятность опыления вследствие этого повышается.

Многие деревья из *сережкоцветных* (*берёза*, *осина*, *ольха* и др.) цветут ранней весной — до распускания или одновременно с распусканием листьев, когда движение воздуха в лесу происходит свободно. При полном развитии листвы движение воздуха сильно затруднено и вероятность опыления резко понижается.

Пыльца ветроопыляемых растений — мелкая, пылевидная, сухая, с гладкой экзиной, обладает малым удельным весом, что облегчает распространение её ветром. Рыльце ветроопыляемых растений имеет большую воспринимающую поверхность — кистевидное, перистое (у злаков, например), нередко высовывающееся из покровов цветка.

Ветроопыляемыми являются также *хвойные* растения (*сосна*, *ель*, *пихта*, *лиственница* и др.). При цветении хвойных деревьев пыльцы образуется так много, что она, попадая в водоёмы, вызывает так называемое «цветение» озёр. Это явление называют часто «серным дождём». У сосны, ели и др. пыльца имеет своеобразные выросты экзины, обеспечивающие перенос её ветром на большие расстояния. Гарантия опыления у ветроопыляемых ра-

стений, повидимому, ничтожна. Громадная масса пыльцы пропадает напрасно, и ветер можно считать ненадёжным опылителем. Ветроопыление ненадёжно ещё и потому, что во время массового цветения растений при наступлении дождливой погоды или при сильном ветре (ураган, буря) вероятность опыления ещё более понижается. Всё это заставляет некоторых ботаников считать ветроопыляемые растения более примитивными. Наиболее серьёзным аргументом можно считать, пожалуй, то обстоятельство, что в прежние геологические эпохи, до появления цветковых растений, господствовали на Земле разноспоровые деревянистые плауновые, хвощевые и хвойные, у которых рассеивание микроспор шло, как у анемофильных растений. В это время на Земле не было ещё насекомых, переносящих пыльцу. Можно ли, однако, на этом основании считать анемофилию у цветковых растений признаком примитивным, — большой вопрос, так как анемофилия для многих групп растений (например, злаков), несомненно, является вторичным явлением. Их цветки явно произошли от типичных энтомофильных цветков типа *лилейных* (см. раздел «Систематика»).

Пыльца содержит в своём составе главным образом белки (до 40—50%), некоторое количество углеводов — до 40% и др., а оболочка — большое количество восковых веществ. Этим обусловлены высокие питательные свойства пыльцы для кормления молоди у пчёл. Попадая в воду, пыльца имеет большое значение, как корм для рыбы и мелких животных, которые, в свою очередь, являются пищей для рыб. Пыльца многих растений вызывает заболевание у человека и животных, известное под названием сенной лихорадки, раздражая слизистые оболочки. Выражается это заболевание в повышении температуры и общем недомогании.

Опыление насекомыми (энтомофилия). Громадное большинство цветковых растений опыляется при помощи насекомых. Из насекомых-опылителей наибольшее значение имеют пчёлы, осы, шмели, мухи, бабочки. Насекомые посещают цветки большей частью ради сладкого сока, выделяемого нектарными желёзками и содержащего в различных концентрациях сахара — тростниковый и глюкозу. Яркая окраска венчика (или венчиковидного околоцветника) и запах цветков, зависящий от выделения эфирных масел, ориентируют насекомое в поисках пищи. Нектарные желёзки (нектарники) могут располагаться на различных элементах цветка. Чаще всего они расположены у основания лепестков венчика. Нередко некоторые тычинки или лепестки целиком превращаются в специальные железистые органы — нектарники (например, у *аконита*, *купальницы* и др.). Нектарные желёзки могут располагаться на чашелистиках (у *липы*), у основания плодника, на завязи вокруг столбика и т. д.

Кроме нектара, насекомые собирают в цветке пыльцу. Некоторые растения производят её в столь большом количестве, что часть её без ущерба для опыления может быть предоставлена насекомым в пищу.

Пыльца содержит большое количество белковых веществ и всегда собирается пчёлами, которые после определённой обработки в виде так называемой перги откладывают её в ячейках сот и в дальнейшем употребляют на питание молоди. Пыльца насекомоопыляемых растений имеет различные выросты (шипы, бугорки и т. д.) на наружной оболочке (экзине). Кроме того, она нередко клейкая. Всё это способствует лучшему её прикреплению к тельцу насекомого и закреплению на рыльце пестика. Насекомые, посещая растения ради нектара или пыльцы, проникают внутрь цветка и при этом задевают тычинки и рыльца пестиков своим тельцем, производя опыление. Приспособленность цветков к опылению насекомыми различна у разных растений. Многие растения мало специализированы в этом отношении. Например, нектар цветков большинства *лютиковых*, многих *розоцветных* (*шиповник*) является доступным для любого насекомого. Однако опыление произвести может далеко не всякое насекомое. Мелкие мушки, например, съедающие нектар,

не задевают своим телом тычинок и рылец. Громадное же большинство энтомофильных растений имеет цветки специализированные в приспособлениях к опылению определёнными насекомыми. Эти приспособления чрезвычайно разнообразны. Такие специализированные цветки большей частью неправильные, зигоморфные. Лепестки венчика у раздельнолепестных состоят из ноготка и отгиба, у сростнолепестных венчик образует трубку, иногда очень длинную. На дне цветка в этом случае обычно помещается нектарник. Насекомое, чтобы достать из цветка нектар, должно употребить усилие, раздвинуть лепестки и при этом неизбежно задеть за пыльники тычинок или рыльце пестика.



Рис. 162. Дихогамные цветки:

1 — протерандрический у иван-чая (*Chamaenerium angustifolium*); *2* — протерандрический у герани (*Geranium silvaticum*); *3* — протерогиничный у эремуруса (*Eremurus*).

Примеры специализированных цветков. 1. Виды рода *Aconitum* (борца) из семейства *лютиковых*. Опыляются исключительно шмелями. Размеры внутренних частей цветка, как и форма полости, поразительно совпадают с размерами и формой тела шмеля. Распространение рода *Aconitum* на земном шаре совпадает с распространением шмелей.

2. Наш обыкновенный *луговой клевер* (*Trifolium pratense*) имеет очень длинную трубку венчика. Нектар может быть взят лишь шмелями и особыми породами пчёл — с длинным хоботком. При культуре красного клевера в южном полушарии, где отсутствуют шмели, клевер не давал семян. В 1885 г. в Новую Зеландию были завезены шмели, после чего урожаи семян клевера стали нормальными.

Дихогамия. Нужно помнить, что насекомоопыляемые растения всегда перекрёстно опыляются, и у них развиваются подчас весьма оригинальные приспособления к тому, чтобы избежать самоопыления.

Чаще всего здесь имеет место дихогамия, т. е. неодновременное созревание тычинок и пестиков (рис. 162). При этом различают явление протерандрии, когда в цветке раньше созревают тычинки (наиболее частый случай), и протерогинию, когда раньше созревают рыльца (у большинства *паслёновых*, *крестоцветных* и др.).

Гетеростилия (разностолбчатость). В этом случае цветки у одних особей имеют длинные, а у других—короткие столбики. Тычинки здесь тоже разной длины — короткие и длинные (рис. 163). В первом случае тычинки находятся много ниже рылец, и пыльца, таким образом, не может попасть на рыльце своего пестика. У вторых тычинки приподняты высоко над рыльцем пестика.

Пыльники длинных тычинок всегда находятся на том же уровне, что и рыльца длинных столбиков, и наоборот. Произведённые исследования показывают, что лучшие семена развиваются, если пыльца длинных тычинок попадает на рыльца длинных столбиков и с коротких тычинок на рыльце коротких столбиков. При других сочетаниях семян или вовсе не развивается, или они образуются в меньшем количестве и при прорастании дают более слабые растения. В нашей флоре гетеростилия известна у примулы (*Primula officinalis*), у *медуницы* (*Pulmonaria officinalis*), у *гречихи посевной* (*Fagopyrum esculentum*) и т. д.

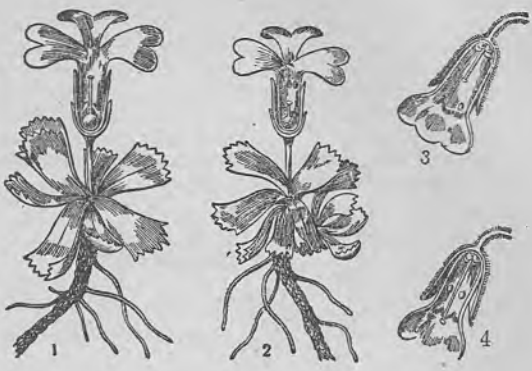


Рис. 163. Гетеростильные цветки:
1 — примулы (*Primula minima*) с длинным столбиком; *2* — той же примулы с коротким столбиком; *3* — медуницы (*Pulmonaria*) с коротким столбиком; *4* — то же с длинным столбиком.

Приспособления к перекрёстному опылению достигают иногда очень большой сложности. Рассмотрим некоторые примеры.

1. Опыление у шалфея (семейство *губоцветных*). Венчик у шалфея сростнолепестный, из 5 лепестков, образующих 2 губы: верхнюю из 2 лепестков и нижнюю из 3 лепестков; внизу венчик имеет форму трубочки. Нижняя губа горизонтально отклонённая, верхняя — шлемовидная. Под нею находятся 2 тычинки и столбик пестика с вилообразным рыльцем. Тычинка устроена очень своеобразно. Она имеет длинный нитевидный коромыслообразный связник, в верхней части несущий одну половину нормально развитого пыльника с двумя пыльцевыми гнёздами, в которых образуется пыльца. Другая половина пыльника прикреплена к короткому противоположному колену связника и имеет вид пластинки; пыльцы в ней обычно не образуется (рис. 164). Эта пластинка соединена с такой же пластинкой второй тычинки и находится на уровне зева трубочки венчика, закрывая вход в трубку венчика. Насекомое (обычно пчела, шмель) садится на площадку широкой нижней губы венчика и пытается проникнуть хоботком к основанию цветка, где находятся нектарные железки. При этом оно головкой упирается в короткое колено связника.

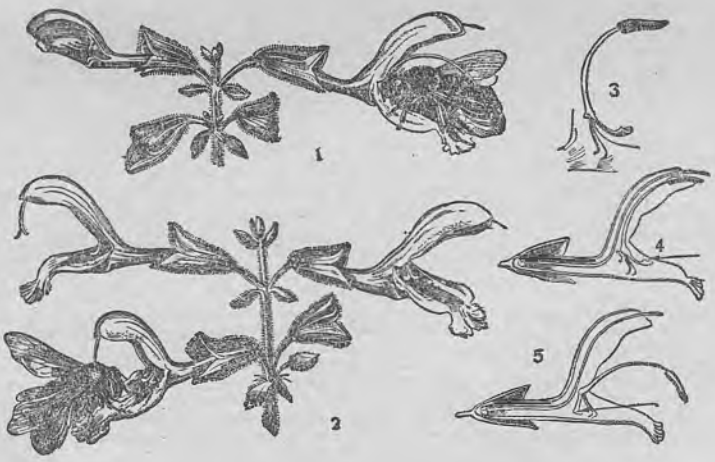


Рис. 164. Опыление у шалфея (*Salvia glutinosa*):
1. Часть соцветия. Шмель на цветке, у которого развились пыльники, опустившиеся на его спинку. *2*. Часть соцветия. Столбик опустился на спинку шмеля. *3*. Тычинка с качающимся связником. *4*. Стрелка указывает направление, по которому следует шмель. *5*. Шмель продвигает нижнее плечо коромысла (стрелка), вследствие чего верхнее его плечо (с гнездом пыльника) опустилось.

Надо заметить, что коромысло связника подвижно, наподобие шарнира соединено с верхушкой тычиночной нити. Длинное колено, подобно рычагу, изгибается, и пыльник ударяется о спинку насекомого, осыпая его пыльцой. В этой первой стадии цветения рыльце не успевает ещё развернуть своих двух лопастей. Лишь после высыпания пыльцы столбик начинает удлиняться, рыльце раскрывается и развёртывается на таком уровне, чтобы пыльник касался спинки насекомого. Перелетая на другой цветок и производя ту же операцию, насекомое касается рыльца, оставляя на нём пыльцу. У шалфея имеет место протерогиния, и таким образом обеспечено перекрёстное опыление. По наблюдениям, произведённым в последнее время акад. Н. Г. Холодным, у некоторых видов шалфея не происходит соприкосновения рыльца со спинкой шмеля, а когда последний, нагружённый пыльцой, проникает в цветок, пыльца поднимается в виде облачка кверху и достигает рыльца.

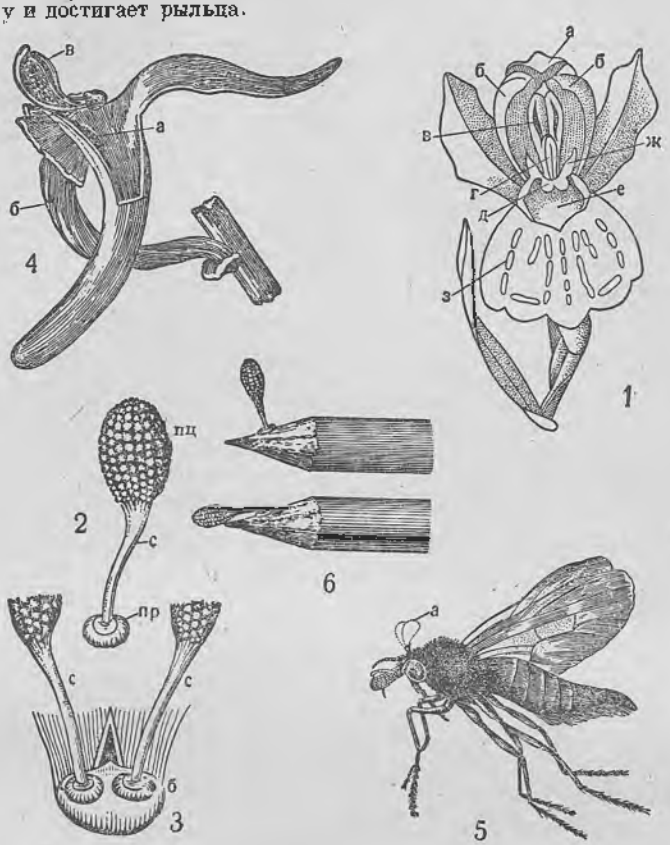


Рис. 165.

1 — Строение цветка ятрышника (*Orchis*): *а* — листочки наружного круга околоцветника; *б* — то же — внутреннего круга; *в* — пыльники; *з* — клювик; *д* — его нижняя часть — мешочек; *е* — вход в шпорец; *ж* — рыльце; *з* — губа; *2* — поллиний: *пц* — пыльца; *с* — ножка; *пр* — прилипальце; *3* — мешочек (*б*), в который упираются два поллиния (*с*); *4* — продольный разрез цветка: *а* — рыльце; *б* — завязь; *в* — поллинарий; *5* — насекомое с поллинариями орхидного: *а* — первоначальное положение поллинариев; *6* — поллинарии на конце карандаша в разных положениях.

2. Опыление у орхидных (рис. 165). Орхидные имеют неправильные цветки, в большинстве случаев 1 тычинку, сросшуюся нитью со столбиком плодника. Две половинки пыльника разъединены связником, и в каждой половине пыльника пыльца собрана в липкий комочек, так называемый поллиний, в нижней части переходящий в ножку из затвердевшей слизи.

Эти ножки прикреплены к средней третьей лопасти рыльца, к так называемым подушечкам; две боковые лопасти рыльца воспринимают пыльцу. Поллиний вместе с подушечками и ножкой носит название поллинария. Насекомое, проникая в цветок, упирается в липкие подушечки поллинария, которые приклеиваются к его головке. При перелёте на другой цветок ножки поллиния под действием тяжести принимают горизонтальное положение, и поллиний прилипает к рыльцу цветка, оставаясь на поверхности его боковых лопастей.

3. **Перекрёстное опыление у кирказона** (*Aristolochia clematitis*). Цветки кирказона имеют зеленоватый, простой, трубчатый околоцветник, расширенный внизу в широкую полость, где находятся рыльце и столбик пестика и тычинки. Трубка венчика над полостью изнутри несёт многочисленные волоски, направленные косо вниз. Мелкие насекомые, свободно проникая внутрь цветка, не могут выбраться обратно — их не пускают волоски. Здесь имеет место протерогиния — раннее созревание рыльца. Когда рыльце завянет и начнут пылить тычинки, волоски в трубке венчика засыхают и отваливаются, и насекомые, обсыпанные пыльцой, выползают наружу. По проникновении в другой цветок они производят опыление.

Опыление птицами (орнитофилия) известно для тропических стран. Так, у лианы *Marcgravia* (тропическая Америка) опыление осуществляется мелкими птичками колибри. Раздельнополые цветки *Marcgravia* собраны в своеобразные соцветия-зонтики; тычинки и пестики повёрнуты своими вершинками вниз. Внизу цветков находятся прицветные листья в виде кувшинов, на дне которых растение выделяет мёд. Собирающие мёд колибри парят в воздухе, касаясь тельцем и головкой тычинок и пестиков, и таким образом переносят пыльцу.

Опыление водой (гидрофилия) имеет место у некоторых водных растений, цветки которых развиваются под водой (роголистники, наяды и др.). Пылинки, переносимые водой, не имеют экзины, их клетки не нуждаются в защите от испарения, имеют большей частью нитевидную форму, что обеспечивает лучшее соприкосновение их с рыльцем. Опыление происходит под водой.

Большинство цветковых растений, приспособившихся к жизни в воде, принадлежат к обитателям пресных вод. Интересно, что среди них можно найти и формы насекомоопыляемые, особенно среди прибрежных растений, например, *стрелолист*, *сусак*, *частуха*, *аир*, *белокрыльник* и др., но гораздо больше ветроопыляемых (семейства *рдестовых*, *рогозовых* и др.). Вообще надо сказать, что, переселившись в водную среду, большинство растений сохранило способ опыления, присущий их предкам. Даже крайне специализировавшиеся в жизни на воде *ряски* сохранили цветение в воздухе.

Очень любопытна в этом отношении *валлиснерия* (*Vallisneria*). Будучи двудомным растением, она образует на одних экземплярах женские цветки, а на других — мужские. Женские цветки развиваются на конце длинных цветоножек. Последние растут до тех пор, пока рыльца пестиков не поднимутся над уровнем воды. В это время у основания мужских экземпляров под водою образуется большое число мужских цветков. Они в виде округлой шарообразной почки в нераскрытом состоянии отрываются от материнского растения, всплывают на поверхность воды, раскрываются и при помощи 3 лодочковидных листочков околоцветника плавают на поверхности воды, приводя в соприкосновение пыльники своих тычинок с рыльцами. После оплодотворения длинная цветоножка спирально закручивается, увлекает завязь на дно, где и происходит созревание плода (рис. 166).

Продолжительность цветения. Продолжительность цветения отдельного цветка колеблется от 2—3 часов (*Hibiscus*) до 80 дней (тропическая орхидея *Odontoglossum*).

Продолжительность цветения зависит: 1) от количества пыльцы, образуемой цветком, 2) от количества цветков, 3) от длины периода цветения (от первого до последнего цветка).

У растения с одним цветком (*Moneses uniflora*) или у цветков всего с одной тычинкой (орхидеи) продолжительность цветения очень длительна, так как такой одиночный цветок насекомому трудно найти. Наоборот, при большом количестве цветков, или если они появляются быстро друг за другом, или если цветки производят много пыльцы, цветение отдельного цветка очень непродолжительно. Нужно заметить, что длительность цветения увеличивается (например, у *Odontoglossum*), если не происходит опыления. Если же опыление происходит раньше, то и цветки раньше завядают. Периодичность закрывания и открывания цветков определяется действием тепла и света на растение.

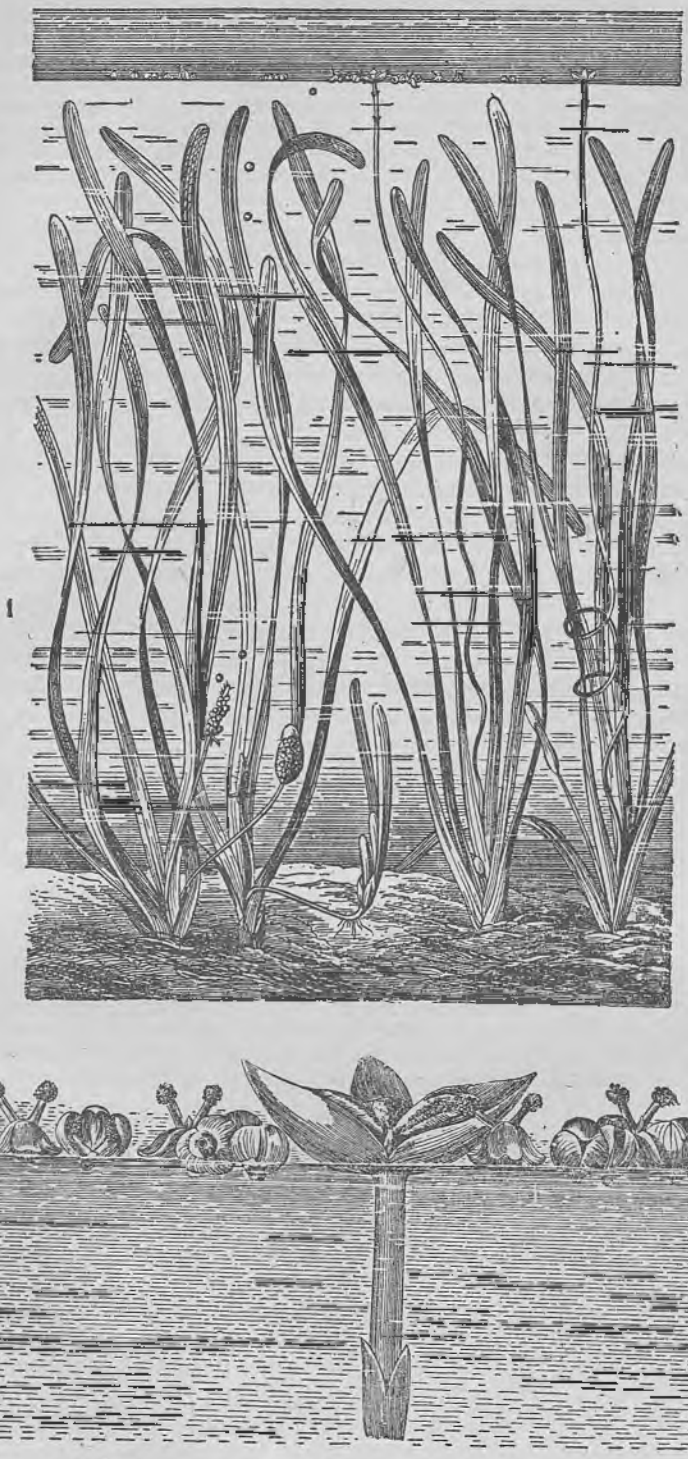


Рис. 166. Опыление у валлиснерии (*Vallisneria*):

1. Общий вид. *2*. Цветки валлиснерии, плавающие на поверхности воды. Посредине женский цветок, по обе стороны от него — плавающие мужские цветки.

Сроки открывания очень различны, но постоянны для разных растений. Это даёт возможность составить часы флоры, распределив по цифрам циферблата цветки, раскрывающиеся в определённый час. Естественно, что для разных местностей при устройстве часов флоры должны быть подобраны свои, местные растения.

Биологическое значение сростнолепестности и зигоморфии. Сростнолепестные и зигоморфные цветки встречаются у насекомоопылямых растений. Это ясно указывает на наличие связи между строением венчика и способом опыления. Обычно у сростнолепестных венчиков тычинки заключены в трубочке венчика (например, у растений из семейства *бурачниковых*, *первоцветных*, *брусничных*). Этим 1) обеспечивается защита пыльцы от увлажнения, 2) при таком положении пыльников соприкосновение их с частями тела насекомых более обеспечено. У большинства сростнолепестных андроцей сведён до одного круга тычинок, а следовательно, уменьшение числа тычинок не отражается на продуктивности опыления, если учесть, что у всех сростнолепестных цветков нектарники глубоко запрятаны на дне цветка. Насекомые, посещающие цветки для сбора нектара, неизбежно, продвигаясь в трубочке венчика, придут в соприкосновение с пыльниками. На теле их останутся пылинки, которые при посещении другого цветка могут быть легко перенесены на рыльце последнего. Выгода от зигоморфизма, несомненно, заключается в том, что у неправильных цветков повышается гарантия опыления.

Доказательством полезности зигоморфизма может служить уменьшение числа тычинок у неправильных цветков с 5 до 4, и дальше до 2. Например, в семействе *норичниковых* у правильного, актиноморфного цветка *Verbascum* имеется 5 тычинок, у цветка норичника, обнаруживающего первый этап зигоморфности, имеется 4 тычинки и один стаминодий (недоразвитая тычинка), у *львиного зева* и *льнянки* — 4 тычинки, у *вероники* — 2. То же можно обнаружить у цветков семейства *губоцветных*, у которых, кроме цветков с нормальным числом тычинок (4), встречаются и с двумя (шалфей). Наконец, наиболее показательным может быть пример цветка орхидных, у которых для опыления достаточно наличия одной тычинки (рис. 165).

Нектароносность растений. Почти все насекомоопыляемые растения, кроме сростнолепестности, зигоморфизма, яркой окраски венчика и липкой шиповатой пыльцы, характеризуются ещё нектароносностью. Нектаром называют выделения особых желёзок, находящихся на разных частях цветоложа, чаще всего под завязью (у *губоцветных*, *брусничных* и др.), у основания тычинок (у семейства *крестоцветных*), в особых нектарниках (роды *борец*, *аквилегия*, *льнянка* и др.). Нектар содержит в себе водные растворы глюкозы, тростникового сахара в различных процентных отношениях, которые зависят от степени насыщенности растения водою. Во влажную погоду густота нектара будет меньшей, в засушливую — большей. Нормальным процентным отношением для пчёл считается 55—65%. Нектар является приманкой для насекомых, посещающих цветки. Известно, что пчёлы, кроме нектара, собирают с цветков пыльцу. Замечено, что у медоносных цветков пыльцы образуется меньше в каждом отдельном цветке в сравнении с тем количеством пыльцы, которая образуется у пыльценосных.

Махровость цветков. У цветковых растений нередко наблюдается явление махровости. Оно состоит в том, что у большинства таких растений, например, у *розы*, *пиона*, *лютика* и т. д., в цветках вместо тычинок развивается большое количество лепестков. Махровые цветки имеются также в семействе сложноцветных. Здесь вместо трубчатых цветков образуются все язычковые, например, у *георгин*, *ромашек* и т. д.

У ветроопыляемых растений махровые цветки не встречаются. Махровые цветки не дают семян, так как тычинки их превращаются в листовидные образования. Однако у некоторых растений не все цветки бывают махровыми.

В этом случае немахровые цветки дают нормальные семена (например, у садового *левкоя*).

Работами Т у т а ю к в последнее время установлено, что лепестки махровых цветков часто содержат глубоко внутри нормальную пыльцу, но она не может высыпаться наружу, вследствие отсутствия фиброзного слоя, способствующего вскрыванию пыльников.

Оплодотворение

Прорастание пыльцевого зерна и рост пыльцевой трубки. Перенесённая тем или иным способом на рыльце пылинка (микроспора) прорастает. Ещё находясь в пыльнике (микроспорангии), ядро пылинки делится и образуются две клетки: вегетативная и генеративная. Генеративная клетка имеет обычно характерную линзообразную форму. Таким образом, на рыльце пылинка попадает в двухклетной стадии. Здесь содержимое пылинки, окружённое тонкой интиной, вытягивается в п ы л ь ц е в у ю т р у б о ч к у, растущую через ткань столбика. Затем пыльцевая трубка проникает в завязь, и, подрастая к семяпочке, проникает через микропиле (пыльцевход) внутрь её — к з а р о д ы ш е в о м у м е ш к у (рис. 167).

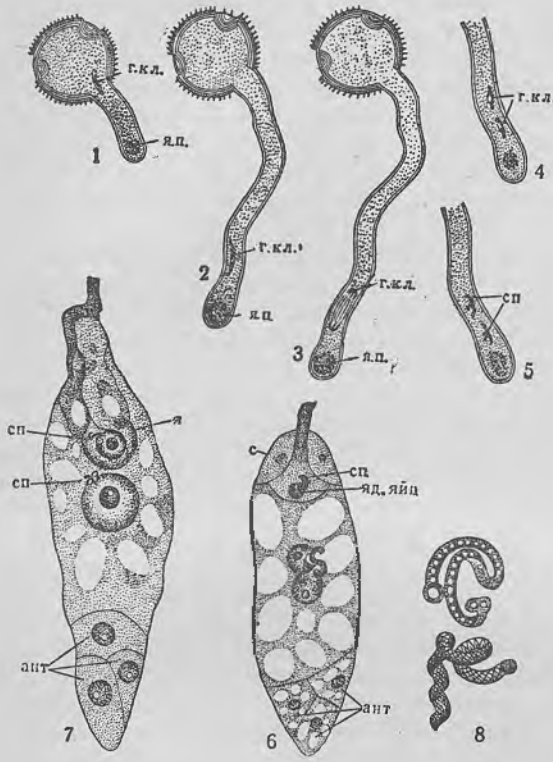


Рис. 167 Рост пыльцевой трубки и двойное оплодотворение у покрытосеменных растений:

1 — 5 — рост пыльцевой трубки и формирование спермиев; *6* — двойное оплодотворение у лилии (*Lilium Martagon*); *7* — двойное оплодотворение у топинамбура (*Helianthus tuberosus*); *8* — спермии у него же; *г. кл.* — генеративная клетка; *я. п.* — ядро пыльцевой трубки; *сп* — спермии; *с* — синергиды; *я* — яйцеклетка; *яд. яйц.* — ядро яйцеклетки; *ант* — антиподы.

Образование мужских гамет. Во время роста пыльцевой трубки генеративная клетка делится на две, образуя две м у ж с к и е г а м е т ы (спермия). У некоторых растений генеративная клетка делится ещё до прорастания пыльцевой трубки.

Исследованиями Финна, Кострюковой и др. показано, что спермий снабжён некоторым количеством протоплазмы и является не ядром, как считали раньше, а клеткой.

К моменту подрастания пыльцевой трубки к зародышевому мешку два спермия и разрушающееся вегетативное ядро находятся близ нижнего конца растущей трубки. Прорастание пыльцы на рыльце и дальнейший рост трубки возбуждаются химическими веществами, образующимися в это время в клетках рыльца (различные сахара и специфические белковые вещества).

Достигнув зародышевого мешка, пыльцевая трубка врастает в него, разрушая обыкновенно одну из синергид, лопается на конце, и спермии входят в полость зародышевого мешка.

Двойное оплодотворение у покрытосеменных. Один из спермиев сливается с я й ц е к л е т к о й, другой же, достигнув вторичной клетки зароды-

шевого мешка, сливается с ней. Таким образом, у покрытосеменных (цветковых) растений имеет место двойное оплодотворение, неизвестное в других группах растительного мира и представляющее характерную особенность всех покрытосеменных растений (рис. 167, *6—7*).

Двойное оплодотворение было открыто русским учёным акад. С. Г. Навашиным в 1898 г.

Это открытие коренным образом изменило взгляд ботаников на оплодотворение у покрытосеменных растений.

Оплодотворённая яйцеклетка делится и в дальнейшем развитии даёт зародыш, а оплодотворённая вторичная клетка зародышевого мешка развивает эндосперм — питательную ткань, идущую на питание развивающегося зародыша.

Морфологическая природа эндосперма, раскрытая С. Г. Навашиным, требовала биологического объяснения. В чём заключается биологический смысл своеобразного явления двойного оплодотворения, столь резко отличающего покрытосеменные от других растений?

Прежде всего в том, что эндосперм у покрытосеменных образуется только в том случае, если произойдёт оплодотворение. В сравнении с голосеменными, у которых эндосперм (заросток) развивается до оплодотворения и иногда остаётся неиспользованным (если не произойдёт оплодотворения), покрытосеменные не затрачивают напрасно материал на образование эндосперма. Но наиболее существенным является состав эндосперма, у покрытосеменных образующегося в результате слияния мужской и женской гамет. Зародыш покрытосеменных питается веществами, обладающими наследственными свойствами отцовского и материнского растений, нередко выросших в различных условиях существования.

У всех остальных растений, в том числе и у голосеменных, клетки эндосперма — женского заростка — обладают лишь свойствами материнского организма.

Зародыш покрытосеменных, обогащённый двойной наследственностью, обладает гораздо большей жизнеспособностью и бо́льшими возможностями в приспособлениях к различным условиям существования.

Это свойство покрытосеменных, наряду с другими признаками высокой организации, вероятно, и обеспечило им широкое распространение на Земле и поразительные, почти неограниченные возможности приспособления к различным местообитаниям от тропических жарких территорий до холодных тундр, от насыщенных водой местообитаний до сухих пустынь.

Развитие зародыша и эндосперма. Оплодотворённая яйцеклетка обычно одевается целлюлозной оболочкой и делится перегородкой на две клетки. Из верхней (ближе к микропиле) клетки в дальнейшем образуется подвесок. Нижняя клетка путём последующих делений в разных направлениях даёт начало зародышу. Назначение подвеска сводится к передвижению растущего зародыша во всё более глубокие слои эндосперма по мере потребления питательных веществ (рис. 168). Оплодотворённая вторичная клетка энергично делится, вследствие чего образуется большое количество ядер, располагающихся по стенкам, а затем и внутри зародышевого мешка. Потом между ядрами одновременно возникают перегородки. Образовавшиеся таким образом клетки при последующем делении заполняют всю полость зародышевого мешка, образуя эндосперм (нуклеарный, или ядерный тип). У некоторых растений (например, с узким зародышевым мешком) после первого же деления, как и при последующих делениях, сразу образуются перегородки (так называемый целлюлярный, или клеточный тип эндосперма).

У громадного большинства растений первым развивается эндосперм. Зародыш отстаёт в развитии и начинает усиленно расти уже после сформирования эндосперма.

У некоторых растений питательные вещества накопляются не только в эндосперме, но и в клетках нуцеллуса, прилегающих к зародышевому мешку. Эта питательная ткань носит название п е р и с п е р м а, так как он большей частью окружает зародыш со всех сторон (например, у *гвоздичных*).

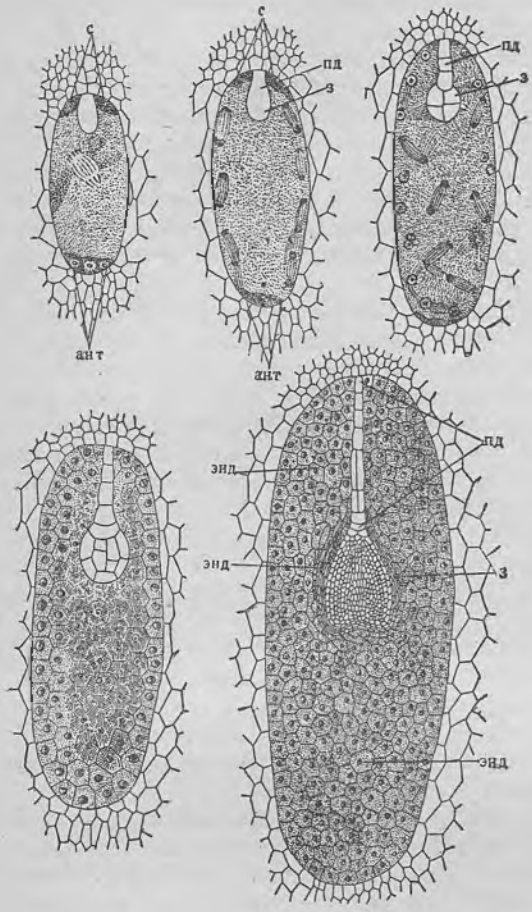


Рис. 168. Развитие зародыша и эндосперма у двудольных растений (схема):
с — синергиды; *пд* — подвесок; *з* — зародыш; *ант* — антиподы; *энд* — эндосперм, которым питается зародыш.

Сначала зародыш представлен группой более или менее однородных клеток. По мере дальнейшего развития в нём наблюдается дифференцировка. В зрелом зародыше различают:

1) зачаточный стебель (подсемядольное колено);

2) зачаточный корень;

3) зачаточные листочки (семядоли);

4) зачаточную почечку (пёрышко), окружённую семядолями (рис. 169).

Место перехода корня в стебель называют к о р н е в о й ш е й к о й.

К этому моменту семяпочка, или семенозачаток, превращается в с е м я. Семя по опадении с материнского растения прорастает, развивая взрослое растение. У некоторых растений (например, у *орхидных* или у паразитных и сапрофитных растений,—*заразихи*, *повилики* и др.) зародыш к моменту созревания семени остаётся недифференцированным. Дальнейшее его развитие происходит уже после опадения семени, при его прорастании.

Физиология оплодотворения. Физиология оплодотворения получила большое развитие в работах И. В. М и ч у р и н а и акад. Т. Д. Л ы с е н к о. Здесь был обнаружен ряд интересных фактов, заставивших в значительной мере пересмотреть накопившийся в литературе материал. И. В. Мичуриным и Т. Д. Лысенко был поднят и разработан вопрос об избирательности оплодотворения.

Избирательность оплодотворения. Как установлено теорией стадийного развития акад. Т. Д. Л ы с е н к о, каждая клетка организма обладает избирательностью в отношении внешних условий. Широко известна, например, избирательность цитоплазмы при поступлении веществ в клетку.

Несомненно, и половые клетки — гаметы — обладают избирательностью. Соединяются гаметы, наиболее приспособленные друг к другу биологически. Даже в пределах одного цветка, а тем более одного сорта или вида

растения гаметы, конечно, будут разнокачественны, благодаря индивидуальной изменчивости.

И. В. Мичурин, исходя из этих предположений, в своей работе по скрещиванию растений применял при опылении смесь пыльцы, взятой с разных цветков, особей, а затем сортов и даже разных видов и родов растений. Он считал, что и в дикой природе происходит опыление смесью пыльцы. Рыльца пестика выделяют вещества, различно воздействующие на попадающую на него пыльцу.

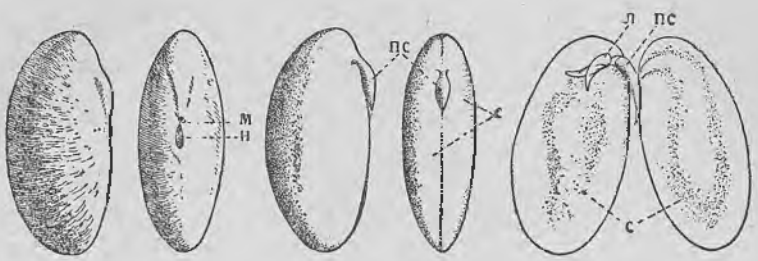


Рис. 169. Строение зрелого семени фасоли (*Phaseolus vulgaris*):
А и *Б* — вид семени спереди и сбоку. *В* и *Г* — то же после удаления кожуры. *Д* — две раскрытые семядоли, видна почечка; *м* — семявход; *н* — рубчик; *с* — семядоли; *пс* — подсемядольное колено; *л* — пёрышко.

И. В. Мичурин показал, что при опылении пыльцой двух сортов плодов образуется больше, чем при опылении цветка пыльцой одного сорта.

Т. Д. Лысенко и его сотрудники провели большое число работ по избирательному опылению у культурных растений, как у перекрёстноопыляемых, так и самоопыляющихся. В последнем случае необходимо кастрировать цветки — удалять тычинки. Тогда рыльца будут избирать пыльцу.

В чём биологический смысл избирательности оплодотворения? Т. Д. Лысенко показал, что растения, получающиеся при избирательном оплодотворении, более приспособлены к конкретным климатическим условиям.

Имеется ли зароток у покрытосеменных? У покрытосеменных растений, как мы видели выше, развитие эндосперма происходит в результате оплодотворения. Таким образом, эндосперм покрытосеменных аналогичен эндосперму голосеменных (сходная функция — питание растущего зародыша), но не гомологичен, так как эндосперм голосеменных является зарост ком — гаметофитом — и образуется до оплодотворения. Эндосперм же покрытосеменных образуется после (в результате) оплодотворения, и зарост ком он, таким образом, не является (см. схему цикла развития покрытосеменного растения, рис. 170).

Мы видели выше (стр. 192), что зародышевый мешок развивается из подэпидермической клетки нуцеллуса (археспориальной клетки), которая после редукционного деления образует 4 макроспоры. Одна из них (нижняя), разрастаясь, даёт начало зародышевому мешку. Следовательно, зародышевый мешок, образующийся при прорастании макроспоры, является женским зарост ком покрытосеменных растений.

Редукция женского зарост ка зашла здесь так далеко, что мы уже не различаем с уверенностью, что в нём является вегетативной частью, что архегонием. Обычно считают остат ком вегетативной части зарост ка антиподы. Они иногда благодаря последующему делению первоначальных трёх клеток образуются в большом количестве — например, у *злаков* — и играют роль в питании зародышевого мешка

и самого зародыша. Яйцевой аппарат (яйцеклетки и синергиды) рассматривают как сильно редуцированный единственный архегоний. Синергиды считают остатками шейки архегония.

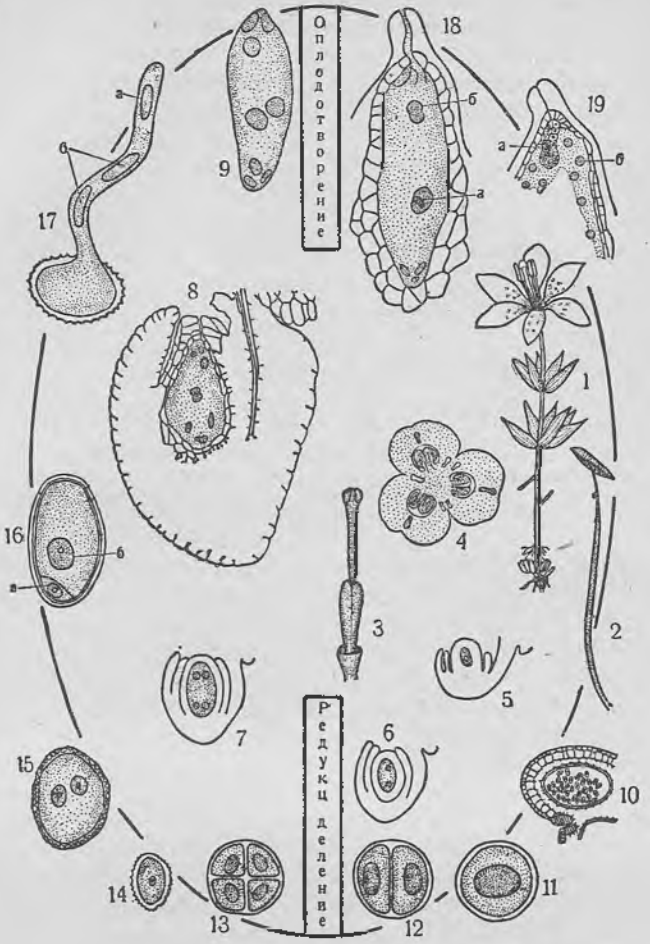


Рис. 170. Схема цикла развития покрытосеменного растения (*Lilium*):

1 — взрослое растение с цветком; *2* — тычинка; *3* — пестик; *4* — поперечный разрез завязи, видны семяпочки; *5* — продольный разрез семяпочки, видна макроспора; *6* — то же, первое деление макроспоры; *7* — то же, второе деление макроспоры; *8* — то же, третье деление макроспоры; *9* — зародышевый мешок, готовый к оплодотворению; *10* — разрез пыльника, видны материнские клетки пыльцы; *11* — материнская клетка пыльцы; *12* — первое (редукционное) деление; *13* — второе деление — образование тетрады микроспор (пыльца); *14* — пылинка (микроспора); *15* — прорастание пылинки; *16* — генеративная клетка (*а*) и ядро пыльцевой трубки (*б*); *17* — пыльцевая трубка с ядром (*а*) и двумя (*б*) спермиями; *18* — оплодотворение; *а*, *б* — спермии; *19* — развитие зародыша: *а* — зародыш, *б* — ядра клеток эндосперма.

Вторичная клетка зародышевого мешка — образование новое, свойственное только покрытосеменным и нигде более не встречающееся.

Мужской гаметофит покрытосеменных редуцирован ещё более, чем у голосеменных. Вегетативная часть мужского заростка сведена здесь к одной клетке — вегетативной, дающей затем пыльцевую трубку. Генеративная клетка является материнской клеткой сперматозоидов, в которых развиваются в дальнейшем два неподвижных сперматозоида — спермия. Существенным

моментом, отличающим покрытосеменные, является использование обоих спермиев при оплодотворении (у голосеменных используется один из них; другой же отмирает).

Таким образом, редукция полового поколения у покрытосеменных зашла ещё далее, чем у голосеменных, и достигает у них наиболее резкого выражения.

Смена гаметофита и спорофита однако и у них имеет место и протекает по типу преобладания спорофита, как и у голосеменных.

Строение семени. Прорастание семени. Зрелое семя прикрепляется к плаценте с е м я н о ж к о й, снаружи окружено оболочками, образованными из покровов семяпочки (интегумента), и внутри содержит з а р о д ы ш и питательные вещества (эндосперм, а в некоторых случаях ещё и перисперм) (рис. 171). Среди покрытосеменных различают две большие

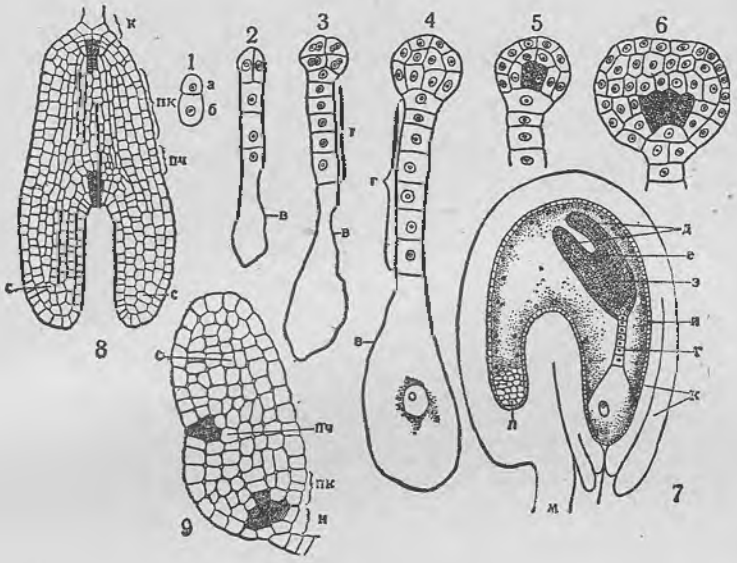


Рис. 171.

1—7. Схема развития зародыша и семени у двудольного растения пастушья сумка (*Capsella bursa pastoris*): *а* — исходная клетка зародыша; *б* — клетка подвеска; *в* — базальная клетка; *г* — подвесок; *д* — семядоли; *е* — почечка; *ж* — зона корня; *и* — нуцеллус; *к* — интегументы; *л* — антиподы. *8—9.* Схематическое изображение зародыша однодольных (*9*) и двудольных (*8*): *к* — место развития первичного корешка; *пч* — место развития почечки; *пк* — подсемядольное колено; *с* — семядоли.

группы — о д н о д о л ь н ы е и д в у д о л ь н ы е р а с т е н и я, отличающиеся числом семядолей в семени. Однодольные имеют одну семядолю, двудольные имеют две семядоли. Помимо этого они отличаются рядом других признаков (см. «Анатомию» и «Систематику»).

Первые стадии развития зародыша обеих групп протекают одинаково. Оплодотворённая яйцеклетка делится на две поперечной перегородкой, образуя двухклеточный п р е д з а р о д ы ш - п р о э м б р и о. Затем у двудольных из конечной клетки развивается зачаточный стебель, семядоля и почечка, из верхушечной — корешок и подвесок. Семядоли залагаются в виде двух симметричных боковых выростов. Между ними формируется п о ч е ч к а. Часть зародыша, обращённая к подвеску, образует к о р е ш о к.

При прорастании семени участок, находящийся между местом прикрепления семядолей и собственно корнем, так называемое п о д с е м я д о л ь н о е к о л е н о, вытягивается, вынося семядоли над поверхностью земли. Нижняя граница подсемядольного колена определяется местом появления пер-

вых боковых корешков и переходом анатомического строения корня в строение, типичное для стебля; это так называемая корневая шейка. Если подсемядольное колено остаётся коротким, семядоли остаются в кожуре семени под землёй. Корешок направляется в землю, становясь главным корнем взрослого растения. Почечка развивается в стебель с листьями (побег). У однодольных растений из конечной клетки предзародыша развивается зачаток стебля, корешок и единственная семядоля; из верхней его клетки образуется подвесок. Вскоре зародыш принимает несколько изогнутую форму; верхняя часть его разрастается в семядолю, а сбоку развиваются подсемядольное колено и верхушечная почечка (рис. 172).

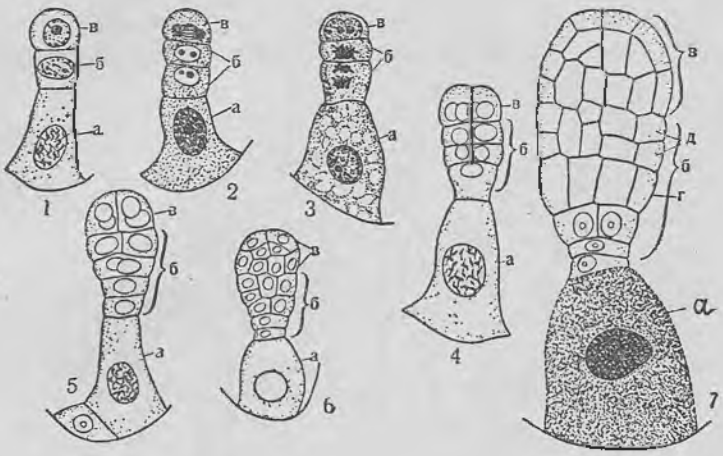


Рис. 172. (*1—7*). Развитие зародыша однодольного растения стрелолиста (*Sagittaria*):

Из трёх клеток предзародыша (*1*) развиваются соответствующие элементы (*а, б, в*). На рис. *7*: *г* — основание подсемядольного колена; *е* — начальные стадии образования семядоли; *д* — то же — почечки; *а* — подвесок.

При прорастании злаков семядоля остаётся внутри семени, тесно прилегая к эндосперму в виде так называемого щитка. Эта единственная семядоля служит для всасывания из эндосперма питательных веществ, необходимых для развития ростка (рис. 173). При этом клетки щитка сильно удлиняются и проникают в эндосперм. Корешок (главный корень) вскоре после углубления в землю отмирает и заменяется придаточными корнями.

У некоторых растений весь эндосперм расходуется формирующимся зародышем. У них отложение питательных веществ, необходимых на первых порах развития растения при прорастании семени, происходит обычно в семядолях. В этом случае (например, у фасоли, гороха) семядоли становятся мясистыми, толстыми и зародыш зажат между ними. Такие семена называют безбелковыми (у них нет «белка» — эндосперма). У других растений не весь эндосперм используется зародышем при его формировании, и остающаяся часть его расходуется при прорастании семени. Это будут белковые семена (у злаков).

Партеногенез, апогамия, апоспория. Иногда у растений не наблюдается процесса оплодотворения: зародыш развивается из неоплодотворённой яйцеклетки. Это девственное развитие зародыша называется партеногенезом (у *манжетки, одуванчика, ястребинки*).

Иногда зародыш развивается не из яйцеклетки, а из других элементов зародышевого мешка — из синергид, антипод. Явление это известно у *душистого лука* (*Allium odorum*), у *подорожника* (*Plantago lanceolata*). Иногда зародыш развивается из клеток нуцеллуса или интегумента.

У некоторых растений образуется несколько зародышей в одной семяпочке. Это явление называют полиэмбрионией (многозародышность). Полиэмбриония может иметь место вследствие различных причин: или в семяпочке возникает несколько зародышевых мешков, или в зародышевом мешке возникает несколько яйцеклеток. Иногда дополнительный зародыш развивается из неоплодотворённых синергид, антипод, из клеток нуцеллуса, интегумента.

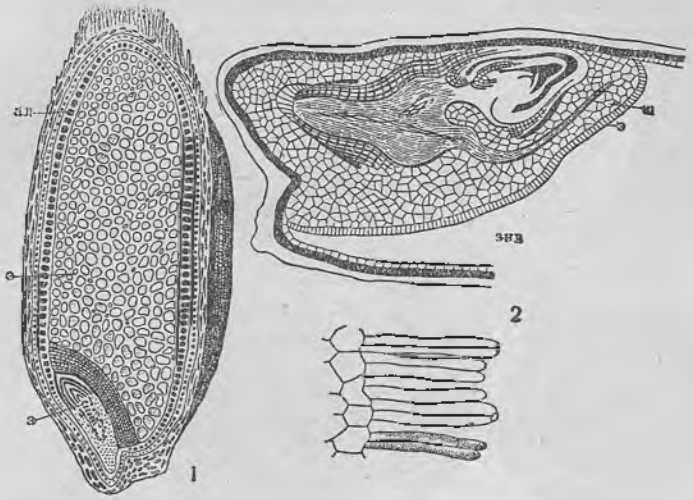


Рис. 173. Строение и прорастание семени злака (пшеницы):
1. Зерновка злака в продольном разрезе: *а* — зародыш; *э* — эндосперм; *ал* — алейроновый слой. 2. Разрез зародыша пшеницы: *щ* — щиток; *э* — периферический слой щитка, граничащий с эндоспермом; внизу — клетки этого слоя при большом увеличении.

Например, у *мандарина*, наряду с нормальным зародышем, развивающимся из яйцеклетки, образуется до 20 зародышей из клеток нуцеллуса. Несмотря на образование большого количества зародышей, полного развития достигает лишь один (редко 2, 3), заглушающий все остальные.

Плод

После оплодотворения, параллельно превращению семяпочек в семена, происходит разрастание завязи, которая превращается в плод. Плоды, образованные только завязью, называются настоящими плодами. Если в образовании плода принимают участие и другие части цветка (цветоложе, покровы цветка), то плод называют ложным. Если в цветке имеется один пестик, то соответственно образуется и один плод. При наличии в цветке нескольких (многих) пестиков образуется, соответственно, несколько плодиков. В целом плод называется тогда сборным. Иногда в плод превращается всё соцветие, вследствие тесного расположения в соцветии большого количества цветков. Такое плодоношение носит название соплодия.

Настоящие плоды. Стенки завязи при образовании плода сильно разрастаются и образуют стенку плода — околоплодник. В околоплоднике различают 3 слоя (снаружи внутрь): внеплодник, межплодник и внутриплодник. Характер и консистенция этих слоёв могут приобретать различные свойства, — они становятся мясистыми, сочными или, наоборот, сухими, кожистыми, деревянистыми; соответственно этому различают плоды сочные и сухие. Обыкновенно в плоде бывает столько же гнёзд, сколько их было в завязи, но нередко из многогнёздной завязи образуется одногнёздный плод — вследствие недоразвития некоторых гнёзд. Точно так же и число семян в плоде изменяется в процессе образования плода. Имевшееся в завязи большое число семяпочек, вследствие их

недоразвития, уменьшается и сводится иногда к одному семени. Например, у *липы* завязь 5-гнёздная, с 10 семяпочками, по 2 в каждом гнезде. Плод же одногнёздный (перегородки, разделяющие гнёзда, остаются в эмбриональном состоянии), односеменной (оплодотворяется одна семяпочка, остальные семяпочки не развиваются). То же самое имеет место и у *дуба*. Завязь у дуба 3-гнёздная с 6 семяпочками, а плод одногнёздный, с одним зрелым семенем (жолудь).



Рис. 174. Ягода:

1 — смородина, *2* — крыжовник, *3* — помидор, *4* — брусника. Ягодообразные плоды: *5* — арбуз, *6* — тыква, *7* — огурец. Костянка: *8* — вишня, *9* — слива, *10* — грецкий орех, *11* — черёмуха. Многосемянная костянка: *12* — боярышник.

Сочные плоды. (рис. 174). Я г о д а — многосеменной плод с сочным средним и внутренним слоем околоплодника. Наружный слой околоплодника кожистый. Примеры: *смородина, крыжовник, помидор* (томат), *виноград, брусника.*

Я г о д о о б р а з н ы е п л о д ы — такие, у которых внеплодник плотно прилегает к межплоднику (*тыква, огурец, дыня, арбуз*) или отделяется от него более или менее свободно (*лимон, апельсин*).

К о с т я н к а — плод с сочным (иногда малосочным к моменту созревания, как у *миндаля*) межплодником. Внутриплодник — твёрдый, деревянистый (так называемая к о с т о ч к а). Большинство костянок — одногнёздные плоды и несут одно семя, но иногда гнёзд и семян несколько. Односеменная костянка — у *вишни, сливы, абрикоса, миндаля, грецкого ореха*. У грецкого ореха имеется снаружи сочная зелёная мякоть, опадающая к моменту созревания. Собственно грецкий орех и есть косточка, внутри которой находится семя. Многосеменная костянка у *боярышника, крушины*. Многогнёздная костянка у *мушмулы*.

Сухие плоды. Сухие плоды делятся на р а с к р ы в а ю щ и е с я и н е р а с к р ы в а ю щ и е с я.

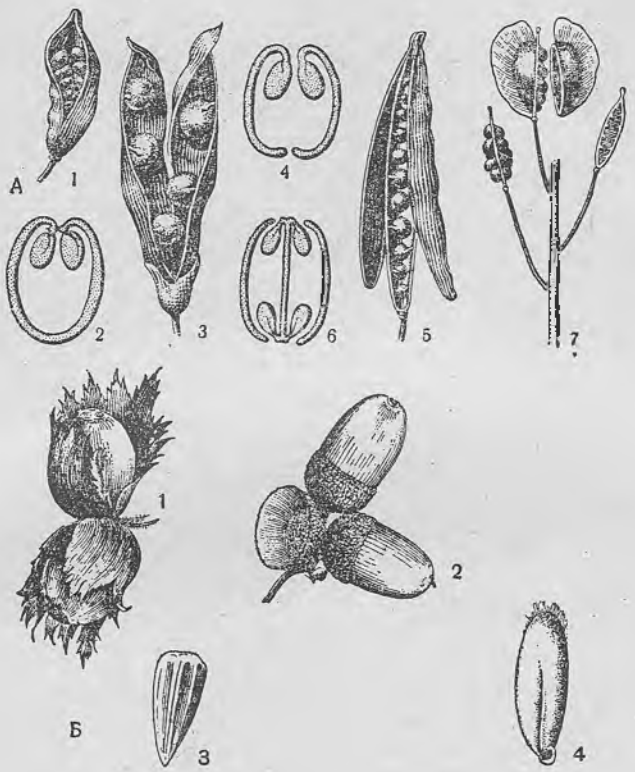


Рис. 175.

А. Сухие раскрывающиеся плоды: листовка (*1—2*); боб (*3 — 4*); стручок (*5 — 6*); стручочек (*7*). *Б*. Сухие, нераскрывающиеся плоды: *1* — орех; *2* — жолудь; *3* — семянка; *4* — зерновка.

1) Р а с к р ы в а ю щ и е с я с у х и е п л о д ы (рис. 175, *А*). Л и с т о в к а — многосеменной одногнёздный плод. Часто сидят они по нескольку в цветке и иногда срастаются между собой (у лютиковых — *купальницы, аконита, дельфиниума, калужницы, чернушки* и др.).

Б о б — одногнёздный, сухой плод, образован одним плодолистиком, обычно раскрывающийся по брюшному и спинному шву. Содержит обычно много семян. Бобы свойственны всем растениям из семейства бобовых — у *вики, гороха, бобов, фасоли, жёлтой акации* (*Caragana arborescens*) и др. У некоторых бобовых растений между семенами образуются ложные поперечные перегородки, разделяющие боб на отдельные членики. Такой боб называют ч л е н и с т ы м (*солодка* и др.). В общежитии боб часто неправильно называют стручком (рис. 175, *А, 3—4*).

Стручок — двухгнёздный многосеменной плод, образованный двумя плодолистиками (рис. 175, *А, 5—6*). Семена прикреплены к рамке продольной ложной перегородки, с обеих её сторон. Раскрывается двумя створками (*сурепица, левкой, сердечник* и др.). Различают ещё стручочек — стручок, у которого ширина равна $^1/_3$ его длины и больше (например, *пастушья сумка, ярутка* и др.) (рис. 175, *А, 7*). Иногда в стручочке развивается только одно семя — орешковидный стручок (например, *катран, свербига* и др.).

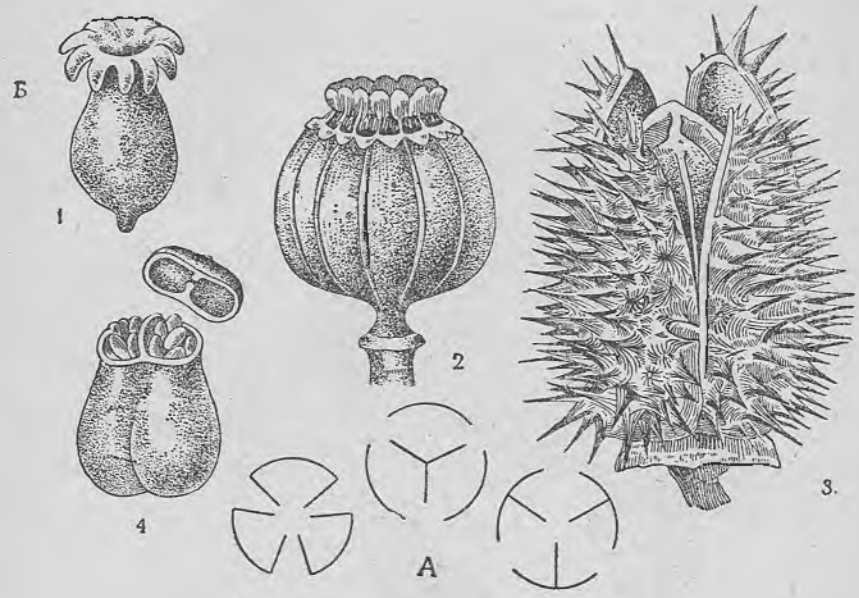


Рис. 176.

А. Схема поперечных разрезов, показывающая три формы раскрывания створками трёхгнёздной коробочки. *Б.* Коробочки вскрывающиеся: *1* — зубчиками (у примулы); *2* — дырочками (у мака); *3* —створками (у дурмана). *4* — крышечкой (у белены).

Коробочка образована из двух или нескольких плодолистиков, содержит много семян. Если края плодолистиков, загнутые внутрь, сходятся между собой в середине, то коробочка называется многогнёздной, если же края плодолистиков до средины не доходят,—одногнёздной. При раскрывании коробочка может растрескиваться по перегородкам или по гнёздам (плодолистики растрескиваются по средней жилке вдоль), или же перегородки остаются соединёнными, а створки отделяются от перегородок (рис. 176, *А*). Коробочки являются чрезвычайно распространённым типом плода и очень разнообразны. Описанные типы коробочки имеются у лилейных (*тюльпана, лилии, рябчика*) и др. Иногда коробочка вскрывается зубчиками на верхушке — у гвоздичных (*смолёвка*), и *примулы* (*Primula officinalis*) и др., или дырочками в верхней её части — например, у *мака*. У *белены* коробочка вскрывается сбрасыванием крышечки (тогда коробочку называют крыночкой) (рис. 176, *Б*).

2) Нераскрывающиеся сухие плоды (175, *Б*). Орех (орешек) — односеменной плод. Околоплодник сухой, твёрдый, деревянистый, не срастающийся с оболочкой семени (*лещина, жолудь*).

Зерновка — односеменной плод. Околоплодник срастается с оболочкой семени (злаки — *рожь, ячмень*). В общежитии неправильно называют зерновку злаков семенем.

Семянка — односеменной плод из двух плодолистиков с кожистым околоплодником, прилегающим к семени (но не срастающимся с ним). Обычно образуется при нижней завязи (подсолнечник).

Сухие плоды, распадающиеся при созревании продольно по гнёздам, называют дробными (рис. 177) (*зонтичные, губоцветные*); у последних плод распадается на 4 орешка.

Сборные, сложные плоды (рис. 178). Развиваются у растений, имеющих в цветке апокарпный гинецей. Каждый плодик, образованный обычно одним плодолистиком, самостоятелен. Отдельные плодики могут быть сочными или сухими. Примеры: 1) плод *малины, ежевики* состоит из отдельных костянок, собранных на общем цветоложе; 2) плод многих лютиковых состоит из отдельных семянок, собранных на общем цветоложе.

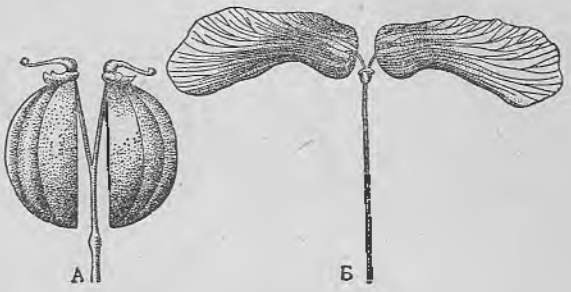


Рис. 177. Дробные плоды:
А — у зонтичного — цикуты (*Cicuta*); *Б*—у клёна (*Acer*).

Ложные плоды (рис. 179). Основную мясистую часть «плода» составляет разросшееся цветоложе (в просторечии называемое неверно ягодой). В мякоть цветоложа вкраплены или заключены отдельные плодики (семянки, орешки и т. д.). У *земляники, клубники*, у *розы, шиповника* плодики развиваются каждый из самостоятельной завязи апокарпного гинецея. У *яблока* (*яблони, груши, айва* и др.) околоплодник состоит из двух мясистых частей, сросшихся воедино: наружной части, образованной разросшимся цветоложем, и внутренней, образованной стенками завязи.

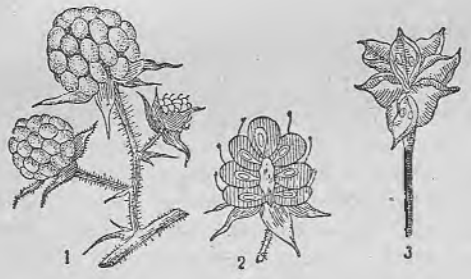


Рис. 178. Сборные (сложные) плоды:
1 — у ежевики; *2* — он же в продольном разрезе; *3* — у калужницы (*Caltha*) — растения из семейства лютиковых.

Соплодия представляют собой объединение плодов, возникающих из цветков одного и того же соцветия. Примеры:

У *тутового дерева, шелковицы* (*Morus*), так называемая тутовая ягода состоит из отдельных ложных плодиков, образованных (в мясистой их части) разросшимся околоцветником. В соцветии такие цветки тесно сближены, вследствие чего образуется по созревании плодиков соплодие (рис. 180).

У *смоковницы* соплодие состоит из мясистой оси соцветия, разросшегося наподобие груши. Внутри сидят отдельные плодики (каждый из них развился из одного цветка).

У *ананаса* (*Ananassa sativa*) ось соцветия становится мясистой. На ней расположены сидящие в виде колоса цветки, дающие каждый по плодику. Последние тесно сближены.

Партенокарпия. У многих растений плоды развиваются без оплодотворения. Они обычно не содержат семян или содержат «пустые» семена, без зародышей. Такие плоды называют партенокарпическими; они известны у многих культурных растений — у *винограда* (сорта с ягодами без косточек), у *тыкв, мандаринов, огурцов, бананов, ананасов* и др.

Распространение плодов и семян. На плодах и семенах до их полного созревания у многих растений развиваются различные защитные приспособления от поедания животными или от действия неблагоприятных внешних

условий. На плодах и семенах образуются различные выросты — шипы, колючки, щетинки, иглы. Такие же образования нередко развиваются на околоцветнике или на верхушечных листьях, окружающих соцветия. У *дурмана*, например, или у *конского каштана* развивается колючий околоплодник.

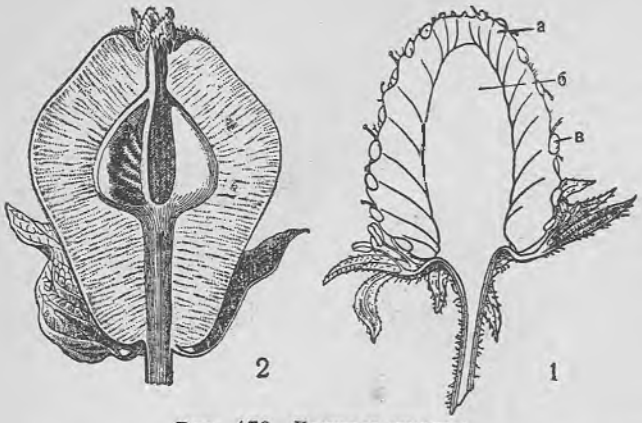


Рис. 179. Ложные плоды:
1. Земляника: *а* — кора; *б* — сердцевина разросшегося цветоложа; *в* — плодики, образовавшиеся из пестиков апокарпного гинецея. *2.* Айва (*Cydonia*).

Нередко в процессе созревания плоды и семена содержат вещества, придающие им острый, вяжущий, горький вкус, или содержат ядовитые начала. Ко времени созревания, наоборот, они становятся привлекательными по вкусу (*вишня, слива, грецкий орех, виноград* и т. д.). Защитой от сырости является способность многих растений к гигроскопическим движениям околоплодника. Например, у гвоздичных в сырую погоду и во время дождя лопнувшая на верхушке коробочка (зубчики) снова замыкает щели; в сухую же погоду зубчики отгибаются, и семена высеиваются наружу.

Распространение семян и плодов может осуществляться различными факторами.

Ветер как фактор распространения семян и плодов. Приспособления семян и плодов в этом отношении выражаются в развитии летучек, крыльев и других летательных аппаратов, в уменьшении веса семян и плодов (рис. 181).

Летучки. У одуванчика и многих других сложноцветных чашечка к моменту созревания плода, разрастаясь, образует волосистый хохолок, являющийся как бы маленьким парашютиком, дающим возможность плодику долго держаться в воздухе. Пушица (*Eriophorum vaginatum*), растущая у нас на болотах, развивает пучок волосков, образованных околоцветником у основания плодиков. У *тополя, ивы, осины* после вскрытия коробочки (плод) из неё вылетают семена, снабжённые пучками волосков. Волоски, развивающиеся на семенах *хлопчатника* (*Gossypium herbaceum*), — того же происхождения. Они используются для изготовления ваты и хлопчатобумажных тканей.

Крылья развиваются на плодах, например, *вяза, клёна* (плоды эти называются крылатками). У *липы* роль крыла выполняет прицветный лист.

У хвойных растений (сосна, ель) крылатыми являются семена. Для древесных пород, обладающих такими тяжёлыми крылатыми плодами и семенами, распространение ветром осуществляется главным образом зимой по снеговому покрову. Вполне понятно, что распространение семян и плодов ветром имеет особенно большое значение в открытых, безлесных местностях (степи, пустыни).

Интересно отметить наличие в степях и пустынях особого типа растений — так называемых «перекати-поле». По мере развития растения стебель его начинает усиленно ветвиться, и к моменту созревания семян растение представляет собой шар, отрывающийся от земли в области корневой шейки. Такие шары скачут от порывов ветра, ударяются о почву, перекатываются на

большие расстояния и иногда сбиваются ветром в большие кучи, в несколько метров в диаметре. Интересно отметить, что семена из их плодов высыпаются не сразу, для чего имеются соответствующие приспособления. Такую форму «перекати-поле» образуют в наших степях *степной качим* (*Gypsophila paniculata*) и многие другие растения.

Уменьшение веса семян и плодов. Семена многих растений становятся пылевидными, с ничтожным весом; например, у *грушанки* (*Moneses uniflora*) вес семени равен 0,004 *г*. У орхидеи наших лесов — *Goodyera repens* — семя весит 0,002 *г*. Естественно, что такие мелкие семена имеют очень упрощённое строение — состоят из группы клеток, представляющих неразвитый, ещё не расчленённый зародыш.

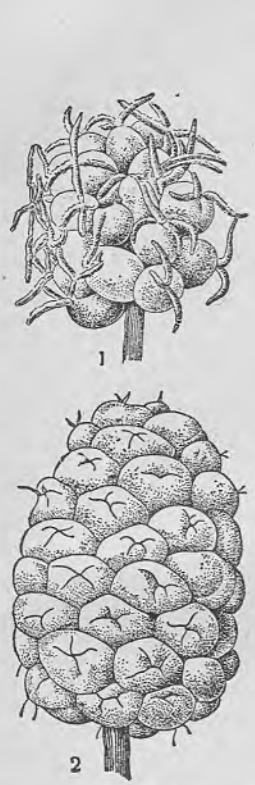


Рис. 180.
1 — женское соцветие; *2* — соплодие тутового дерева (шелковицы).

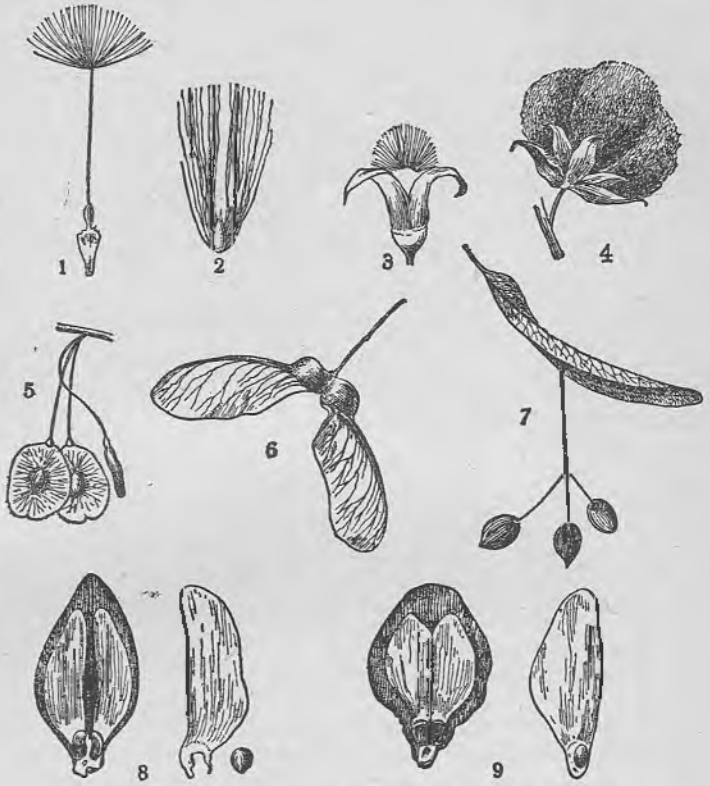


Рис. 181.
1 — летучка у одуванчика; *2* — летучка у пушицы; *3* — летучка у осины; *4* — волоски на семенах хлопчатника; *5* — крылатка вяза; *6* — крылатка клёна; *7* — крыло (прицветный лист) у липы; *8* — *9* — крылатые семена хвойных.

Вода как фактор распространения семян и плодов. Распространение семян и плодов водой имеет значение главным образом для водных и болотных растений. Семена сухопутных растений, попадая в воду, загнивают и теряют способность к прорастанию. Однако морские течения (например, Гольфстрим) переносят семена и плоды многих сухопутных растений. Плоды этих растений (например, кокосовых пальм) имеют разнообразные приспособления, защищающие семена от проникновения в них солёной морской воды, губительно действующей на зародыш. Весенние воды при разливе наших рек и речек несут большое количество плодов и семян, которые, оставаясь после разлива на пойме, обсеменяют огромные пространства заливных лугов. Приспособления к распространению водой выражаются у них

часто в образовании плавательных пузырей. Например, мешочек у *осок* (*Carex*) является прекрасным плавательным пузырём.

У *жёлтого ириса* (*Iris pseudacorus*), растущего по болотам и вдоль берегов рек, под жёсткой скорлупой семени развивается воздушная полость. Иногда на семенах или плодах развивается как бы плавательный пояс из пробковой ткани, что позволяет семени длительное время держаться на воде (*кирказон* — *Aristolochia clematitis*). У *солероса* (*Salicornia herbacea*), растущего по берегам озёр, заливным долинам рек в степях и полупустынях, плоды заключены в околоцветник, напоминающий лодку, хорошо плавающий на воде.

Животные как фактор распространения. Семена и плоды растений часто снабжены различными выростами — шипиками, волосками, крючочками, которыми они пристают к шерсти животных, а последние переносят их с места на место (рис. 182). Так, у плода *череды* — *Bidens tripartitus*, — из

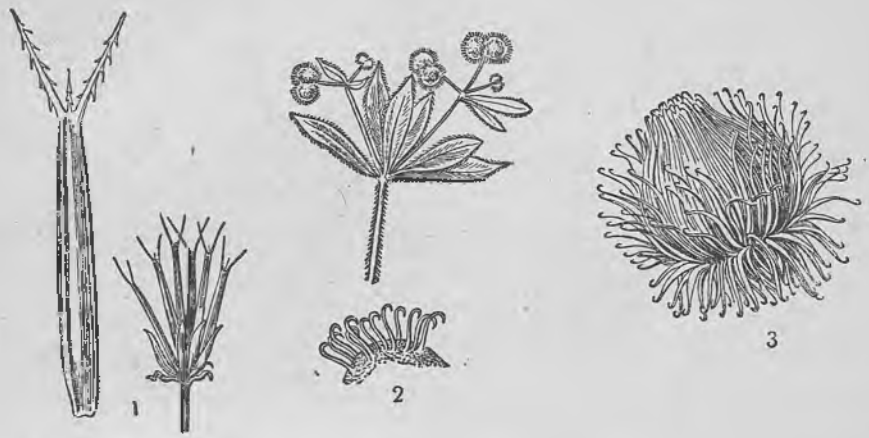


Рис. 182. Цепляющиеся семена и плоды:

1 — плодики череды (*Bidens*); *2* — прицепки на семенах подмаренника (*Galium Aparine*); *3* — соцветие лопуха.

семейства сложноцветных, чашечка превращена в два или три шипика, покрытые загнутыми назад зубчиками. При прохождении через заросль череды к одежде пристаёт огромное количество её семянок. Иногда так разносятся целые соплодия (*лопух*, *репейник*).

Прицепки развиваются у *липучки* (*Myosotis Lappula*) и *подмаренника* (*Galium Aparine*).

Семена или плоды часто имеют сочную оболочку и поедаются животными, особенно птицами (ягоды, костянки). Семена их защищены твёрдой частью околоплодника или семенной кожурой (как, например, у различных сложных плодов, у которых сочная часть принадлежит цветоложу и другим частям цветка) и поэтому при прохождении через пищеварительный тракт животных не теряют всхожести. Для некоторых растений прохождение через пищеварительный тракт даже значительно повышает процент всхожести семян, прорастающих после этого быстрее (например, *плавающий рдест* — *Potamogeton natans* и др.).

Часто семена и плоды, богатые питательными веществами, собираются животными в запас. Часть их остаётся несъеденными и прорастает (например, кедровые орешки — семена *сосны сибирской* — *Pinus sibirica*, собираемые белкой, плоды ореха *обыкновенной лещины* — *Corylus Avellana* и др.) Интересные приспособления имеются у семян и плодов наших лесных растений к распространению их муравьями (м и р м е к о х о р н ы е р а с т е н и я). Семена и плоды их имеют мясистый придаток, содержащий главным обра-

зом жировые вещества. Поедая эти придатки, муравьи попутно растаскивают семена. Семя же в этом случае защищено от поедания жёсткой скорлупой (например, у *лесной фиалки*, у *хохлатки* (*Corydalis*), *копытеня* (*Asarum*) и др.

Некоторые растения имеют самозарывающиеся плоды. У *ковыля* (*Stipa*), злака, характерного для степной флоры, плодики (зерновки) снабжены на верхушке длинной остью (рис. 183). Верхняя часть этой ости

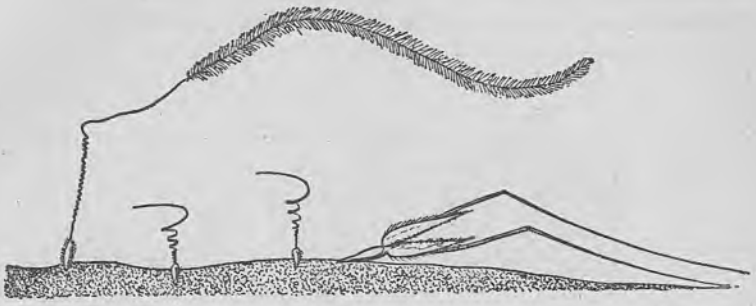


Рис. 183. Плоды ковыля.

отогнута и снабжена перистыми волосками. Ниже ость коленчато изогнута. Вертикальная часть скручена в виде спирали. Нижняя часть плода вытянута в остроконечие и снабжена пучком жёстких волосков, торчащих вверх. При распространении плодов ветром (перистая часть играет роль парашютика) зерновка падает на землю и нижним острым концом вонзается в землю; верхняя часть с перистыми волосками отпадает. Затем при смене влажной и сухой погоды спиралевидно закрученный участок ости изменяет своё положение. В сырую погоду ость в спиральной своей части раскручивается, и зерновка ввинчивается в землю. При наступлении сухой погоды ость скручивается, но плод из земли не выдёргивается, так как волоски, расположенные вокруг нижнего остроконечия, направленные вверх, мешают этому. Благодаря такому приспособлению зерновка ввинчивается глубоко в землю, где и происходит прорастание семени.

Некоторые растения имеют семена, активно выбрасываемые из плода по его созревании (рис. 184). Сюда относится, например, так называемая «*недотрога*» (*Impatiens noli tangere*). По созревании плода его створки при лёгком к ним прикосновении с силой разверзаются, и семена разбрасываются в стороны. Точно так же у *бешеного огурца* (*Ecballium elaterium*), растущего на Кавказе и в Средней Азии, зрелый плод при прикосновении к нему отрывается от плодоножки. Семена с силой выбрасываются из него вместе со слизистой жидкостью и, прилипая к телу животного, таким образом разносятся им.

Интересны приспособления к распространению у многих сорняков, плоды и семена которых созревают одновременно с культурными растениями. В этом случае они настолько сходны по размерам, форме, весу с семенами или плодами культурного растения, что отделить их при отвеивании и сортировке невозможно. Несомненно, что эта группа сорняков возникла в результате длительного приспособления растений к росту в культуре и (бессознательного) отбора человеком. Сюда относятся, например, сорняки льняных посевов, имеющие видовые названия «*linicola*», т. е. живущие среди льна, — *плевел льняной* (*Lolium linicola*), *рыжик льняной* (*Camelina linicola*), *гречишка льняная* (*Polygonum linicola*).

При рассмотрении различных сложных приспособлений у растений к рассеиванию их семян и плодов может показаться, что они способны завоёвы-

вать огромные территории. Это ещё более подчёркивается колоссальной продуктивностью растений в отношении семян. Например, одно растение *белены* (*Hyoscyamus niger*) образует до 10 тысяч семян, табака — до 360 тысяч. Если бы каждое семя их развилось и дало взрослое растение, то через 5 лет вся поверхность Земли была бы занята беленой. Однако этого не бывает. Распространению растений сильно препятствуют внешние условия. Прежде всего ограничивает их распространение климат. Растение, выросшее в одних климатических условиях, при переносе его в другие отмирает. Нет ни одного растения, которое развивалось бы под всеми широтами, хотя некоторые растения



Рис. 184. Плоды, разбрасывающие семена:
1 — бешеного огурца (*Ecballium elaterium*); *2* — герани (*Geranium palustre*); *3* — недотроги (*Impatiens*); *4* — фиалки (*Viola elatior*).

широко распространены (так называемые к о с м о п о л и т н ы е р а с т е н и я). Сюда относятся некоторые водные растения, как, например, *тростник* (*Phragmites communis*), *частуха* (*Alisma plantago*) и некоторые другие. Они встречаются на всех материках. Большие препятствия к расселению создают моря, океаны, высокие горы, для горных растений — низменности. Степные растения не могут проникнуть в леса, лесные останавливаются на границе степей. Огромное значение имеют и отношения с другими видами растений. При больших передвижениях масс людей (войны и т. д.) наблюдается появление растений, не свойственных данной местности. Они развиваются массами и в первые годы даже забивают местные растения. Через некоторое время они, правда, исчезают, так как, перенесённые в другую обстановку, оказываются менее жизнеспособными в сравнении с местными растениями и ими вытесняются. Однако некоторые растения с успехом развиваются на новых территориях. Например, из Европы в Америку были занесены *румянки* (*Echium vulgare*), *льнянка* (*Linaria*), которые сделались там злостными сорняками, вытеснив местные. В нашей флоре широко распространились некоторые американские растения, например, *Erigeron canadense* (*мелколепестник канадский*), ставший распространённым сорняком наших полей (подробнее смотри раздел «Экология»).

Семя

Строение семени. В семени находится зародыш растения. Он состоит из трёх частей: почечки, корешка и семядолей. Почечка — это зачаток будущих листьев и стебля, корешок — зачаток будущей корневой системы растения, а семядоли — это первые листья растения. Семядоли играют двоякую роль. Так, например, в семенах фасоли, гороха и многих других растений семядоли содержат запасы питательных веществ (белков, жиров или углеводов), которыми питается прорастающее семя. Семена типа гороха состоят из почечки, корешка, двух семядолей и покровов семени (кожура семени) (рис. 185). Другие семена, как, например, семена злаков, имеют одну очень маленькую семядолю, называемую щитком (рис. 186). Она уже не содержит запасных веществ, а служит при прорастании для снабжения зародыша питательными веществами из особой ткани, которая получила название эндосперма. Таким образом, у злаков семена состоят из зародыша, эндосперма и покровов семени.

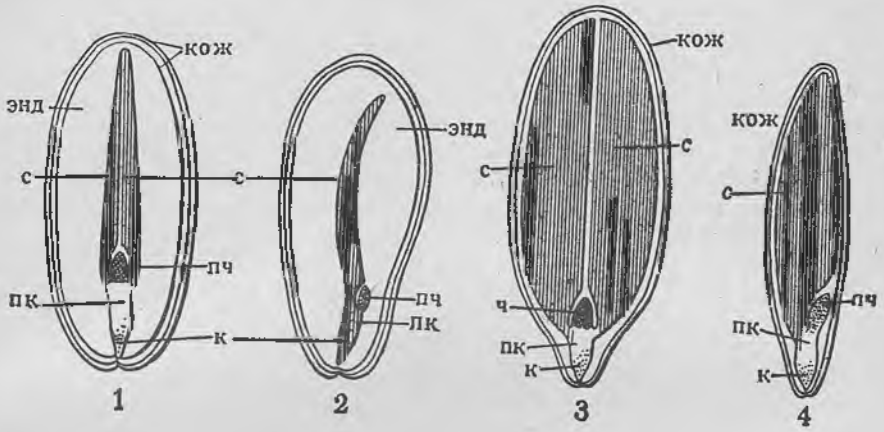


Рис. 185. Схема строения семян:

1 — 2 — белковые семена; *3 — 4* — безбелковые семена; *1 и 3* — семена с двумя семядолями; *2 и 4* — семена с одной семядолей. *Энд* — белок (эндосперм); *с* — семядоля; *пч* — почечка, *пк*—подсемядольное колено; *к* — корешок зародыша; *кож* — кожура семени.

Набухание и прорастание семян. Семена служат для размножения растений. Устройство семени (недифференцированные ткани, малое содержание воды) позволяет ему легко пережить неблагоприятное время года с тем, чтобы прорасти весной при подходящих для этого условиях. Попадая в благоприятные условия температуры и влажности, семя начинает набухать, т. е. протоплазма клеток семян впитывает в себя воду и увеличивается в объёме. При этом развивается значительная сила. Силой набухания семян пользуются, например, чтобы разъединить швы у черепа для изоляции отдельных костей при их изучении. Древние народы пользовались силой набухания коллоидов сухого дерева для расщепления камней при строительных работах. При набухании семян выделяется некоторое количество тепла. Затем семя начинает энергично дышать, так что если зерно лежит в это время кучей, то оно может легко нагреться. Сухие семена дышат очень слабо, но стоит хотя бы немного повысить в них содержание воды, чтобы началось интенсивное дыхание. При содержании воды в 33% (т. е. при полном набухании) дыхание в 10000 раз превышает дыхание воздушно-сухих семян, содержащих 13% воды.

Всхожесть семян. В связи с тем, что в семенах медленно идут биохимические процессы, многие из них сохраняют свою всхожесть в течение целого ряда лет. Следует, однако, оговориться, что многие растения очень быстро (в течение нескольких дней, а иногда даже часов) теряют свою всхожесть.

Очень быстро её теряют ивы и тополя. Несколько дольше, не больше года, сохраняет её берёза. Другие растения, как, например, тыквенные, длительно сохраняют свою всхожесть. Всё же у большинства растений всхожесть год от года падает, почему и не рекомендуется высевать семена, хранившиеся в течение нескольких лет.

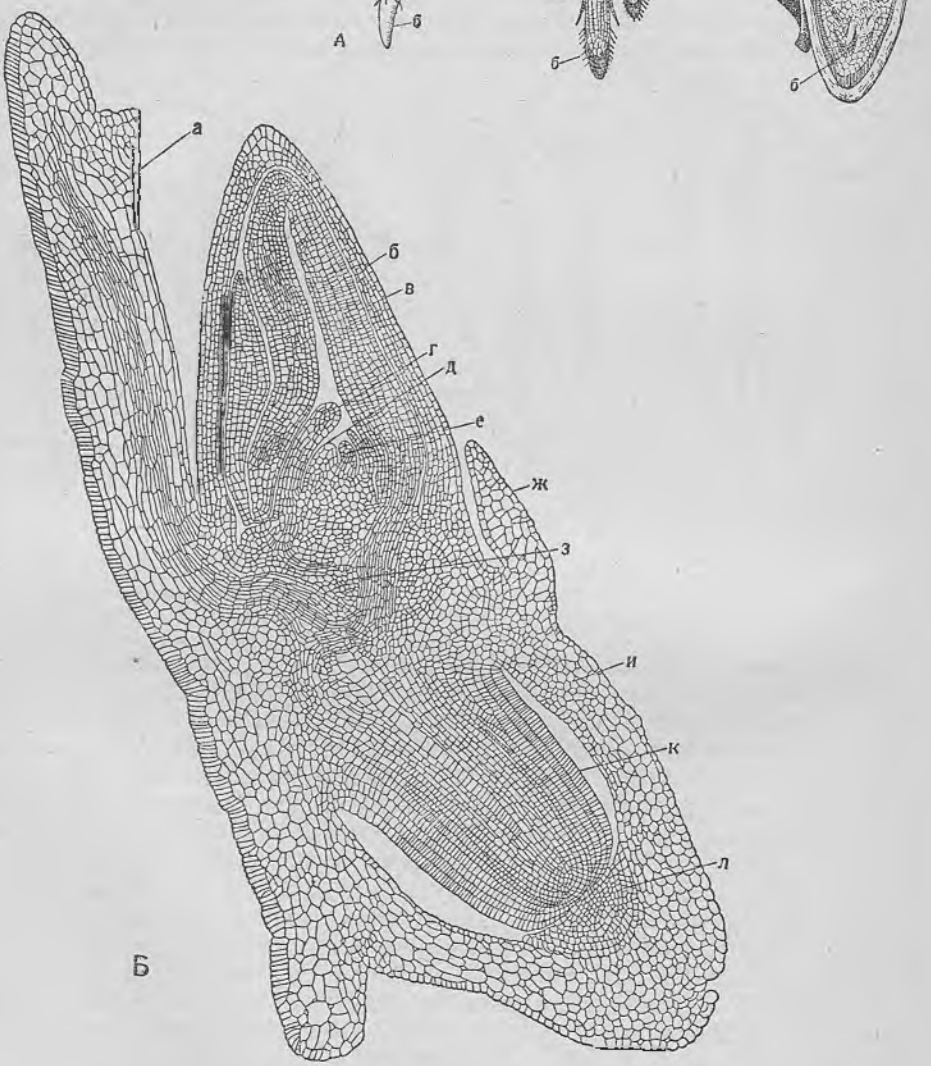


Рис. 186. Строение зерновки пшеницы и её прорастание.

А: *а* — почечка; *б* — корешки с корневыми чехликами; *в* — семядоля (щиток); *г* — эндосперм. *Б* — продольный разрез через зародыш семени пшеницы: *а* — щиток; *б* — колеоптиле; *в* — первый зародышевый лист; *г* — второй зародышевый лист; *д* — конус нарастания побега; *е* — третий зародышевый лист; *ж* — эпибласт; *з* — первое междоузлие; *и* — колеориза; *к* — главный корень; *л* — корневой чехлик.

Особенно долго сохраняют свою всхожесть семена, покрытые толстой оболочкой. Существует указание, что в торфе семена лотоса сохранили свою всхожесть в течение почти целого тысячелетия. Указания на возможность сохранения всхожести у семян пшеницы, пролежавшей несколько тысячелетий в гробницах египетских фараонов, основаны на ошибках. Пшеница сохраняет свою всхожесть не свыше десяти-пятнадцати лет.

При прорастании семени сначала прорастает корешок, а затем уже начинает прорастать и почечка. Злаки прорастают особым острым пёрышком—колеоптилем, который пробивает почву и защищает находящийся в нём первый лист. У многих двудольных при прорастании семени сквозь почву пробивается изогнутый в виде дуги стебель и лишь после того, как стебель выполз из почвы, расправляются и первые листья. Очень часто первыми за стеблем выносятся на поверхность семядоли, как это имеет место у фасоли или у подсолнечника. У гороха семядоли остаются в земле. Для того чтобы получить хорошие и сильные всходы, надо иметь для посева хорошие семена. Для посева всегда следует брать крупные, полноценные семена, вырастающие в более мощные и урожайные растения. Прежде всего следует отобрать весь лишний сор, а в производственных посевах подвергнуть зерна очистке на специальных зерноочистительных машинах. Семена не должны содержать примеси семян сорных растений и различных загрязнений. Повреждённые семена также не годятся для посева.

Определение процента всхожести семян. Перед посевом проверяется всхожесть семян. Для этого отбираются 100 семян и высеиваются в плоские чашки или тарелки с песком или фильтровальной бумагой. Затем семена ставятся в тёплое место при температуре в 20—25°С. Каждый день проверяется число проросших семян. Семена злаков выдерживаются 10 дней. Взошедшие за 10 дней семена и дают п р о ц е н т в с х о ж е с т и, т. е. отношение числа проросших семян к общему их числу. Э н е р г и я п р о р а с т а н и я определяется дружностью появления всходов. Чем скорее и в большем количестве взойдут семена в течение первых дней, тем больше у них энергия прорастания и тем жизнеспособнее такие семена.

Очень часто бывает, что собранные осенью семена плохо всходят весною, так как они были собраны при плохой погоде и не успели вполне созреть. Такие семена подвергаются обогреванию по способу, предложенному Т. Д. Лысенко, что даёт им возможность быстрее дозреть и стать всхожими. Дело в том, что у таких недозрелых семян оболочки не пропускают кислорода воздуха, и вполне жизнеспособное семя не может прорасти. Обогревание производится следующим образом. Семена выдерживаются в кучах при температуре в 15—20°С в течение десяти-пятнадцати дней. После этого они приобретают способность хорошо и быстро прорастать.

Мы уже говорили о том, что попадая в благоприятные условия, т. е. в условия подходящей температуры и влажности, семена начинают прорастать. При этом очень интенсивно идёт процесс дыхания, а семена сильно теряют в весе. Обычно молодой проросток, до того, как он позеленел, весит несколько меньше, чем семя, из которого он пророс. Семена дышат более интенсивно, чем взрослое растение. Последнее вполне понятно, так как при прорастании семян энергично идёт образование новых клеток и увеличивается количество протоплазмы. Иными словами, идёт интенсивное превращение веществ. Вещества запасные переходят в вещество протопласта. Интенсивно идёт в это время, благодаря работе ферментов, переход веществ из нерастворимой формы в растворимую (крахмала или гемицеллюлоз в сахар, белков в аминокислоты, жиров в глицерин и жирные кислоты). С другой стороны, в это время, ферменты интенсивно ведут и синтетическую деятельность, синтезируя отдельные вещества, входящие в состав протоплазмы. Всё же в процессе прорастания семян процессы распада веществ преобладают над их синтезом. Несколько другая картина обнаруживается при созревании семян.

В это время идут главным образом процессы синтеза и постепенное обезвоживание созревающего семени.

Послеуборочное дозревание. Созревшее семя обычно сразу же не может прорасти. В течение одного — двух месяцев, а у некоторых растений в течение пяти-шести месяцев в семенах идут процессы, в результате которых они приобретают способность прорастать. В этом явлении послеуборочного дозревания, или прохождения растением состояния покоя, кроется глубокий биологический смысл. Если бы все растения, особенно те, которые созревают уже к зиме, сразу бы прорастали, то они быстро бы погибали, попадая в виде нежных проростков в суровые осенние и зимние условия. Интересно, что семена растений, созревающих весной, очень часто обладают способностью быстро прорастать после созревания.

Скарификация семян. Многие семена предохраняются от преждевременного прорастания наличием покровов. Покровы семени затрудняют проникновение воды и воздуха и таким образом затрудняют взаимодействие семени с окружающей средой. Для того чтобы заставить семена ряда растений прорасти, их подвергают приёму скарификации, т. е. их покровы повреждаются битым стеклом или песком. Например, люцерна и некоторые другие травы дают около 40% твёрдых или каменных семян, которые не прорастают без скарификации. Однако ряд растений не прорастает и в благоприятных условиях, если у них не прошло состояние покоя. Особенно глубоким и длительным процессом послеуборочного дозревания отличаются семечковые (яблоня, груша) и косточковые породы (вишня, слива, абрикос и т. д.). Их, правда, можно прорастить даже и осенью, снявши с них оба покрова семени, но дальше рост их идёт ненормально. Многие из них погибают, а оставшиеся в живых проростки сильно отстают в росте от проростков семян, прошедших состояние покоя.

Стратификация семян. Для того чтобы успешнее прошло послеуборочное дозревание семян ценных плодовых и многих лесных пород, их подвергают процессу стратификации. Процесс стратификации, или пескования, заключается в том, что семена закладываются в ящик или бочку слоями, перемежающимися слоями влажного песка. На дно ящика кладут песок, затем накладывают слой семян, затем опять слой песка и т. д. Стратифицированные семена выдерживаются в течение нескольких месяцев при температуре 3—5°С. Такие семена, высеянные весной, быстро и дружно всходят.

ОСНОВНЫЕ ЖИЗНЕННЫЕ ФУНКЦИИ РАСТЕНИЙ

Обмен веществ

Обмен веществ как основа жизненных явлений. Обмен веществ является основой жизненного процесса. В живом организме непрерывно происходят процессы усвоения (ассимиляция) веществ из окружающей среды и переработка их в живое вещество организма и одновременно процессы распада веществ (диссимиляция). Процессы ассимиляции и диссимиляции в живом организме тесно сочетаются в единый сложный комплекс взаимодействия его с окружающей средой. Наш великий физиолог Сеченов указывал, что без окружающей среды существование организма даже не может и мыслиться. Среда и организм представляют единство, так как без условий существования, т. е. без определённой среды, организм не может существовать.

Всё же мы должны подчеркнуть отличие между организмом и внешней средой. Под внутренним Т. Д. Лысенко понимает то, что ассимилирует, а под внешним — то, что ассимилируется. Между тем и другим существует тесное взаимодействие. Всякое изменение условий существования организма резко на него влияет, заставляя организм изменять свою природу.

Изменение условий существования вызывает приспособленность к ним организма. Организм или к ним привыкает, или погибает. Организм, приспособившийся к новым условиям, уже имеет другую природу, т. е. имеет уже новые свойства, передающиеся по наследству.

Из изложенного вытекает огромное значение обмена в жизнедеятельности организма.

На огромную роль обмена веществ в жизни организмов указал Энгельс. Взгляды Энгельса на обмен были развиты в работах советских учёных И. В. Мичурина и Т. Д. Лысенко, создавших новое направление в науке — советский творческий дарвинизм.

Ферменты и их роль в организме. Одним из основных звеньев превращения веществ в организме является действие ферментов, с работой которых мы уже в значительной мере знакомы. Ферменты являются специализированными катализаторами, при помощи которых в растении осуществляются различные биохимические реакции.

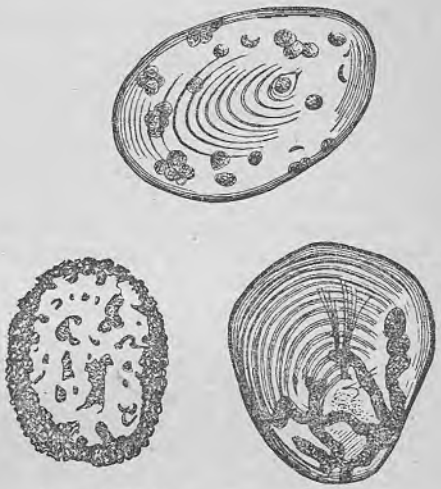


Рис. 187. Разъедание крахмальных зёрен амилазой.

Ферменты почти не тратятся в процессе превращения вещества, и сравнительно небольшие их количества могут вызвать превращение большого количества вещества. Ферменты вступают в соединение с субстратом и участвуют в самом процессе превращения вещества, но затем, в конце реакции, освобождаются. В настоящее время выяснена химическая природа некоторых ферментов.

До недавнего времени был распространён взгляд, что фермент сам не является белковым веществом, а связан с особым носителем, имеющим белковый характер. Сейчас всё более и более выясняется, что ферменты сами являются белковыми веществами. Различают две большие группы ферментов: 1) гидролазы и 2) десмолазы. К гидролазам относятся разобранные нами выше ферменты углеводов, жиров и белков, вызывающие гидролиз нерастворимых запасных веществ в растворимые. Таковы амилаза, инулаза, мальтаза, сахараза, липаза, протеаза и др. К десмолазам относятся энзимы, обусловливающие более сложные превращения, связанные с разрывом углеродной цепи. Таковы различные ферменты брожения и дыхания.

Принципиальную значимость имеет вопрос об обратимости ферментативного действия. Ещё в конце прошлого столетия было показано, что ферменты, вызывающие гидролиз, могут вызвать и обратный синтез вещества. Однако для этого весьма существенными являются условия, при которых идёт процесс. В созревающем зерне амилаза синтезирует крахмал из мальтозы, а в прорастающем, наоборот, вызывает гидролиз крахмала (рис. 187). Причину этого явления нельзя понять, если изучать работу ферментов в вытяжках из растения, в водных растворах, в пробирках. Обычно для изучения того или иного фермента берут материал, содержащий его в больших количествах, и приготовляют из него вытяжку. Например, для изучения амилазы берут солод (проросшие зёрна ячменя), для изучения сахаразы приготовляют вытяжки из дрожжей и т. д.

Действие ферментов в живой клетке. Естественно, что в водных растворах работа фермента идёт совсем в другой обстановке, чем в живой клетке растения среди коллоидальных веществ протопласта.

Акад. А. И. Опарин, изучая работу ферментов в живой клетке, пришёл к выводу о том, что один и тот же фермент ведет работу в сторону гидролиза или синтеза, в зависимости от своего состояния в клетке. Если фермент находится в растворённом виде, то его работа идёт в сторону гидролиза. Если же он адсорбирован на клеточных структурах, то работа его направляется в сторону синтеза. В зависимости от условий, которые создаются в клетке, фермент или адсорбируется (накапливается) на поверхности коллоидных частиц, или, наоборот, элюируется (выделяется). В живой клетке одновременно идут как процессы синтеза, так и процессы гидролиза, потому что большее или меньшее количество данного фермента находится в адсорбированном или свободном состоянии. Таким образом, в клетке наблюдается не только преобладание одного процесса над другим, — синтеза над гидролизом или наоборот, но и тот и другой процесс могут происходить одновременно.

В последнее время в работах сотрудников А. И. Опарина выяснилось, что далеко не всегда один и тот же фермент производит работу в сторону синтеза и гидролиза, а что эти процессы осуществляются разными ферментами. В этом случае фермент, ведущий гидролиз, не способен его производить, находясь в адсорбированном состоянии.

Таковы весьма важные результаты работ по изучению работы ферментов в живой клетке.

Влияние окружающих условий на ферменты. Очень важным вопросом является влияние окружающих условий на работу ферментов. Прежде всего надо отметить значительно бóльшую устойчивость ферментов по сравнению с протоплазмой к ряду факторов. Ферменты выносят нагревание до 80—90° С, и лишь после этого начинается их разрушение. Большинство изолированных из клетки ферментов даёт максимальное превращение вещества при 50—60°С. Большинство организмов при такой температуре, как мы уже знаем, гибнет. Помимо температуры, которая сильно влияет на работу ферментов, в растении очень большое значение имеет величина pH и степень оводнённости коллоидов плазмы. Большинство ферментов работает только при строго определённых величинах pH. Известно, что пепсин в желудочном соке у животных работает только при кислом pH = 2,0, а трипсин, выделяемый поджелудочной железой, при pH = 8—9. Следует отметить, что в организмах обычно не наблюдается особенно резких сдвигов pH. При изучении влияния pH на организм мы уже отмечали значительную буферность внутренней среды организмов в отношении сдвигов pH. Актуальная кислотность крови, например, почти не меняется при разбавлении, благодаря наличию буферной системы фосфатов. Иначе pH крови должна была бы сильно изменяться уже после нескольких выпитых стаканов воды.

Такова краткая характеристика ферментов, играющих огромную роль в превращении веществ в растении.

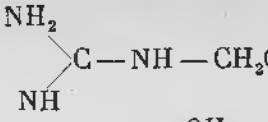
Превращение углеводов. Источником образования углеводов является процесс фотосинтеза. В процессе фотосинтеза возникают крахмал и сахар. Возникший в процессе фотосинтеза ассимиляционный крахмал под влиянием амилазы расщепляется до мальтозы и затем ферментом мальтазой до глюкозы, которая оттекает по ситовидным трубкам в другие части и органы растений, где идёт новообразование частей или где этот сахар может превратиться в запасной крахмал характерной для растения формы. Однако, по пути он иногда временно откладывается в виде *транзиторного крахмала* в паренхиме клеток, окружающих ситовидные трубки. Всё разнообразие углеводов зависит от процесса фотосинтеза. Не исключена возможность, что в процессе фотосинтеза образуются неодинаковые углеводы, но всё же основными являются глюкоза и крахмал. В растениях может происходить и непосредственное образование сахарозы из крахмала. Как протекает эта реакция, мы пока ещё не знаем.

Из первичных продуктов фотосинтеза образуются такие вещества, как целлюлоза, инулин и др. Жиры образуются не непосредственно в фотосинтезе, а из углеводов, именно — из сахаров. В настоящее время установлено, что глицерин может быть образован из сахара. Последнее было показано при изучении спиртового брожения. Кроме того, при том же брожении происходит образование уксусного альдегида. В растениях обнаружен фермент, могущий связывать молекулы альдегидов, так как это необходимо для построения жирных кислот. Мы уже знаем, что жиры состоят из глицерина и жирных кислот. Таким образом, вполне ясна возможность построения жиров в растении из сахара.

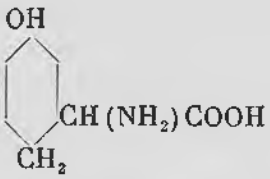
Так, например, С. Л. Иванов наблюдал, что снятая весной кора дерева содержала 0,004% глюкозы и 3,4% масла. Через шесть дней, при комнатной температуре, содержание глюкозы увеличилось до 1,64%, а содержание жира упало до 2%. Таким образом, в растении сахар легко переходит в масло, и обратно.

Превращение белковых веществ. Белковые вещества, как мы уже отмечали, возникают в зелёном листе как результат взаимодействия углеводов и минеральных форм азота, в частности восстановленных до группы NH_2 нитратов. Мы уже отмечали, что процесс восстановления нитратов может идти или за счёт энергии дыхания, или за счёт фотохимической реакции. Есть данные, говорящие о том, что в результате фотосинтеза белки могут образовываться за счёт взаимодействия углеводов и группы NH_2. Из углеводов и минерального азота в зелёном листе образуются различные аминокислоты, слагающие в дальнейшем белки. У всех аминокислот аминогруппа и кислотная группа стоят рядом, а различие наблюдается в остальном скелете.

Общая формула аминокислот $R—CH(NH_2)—COOH$. Остаток R может быть либо водородным атомом, либо углеродной цепью разнообразного строения. Аминокислоты амфотерны. Из аминокислот упомянем следующие: 1) цистин, содержащий серу: $COOH—CH(NH_2)\ CH_2S.S.\ CH_2CH(NH_2)COOH$; 2) аспарагиновая кислота — $COOH—CH_2\ (NH_2)\ COOH$; 3) d—аргинин



4) l—тирозин



Аминокислоты могут образовывать самые разнообразные комбинации друг с другом, в результате чего и получается огромное разнообразие белковых веществ. Аминокислоты могут подвергаться процессу дезаминирования, т. е. под влиянием ферментов дезаминаз у них происходит отщепление аммиака:

$$R—CH(NH_2)COOH + H_2O = RCH_2OH + NH_3 + CO_2$$

Образовавшиеся белковые вещества подвергаются превращениям в теле растения. В отличие от животных растение очень бережно относится к азоту, не теряя его, в то время как животный организм всё время выводит азот из своего тела в виде мочевины и отчасти мочевой кислоты. При перемещении белков из листьев они обычно разлагаются до аминокислот, которые в этом случае будут аминокислотами вторичного характера. Образовавшиеся при фотосинтезе аминокислоты и белки будут первичными.

При прорастании семян происходит гидролиз белков и отчасти их новообразование. Так, например (по Прянишникову), запасные белки всё время уменьшаются, распадаясь до своих кристаллических звеньев, а затем наступает увеличение белков.

Фасоль

Белковый азот в *мг*

Семена	7-дневные проростки	21-дневные проростки	28-дневные проростки
82,7	52,6	73,6	70,8

При прорастании семян происходит расщепление запасных белков, а количество конституционных неперевариваемых белков не только не уменьшается, а всё время увеличивается.

Пшеница

(по данным В. Залесского)

	Семена	6-дневные проростки	9-дневные проростки
Переваримый азот	61,9	48,8	—
Неперевариимый азот	5,0	9,0	12,1

В луковицах обыкновенного лука запасной азотистый материал содержится в виде аминокислот. При прорастании луковиц в них сразу же наблюдается энергичный синтез белков.

Роль аспарагина в растении. При восстановлении нитратов, а также при дезаминировании аминокислот в растениях может накопляться аммиак, который ядовит для большинства растений. Оказывается, что растения решили эту проблему таким образом, что аммиак откладывается в запас в форме а с п а р а г и н а, или г л ю т а м и н а (гвоздичные растения), или, наконец, в форме м о ч е в и н ы (у низших растений — грибов).

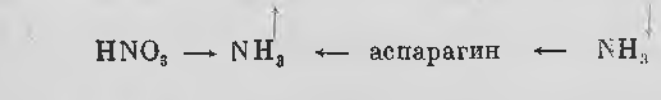
$$CONH_2CH_2CH(NH_2)COOH$$
(аспарагин)

$$CONH_2CH_2CH_2CH(NH_2)COOH$$
(глютамин)

$$CO\begin{matrix}NH_2\\ \\ NH_2\end{matrix}$$
(мочевина)

Д. Н. Прянишникову удалось выяснить, что аспарагин или синтезируется при вторичном распаде белков, или непосредственно из аммиака и углеводов. Н. Н. Иванов показал прямой синтез мочевины из углеводов и аммиака у грибов.

Подводя итоги, можно отметить два типа синтеза белков: п е р в и ч н ы й и в т о р и ч н ы й. В обоих этих синтезах аммиак играет выдающуюся роль, что и дало возможность Д. Н. Прянишникову сказать что аммиак есть альфа и омега (первая и последняя буква греческого алфавита) превращения белков в растениях. При первичном синтезе из аммиака и углеводов строится белок. При распаде белка образуются аминокислоты, которые могут отщепить аммиак, связывающийся в аспарагин. При вторичном синтезе белков происходит отщепление аммиака от аспарагина и постройка аминокислот из углеводов и аммиака. Скелет аспарагина на образование аминокислот не идёт. Все эти представления можно объединить в следующую схему Прянишникова.



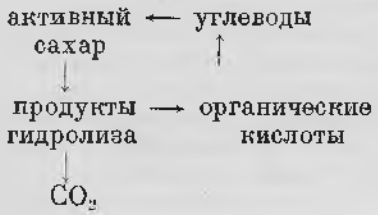
Так совершается процесс образования, распада и превращения белковых веществ в растениях.

Органические кислоты. В растительных организмах значительную роль играют органические кислоты. В клеточном соке ряда растений, а также в созревающих сочных плодах содержится значительное количество органических кислот. В растениях встречаются муравьиная кислота, уксусная, масляная, молочная, щавелевая, янтарная, яблочная, винная и лимонная.

Какова же роль этих веществ в растении? Как они образуются? Образование органических кислот является одной из самых трудных глав растительной биохимии.

Всего вероятнее, что кислоты возникают в результате процесса распада сахаров тем же самым путём, каким идёт превращение сахаров при брожении и дыхании.

Повидимому, возможен и обратный синтез углеводов из органических кислот.



В предложенной схеме углеводы подвергаются процессу перехода сахара в активную форму. Этот переход совершается в результате образования фосфорных эфиров сахара под влиянием фермента фосфорилазы в присутствии фосфорной кислоты. Затем идёт распад сахара и, из продуктов распада синтезируются органические кислоты.

Роль их в растении многообразна. Они поддерживают у ряда растений величину pH на определённом уровне, связывают избыток катионов в растениях при засолении почвы, наконец, могут играть ещё и биологическую роль, защищая растение от поедания тем или иным вредителем.

Алкалоиды и эфирные масла. Гораздо менее определённы функции таких веществ, как алкалоиды, глюкозиды и др. Целый ряд растений содержит большие количества алкалоидов, глюкозидов и эфирных масел. Очень многие из этих растений играют большую роль, как лекарственные или парфюмерные растения. Из мака, например, добывают алкалоид морфий — усыпляющее и болеутоляющее средство, из белладонны добывается алкалоид атропин.

Эфиромасличные растения дают эфирные масла. Некоторые из них находят применение в медицине, другие в парфюмерной промышленности. Из лепестков казанлыкской розы добывают путём перегонки с парами воды розовое масло, из лавандулы — лавандное масло. Большую ценность представляет гераниевое масло, заменяющее розовое. К эфиромасличным растениям относятся также мята, кориандр, иссоп и другие растения. Для самих растений эфирные масла могут представлять сильные защитные средства от вредителей. Последнее их свойство сравнительно недавно стало использоваться в научной медицине, но в течение столетий использовалось в народной медицине. Советский учёный Токин назвал вещества растений (главным образом эфирные масла), действующие на бактерии ядовитым образом, фитонцидами.

Фитонциды могут выделяться растением в газообразном, а также и в растворённом в воде виде. Особенно богат фитонцидами чеснок, значительное их количество содержат лук, тысячелистник, подорожник и другие растения. Фитонциды действуют обычно только в течение небольшого промежутка времени после их выделения из растений, повидимому, потому, что откры-

тые цепи этих соединений замыкаются в кольца и теряют свою активность. Свежевыделенные фитонциды убивают инфузорий в течение двух-трёх минут.

Витамины. Очень важным для питания человека и животных является снабжение его, помимо белков, жиров и углеводов, ещё **витаминами**. Открытые в 1912 г. неизвестные до того времени витамины показали, что животный организм не в состоянии их синтезировать сам и должен заимствовать их от растений.

В животном организме они играют несколько другую роль, чем в растении. Отсутствие витамина А в пище приводит к заболеванию глаз. Недостаток витамина В вызывает заболевание нервной системы, известное под названием бери-бери. Недостаток витамина С вызывает цынгу. Лечение всех этих болезней может быть вполне успешным, если вводить в питательный рацион витамины. Их много содержат свежие овощи, клюква, кислая капуста, лук, чеснок, шиповник, смородина. Витамином А богаты морковь, помидоры и другие культуры.

Таким образом, выращивая растения, богатые витаминами, и применяя их, особенно в зимнее время, можно построить рациональное питание, обеспечивающее здоровье человека.

Витамин А в растениях существует в виде каротина (провитамина А). Каротин встречается в зелёных пластидах. Каротин, так же как и фитол, входящий в молекулу хлорофилла, сложен из молекул изопрена. Весьма вероятно, что каротин и представляет собой известный резерв для образования фитола в зелёной пластиде.

Витамин B_1, или тиамин, является дополнительным фактором роста. Без этого витамина рост растения задерживается. Растения, почему-либо утратившие способность синтезировать это вещество, должны заимствовать его от других растений, что и ведёт нередко к случаям симбиоза. Витамин B_2 связан с дыханием растения.

Витамин С, или аскорбиновая кислота, играет роль в окислительно-восстановительных реакциях растения.

Особенно богаты витамином С плоды шиповника и красного перца. Содержание витамина С в разных растениях видно из приведённой ниже таблицы.

Содержание витамина С (аскорбиновой кислоты) в плодах и овощах
(в процентах на сырой вес)

Плоды шиповника около . .	0,5	Зелёный горошек	0,05
» красного перца . . .	0,2	Капуста	0,05
» лимона	0,025	Шпинат	0,03
» земляники	0,05	Картофель	0,012
» вишни	0,002		

Дыхание и брожение

Дыхание растений. Представляя собой одну из сторон обмена, а именно процесс диссимиляции или распада, дыхание играет огромную роль в жизни растения, так как оно является источником энергии для всех протекающих в организме биохимических процессов.

Образованная в процессе дыхания химическая энергия претерпевает различные превращения, обусловливая протекание ряда процессов, связанных с превращением веществ, ростом и движением растения. Часть её выделяется в виде тепловой энергии (рис. 188). Интересно, что в молодом возрасте растения, когда особенно интенсивно идут процессы синтеза конституционных веществ плазмы, выделение тепловой энергии происходит в значительно меньшем количестве, чем во взрослых растениях. Последнее хорошо видно из приводимой ниже таблицы.

Выделение энергии в виде тепла у прорастающей пшеницы

День прорастания семян пшеницы	Энергия дыхания, вычисленная по выделившейся CO_2 на 1 *кг* при 25° (в *кал*)	Энергия, фактически выделенная в виде тепла на 1 *кг* при 25° (в *кал*)
2-й	2135	363
3-й	3802	540
4-й	6277	2938
5-й	6886	3216
6-й	8837	4341

Если на 2-й день в виде тепла выделяется 12% энергии, то уже на 6-й день её выделяется почти 50%.

Следует подчеркнуть недопустимость механистических схем, говорящих о сходстве между горением органических тел и дыханием, а также между дыханием и работой паровоза, к которому очень часто прибегали авторы популярных брошюр. Дыхание есть прежде всего ф и з и о л о г и ч е с к и й, а не просто химический процесс. Кроме того, эта аналогия неверна и по тем изменениям, которые претерпевает энергия в том и другом случае. При дыхании химическая энергия окисления тратится на превращение веществ, рост и движение растения, и только часть её выделяется в виде тепла, не используемого растением. В топке паровоза химическая энергия окисления переходит в тепловую энергию, а уже последняя производит механическую работу.

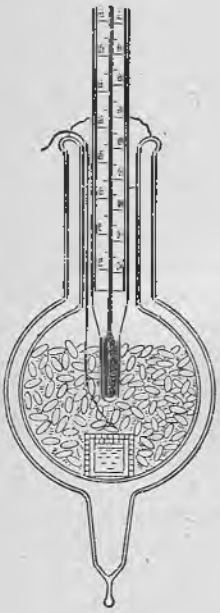


Рис. 188. Выделение тепла при дыхании семян.

Основное уравнение дыхания обратно процессу фотосинтеза: $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 = 6CO_2 + 6H_2O + 674$ *кал*. Окисляясь кислородом воздуха, органическое вещество, в данном случае сахар, превращается в углекислый газ и воду. Калорийность процесса равняется 674 *кал*. Однако эта суммарная формула говорит лишь о начальных и конечных звеньях процесса превращения молекулы сахара при дыхании. Окисляясь, энергетический материал проходит ряд ступеней, которые лишь постепенно приводят его к таким простым веществам, как углекислота и вода.

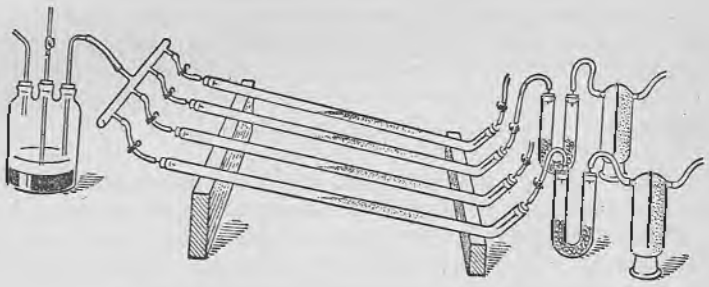


Рис. 189. Прибор Петтенкофера для определения дыхания.

Прежде чем остановиться на этом вопросе подробнее, обратимся к методам изучения дыхания. Так же как и методы изучения фотосинтеза, методы изучения дыхания могут быть направлены на изучение потери сухого веса, или на количество выделенной углекислоты, или поглощённого кислорода. В ряде случаев приходится учитывать и поглощённый кислород, и выделенную углекислоту, например, при изучении дыхательного коэфициента, т. е. отношения $\frac{CO_2}{O_2}$.

С потерей веса растением при дыхании мы уже знакомы по методу половинок. Для учёта выделения углекислого газа при дыхании пользуются трубками Петтенкофера (рис. 189). В этом приборе сквозь длинные стеклянные

трубки с баритом просасывается воздух, проходящий сквозь них небольшими пузырьками. Воздух предварительно проходит через специальные поглотители с едкой щёлочью, поглощающие углекислый газ, и затем уже через приёмник с дышащими семенами или другими объектами исследования. Путём титрования барита устанавливают количество углекислоты, выделившееся в опыте.

Существует ещё целый ряд методов определения дыхания и дыхательного коэфициента.

Величина дыхательного коэфициента в зависимости от дыхательного материала. В качестве дыхательного материала растение использует различные вещества, а именно сахар, жиры и органические кислоты. В зависимости от того, какой материал использовался растением при дыхании, изменяется и величина дыхательного коэфициента. Если взять для опыта крахмалистые семена, то у них отношение $\frac{CO_2}{O_2}$ будет равняться единице, так как из приведённой выше формулы дыхания видно, что отношение $\frac{CO_2}{O_2} = \frac{6}{6} = 1$.

При дыхании маслянистых семян (подсолнечник, конопля и др.) дыхательный коэфициент будет уже меньше единицы, так как жиры в своём составе содержат меньше кислорода и его пойдёт значительно больше при их окислении. Поэтому жиры и являются более калорийными по сравнению с углеводами.

$$\underset{\text{стеариновая кислота}}{C_{18}H_{36}O_2} + 26O_2 = 18CO_2 + 18H_2O;\ \frac{CO_2}{O_2} = \frac{18}{26} = 0{,}69$$

Наконец, если в качестве дыхательного материала используется более окисленное, чем углеводы, соединение, как, например, органические кислоты, то величина дыхательного коэфициента всегда будет выше единицы. Органические кислоты являются источником дыхания у ряда грибов.

$$\underset{\text{щавелевая кислота}}{2COOH \cdot COOH} + O_2 = 4CO_2 + 2H_2O$$

$$\frac{CO_2}{O_2} = \frac{4}{1} = 4$$

Интенсивность дыхания. Интенсивность дыхания неодинакова у различных организмов и меняется с возрастом растения. Очень большой энергией дыхания отличаются низшие организмы — бактерии — и особенно плесневые грибы. Последнее хорошо видно из приведённой ниже таблицы.

Интенсивность дыхания у различных организмов

Растение	Количество CO_2 в куб. см, выделенного за 24 часа
Почки сирени при 15°	35,0
Почки липы	66,0
Прорастающие семена мака при 16°	122,0
Плесень *Aspergillus niger*, 3-дневная культура, при 34	682,0
Плесень *Aspergillus niger*, 2-дневная культура, при 34°	1800,0

Интенсивность дыхания не является постоянной, так как этот процесс тесно связан с изменением окружающих условий (света, температуры, концентрации кислорода и др.).

Влияние внешних условий на дыхание. Особенно сильное влияние на дыхание оказывает температура. С повышением температуры величина дыхания повышается, а с её понижением заметно падает. Однако зависимость между влиянием температуры и других условий среды более сложна, чем это кажется с первого взгляда. Дело в том, что интенсивность дыхания в первую

очередь регулируется наличием достаточного количества дыхательного материала, и притом в растворимой форме. Это ещё давно было показано Бородиным (1878).

Изменения температуры и света будут резко влиять на процесс фотосинтеза, растворение и превращение запасных веществ. Поэтому при изучении влияния внешних условий на процесс дыхания надо учитывать, что эти внешние условия тесно сочетаются и становятся внутренними условиями, что и создаёт более сложную картину влияния внешних условий на дыхание. К этому присоединяется ещё и оводнённость коллоидов плазмы, которая тоже может сказываться на интенсивности дыхания. Всё же как общую закономерность мы можем отметить повышение интенсивности дыхания с повышением температуры и света. Влияние света на низшие, и в частности на лишённые хлорофилла грибные и бактериальные организмы обычно отрицательно.

Мы уже отмечали, что потеря в весе при дыхании может повести к нежелательным потерям вещества. Так как с повышением температуры интенсивность дыхания возрастает, а фотосинтез обычно при некотором перегреве растения падает, то естественно, что в условиях повышенных температур углеродный баланс у растений может складываться очень неблагоприятно. Длительная потеря сухого вещества при дыхании, без достаточной компенсации её фотосинтезом, может повести к повреждению растения или даже его гибели от истощения. Потеряв свои углеводные запасы, растение начинает уже затрачивать конституционные вещества своей протоплазмы, т. е. в нём начинается явно патологический процесс, получивший название *белкового дыхания*. Таким образом, расходование сухого вещества в процессе жизнедеятельности растения может превышать его накопление, но на сравнительно непродолжительное время. Длительный перевес расхода вещества над его прибылью приводит к истощению растения и снижению его урожая.

Одним из основных условий для дыхания растений является наличие кислорода воздуха. Обычно это условие не вызывает затруднения, так как кислород всегда имеется в атмосфере в количестве 21%. Однако не надо забывать, что помимо надземных органов — стеблей и листьев — растение имеет ещё и подземные части, а именно корни и корневища. В почвенном воздухе имеются значительные количества кислорода. Однако дело обстоит так только в почвах с хорошей комковатой структурой. В бесструктурных и особенно заболоченных почвах положение уже резко меняется. Здесь корневая система растения уже может ощущать недостаток кислорода. Эволюция болотных растений шла по линии приспособления к уменьшенному количеству кислорода. Тем не менее, как известно, большинство болотных и водных растений имеют значительные запасы воздуха внутри своего тела в виде широких межклетников, аэренхимы, дыхательных корней и других приспособлений.

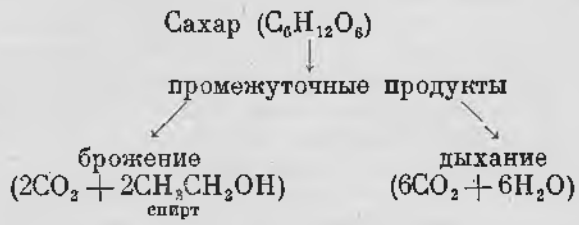
Культурное растение особенно чувствительно к недостатку кислорода. Мы уже знаем, что недостаток кислорода ведёт к уменьшению интенсивности дыхания и стало быть — к уменьшению поступления минеральных элементов в растение. Всё это сказывается на росте и развитии растения и влечёт за собой снижение урожая. Травопольная система земледелия даёт в руки сельского хозяйства возможность обеспечить хорошую структуру почвы, а стало быть и необходимые условия аэрации.

Анаэробное дыхание. Если высшее растение лишить кислорода, то интенсивность распада вещества в нём падает. Вскоре распад пойдёт уже ненормально, и в тканях растения будет накопляться спирт, действующий ядовито на протопласт растительной клетки. За счёт этого *анаэробного дыхания* растение может некоторое время поддержать своё существование, но затем быстро отравляется спиртом и погибает.

Набоких в своё время очень хорошо показал ядовитое действие спирта при анаэробном дыхании. Он ставил в анаэробные условия прорастающие семена. Семена довольно быстро при этом погибали. Но когда в анаэробных же условиях он держал семена в проточной воде, которая вымывала и уносила образующийся спирт, то семена не отмирали в течение значительно более длительного промежутка времени.

Образование спирта при анаэробном дыхании говорит о близости процесса дыхания и процесса спиртового брожения у дрожжей. На это обстоятельство давно уже обратили внимание и считали, что спиртовое брожение есть первый этап дыхания. Сначала идёт спиртовое брожение, а затем уже за ним следует окисление спирта кислородом воздуха. Это неверное утверждение было опровергнуто С. П. Костычевым, который показал, что накопившийся в таких растениях спирт не может окисляться высшим растением, и дал другую схему связи дыхания и спиртового брожения.

Генетическая связь дыхания и брожения. По Костычеву, дыхание и брожение начинается одними и теми же процессами распада сахара. Затем, однако, они расходятся. При брожении процесс идёт в сторону образования спирта, а при дыхании — в сторону образования углекислого газа и воды. Последнее можно изобразить в виде следующей схемы:



Из приведённой схемы видна вся сложность процесса дыхания. По взглядам А. Н. Баха и В. И. Палладина, дыхание является весьма сложным окислительно-восстановительным процессом. Распад сахара и перенос кислорода обусловлены целым рядом окислительных и восстановительных процессов.

Теория дыхания В. И. Палладина. На основании многочисленных опытов В. И. Палладин ещё в 1916 г. дал следующую замечательную схему процесса дыхания. По Палладину, окисление сахара при дыхании идёт анаэробным путём без доступа кислорода. Под влиянием окислительно-восстановительных ферментов особые вещества, которые Палладин назвал водородными акцепторами, связывают водород воды, а кислород воды производит окисление сахара. Этот первый этап дыхания Палладин изобразил следующей схемой:

$$C_6H_{12}O_6 + 12R + 6H_2O = 12RH_2 + 6CO_2$$

Символом R Палладин обозначает водородные акцепторы, т. е. вещества, присоединяющие к себе кислород. Затем уже кислород воздуха производит окисление восстановленного водородом акцептора:

$$12RH_2 + 6O_2 = 12H_2O + 12R$$

Освободившийся водородный акцептор опять под влиянием ферментов может присоединять к себе водород.

Теория Палладина подчеркнула следующие основные моменты: 1) выдвинула представление о дыхании как о сложном окислительно-восстановительном процессе; 2) отметила роль воды в дыхании как источника кислорода; 3) отметила, что углекислота, выделяющаяся при дыхании,— анаэробного происхождения.

Теория медленного окисления А. Н. Баха. Эти представления В. И. Палладина основывались на теории медленного окисления, сформулированной крупным русским учёным А. Н. Бахом. По Баху, окислительные ферменты — о к с и д а з ы — состоят из органической перекиси о к с и г е н а з ы и фермента, активирующего кислород, — п е р о к с и д а з ы. Пероксидаза разлагает перекись водорода H_2O_2 на воду и активный кислород. Выделенный кислород окисляет соответственное вещество. Таким образом, пероксидаза, активируя кислород органической перекиси, осуществляет окисление вещества.

О том, что активация водорода также имеет большое значение, говорят опыты с таким акцептором водорода, каким является метиленовая синь. Восстановленная метиленовая синь переходит в лейкосоединение, т. е. становится бесцветной. В бесцветной метиленовой сини имеется на два атома водорода больше, чем у нормального соединения. Если взять семена гороха, плотно набить ими небольшую стеклянную банку, налить туда раствор метиленовой сини и затем закрыть крышку, раствор быстро обесцветится. Если затем вынуть семена из банки, то на воздухе они начинают синеть, так как происходит окисление синьки кислородом воздуха. Иными словами, в анаэробных условиях семена восстановили синьку за счёт водорода воды. Сейчас можно считать доказанным процесс активации водорода и кислорода при дыхании.

Такова сложная картина сущности процессов дыхания в растительном организме. Многие стороны процесса ещё не вскрыты, но и из приведённого материала видно, что дыхание представляет собой окислительно-восстановительный процесс, в результате которого создаётся необходимая энергия для жизнедеятельности организма.

Брожение. Однако далеко не все организмы черпают необходимую для себя энергию в процессе дыхания. Мы знаем, что ряд бактериальных организмов не нуждается в кислороде, как, например, бактерии маслянокислого брожения. У всех подобных анаэробных организмов источником энергии служит другой процесс — б р о ж е н и е.

Л. Пастер определял брожение как жизнь без кислорода. В этой краткой формулировке в очень сжатой форме даётся определение сущности брожения.

Из разнообразных видов брожения мы остановимся на спиртовом, маслянокислом, молочнокислом и уксуснокислом брожении.

Спиртовое брожение. С п и р т о в о е б р о ж е н и е вызывается дрожжевыми грибами, относящимися к сумчатым грибам. Дрожжи сильно изменили строение своего тела под влиянием своеобразного образа жизни на сахарных растворах. В природе дрожжи встречаются на поверхности плодов, в соке слизетечения деревьев на свежесрубленных пнях весной, а также и в почве, где они зимуют. Дрожжи не имеют мицелия, подобно другим грибам, и тело их состоит из округлой или удлинённой клетки. Размножаются дрожжи почкованием, а некоторые представители — и делением своего тела.

В сахаристых растворах дрожжи вызывают процесс спиртового брожения, при котором молекула сахара распадается на две молекулы этилового спирта и две молекулы углекислого газа.

$$\underset{\text{глюкоза}}{C_6H_{12}O_6} = 2CO_2 + \underset{\text{спирт}}{2CH_3CH_2OH} + 25 \text{ } кал$$

Калорийность процесса почти 25 раз меньше калорийности дыхания. Последнее понятно, так как в результате брожения образуется спирт, содержащий значительное количество энергии. Всем известна способность крепкого спирта гореть. Малая калорийность процесса приводит к менее экономному и менее полному расходованию вещества, чем это наблюдается в процессе дыхания. Поэтому брожения характеризуются огромным количеством перерабатываемого материала. Спиртовое

брожение идёт лучше в анаэробных условиях, но размножение дрожжей происходит лишь при широком доступе кислорода. Поэтому на тех заводах, где необходимо получить в качестве продукта спирт (пивоваренное, винокуренное производства), процесс ведётся в анаэробных условиях. На дрожжевых заводах, где основным продуктом являются дрожжи, они культивируются при широком доступе кислорода.

Даже в условиях хорошей аэрации дрожжи всегда ведут брожение, так как их энзиматический аппарат очень специализирован в этом направлении. Однако при широком доступе кислорода дрожжи, помимо брожения, выделяют и некоторое (до 30%) количество энергии за счёт дыхания. Последнее видно из соотношения между спиртом и углекислым газом в анаэробных и аэробных условиях.

Отношение CO_2 к CH_3 CH_2 OH при хорошей и плохой аэрации (по С. П. Костычеву)

хорошая аэрация	плохая аэрация
100:66	100:105
100:68	100:108
100:67	100: 90

Как видно из таблицы, при хорошей аэрации спирта образуется на 30% меньше, чем при плохой.

Образующийся спирт вреден для дрожжей, и когда его накапливается много, то процесс брожения прекращается. При высоких содержаниях сахара в растворе дрожжи могут выносить в среде до 15% спирта. Общебиологическое значение имеет наблюдение, что микроорганизмы, образующие те или иные продукты выделения, в известной мере приспособляются к ним. Если мы возьмём дрожжи и сразу же дадим им среду, содержащую 10% спирта, то они развиваться в ней не будут. Если же они сами образовали эту концентрацию, то при наличии сахара в субстрате могут образовать дополнительные количества спирта.

Спиртовое брожение вызывается энзимом з и м а з о й, которая может быть извлечена из дрожжей, и брожение может быть воспроизведено вне организма in vitro (т. е. в буквальном переводе — в стекле). Зимаза представляет сложный комплекс ряда энзимов.

Спиртовое брожение играет огромную народнохозяйственную роль. На нём основаны следующие производства: 1) винокуренное; 2) пивоваренное; 3) дрожжевое; 4) виноделие.

Современное производство строится с учётом биологии дрожжевых грибков, на основе микробиологической техники. Широко применяются методы стерилизации и бактериологический контроль. Если в заторы[1] попадут в большом числе бактерии, то они могут испортить получаемый ценный продукт. Кроме того, в пивоваренном производстве используются чистые культуры дрожжей, так как случайные культуры не дадут нужного качества, а если в заторы попадут дикие расы дрожжей, то пиво портится.

Маслянокислое брожение. Процесс маслянокислого брожения очень широко распространён в природе. В любой почве можно обнаружить бактерии маслянокислого брожения. Мы уже знакомы с этими бактериями на примере азотфиксирующей бактерии *Clostridium Pasteurianum*. Однако, не все маслянокислые бактерии относятся к азотфиксаторам, например, *Bacillus amylobacter*. Бактерии маслянокислого брожения представляют собой крупные спорообразующие палочки длиной 1—5 μ. Они строгие анаэробы и развиваются только при полном отсутствии кислорода; поэтому они встречаются в природе в заболоченных и плохо аэрирующихся почвах. Обычны они и в почвах струк-

[1] З а т о р а м и в технической микробиологии называются среды (субстраты), подготовленные для сбраживания.

турных, где временами также создаются анаэробные условия, благоприятствующие анаэробным процессам, имеющим такое большое значение в создании структуры почвы.

При маслянокислом брожении сахар распадается на масляную кислоту, водород и углекислый газ:

$$C_6H_{12}O_6 = CH_3CH_2CH_2COOH + 2CO_2 + 2H_2 + 15 \text{ кал}$$

Образование энергии меньше, чем при спиртовом брожении. Выделяемая при брожении масляная кислота является ценным питательным материалом, который может быть использован целым рядом других бактериальных организмов.

Молочнокислое брожение. Молочнокислое брожение вызывается организмами, не образующими спор. Это или мелкие палочки, или даже стрептококки (*Bacterium lactis acidi* или *Streptococcus lactis acidi*), или крупные палочки (*Bacterium bulgaricum* — болгарская палочка). Процесс молочнокислого брожения идёт без выделения углекислого газа (приготовление простокваши, кислого молока и т. д.). Молочнокислое брожение идёт не при строгом анаэробиозе, а лишь только при некотором недостатке кислорода, т. е. это процесс факультативно-анаэробный.

При этом брожении молекула сахара распадается на две части молочной кислоты: $C_6H_{12}O_6 = 2CH_3CHOH\ COOH + 18$ *кал*. Большинство молочнокислых бактерий образуют около одного процента молочной кислоты. Некоторые формы, как, например, болгарская палочка, образуют до трёх процентов молочной кислоты. Молочнокислые бактерии очень широко распространены в природе и имеют большое народнохозяйственное значение. Приготовление ряда молочных продуктов происходит за счёт деятельности молочнокислых бактерий. При скисании молока образовавшаяся молочная кислота вызывает свёртывание белка молока—казеина. В целом ряде случаев полученный продукт является результатом совместной работы двух организмов — молочнокислых бактерий и дрожжей. Такие продукты содержат, кроме молочной кислоты, ещё и спирт. К ним относятся имеющие огромное питательное и лечебное значение кумыс, кефир, ацидофилин и др.

Закваска для приготовления чёрного хлеба, помимо дрожжей, содержит и молочнокислые бактерии.

Широко используется молочнокислое брожение и для консервировки ряда продуктов. Образовавшаяся молочная кислота предохраняет продукт от гниения, так как действует угнетающим образом на гнилостных бактерий. Кроме того, она придаёт и особый вкус консервируемым продуктам (сквашенная капуста, солёные огурцы, помидоры и т. д.).

Основную роль играет молочнокислое брожение и в силосовании кормов для сельскохозяйственных животных. Сочные корма обычно складываются в специальные силосные башни или ямы и здесь подвергаются молочнокислому брожению. Заражение бактериями здесь, так же как и при посолке огурцов и других продуктов, не производится, так как эти бактерии всегда имеются на самом растительном материале.

Уксуснокислое брожение. Большое значение имеет также и уксуснокислое брожение. Уксуснокислое брожение вызывается бесспоровыми палочками. Наиболее из них известная — *Bacterium aceti*. Уксуснокислое брожение является как бы переходной формой между брожением и дыханием, так как идёт с участием кислорода. Подобные брожения получили название окислительных брожений. В качестве материала для брожения используется этиловый спирт. Эти бактерии встречаются в природе вместе с дрожжевыми грибками и используют спирт, образовавшийся в процессе жизнедеятельности дрожжей. При уксуснокислом брожении спирт, окисляясь, образует углекислый газ и воду:

$$CH_3CH_2OH + O_2 = CH_3COOH + H_2O + 115 \text{ кал}$$

Образование энергии здесь значительно выше, чем в других брожениях, так как происходит процесс окисления субстрата кислородом воздуха. При нехватке спирта в субстрате бактерии используют для окисления уксусную кислоту, окисляя её до воды и углекислого газа:

$$CH_3COOH + 2O_2 = 2CO_2 + 2H_2O$$

Уксус в производстве получается путём сухой перегонки дерева.

Однако лучшие сорта столового уксуса приготовляются путём брожения. При этом используется или вино (винный уксус), или спирт.

Большое значение в природе имеют ещё две разновидности маслянокислого брожения, а именно брожение пектиновых веществ и целлюлозы.

Брожение пектиновых веществ. Из пектиновых веществ состоит так называемая срединная пластинка клеточных оболочек, склеивающая оболочки соседних клеток друг с другом. Пектиновые вещества могут разлагаться особыми бактериями по типу маслянокислого брожения. К ним относится, например, такая форма, как *Bacillus amylovorum*. Это анаэробная, спорообразующая палочка. Споры образуются у неё на конце (барабанная палочка или плектридиальный тип спорообразования). Сюда же относится и ещё ряд видов этих бактерий. Бактерии, сбраживающие пектиновые вещества, обусловливают процесс мочки прядильных растений (лён и др.).

При водяной мочке стебли льна погружаются в воду. Развивающиеся бактерии пектинового брожения растворяют срединные пластинки оболочек, после чего легко механически отделить волокно от костры. При мочке выделяются целые пучки лубяных волокон. Если мочку продолжать слишком долго, то наблюдается нежелательное явление — растворение пластинок между отдельными лубяными волокнами. Мочку ведут и заводским путём, в бетонированных бассейнах, при температуре в 25°С. Здесь можно лучше регулировать процесс. В этих условиях сначала идёт бурное пенное брожение, вызываемое рядом бактерий, затем уже начинается брожение пектиновых веществ.

Росяная мочка, когда лён расстилают осенью по поверхности почвы, ведётся уже не в анаэробных, а в аэробных условиях, и главную роль при этом играют уже не бактерии, а грибы.

Брожение клетчатки. Особый вид маслянокислого брожения представляет брожение клетчатки, изученное В. Л. Омелянским в начале нашего века. Омелянскому удалось выделить два вида бактерий, разлагающих клетчатку в анаэробных условиях. Элективными условиями для накопления клетчатки служили: 1) отсутствие других веществ, содержащих углерод, кроме клетчатки; 2) анаэробные условия.

Выделенные бактерии оказались спорообразующими барабанными палочками. Одна из этих бактерий разлагает клетчатку по типу маслянокислого брожения, с образованием уксусной кислоты, углекислого газа и метана CH_4, а другая бактерия вместо метана образует водород. Первая Омелянским была названа *Bacillus cellulosae metanicus*, а вторая *Bacillus cellulosae hydrogenicus*.

При метановом брожении образуется много газов CO_2 и CH_4, много уксусной кислоты и меньше масляной. При водородном брожении выделяется меньше газообразных продуктов, состоящих из CO_2 и H_2, а кроме масляной и уксусной кислоты образуется ещё и муравьиная, и валериановая кислота.

Анаэробные бактерии, разлагающие целлюлозу, встречаются больше на дне водоёмов и болот, чем в почвах, где они, однако, тоже имеются. В почвах наибольшее значение в разложении клетчатки имеют грибы и аэробные бактерии.

Аэробное разложение клетчатки. Аэробные бактерии, разлагающие клетчатку, широко встречаются в почве и были открыты Виноградским в 1929 г.

Повидимому, этим бактериям принадлежит важная роль в формировании гумуса почвы. Виноградский установил три новых рода этих бактерий. В них наибольший интерес представляет род *Cytophaga*, представляющий формы, изогнутые в виде буквы С. Эти бактерии долго ускользали от внимания исследователей. Их не удавалось обнаружить, так как применялись мясопептонные среды, на которых данные бактерии не растут. В элективных условиях на кремнекислом геле Виноградскому удалось их выделить и изучить их биологию. Следует подчеркнуть, что клетчатка этими бактериями разлагается очень интенсивно.

Видоизменённая одревесневшая клетчатка разлагается главным образом грибами. К таким грибам относятся и специальные разрушители древесины, как домовый гриб и др. Разложение клетчатки играет огромную роль в природе, так как растительные организмы в основном состоят из клетчатки. Клетчатка, лигнин и разлагающиеся белки высших растений и служат материалом для синтеза перегноя почвы, играющего такую большую роль в её плодородии.

РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Рост растений

Определение понятия роста. В результате обмена веществ, т. е. процессов ассимиляции и диссимиляции, растение строит своё тело, увеличиваясь в весе и объёме. Т. Д. Лысенко называет ростом растения необратимое увеличение веса и объёма растения, абстрагированное от формообразовательных процессов.

Три фазы роста. Каждая клетка растения проходит три фазы роста. Первая фаза называется эмбриональным ростом, когда клетка делится и этим путём увеличивается число клеток в ткани. Затем следует фаза растяжения, когда увеличиваются размеры клетки, она вытягивается, и наконец наступает фаза дифференцировки, когда происходит окончательная специализация клеток. Эти три фазы роста объясняют нам, почему при изучении роста какого-либо органа всегда наблюдается своеобразная кривая. Вначале рост идёт медленно, так как при увеличении числа клеток увеличения их размера не происходит, затем идёт быстрый подъём кривой, соответствующий фазе растяжения, и, наконец, кривая опять начинает идти параллельно оси абсцисс, так как в это время наблюдается уже третья фаза роста, не связанная с увеличением размеров органа.

Методы изучения роста. Наиболее распространённые методы изучения роста сводятся к следующему. 1) За приростом растения наблюдают, измеряя его длину линейкой с делениями. 2) Наносят тушью метки на определённом расстоянии друг от друга и затем измеряют расстояние между метками через известный промежуток времени. Если нанести эти метки на кончике корня, то через 24 или 48 часов можно увидеть, что метки у самого кончика не раздвинулись, на известном расстоянии от кончика корня — сильно раздвинулись, а на следующей зоне раздвинулись мало. Таким образом, можно составить себе наглядное представление о большой кривой роста. Если нанести метки на растущие листья (перо) лука, то можно увидеть раздвигание меток у основания, так как листья растений растут своим основанием. 3) Для изучения роста можно пользоваться горизонтальным микроскопом. При этом способе микроскоп наставляется на конец растущего органа, а затем при помощи окулярного микрометра учитывается проходимое этим органом расстояние. Зная увеличение микроскопа, можно вычислить абсолютный прирост растущего органа за определённый промежуток времени.

Влияние внешних условий на рост. Влияние температуры. Рост растения может происходить лишь при определённом благоприятном сочетании окружающих условий. Особенно важное значение для роста имеют температура, влажность почвы и воздуха, а также свет.

Однако все эти условия действуют не изолированно, а в тесном взаимодействии друг с другом.

Рост растений возможен только при определённой температуре. При температурах ниже нуля рост высших растений не наблюдается. При температурах выше нуля начинается сначала очень медленный рост, который всё усиливается — до температур, лежащих между 20 и 30°С. Более высокие температуры влияют уже замедляющим образом на процесс роста.

Влияние температуры на различные растения хорошо видно на примере прорастания семян у ряда культурных растений. Как видно из таблицы, семена растений более южного происхождения прорастают при значительно более высоких температурах и имеют более высокую температуру оптимума и максимума (тыква, огурец) по сравнению с растениями умеренных широт (ячмень, гречиха).

Температуры прорастания семян различных растений

Растение	Минимум	Оптимум	Максимум
Ячмень	0—5	25—31	31—37
Гречиха	0—5	25—31	37—44
Конопля	0—5	37—44	44—50
Подсолнечник	5—10	31—37	37—44
Кукуруза	5—10	37—44	44—50
Тыква	10—15	37—44	44—50
Дыня, огурец	15—18	31—37	44—50

Следует, однако, отметить наличие более широкого диапазона температур, при которых возможен рост у бактериальных организмов. Среди бактерий имеются виды, не растущие при температуре ниже, чем в 35—40°С. Наилучшей температурой для их развития является 60—75°С, а максимальные переносимые температуры равняются 80—85°С. Подобные бактерии получили название *термофилов*. Бактерии эти характеризуются очень высокой интенсивностью проводимых ими биохимических реакций. При снижении температуры ниже 35—30° С термофилы быстро погибают. В природе термофилы встречаются главным образом там, где имеются большие скопления органического вещества, например, навоза. Большинство бактерий относится к группе *мезофильных* бактерий, наиболее успешно развивающихся при температурах в 25—35°С. Среди мезофилов можно назвать ряд патогенных бактерий, многие из которых существуют только в очень узких температурных рамках. Бледная спирохета, вызывающая сифилис, погибает очень быстро при изменении температуры на 1—2° С от 37° С, т. е. от температуры человеческого тела. Однако значительная часть мезофильных бактерий выносит большие колебания температуры.

Значительно меньше среди бактерий форм, которые можно было бы назвать холодолюбами. Повидимому, большинство бактерий только может мириться с пониженными температурами, но не активно при них развиваться. Бактерии, у которых наиболее интенсивно их физиологические процессы идут при температуре, близкой к 0°С (при 1—3°С), называют *психрофилами*.

Из высших растений лишь некоторые весенние растения могут расти при сравнительно невысоких температурах окружающего воздуха. Этой же способностью обладают растения высокогорные и полярные. Следует подчеркнуть, что почти все эти растения — многолетники. Они запасают в течение лета питательные вещества и затем весной начинают их энергично расходовать. Многие весенние растения, благодаря интенсивному дыханию и подъёму температуры своего тела, могут пробиваться сквозь тающий снег. Большин-

ство водорослей, как прикреплённых, так и входящих в состав планктона (планктон — взвешенные в толще воды неподвижные или малоподвижные организмы), развиваются при низкой температуре воды в 4—10°С. Подобные температуры способствуют массовому развитию особей, очевидно, за счёт интенсивного фотосинтеза и сравнительно очень умеренного дыхания. Все полярные водоёмы значительно богаче по количеству фитопланктона (числом особей) сравнительно с тропическими морями, но беднее их числом видов.

Все приведённые факты говорят о неодинаковости температурных условий, при которых происходит рост различных видов растений. Приспособляясь к условиям окружающей среды, растения освоили далёкую Арктику и горячие источники, знойные пустыни и суровые условия высокогорья.

Влияние света на рост. Значительное влияние на рост растений оказывает свет. Мы уже знаем, что если выращивать зелёное растение в темноте, то оно получается ненормального вида. Такие этиолированные растения очень сильно растут в длину. Получаются длинные, вытянутые, и притом очень слабые и хилые побеги. Анатомическое строение такого этиолированного растения с укороченными листьями также весьма примечательно. Механические и проводящие ткани у этиолированных растений почти не развиваются. Таким образом, третья фаза роста у них почти не проходит. Из этого примера видно огромное формообразовательное значение света для роста растений.

Все цветковые растения, за исключением паразитов, нуждаются в свете для нормального роста. Опыты показывают, что для роста необходим свет сравнительно незначительной интенсивности. Особенное значение имеют для роста растений сине-фиолетовые лучи.

Растения, получающие свет, более богатый ультрафиолетовыми лучами, обычно приобретают розеточную форму. Такие розеточные формы особенно характерны для высокогорных условий, где ультрафиолетовых лучей всегда больше, чем в долинах.

Далеко не все растения нуждаются в свете для своего нормального роста. Не имеющие хлорофилла бактерии и грибы растут лучше в темноте. Даже шляпные грибы проводят почти всю свою жизнь в виде грибницы под землёй, и только плодовые тела они образуют на свету. Свет действует отрицательно на рост грибов и бактерий. Из этого факта давно сделали вывод о роли света, и в частности солнечных лучей, в дезинфекции помещений. Старая пословица гласит: «куда не заглядывает солнце, часто заходит врач».

Влияние pH и других условий. На рост влияют и такие условия, как величина pH, уравновешенность раствора, которые мы уже разобрали в другом месте. Влажность почвы и воздуха также влияет на рост. Особенное значение имеет влажность почвы, тесно связанная, однако, с влажностью воздуха, так как при меньшей относительной влажности воздуха резко возрастает транспирация и может происходить обезвоживание растения. При нехватке воды в почве происходит уменьшение её содержания в растении. Коллоиды плазмы оказываются обезвоженными. Недонасыщенность коллоидов плазмы водой приводит к изменению обмена, к усилению гидролитических и уменьшению синтетических реакций. В результате рост оказывается подавленным. Особенно сильно влияет недостаток воды на растяжение клеток и несколько слабее — на эмбриональный рост, т. е. деление клеток. В результате недостатка воды растения получаются небольшого роста и часто с недоразвитием тех или иных частей.

Из изложенного видны те условия, которые необходимы для обеспечения нормального роста. Для этого необходимо снабжать растения питательными минеральными веществами и водой, а также ставить их в наилучшие световые условия. Всем этим условиям для культурного растения и отвечает травопольная система земледелия.

Критика неправильных представлений о гормонах роста. Рассматривая вопросы роста растений, нельзя не остановиться на вопросе о гормонах

р о с т а. Этим веществам многими авторами приписывалась роль регуляторов или управителей ростовыми процессами растений.

Такое представление о гормонах роста является в корне неправильным, идеалистическим. Гормоны роста образуются в результате протекающего в растительной клетке обмена веществ. Они являются производными жизнедеятельности организма и играют вспомогательную, а не основную функцию в ростовых процессах растения.

Мы видели, что рост растения протекает только при наличии целого ряда условий. Для этого необходимы: свет, подходящая температура и влажность почвы, наличие органических и минеральных питательных веществ, определённое значение pH и т. д. В комплексе всех этих условий играют роль и гормоны роста, несущие, подобно ферментам, специализированную функцию в ростовых процессах. При помощи гормонов роста (а у к с и н о в) растение осуществляет увеличение пластичности клеточной оболочки. Такова, повидимому, роль ауксина и в частности гетероауксина (β-индолил-уксусной кислоты). Учение о многообразии действия ауксина и привело к представлению об ауксине как управителе ростом растения. Ему приписывали основную роль в стимуляции деления клеток, что, несомненно, не может считаться доказанным. Роль гетероауксина в увеличении пластичности, растяжимости оболочки более вероятна, хотя самый механизм влияния на оболочку до сих пор неясен.

Наряду со всеми перечисленными условиями, на рост оказывают влияние также и другие вещества, к которым относятся некоторые витамины, особенно витамин B_1, или т и а м и н. Все эти вещества, в частности биотин, тиамин и мезоинозит, получили название гормонов группы В, или б и о с а. Неудачное название «биоса» было дано этой группе веществ, когда ещё не знали их химического состава и наблюдали только их влияние на рост растений. Вещества эти содержатся в большом количестве у дрожжей, в вытяжках из которых и наблюдалось их действие. Вещества группы В также являются производными обмена и сами в него включаются. Действие этих веществ сказывается на эмбриональной фазе роста. Повидимому, они участвуют в синтезе части конституционных веществ протоплазмы, т. е. являются своеобразными ферментами, а некоторые из них и просто специализированными питательными материалами.

Интересно, что помимо гормонов на рост растений могут оказать стимулирующее влияние и синтетические вещества, получившие название с т и м у л я т о р о в р о с т а. К этим веществам относятся такие соединения, как: α-нафтил-уксусная кислота, β-индолил-масляная кислота и др., которые в растениях не встречаются. Следует подчеркнуть, что эти вещества не вызывают чего-то принципиально нового, а только ускоряют течение процессов, которые и без этого протекают в организмах. Особенное значение стимуляторы роста приобретают при укоренении черенков. Воздействием слабого водного раствора стимулятора в течение 24 часов можно значительно ускорить и усилить процесс корнеобразования. Таким образом, применение стимуляторов роста имеет значение для ускоренного черенкования древесных и кустарниковых пород в производстве (размножение плодовых, ягодных, витаминных кустарников и т. д.).

Периодичность явлений роста. Состояние покоя. Ростовые процессы у растений идут не непрерывно, а в течение года наблюдается определённая их ритмичность. В нашем климате этот ритм тесно связан с неблагоприятными условиями зимы. Осенью сильно укорачивается день, и постепенно падает температура воздуха. Все эти изменения в окружающей природе не проходят бесследно для многолетнего растения. Оно приспособляется к ним, готовится к зиме. В это время происходит запасание питательных веществ на зиму, причём одни формы их переходят в другие. Крахмал переходит в сахар и масло. Растение сбрасывает свою листву и резко сокращает

интенсивность своего обмена. Оно как бы замирает на зимнее время. Полной приостановки жизненных отправлений зимой не происходит. Хотя и значительно медленнее, но происходит дыхание. По данным Н. А. Максимова, у ряда древесных пород дыхание составляет зимой до $\frac{1}{200}$ части нормального дыхания во время вегетации.

Летний покой. О том, что переход в состояние покоя есть приспособление к неблагоприятным условиям, говорит нам и наличие летнего покоя в засушливом климате. В пустынях Средней Азии очень многие растения летом, в самое жаркое время года, переходят в покоющееся состояние. Летний покой наблюдается, например, у наших корневых каучуконосов (кок-сагыза, тау-сагыза и крым-сагыза). Листья у них в это время засыхают и интенсивность обмена резко сокращается. Таким образом, к неблагоприятным условиям—зимним холодам, с одной стороны, и высоким температурам и отсутствию влаги в почве, с другой,— растения приспосабливаются одинаковым образом, впадая в состояние покоя. Многие древесные породы в засушливом климате на время летней засухи теряют свою листву, возобновляя её только после окончания засухи. Закономерное опадение листвы во время летней засухи наблюдается только в условиях такого климата, где засуха регулярно повторяется из года в год, как это имеет место, например, в Средней Азии, в Сахаре и других южных пустынях. Состояние покоя надо рассматривать как ценное биологическое свойство, выработанное растением в процессе эволюции, как приспособление к перенесению неблагоприятных условий окружающей среды: холодной зимы, летней засухи.

Органический и вынужденный покой. Всем известно, что картофель не прорастает в течение нескольких месяцев после своей уборки, даже в температурных условиях, весьма подходящих для прорастания. Однако через несколько месяцев он уже начинает прорастать и при менее благоприятных температурных условиях. Поэтому его и хранят при низкой температуре (2—3°С) в буртах, картофельных ямах и овощехранилищах. Так же ведут себя и древесные породы. Ветки деревьев, срезанные осенью и принесённые в комнату, не распускаются, а срезанные в конце ноября или в декабре быстро распускаются. На основании подобных фактов различают: 1) органический или глубокий покой и 2) вынужденный покой. Во время глубокого покоя растение не выходит из этого состояния даже в благоприятных условиях роста, а при вынужденном покое оно не начинает расти только благодаря неподходящим для этого условиям. Если дать растению в это время подходящие для роста условия, то оно немедленно выйдет из состояния покоя. Понятно, что чем глубже и дольше продолжается в зимнее время покой, тем более гарантировано растение от случайностей зимы. Поскольку покой есть явление, закономерно проявляющееся в цикле развития растения, естественно возникает необходимость управлять этим явлением, т. е. сократить или задержать срок пребывания растения в покое.

Способы выведения растения из покоя. Управление состоянием покоя в ряде случаев имеет большое хозяйственное значение. Оказывается, есть целый ряд способов выводить растение из состояния покоя. Остановимся только на рассмотрении самых важных и дающих наилучшие результаты.

Лучшим способом выведения из покоя веток древесных, в частности декоративных растений, являются тёплые ванны. Опытное растение погружается нижними концами ветвей на 10—12 часов в воду при температуре в 30—35°С. Через две или три недели получившее тёплую ванну растение распускает свои листья и цветочные почки, в то время как контрольное стоит без листьев. Этим приёмом пользуются для получения в зимнее время цветущих растений, например, сирени. Обращает на себя внимание факт локальности действия тёплой ванны. Если опустить в ванну только одну ветку, а соседняя не получит этого воздействия, то выходит из покоя только ветка, получившая

тёплую ванну. Однако А. А. Рихтеру и Т. А. Красносельской удалось преодолеть локальность действия тёплой ванны путем удлинения срока пребывания в ней. Вместо 12 часов они выдерживали растение 24 часа. При этом зацветали и соседние ветки, не испытавшие непосредственного действия тёплых ванн.

Для выведения растения из покоя используется метод эфиризации. Растение ставится под стеклянный колпак и выдерживается в парах серного эфира в течение 48 часов при температуре 17—19°. Эфир берётся из расчёта 30—40 *г* на гектолитр воздуха. При этом методе необходимо предохранить корневую систему от действия эфира, засыпая почву вазона деревянными опилками. Большое практическое значение имеют методы выведения из покоя

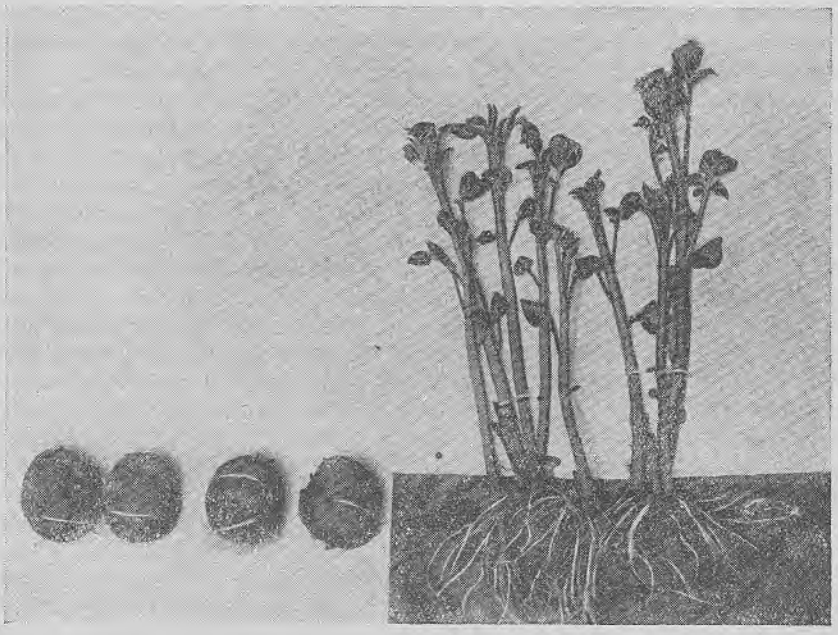


Рис. 190. Картофель Эпикур через 30 дней после уборки:
Слева — контроль, в центре — действие пониженных температур, справа — влияние этиленхлоргидрина.

клубней картофеля. Т. Д. Лысенко считает, что в покое растение находится в результате его изоляции от окружающих условий слоем непроницаемой для растения пробки. Пробка не пропускает внутрь клеток клубня кислород и не даёт возможности ферментам расщеплять запасные питательные вещества и снабжать ими клетки растения.

На основании этих теоретических представлений Т. Д. Лысенко предложил приём повреждения кожуры (пробки) у молодого картофеля для проращивания свежеубранных клубней. Приём этот даёт хорошие результаты. Из других методов выведения картофеля из покоя предложены анаэробные условия и обработка клубней газообразным этиленхлоргидрином. Оба эти приёма, особенно обработка этиленхлоргидрином, дают положительные результаты (рис. 190).

При рассмотрении способов выведения из состояния покоя картофеля, а также древесных пород бросается в глаза одно обстоятельство. Вывести из покоя растение можно различными путями. Очевидно, все эти различные способы действуют в одном и том же направлении.

Состояние протоплазмы клеток в покое. По представлениям, развиваемым П. А. Генкелем и Е. З. Окниной, в состоянии покоя происходит процесс обособления протоплазмы клеток от клеточных оболочек (рис. 191). Плазмодесмы, т. е. протоплазматические нити, соединяющие клетки друг с другом, втягиваются внутрь клетки, и протоплазма теряет свою связь с оболочкой клетки. Поверхность протоплазмы в это время покрывается липоидным слоем, изолирующим плазму клетки от поступления воды. Подобное же явление обнаружено А. Н. Сатаровой во время летнего покоя, а также в глазках картофеля. Изолированная липоидным слоем протоплазма почти не пропускает воды и не способна в это время набухать. Из изложенного становится ясным, что все воздействия, в той или иной мере разрушающие липоидный слой, выводят растение из состояния покоя (рис. 192). Поэтому нас не должно удивлять разнообразие способов выведения растения из состояния покоя. Изложенные выше представления о защитном липоидном слое являются подтверждением мысли Т. Д. Лысенко об изоляции растения в период покоя от условий, способствующих прорастанию (вода, кислород).

Задержка растений в состоянии покоя. Помимо выведения растения из покоя, иногда не менее важно задержать его дольше в этом состоянии. Особенно важно это для того же картофеля. Прорастая в овощехранилищах, картофель портится, в результате чего ежегодно приходится выбрасывать тысячи тонн ценного питательного материала.

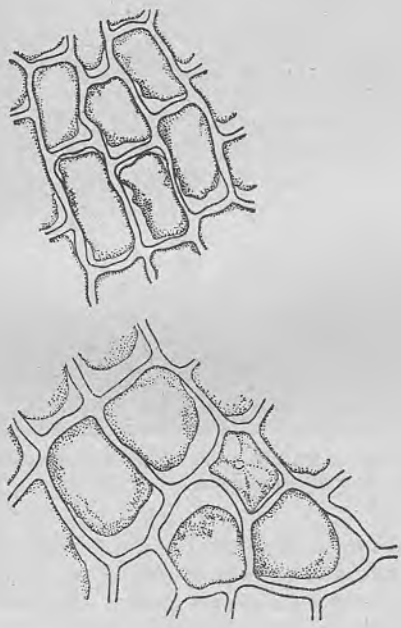


Рис. 191. Клетки стебля и почки берёзы в состоянии покоя (обособление протоплазмы).

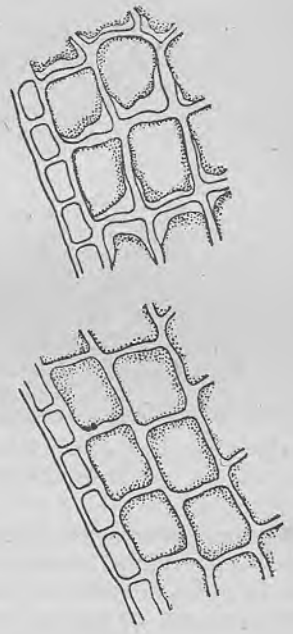


Рис. 192. Выведение из покоя. Внизу — клетки после ванны, вверху — контроль.

Оказывается, что существуют способы задержки картофеля в состоянии покоя. Для этой цели обрабатывают картофель фенилуретаном или 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислотой. Обработанный этим способом картофель сохраняется, не прорастая, до лета будущего года. На приведённом фото виден картофель, хранившийся в одинаковых условиях. Контрольный картофель проросс, а обработанный фенилуретаном остался непроросшим до июля месяца (рис. 193).

Как видно из изложенного материала, в настоящее время имеется целый ряд методов, позволяющих регулировать состояние покоя у растения, укорачивая его или, наоборот, удлиняя. Следует отметить, что покой имеет в жизни растения значение, не только для перенесения неблагоприятных ус-

ловий, но и для прохождения ростовых процессов. Без покоя у растений плохо идут процессы роста. Мы уже знаем, что не прошедшие процесса стратификации семена косточковых и семечковых пород плохо прорастают. Большинство семян при этом гибнет, хотя прорастить их можно, сдирая покровы семени. Выросшие из таких семян растения отличаются карликовым ростом, причём они не могут восстановить нормальный рост даже и на следующий год зимовки, когда они уже проходят состояние покоя. Рядом исследователей неоднократно отмечался слабый рост деревьев после мягких зим. Очевидно, во время покоя под влиянием пониженных температур в клетках растений протекают активные процессы, играющие в дальнейшем большую роль, особенно в явлениях роста растений.

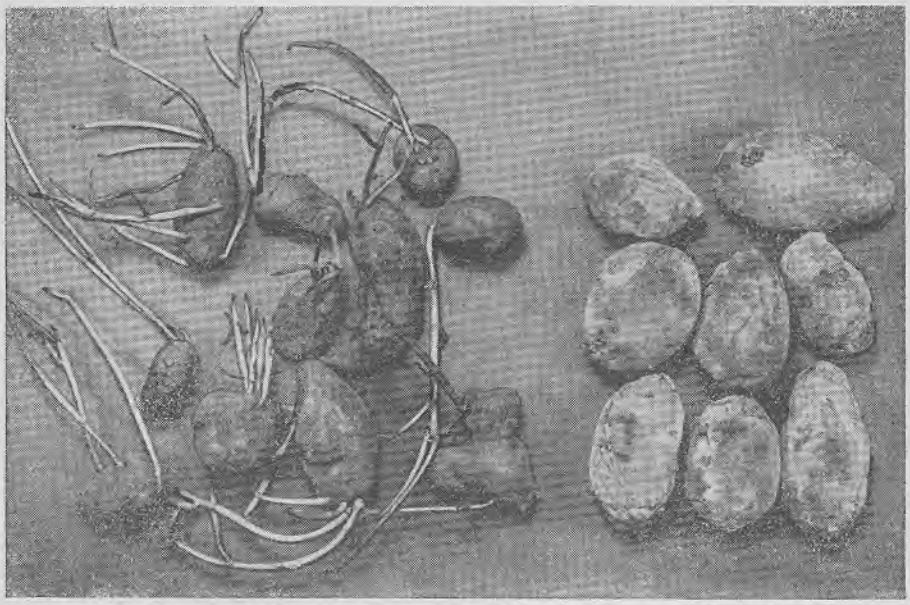


Рис. 193. Картофель Лорх. Задержка прорастания при обработке клубней фенилуретаном (справа); слева — контроль.

Влияние низких температур на растение. Основной причиной повреждения и гибели растений зимой является влияние низких температур (морозов). Однако кроме повреждения от холода, растения зимой могут погибать и от других причин, не связанных непосредственно с влиянием низких температур. Такова, например, гибель озими от выпирания, выпревания или вымокания. Поэтому отличают устойчивость растения к холоду (его морозоустойчивость или холодоустойчивость) от зимостойкости, т. е. способности растения перезимовывать. Понятие зимостойкости значительно шире понятия морозоустойчивости растений.

Разберём причины повреждения и гибели растения от низких температур. Прежде всего, следует отметить, что любое растение, на которое мы подействуем температурой — 10 или —15°С среди лета, погибнет от этого воздействия очень быстро, несмотря на то, что зимой это же растение легко переносит температуру в —40°С или даже ниже.

Приспособление растений к морозу (закаливание). Очевидно, морозоустойчивость растения не есть нечто готовое, а изменяется в процессе развития растения. По развиваемому И. И. Тумановым представлению, осенью, когда день начинает укорачиваться, а температура воздуха падает, начинается процесс приспособления растения к перезимовыванию. В ясные осенние солнечные дни у растения довольно интенсивно идёт процесс фотосинтеза,

а дыхание очень замедлено. При этом происходит значительное накопление углеводов, что является первым условием успешной перезимовки. Растение запасает питательные вещества на неблагоприятное зимнее время. Однако накоплением запасных веществ дело не ограничивается. Устойчивость растения приобретается лишь после понижения температуры до —2—3°С, когда происходят определённые изменения в плазме. И.И. Туманов называет этот второй этап физико-химическим процессом, связанным со значительным обезвоживанием клетки. Весь процесс он называет закаливанием к низким температурам. Процесс закаливания растения к низким температурам состоит, таким образом, из двух этапов: 1) накопления углеводов; 2) изменения свойств протоплазмы. Растение, прошедшее процесс закаливания, способно переносить низкие температуры. Не надо, однако, себе представлять, что закалённое растение абсолютно не повреждается морозом. Устойчивость к морозу у закалённого растения весьма относительна. Например, во время очень суровой зимы 1939/40 г. плодовые деревья сильно пострадали от морозов.

Тем не менее, растение, прошедшее осенью процесс приспособления к низким температурам, становится к ним устойчивым. На этом примере видно, как условия окружающей среды влияют на растение, заставляя его активно к ним приспособляться.

Многолетние растения нашего климата в течение десятков и сотен тысяч лет испытывали на себе влияние суровых зим, и это повело к возникновению в их индивидуальном развитии периода, когда происходит процесс приспособления растения к неблагоприятным для него изменениям среды. Более того, эти суровые условия стали обязательным этапом их развития. Низкие температуры способствуют протеканию стадии яровизации у озимых растений и некоторых других культур.

Причины гибели растений от мороза. Для того чтобы ответить на вопрос, какие изменения, предохраняющие от губительного действия мороза, происходят в клетках растений на втором этапе их приспособления, посмотрим, отчего же повреждается и гибнет растение зимой. Как выяснил своими опытами Н. А. Максимов, растения гибнут зимой от обезвоживания клеток и механического их повреждения кристаллами льда, образующимися в межклетниках. Максимов работал с растениями, не прошедшими процесса закаливания. На срезах свёклы и красной капусты Максимов показал тесную связь гибели их клеток с количеством образовавшегося льда. Чем больше льда образовывалось в межклетниках, тем больший процент клеток погибал в ткани растения. В этих же своих опытах Максимов показал, что ряд химических веществ, как, например, сахар и ряд солей, понижающих точку замерзания раствора, способствуют предохранению клеток от низкой температуры. Опуская срезы растений в растворы солей и сахара, Максимов всегда наблюдал защитное действие этих веществ на клетки растений. Впоследствии в лаборатории Максимова было показано, что у растений, прошедших процесс приспособления к морозу, гибель клеток наступает только в случае образования кристаллов льда в самой протоплазме, а не в межклетниках.

Следует также отметить, что в опытах Максимова в первую очередь проявлялось защитное действие химических веществ в их высоких концентрациях, когда происходил плазмолиз клетки. Таким образом, опыты Максимова сделали ясными причины гибели растения при замерзании. Эти причины, конечно, могут ещё усложняться и характером оттаивания. При быстром оттаивании частичная гибель клеток может быть вызвана различной скоростью впитывания воды плазмой и клеточным соком, причём может происходить разрыв протоплазмы, если вода в клеточный сок поступает быстрее, чем в плазму. Однако основная причина повреждения растения морозом лежит в образовании кристаллов льда в протоплазме.

Приспособление к морозу как состояние покоя. Сопоставление ряда фактов привело к мысли, что закаливание растений осенью есть процесс впадания растения в состояние покоя, когда жизнедеятельность его сильно понижена.

Действительно, все устойчивые к морозу растения обладают длительным и глубоким покоем. Мы уже знаем, что протоплазма клеток растений в состоянии зимнего и летнего покоя претерпевает процесс обособления от стенок клетки, втягивает внутрь клетки свои плазмодесмы и одевается с поверхности липоидным слоем. Последнее обстоятельство предохраняет протоплазму от обезвоживания, так как она почти не пропускает воды внутрь клетки. Протоплазма в состоянии покоя отличается очень слабой набухаемостью в воде. Последнее также очень важно, так как в набухшей, содержащей много воды протоплазме могут легко образоваться кристаллы льда, легко губящие клетку.

Из изложенного ясно, что состояние обособления протоплазмы препятствует образованию в ней кристаллов льда, а также объясняет и высокую чувствительность не прошедших процесса приспособления к морозу растений. Летом, когда протоплазма не обособлена, она легко повреждается кристаллами льда, образовавшимися в межклетниках. Зимой кристаллы льда должны для этого образоваться уже в самой протоплазме, что происходит при значительно более низких температурах, так как протоплазма в это время содержит меньше воды и труднее её отдаёт, благодаря наличию липоидных слоёв. Становится понятной и необходимость запаса питательных веществ на зиму, так как клетки растения физиологически разобщены друг с другом и получать питательные вещества им в это время неоткуда.

Наблюдения над обособлением протоплазмы у плодовых растений обнаружили следующие закономерности: неустойчивые сорта имеют сравнительно непрочное обособление протоплазмы, иногда заканчивающееся во время оттепели, так как протоплазма имеет маломощный липоидный слой и легко набухает. Сорта, устойчивые к морозам, имеют мощный липоидный слой, покрывающий протоплазму, и их плазма не набухает во время оттепелей. Наконец, растения, полностью вымерзающие зимой, не обнаруживают явления обособления протоплазмы.

Мы уже отмечали тесную связь развития растений с состоянием покоя. Оказывается, что озимые злаки (пшеницы и рожь) после прохождения стадии яровизации не способны впадать в состояние покоя и не обнаруживают явления обособления протоплазмы (рис. 194). Поэтому прояровизированная озимь не морозоустойчива и полностью погибает в течение зимы.

Испытание морозоустойчивости растений. Для селекционных целей, а также для районирования сортов очень важно знать морозоустойчивость растений. Окончательной проверкой служит полевой метод, но, кроме того, разработаны специальные методы определения морозоустойчивости. Из сказанного выше вытекает, что испытывать на морозоустойчивость можно только закалённые, или, вернее, покоящиеся растения. Для этого растения предварительно закаляют, а затем уже подвергают их воздействию низкой температуры в особых холодильных камерах или рефрижераторах, после чего ставят растение на отрастание и смотрят, повредилось ли оно или хорошо перенесло мороз.

Мероприятия по борьбе с гибелью растений от мороза. Наилучший способ борьбы с гибелью растений от морозов — выведение морозоустойчивых сортов, т. е. сортов, хорошо приспособляющихся к действию низких температур зимой. Этот путь был широко использован И. В. Мичуриным. Как известно, Мичурин исходил из положения о том, что гибридное растение формируется под влиянием условий существования. Скрестив морозоустойчивую уссурийскую грушу (мать) с неустойчивым южным сортом Бере рояль (отец), Мичурин получил из гибридных сеянцев одно растение, которое сформировалось таким образом, что одновременно несло куль-

турные признаки отца (хорошее качество плодов) и морозоустойчивость матери. Так был создан Мичуриным его знаменитый сорт груши Бере зимняя Мичурина. Со свойственной ему проницательностью Мичурин понял, что можно управлять развитием организма и формировать его наследственные качества. Взяв исходные формы, обычно растущие в другой экологической и климатической обстановке, резко отличающейся от местной (уссурийская груша с Дальнего Востока, Бере рояль из Западной Европы), Мичурин сумел сформировать новое растение, соединившее в себе ценные качества обоих родителей. Когда до этих опытов Мичурин скрещивал иностранные сорта с местными породами, то всегда получал преобладание свойств местного сорта.

На этом же принципе переделки природы основываются и работы Т. Д. Лысенко с получением высокоморозоустойчивых растений. Для этой цели Лысенко высеивает под зиму озимые и особенно яровые культуры, которые в значительной своей части гибнут, а часть растений приспособляется и изменяет свою наследственную природу, становясь крайне устойчивыми к низким температурам.

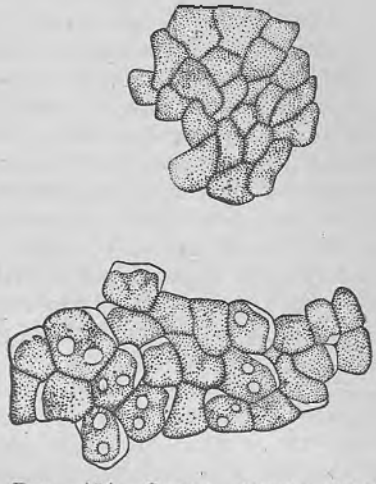


Рис. 194. Срезы через точку роста озимой пшеницы Московская 2411. Вверху — яровизированной (11. XI. 1945); внизу — неяровизированной.

Зимостойкость растений. Мы уже отмечали, что з и м о с т о й к о с т ь растений есть более широкое понятие, чем морозоустойчивость. Отчего же могут гибнуть растения зимой, помимо низких температур? Одной из причин гибели древесных пород может быть высокая интенсивность зимнего испарения воды. Испаряя значительное количество воды, растение не может восполнить эту потерю, так как поглощения воды из почвы и её передвижения по растению в это время года не наблюдается. Древесные растения предохраняются от испарения с поверхности стеблей пробкой, и большинство из них теряет в это время свою листву. У тех же, которые, как наши хвойные, зимуют с листвой, испарение очень затруднено благодаря тому, что устьица в это время наглухо закрыты и даже как бы замуровываются выделениями растения.

Всё же с поверхности рубчиков испарение идёт, причём с разной степенью интенсивности у разных видов. Ботаниками давно подмечена определённая закономерность в распределении древесных пород. Чем меньше растение транспирирует, тем дальше оно продвигается на север. Обыкновенный дуб не идёт за Уральский хребет, так как сухость зимнего воздуха на востоке вызывает сильное испарение и высыхание дуба зимой.

Особенное значение в нашей стране имеет повреждение и гибель озимых хлебов. Озимые хлеба гибнут не только от низкой температуры, но и от ряда других причин. Из них можно отметить следующие: 1) выпревание, 2) вымокание, 3) гибель под ледяной коркой и 4) выпирание.

Выпревание растений. В ы п р е в а н и е происходит тогда, когда снег выпадает на незамёрзшую почву, так что растение под снегом не замерзает и продолжает сравнительно интенсивно дышать, в результате чего и погибает от истощения.

Гибель под ледяной коркой. Под л е д я н о й к о р к о й растение гибнет от вымерзания. Ледяная корка усиливает давление льда на растение, и гибель под ней происходит обычно при более высокой температуре, чем

без неё. Полевые опыты показали, что озимь под ледяной коркой гибнет быстрее, чем озимь, не покрытая снегом. Если ледяная корка быстро покроется снегом, то она сравнительно мало опасна. Поэтому на юге, где снеговой покров меньше, а оттепели представляют нередкое явление, ледяная корка образуется чаще и бывает гораздо опаснее, чем на севере. Борьба с ледяной коркой должна сводиться к тем же мероприятиям, что и борьба против действия низких температур (снегозадержание и снегонакопление).

Вымокание растений. Гибель от вымокания, т. е. от застоя воды на поверхности почвы, может наблюдаться в различное время года. Осенью оно менее опасно, чем весной. По данным И. И. Туманова, осенью озимые растения очень чувствительны к вымоканию — в период от прорастания до образования зелёных листьев. В вегетирующем состоянии зелёное растение менее чувствительно к вымоканию. Повидимому, зелёное растение может под водой фотосинтезировать и этим улучшать аэрацию окружающей среды за счёт выделенного кислорода. Опыты показали быструю гибель зелёных растений под водой, если их выдерживать в темноте. Весной озимь гораздо легче гибнет под водой, вероятно, от истощения. Основным мероприятием по борьбе с застоем воды является её спуск путём дренажа. Для удаления застойной воды практикуют вертикальный дренаж при помощи скважин и колодцев, а также бороздование посевов для спуска воды по бороздам.

Наиболее успешным и надёжным способом борьбы с застоем воды является создание структурной почвы в травопольной системе земледелия.

Выпирание растений. Выпирание растений связано с притягиванием воды из нижних слоёв образовавшимся слоем льда. Выпирание может возникнуть, например, если при сильных заморозках замерзает верхний слой почвы в 2,5—5 *см*. Если дальнейшего падения температуры не происходит, то этот слой начинает сосать воду по капиллярам из нижних незамёрзших слоёв почвы. В результате внутри почвы получается ледяная прослойка, приподнимающая замёрзший слой почвы, отрывая его от незамёрзшего.

При выпирании корни растений обычно разрываются. Наиболее противостоят выпиранию зимостойкие сорта, обладающие большой растяжимостью своих корней. Яровые имеют значительно менее растяжимые корни, чем озимые. В одном из опытов измерения показали, что у ярового ячменя растяжимость корней равнялась 30%, у неустойчивой ржи 40%, а у устойчивой — 50%. Мерами борьбы с выпиранием будет выведение сортов с сильно растягивающейся корневой системой, мероприятия по уменьшению содержания воды на поверхности почвы, снегозадержание. Особенное значение борьба с выпиранием приобретает в Западной Сибири. В Западной Сибири озимые культуры почти не возделывались, так как они там по большей части погибают зимой. Озимые культуры, в частности озимая пшеница, занимают в основном весь юг нашего Союза, Украину, Донбасс и среднюю полосу. На востоке озимая пшеница удаётся плохо. Гибель озимых в Сибири, как это установил Т. Д. Лысенко, происходит главным образом от выпирания.

Посев по стерне. Выяснив причину повреждения озимых, Т. Д. Лысенко предложил и новый способ борьбы с выпиранием. Считая, что посев озими не удаётся вследствие оседания вспаханной почвы в условиях суровой сибирской зимы, Т. Д. Лысенко предложил посевы по стерне там, где стерня не очень заражена сорняками. Высевая озимую пшеницу дисковыми сеялками по уплотнённой, невспаханной после сбора яровых пашне, удаётся избегать разрыва корневой системы и получать урожаи пшеницы в Западной Сибири, где даже озимая рожь не давала хороших результатов. Понятно очень большое хозяйственное значение возможности посева в Сибири озимых как более урожайных культур, лучше использующих влагу осенне-зимнего периода, чем яровые, а также и с точки зрения разгрузки полевых работ весной.

Таковы многообразные причины повреждения и гибели озимых растений от неблагоприятной перезимовки.

Многие растения повреждаются и гибнут весной при возврате холодов, когда они уже вышли из состояния покоя. В это время многие растения становятся чувствительными даже к небольшим морозам и могут от них легко погибнуть. Особенно чувствительными растения становятся после возобновления ростовых процессов. Для предохранения ценных плодовых насаждений от повреждения морозом проводят весной, при резком падении температуры, д ы м л е н и е, т. е. защиту садов при помощи дымовой завесы, а в некоторых случаях и непосредственное обогревание кострами и грелками. Наиболее нежные плодовые деревья на зимнее время укрываются.

Однако самым надёжным путём будет всё же мичуринский путь выведения устойчивых к морозу сортов плодовых деревьев.

Движения растений. Растительные организмы обычно характеризуются как организмы неподвижные. Последнее не совсем верно, так как у растений всё же наблюдаются движения. Большой подвижностью отличаются низшие растения, в частности бактерии, зооспоры водорослей, некоторые водоросли, например, почти весь порядок вольвоксовых, и т. д. У высших растений движения более ограничены, но и у них движение наблюдается. Стебли многих растений изгибаются к свету, листочки у *стыдливой мимозы* от прикосновения к ним складываются, соцветия *одуванчика* закрываются при ненастной погоде и вечером и т. д.

Отмечают два типа движений: р о с т о в ы е и т у р г о р н ы е, т. е. одни из них обязаны росту растений, а другие — изменению тургора в растении. Первые движения более медленные, а вторые более быстрые.

Ростовые движения могут быть двух типов. Первый тип ростовых движений связан с условиями, действующими в одном направлении. Естественно, что это вызывает односторонний рост и, как следствие этого одностороннего влияния, возникает изгиб. Такие односторонние изгибы органов растения получили название т р о п и з м о в.

Фототропизм. Изгиб стебля растения происходит, например, под влиянием одностороннего освещения. Если высеять пшеницу или горох в вазоне и поставить её на окно, проросшие растения все изгибаются в одну сторону по направлению к свету. Это явление получило название ф о т о т р о п и з м а. Изгиб растения происходит потому, что оно растёт в этих условиях неравномерно. Сторона растения, направленная к свету, растёт более медленно, чем противоположная. Механизм фототропизма видели в том, что под влиянием освещения неравномерно распределяется ростовой гормон ауксин, вызывающий неравномерный рост. На освещённой стороне его меньше, а на теневой больше. Вряд ли, однако, это объяснение правильно. Мы уже отмечали, что ростовые гормоны играют не основную, а подсобную роль в ростовых процессах.

В ряде старых работ ещё в начале этого века был показан факт неравномерного распределения протоплазмы у растений под влиянием освещения. Наблюдения были сделаны на мукоровых грибах (А. Г. Г е н к е л ь). Мы уже знаем, что свет очень сильно задерживает рост у большинства растений. Избыток света всегда может вызвать некоторый перегрев протоплазмы, к которому она весьма чувствительна. Поэтому в клетках высшего растения происходит нечто подобное явлению, наблюдаемому у амёбоидных слизевиков, плазмодии которых переползают из освещённых мест в неосвещённые. Основная масса протоплазмы сосредоточивается на менее освещённой поверхности. Естественно, что там, где скопились основные массы протоплазмы, будут особенно интенсивно идти физиологические процессы и рост также будет идти более интенсивно. Сюда же в большом количестве притекает из точек роста и ауксин, играющий роль в растяжении клеток. Большие его количества являются уже не причиной, а следствием более интенсивно

идущих здесь физиологических процессов. Сказанному не противоречит факт нечувствительности растения к одностороннему действию света при отрезании верхушки. Очевидно, образование ауксина связано с делением клеток. При отрезании верхушки конус нарастания отрезается, и образование ауксина прекращается. Хотя мы и не придаём ауксину основной роли, всё же надо отметить, что отсутствие любого условия останавливает рост. Останавливается он и если не будет ауксина, который образуется в точках роста как результат обмена веществ делящихся клеток.

Явление геотропизма. С этих же самых позиций можно объяснить и явление геотропизма. Геотропизм заключается в изгибе корня по направлению действия силы тяжести (положительный геотропизм), а стебля в противоположном направлении (отрицательный геотропизм). Если перевернуть проросток корнем вверх, а стеблем вниз, то через небольшой промежуток времени корень изогнётся вниз, а стебель вверх, т. е. они примут нормальное для себя положение. Совершенно ясно, что если бы растения не обладали такой способностью, то должны были бы погибать в массовом количестве. Очевидно, в процессе естественного отбора сохранились лишь растения, выработавшие в себе эту способность. Вернее будет сказать, что самое образование стебля и корня стало возможным лишь благодаря наличию геотропической реакции, возникшей, очевидно, вместе с образованием данных органов, а может быть и ещё раньше, так как многие водоросли обладают отрицательным геотропизмом.

В понимании геотропизма до сего времени царила гипотеза Холодного—Вента, объяснявшая следующим образом неравномерный рост стебля и корня. Авторы этой теории считают, что неравномерно распределяющийся ауксин вызывает различную реакцию стебля и корня. По их мнению, корень очень чувствителен к концентрации ауксина, и те его концентрации, которые ускоряют рост стебля, замедляют рост корня. Поэтому нижняя поверхность корня, где скопляется больше ауксина, растёт медленнее, и корень изгибается книзу, а у стебля, наоборот, быстрее, и он поэтому изгибается кверху. Такова остроумная, но мало убедительная гипотеза Холодного — Вента, пользовавшаяся до недавнего времени всеобщим признанием. Можно, однако, представить себе дело несколько иным образом. Очевидно, в процессе эволюции сохранялись только те формы, у которых под влиянием действия силы тяжести происходило различное распределение протоплазмы в стебле и корне. Характер этого распределения у разных растений был, несомненно, неодинаков. У большинства растений под влиянием силы тяжести в стеблях плазма скопляется на нижней поверхности клеток, а у корней на верхней. При этом допущении сразу же станет ясным, что у обоих органов рост идёт интенсивнее там, где больше скопляется протоплазмы. При вертикальном росте протоплазма распределяется в клетке равномерно. Предлагаемая нами гипотеза гораздо проще и понятнее объясняет не только причину отрицательного геотропизма стебля и положительного геотропизма корня, но и плагиотропный рост растительных организмов, т. е. рост, параллельный земной поверхности, особенно резко выраженный у корневищ многих растений. Таким образом, понять тропизмы растения можно, только пользуясь историческим методом, значение которого так хорошо в своё время подчеркнул К. А. Тимирязев. Возникновение самого механизма изгиба (неравномерное распределение протоплазмы), можно понять, только учтя историческую и творческую роль отбора, а также и приспособительную реакцию растения к условиям существования и их изменениям, меняющим и природу самого растения.

Настии. Под настиями понимаются ростовые движения растений, связанные не с односторонним, а с диффузным влиянием того или иного условия. К этим движениям относятся движения «сна» у растений, связанные с более ускоренным ростом той или иной половины органа или части органа. Для движений настического характера необходимым условием является двусторонне-симметрическое строение органа, имеющего верхнюю и нижнюю сторону (лист, лепестки). Если более быстрый рост наблюдается на

верхней стороне листа, то произойдёт его изгибание книзу (эпинастия), а если рост идёт быстрее с нижней стороны, то наблюдается изгибание его кверху (гипонастия). Движения «сна» у растений, т. е. замыкание цветков к вечеру и отмыкание их утром, вызываются изменениями температуры, влияющими неодинаковым образом на рост нижней и верхней поверхности лепестков. Само название «сон» для этого явления крайне неудачно, так как со сном животных эти явления не имеют ничего общего. У некоторых растений такое же отмыкание и замыкание цветков или соцветий наблюдается с изменением интенсивности освещения. Всем известно замыкание корзинки одуванчика в пасмурную погоду; раскрывание цветков у садового табака происходит, наоборот, при уменьшении интенсивности освещения, почему они и раскрываются вечером. Экологическое значение этих движений для растения очень велико, так как они облегчают опыление при благоприятных для этого окружающих условиях и защищают внутренние части цветка от неблагоприятных условий. Основную роль здесь, как и везде, играет процесс приспособления к условиям существования. Поэтому для одних растений важно открывать свои цветки в хорошую погоду и днём, а у растений, опыляемых ночными насекомыми (как у табака), это отмыкание происходит вечером. К тургорным движениям можно отнести движения листьев у стыдливой мимозы и движения насекомоядных растений. У мухоловки, растущей в болотах Северной Америки, и у альдрованды, растущей у нас на юге в реках, происходит быстрое захлопывание листа с находящимся внутри него насекомым или рачком, которое задевает специальные волоски, изменяющие тургор растения. Механизм этих движений можно видеть в очень большом изменении проницаемости протоплазмы клеток для воды. Весьма вероятно, что при этом играет роль изменение вязкости протоплазмы. При изменении проницаемости плазмы для воды происходит выталкивание воды в межклетники и замыкание листа. Затем тургор опять восстанавливается и растение отмыкает свои листья-ловушки. Таковы в общих чертах разнообразные формы движения у растений. Мы видим, что даже высшие растения обладают некоторой способностью к движению, но, конечно, гораздо более ограниченной, чем движение у животных организмов.

Развитие растений

Определение понятия развития растений. «Под развитием семенного растения мы понимаем тот путь необходимых качественных изменений содержимого клеток и органообразовательных процессов, который проходит растение от посеянного семени до образования новых семян» (Лысенко).

Приведённое определение относится к высшим семенным растениям, но может быть с таким же успехом в несколько изменённом виде применено и для растений, не образующих семян. С указанной точки зрения под развитием растения понимается тот путь необходимых качественных изменений содержимого клеток, который проходит растение от воспроизводящей клетки (зигота, спора, сам организм) до образования новых воспроизводящих клеток.

Мы уже знаем, что индивидуальное развитие растения, так же, как и его рост, протекает в тесном взаимодействии с условиями окружающей среды.

Рост и развитие — не тождественные явления. Из сформулированного определения развития и данного ранее определения роста видно, что рост и развитие — явления не тождественные. Заслуга разграничения понятий роста и развития принадлежит Т. Д. Лысенко. Но не будучи тождественными, рост и развитие, однако, тесно связаны друг с другом. Лысенко говорит, что рост есть одно из свойств развития растения. Наблюдаемые между ростом и развитием соотношения укладываются в четыре случая: 1) быстрый рост растения (увеличение массы) и медленное его развитие, медленное движение растения к образованию семян; 2) медленный рост и ускоренное развитие; 3) быстрый рост и быстрое развитие; 4) медленный рост и медленное развитие.

Из приведённых реально наблюдаемых в природе случаев видно, что быстрота развития, т. е. темп протекания качественных изменений, ведущих к образованию новых семян, зависит не только от скорости накопления растением его массы. Наблюдаются случаи, когда растение накапливает

ничтожное количество массы, но быстро переходит к образованию цветков и семян (рис. 195). Например, если высеять *просо* ранней весной, когда дни ещё сравнительно короткие, то оно очень скоро выбрасывает метёлку и зацветает.

С другой стороны, *земляная груша* (*топинамбур*) или декоративное растение *перилла*, культивируемая в садах, не зацветают в северной и средней полосе нашего Союза из-за слишком большой продолжительности дня.

Продолжительность жизни растений. Приведённых примеров достаточно, чтобы показать различия между ростом и развитием растения.



Рис. 195 Хлопчатник

Растения выращивались в разных условиях. Слева: быстрый рост, но медленное развитие (ещё не цветут). В центре: быстрый рост и быстрое развитие (образовали цветы и коробочки). Справа: медленный рост и быстрое развитие (образовали цветы и коробочки).

По продолжительности своей жизни растения могут быть однолетними, двулетними и многолетними. Однолетние растения заканчивают свой жизненный цикл в течение одного вегетационного периода. Всё своё развитие, т. е. весь путь качественных изменений от семени до семени, они проходят в течение двух-четырёх месяцев. Сюда относятся, помимо целого ряда дикорастущих растений, также и многие культурные растения. Все наши яровые хлеба и многие огородные растения являются культурами однолетними (*яровая пшеница, овес, ячмень, просо, подсолнечник, фасоль, бобы* и др.). Переходом к двулетним являются озимые культуры. Настоящими двулетниками, т. е. растениями, зацветающими лишь на второе лето, будут *свёкла, капуста, морковь* и ряд других овощных растений.

Наконец, многолетние растения обычно начинают цвести через несколько лет, иногда даже через несколько десятилетий после прорастания семени и обычно в дальнейшем плодоносят в течение целого ряда лет. Так, дуб начинает цвести и плодоносить от 40 до 80 лет, яблони — на 5—10-й год жизни и т. д. (см. таблицу на стр. 257).

Существуют многолетники, цветущие и плодоносящие только один раз в жизни. Растения, плодоносящие один раз в своей жизни, получили назва-

ние монокарпических растений, а плодоносящие многократно называются поликарпическими растениями[1]. К монокарпическим

Возраст некоторых древесных пород, в котором они начинают цвести

Берёза	—10—12 лет.	Пихта	—30—50 лет.
Лещина	—10 »	Ель	—60—70 »
Вяз	—40 »	Сосна	—15 »
Липа	—25 »	Лиственница	—10 лет зацветает, но даёт семена с 20 лет.

растениям относятся все однолетники и двулетники и небольшое число многолетников. Самым распространённым примером монокарпических многолетников будет *мексиканская агава*. Агава цветёт на своей родине на 8—10-й год своей жизни, приносит плоды и семена, а затем отмирает. Таким же свойством отличаются и наши среднеазиатские растения из рода *Ferula*, относящиеся к семейству зонтичных. 6—7 лет *ферула* растёт в виде розетки листьев. Затем она выбрасывает длинное, выше роста человека, соцветие, цветёт и плодоносит, а потом отмирает.

Подобные растения встречаются сравнительно редко. Среди многолетников встречаются очень долголетние формы. Наша обыкновенная берёза живёт около 100 лет, ель до 300 лет, дуб и липа до 500 лет. Особенно долголетними являются два вида *секвойи* — хвойного растения, растущего в Калифорнии. Вид *Sequoia gigantea* может достигать возраста в 3000 лет, а *Sequoia sempervirens* (красное дерево) живёт до 6000 тысяч лет. Известны отдельные экземпляры секвойи, достигающие 150 *м* высоты. По величине их превосходят только австралийские *эвкалипты*, достигающие величины шпиля Петропавловской крепости в Ленинграде, т. е. 150 *м* (рис. 196). *Эвкалипты* отличаются быстрым ростом и не достигают такого возраста, как секвойи. Из приведённых примеров видно, как варьирует продолжительность жизни растения. Маленький эфемер нашей среднеазиатской пустыни заканчивает весь цикл своего развития в три недели, а красное дерево может существовать в течение 6000 лет.

Теория стадийного развития. Основной биологической теорией индивидуального развития растений является созданная Т. Д. Лысенко теория стадийного развития растений. Одно из основных положений этой теории мы уже разобрали, когда рассматривали вопрос о том, что понимать под ростом и развитием растения. Т. Д. Лысенко дал новое, правильное понимание этих процессов, показав их различие и наблюдаемые между ними соотношения. В понимании Лысенко рост есть одно из свойств развития растительного организма.

Вторым принципиально новым и важным положением теории стадийного развития явилось верное понимание роли окружающих условий в развитии организма. Т. Д. Лысенко подчеркнул роль внешних условий в развитии, показав их определяющее значение. А. А. Авакян следующими словами характеризует роль внешних условий и исторического процесса в развитии организмов: «Причины развития и существования любого свойства и признака следует искать во взаимодействии организма с условиями его жизни — ныне существующими и ранее действовавшими, ставшими для современных организмов потребностями».

Таковы основные принципиальные предпосылки теории стадийного развития растений.

Стадии развития. По теории стадийного развития, растение на протяжении своего жизненного цикла проходит ряд этапов развития, или стадий, под влиянием комплекса условий окружающей среды. Стадии являются переломными моментами в жизни растения. В это время в клетках рас-

[1] Моное — по-гречески значит один, поли — много. Слово карпон значит плод. В буквальном переводе это будет однократноплодоносящие и многократноплодоносящие растения.

тений и протекают качественные изменения их содержимого, приводящие растение к образованию цветков и семян, т. е. к генеративному или половому размножению. Таким образом, весь жизненный цикл растения, его развитие, состоит из отдельных разнокачественных этапов, стадий развития. Очень важно понять, что появившиеся в растении морфологические изменения не всегда являются результатом перехода растения в новую стадию развития.

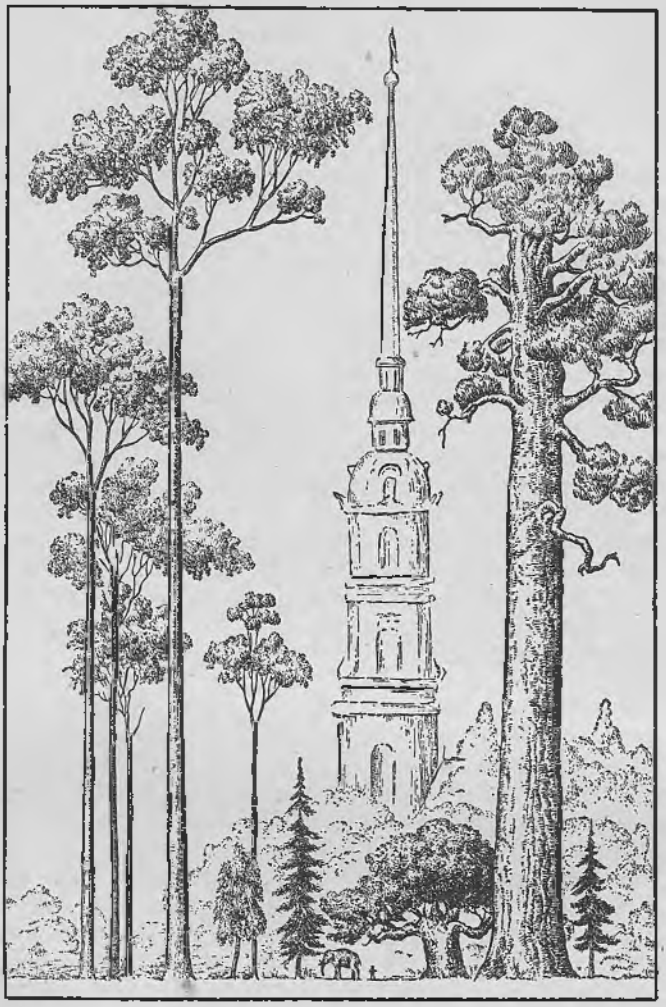


Рис. 196. Эвкалипты (слева) и секвойя (справа).
Для сравнения на рисунке изображены: шпиль Петропавловской крепости, берёза, ель, баобаб, слон и человек.

Переходя в новую стадию развития, растения могут и не сразу развить новые морфологические признаки, но в то же время растение, прошедшее соответственную стадию развития, уже является изменённым. Так, например, прошедшая стадию яровизации озимая пшеница, не отличающаяся по морфологическим признакам, оказывается крайне неморозостойкой и вымерзает нацело там, где контрольная прекрасно зимует.

Таким образом, под стадиями развития понимается не само образование различных органов растения, а те этапы и качественно-переломные моменты в развитии растений, без которых невозможен дальнейший нормальный путь

развития, ведущий через образование различных органов и признаков к плодоношению.

На основе этих качественных изменений развиваются части и органы растения, различные их свойства и качества.

В настоящее время хорошо изучены две первые стадии развития: 1) стадия яровизации и 2) световая стадия. Всего вероятнее, что весь цикл развития цветкового растения складывается из четырёх или пяти стадий.

Стадия яровизации. Первая стадия развития, стадия яровизации, начинается с того момента, когда семя только трогается в рост, и проходит под влиянием определённых условий температуры и аэрации, а также и содержания воды в клетках организма. В сухом семени стадия яровизации проходить не может. Следует отметить, что комплекс условий, при которых проходит соответственная стадия развития, является именно тем, к которому данный вид растений приспособился в течение многих поколений в данном климатическом районе. Поэтому ясно, что условия для прохождения стадии яровизации у растений южного происхождения, например, у хлопчатника, резко отличны от условий прохождения этой же стадии у растений более северного типа, например, у озимой пшеницы. У хлопчатника стадия яровизации проходит при температуре в 25°С, а у озимой пшеницы от 0 до 5°С

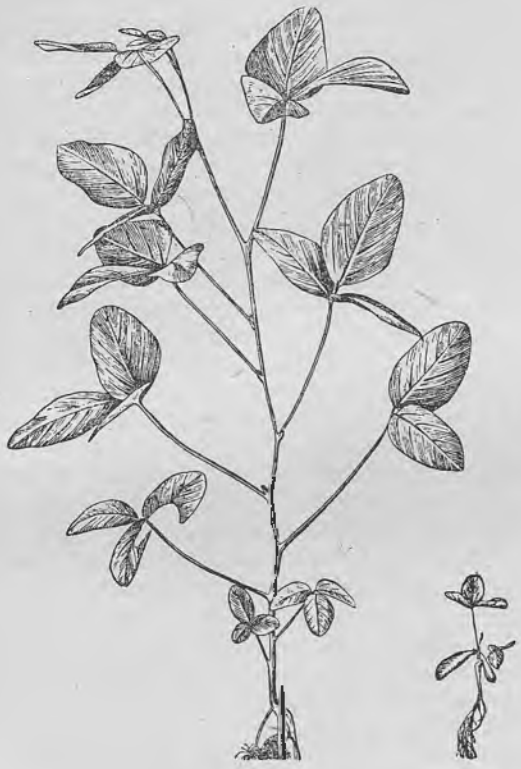


Рис. 197. Соя.

Оба растения выращивались в условиях непрерывного освещения. Левое растение — из черенка, взятого с неплодоносящего растения, правое растение — из черенка плодоносящего растения. Левое растение не зацвело, правое — зацвело и дало плод.



Рис. 198. Весенний посев озимой пшеницы Украинки:

слева — неяровизированными семенами, справа — яровизированными.

(при наличии всего остального комплекса условий, а именно, аэрации и оводнённости клеток).

Совершенно прав Т. Д. Лысенко, который подчеркнул, что описанные многочисленными авторами изменения в точках роста и в самом растении являются не самим существом, а лишь следствием яровизационного процесса. К этой категории изменений относятся изменения изоэлектрической точки белков протоплазмы, усиление активности ферментов, а также образование берлинской лазури при обработке точек роста жёлтой кровяной солью и хлорным железом, реакция, характерная для яровизированных растений по данным Бассарской.

Стадийные изменения, связанные с прохождением стадии яровизации, осуществляются в конусах нарастания и передаются от одной клетки к другой при делении материнской клетки. Доказательством этого положения служат опыты Т. Д. Лысенко с черенкованием сои и хлопчатника. Черенки этих растений, взятые с разных участков стебля, дали разные результаты в отношении цветения. В то время как растения из черенков, взятых из верхней части растения, ближе к точке роста дали быстрое зацветание, черенки, взятые у основания, несмотря на свой более старый возраст, оказались стадийно более молодыми, т. е. зацветали позднее или вообще не зацветали. Стадийная разнокачественность тканей показана и на другом опыте (рис. 197). Растение сои, выросшее из черенка, взятого с цветущего растения, т. е. стадийно более старого — зацвело, а выросшее из черенка, взятого с нецветущего растения, т. е. стадийно более молодого — не зацвело. Опыт вёлся при непрерывном освещении, при котором у сои не проходит световая стадия.

Прямые опыты охлаждения точек роста у свёклы, проведённые Хробочеком, путём подачи холодной воды в каучуковой трубке, показали, что только в случае охлаждения точек роста происходит яровизация. Если же охлаждать само растение, то стадия яровизации не протекает.

Предпосевная яровизация семян. Огромное практическое значение имеет приём предпосевной яровизации, разработанный Т. Д. Лысенко. Оказалось, что те же самые стадийные изменения, которые происходят в точках роста вегетирующих растений, проходят и в чуть тронувшихся в рост семенах, которым дан минимум воды, чтобы задержать их рост. Развитие же их при этом может проходить беспрепятственно, если дать этим тронувшимся в рост семенам комплекс условий, необходимых для прохождения стадии яровизации. Если посеять весной прояровизированные семена озимой пшеницы, то она выколашивается этим же летом (рис. 198).

Помимо огромного практического значения приём предпосевной яровизации позволил решить целый ряд вопросов теоретического порядка. В этом отношении любопытны опыты по выяснению условий прохождения стадии яровизации в зависимости от уровня питания растения. В опытах Дрожжина и Коновалова выяснилось, что если яровизировать зародыш пшеницы, отделив его от эндосперма, то яровизация не происходит. В то же время, если искусственно подкормить зародыш сахаром и минеральными веществами, то яровизационный процесс протекает полностью. Эти работы со всей ясностью показывают, что для прохождения любой стадии необходим комплекс условий.

Т. Д. Лысенко неоднократно подчёркивал, что удельный вес отдельных условий в прохождении стадии яровизации меняется в зависимости от того, протекает ли стадия яровизации в поле или предпосевно, в ворохе семян. Для растений, находящихся в грунте, основным определяющим фактором является температура, так как клетки растений содержат значительное количество воды. При предпосевной яровизации фактор влажности будет в относительном минимуме более част, чем фактор температуры.

При предпосевной яровизации пшениц рекомендуются следующие содержание воды и температура для прохождения стадии яровизации: для озимых

сортов—от 0 до 2°С при 55% влажности от сухого веса, для яровых позднеспелых сортов—от +3 до 5°С при 50% влажности, для раннеспелых яровых—от +10 до +12° при влажности 48%. Общим правилом можно считать, что «чем ниже температура, при которой будет проводиться яровизация посевного материала данного сорта, тем выше должен быть процент влажности семян».

Следует обратить внимание на следующее обстоятельство. Процесс яровизации протекает не при какой-то строго определённой температуре, а в известных интервалах этой температуры, причём чем менее подходит температура для прохождения данного процесса, тем длительнее протекает процесс яровизации. При полном несоответствии условий растения могут годами не переходить в репродуктивное состояние.

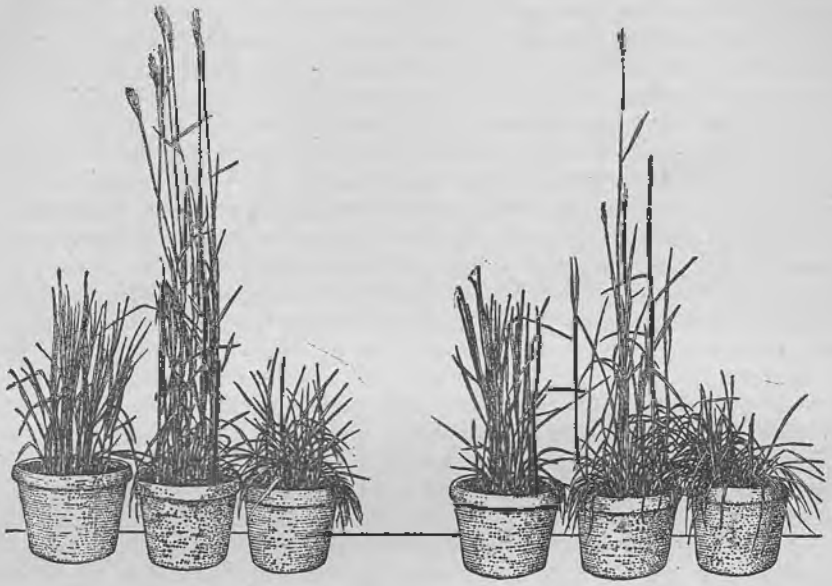


Рис. 199. Растения озимой пшеницы Лютесценс 329 — три вазона слева и Украинки — три вазона справа.

Левые вазоны обоих сортов выращивались при температуре 2—8°. Растения яровизировались, но к колошению из-за низкой температуры не приступили. Растения средних вазонов обоих сортов выращивались при температуре 8—15°, яровизировались и приступили к колошению. Растения правых вазонов обоих сортов выращивались при температуре выше 15°, не яровизировались и не дали колошения.

Теория стадийного развития с совершенной ясностью выяснила, почему в ряде случаев исследователи не получили выколашивания и цветения при определённых условиях. Напомним, например, опыты Клебса с *будрой* или старинные наблюдения Мюллера, отметившего, что ряд двулетних европейских растений в Бразилии растёт в течение ряда лет, не зацветая. Причина этого явления для нас ясна. Она заключается в том, что эти растения в бразильском климате не находят условий для прохождения стадии яровизации.

После прохождения стадии яровизации растение переходит во вторую стадию развития, с в е т о в у ю. До тех пор, пока не пройдёт стадия яровизации, растение не может перейти в световую стадию (рис. 199). Длительность стадии яровизации весьма неодинакова у различных групп и сортов пшениц. Так, например, озимая пшеница Новокрымка проходит стадию яровизации в 35 дней, Кооператорка в 40, а Украинка в 50 дней. Вообще у озимых пшениц стадия яровизации протекает от 35 до 60 дней, у позднеспелых яровых в 10—14 дней и у раннеспелых в 5—6 дней.

Стадия яровизации у некоторых двулетников. Интересно отметить, что ряд двулетних растений (свёкла, капуста) проходят стадию яровизации только в состоянии зелёных проростков и не проходят её в семенах. Очевидно,

у этих растений стадия яровизации начинает проходить тогда, когда растения от гетеротрофного питания за счёт запасов, отложенных материнским растением в семени, переходят к автотрофному питанию за счёт зелёных листьев.

Световая стадия. Вторая стадия развития проходит у одних растений при укороченном, а у других при длинном дне. В 1920 г. два американских учёных, Гарнер и Аллард, открыли, что переход к цветению у одних растений происходит только при укороченном двенадцатичасовом дне, а у других при длинном дне или даже в условиях непрерывного освещения. Явление это получило название фотопериодизма. Первые растения были названы растениями короткого дня, а вторые — растениями длинного дня. Кроме того, обнаружилась группа растений, безразличная к условиям освещения, названная ими нейтральной.

К растениям короткого дня принадлежат виды более южного происхождения (хлопчатник, просо и др.), а к растениям длинного дня — растения более северного происхождения (пшеница, ячмень и др.). Как известно, летом на севере день значительно длиннее, чем на юге.

Явления фотопериодизма у растений получили надлежащее объяснение лишь в теории стадийного развития. Оказалось, что после прохождения стадии яровизации озимая пшеница, поставленная в условия короткого дня, не приступает к цветению, а поставленная в условия длинного дня, зацветает. Если взять пшеницу, не прошедшую стадии яровизации, то она не выколашивается как в условиях короткого, так и в условиях длинного дня. Пока не прошла стадия яровизации, не может протекать и стадия световая. Таким образом, этот опыт подчёркивает необходимость предварительного прохождения стадии яровизации, т. е. последовательности стадийных изменений. У растений короткого дня необходимо после прохождения стадии яровизации поставить растение в условия укороченного дня. Очень многие растения короткого дня не могут зацвести в условиях Москвы из-за слишком большой продолжительности летнего дня. К таким растениям относится, например, *топинамбур* или *земляная груша*, хорошо растущая, но не зацветающая на широте Москвы.

Световая стадия, в отличие от стадии яровизации, может протекать только в зелёном растении, так как для протекающих в точке роста изменений необходимо образование питательных веществ в листовом аппарате растения. Например, ставя точки роста в условия темноты, или короткого дня, у короткодневных растений мы не сможем получить прохождения световой стадии. Для этого необходимо ставить в условия короткого дня листья растения. Только тогда точки роста будут проходить световую стадию.

В каких условиях проходят стадийные изменения у растений короткого и длинного дня? Опыты показали, что у растений короткого дня световая стадия проходит в темноте. Если их освещать хотя бы на несколько минут, прерывая темноту, то световая стадия не проходит. То же самое имеет место при мигающем свете, когда через секунды и минуты темнота сменяется светом. У растений длинного дня световая стадия проходит на свету, и короткие перерывы освещения темнотой не прерывают её прохождения. В этом случае необходимо только, чтобы в сумме число часов освещения соответствовало продолжительности освещения в условиях длинного дня.

Влияние качества света на прохождение световой стадии. Очень много внимания было уделено исследователями вопросу о качестве света, необходимого для прохождения световой стадии. Эти работы показали, что при прохождении световой стадии красный свет воспринимается растением как свет, а сине-фиолетовая часть спектра — как темнота. Однако при увеличении интенсивности синего света он тоже начинает восприниматься растением как свет. Новые опыты показывают, что если выровнять интенсивность света по числу квант, то красный и синий свет дают одинаковые результаты.

Световая стадия и фотопериодизм. Т. Д. Лысенко в одной из своих статей отметил, что растение нуждается не в фотопериоде, а в условиях для прохождения световой стадии. Работы Разумова подтвердили это положение.

Оказалось, что можно выращивать даже растения короткого дня на непрерывном свете, лишь бы этот свет был достаточно низкой напряжённости и воспринимался бы как темнота. В опыте Разумова *просо бухарское, памирское* и *иркутское* выращивались на коротком дне, а остальную часть времени — при освещении в 10 люксов. У всех этих сортов не наступало задержки в вымётывании метёлки при таком освещении. У *проса воронежского* и *безенчукского* только дополнительное освещение в 0,5 люкса не вызывало задержки и, наконец, *просо монгольское, корейское* и *китайское* давало метёлку только на коротком дне. Освещение в 0,5 люкса уже вызывало задержку в выбрасывании метёлки.

Из изложенного ясно, что фотопериодизм не может считаться определённой теорией развития, на что это учение, несомненно, претендовало.

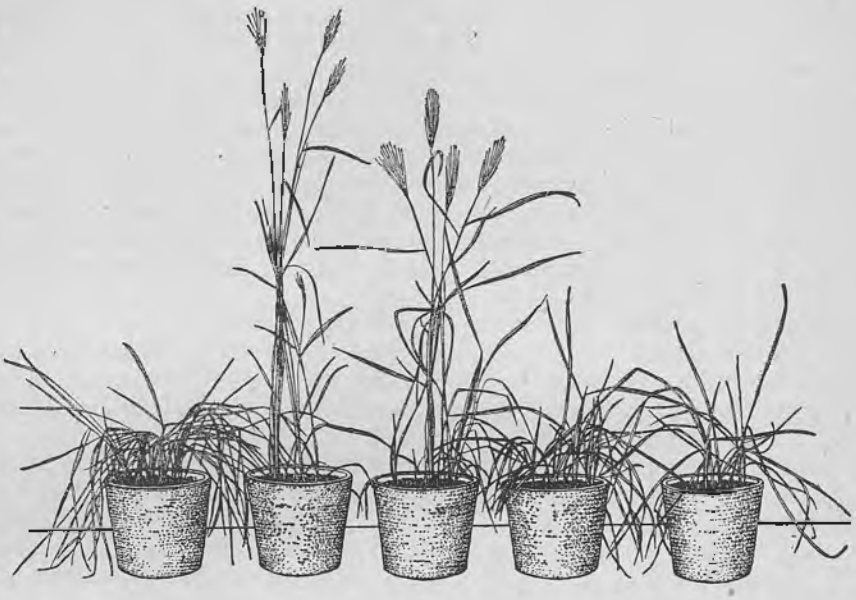


Рис. 200. Озимая пшеница Новокрымка 204.

Посев 6/VIII в теплице. Снимок сделан 26/IX. Слева направо: в первом вазоне — растения из обычных семян, выращивались при непрерывном освещении; во втором вазоне — растения из яровизированных семян выращивались при непрерывном освещении; в третьем вазоне растения из яровизированных семян выращивались первые 17 дней при непрерывном освещении, последующие 32 дня — при 10-часовом дне; в четвёртом вазоне — растения из обычных семян выращивались при 10-часовом дне; в пятом вазоне — растения из яровизированных семян выращивались при 10-часовом дне.

Особенно ясным и убедительным фактом, доказывающим стадийную природу фотопериодизма, является так называемое фотопериодическое последействие, открытое русским учёным Этизом и изученное более подробно Разумовым. Оказывается, для ускорения плодоношения вовсе нет необходимости воздействовать на растения соответствующим фотопериодом в течение всей его жизни. Для этого достаточно подвергать его этому воздействию в течение сравнительно короткого времени в период, предшествующий образованию цветочных органов.

Т. Д. Лысенко даёт этому явлению такое объяснение. После стадии яровизации, на скорость прохождения которой световой режим не оказывает никакого влияния, наступает следующая стадия развития, световая. Для прохождения этой стадии одни растения нуждаются в определённом сроке пребывания на свету (рис. 200), так как у них свет ускоряет наступление плодоношения, другие же растения нуждаются в определённом сроке пребывания в темноте, так как у них свет задерживает плодоношение. Первые и

будут растения длинного дня; у них на световой стадии развитие всего скорее идёт при непрерывном свете. У растений короткого дня те стадийные изменения, которыми обусловливается прохождение световой стадии, скорее протекают в темноте. Но так как в непрерывной темноте растения не могут существовать в силу прекращения процесса фотосинтеза, то для этих растений оказывается необходимой периодическая смена света и темноты, причём в течение светлого периода суток у них идут процессы питания, а в течение тёмного периода стадийные изменения.

Мы уже отмечали значение укорочения дня для образования клубней у картофеля и для перехода растений в состояние зимнего покоя. Независимо от того, как проходит световая стадия, при коротком или при длинном дне, переход к покою связан в первую очередь с укорочением длины дня.

Последний вопрос имеет и очень большое практическое значение. В условиях длинного полярного дня многие культурные растения, как это недавно показал Шульц своими опытами в нашем Заполярье, не впадают в состояние покоя и вымерзают полностью, или очень страдают от морозов. Влияние длины дня на переход растения к покою и некоторые другие процессы, не связанные непосредственно с прохождением световой стадии, можно назвать фотопериодизмом.

Значение теории стадийного развития. Теория стадийного развития акад. Т. Д. Лысенко имеет огромное значение. Прежде всего, теория эта построена на эволюционной основе, так как в ней индивидуальное развитие понимается как процесс, сложившийся в тысячелетней эволюции данных форм.

Стадии развития — качественно переломные моменты в жизни растения — обусловлены сменой требований растения к условиям внешней среды.

Эти требования растением определённых условий в различные моменты его индивидуальной жизни, так же как смены стадий, обусловлены всей предыдущей историей растения.

Теория эта удачно отразила связь внешнего и внутреннего в развитии организмов, показав тесную зависимость прохождения стадий от определённых внешних условий.

Теория стадийного развития легла в основу мичуринской генетики, которая, основываясь на глубоком познании закономерностей жизни растения, смогла подойти к управлению развитием и природой (наследственностью) растений.

Наконец, она дала лучшее оружие для практики социалистического сельского хозяйства в самых разнообразных направлениях, а именно в виде приёмов яровизации, борьбы с вырождением картофеля на юге, подбора пар при скрещивании для выведения новых сортов и переделки природы растений, обогрева семян и т. д.

Опровержение представлений об обратимости процесса развития. Одним из весьма существенных и принципиальных вопросов в стадийной теории является вопрос об обратимости стадийных изменений, т. е. вопрос об обратимости развития.

Подходя к вопросу теоретически, мы можем считать, что развитие не может идти назад, а может только иметь поступательное движение вперёд, что вытекает непосредственно из принципов материалистической диалектики. В то же время в литературе описаны многочисленные случаи обратимости, когда, например, цветочный побег, под влиянием тех или иных условий, даёт образование вегетативных органов—листьев. Также описаны многочисленные опыты по «разъяровизации». Оценивая все относящиеся сюда факты, описанные в литературе, мы можем разбить их на ряд случаев:

1) Яровизация семян проходила при явно ненормальных внешних условиях, например, в атмосфере азота. Стадийные изменения в этих условиях просто не прошли.

2) При слишком большой передержке яровизированных семян точки роста у них отмирают, а вновь регенерировавшие точки роста не пройдут стадийных изменений, и ясно, что растение в этом случае не зацветёт.

3) Третий случай связан с тем, что стадийные изменения прошли, но нет подходящих условий для их проявления.

В этом отношении прекрасное объяснение этим противоречащим фактам дал А. А. Авакян, который говорит по поводу обратимости следующее: «Нередко даже цветущие побеги, например, у семенников двулетних культур, при наступлении высокой температуры и особенно в условиях короткого дня, постепенно прекращают цветение. Листья постепенно утолщаются, пластинки листа расширяются и внешне они ничем не отличаются от листьев растений первого года жизни. У корнеплодов на цветоносных побегах образуются листовые розетки и утолщается укороченный побег, подобно корнеплоду. Разные сорта капусты начинают образовывать большое количество маленьких кочаников.

Внешне эти вегетативные органы напоминают соответственные им органы растения первого года жизни и вызывают обманчивое заключение о будто бы наблюдаемом «обратном» развитии растения. Но в то же время растения с такими изменёнными органами резко отличаются от растений первого года жизни по своей готовности к цветению. Как только создаются требуемые условия, «вегетативные» органы на таких цветущих побегах очень быстро начинают цвести, в то время как растения первого года в этих же условиях не цветут и не могут цвести».

Практическое значение теории стадийного развития. Познакомившись в основных чертах с теорией стадийного развития, перейдём к краткому рассмотрению следующих из неё практических выводов. Яровизация яровых пшениц проводится в нашей стране на нескольких миллионах гектаров. Получившие предпосевную яровизацию растения ускоряют своё развитие на несколько дней и этим часто спасаются от губительного действия суховеев на юге и ранних заморозков на севере. Кроме того, предпосевная яровизация увеличивает урожай от 1 до 5 *ц* на 1 *га*, как это видно из приведённой таблицы по результатам яровизации в колхозах.

Прибавка урожая яровых пшениц от яровизации по данным колхозных опытов

Наименование республики, края, области	Площадь в гектарах	Прибавка урожая от яровизации в *ц* на 1 *га*	Прибавка урожая со всей площади	Сорт пшеницы
Средневолжский край	200	2,06	412,0	Лютесценс 62
» »	177	4,0	708,0	Цезиум
» »	150	4,05	607,0	Лютесценс 62
Одесская область . . .	40	2,2	88,0	62
Сталинградский край .	50	3,0	150,0	69
» »	40	4,3	172,0	Лютесценс 62
Харьковская область .	21	5,1	107,3	Мягкая
Азово-Черноморский край	40	2,6	104,0	Мелянопус
Мордовская АССР . .	80	5,9	472,0	Местная
Донецкая область . .	30	4,5	180,0	69
Татария	35	2,47	86,45	Цезиум

Для яровизации картофеля проращивают клубни (до ростков в 2—3 *мм*) при температуре 12—15°; после этого клубни в течение 20—25 дней выдерживают при той же температуре на свету. Обычно, чтобы лучше использовать

помещение, клубни нанизывают на проволоку или шпагат и развешивают на специальные стойки. Шпагат предварительно протравливают 2% раствором формалина. Перед яровизацией протравливают картофель, погружая его в мешках в 0,5% формалин на 5 минут. Прошедший яровизацию клубень имеет крепкие зелёные ростки (до 0,5 *см*), вокруг которых имеются корневые точки (зачатки).

Яровизация озимых в производстве не применяется, так как озимые теряют при этом свою морозоустойчивость; кроме того, нецелесообразно уменьшать озимый клин, так как озимые более урожайны, чем яровые; они лучше используют влагу осенне-зимних осадков. Однако яровизация озимых широко применяется селекционерами для получения трёх-четырёх поколений растений в год, при выращивании их в теплицах.

Летние посадки картофеля. Огромное практическое значение имеют летние посадки картофеля, давшие возможность избавиться от ввоза семенного картофеля в южные районы. Исходя из теории стадийного развития, Лысенко выяснил, что вырождение картофеля на юге связано с высокими температурами воздуха, при которых идёт процесс клубнеобразования. В этих условиях происходит ускоренное старение точек роста, в результате чего получается плохой вырожденный материал. При летних посадках процесс клубнеобразования идёт значительно позднее, при гораздо более низкой температуре воздуха. В результате формируются неповреждённые клубни, которые при весенних посадках развивают растения, приносящие хороший урожай продовольственного картофеля.

Влияние высокой температуры на вырождение картофеля было показано экспериментально следующим образом. Заведомо здоровые, невырожденные клубни картофеля разрезались пополам. Одни половинки были положены в подвал, а другие половинки помещались в термостат при температуре 30—40°. В этих условиях половинки выдерживались 25—30 дней. Потом все половинки высаживались в поле. Растения, полученные из половинок, хранившихся в подвале, были здоровыми, а выросшие из половинок, находившихся в термостате, были больными, выродившимися.

Наблюдения, проведённые в Одесском селекционно-генетическом институте, показали значительное увеличение размеров клубней от летних посадок, применяемых в течение ряда лет. Если в 1934 г., в первый год летних посадок, можно было находить клубни весом в 300—500 *г*, то в последующие годы вес отдельных клубней достигал 1 *кг*, а затем и 1,5 *кг* и в редких случаях даже до 2 *кг*. Перенесённые с юга на север в Москву (в опытах Глущенко) клубни от летних посадок сорта Ранняя роза в 1940 г. дали урожай в 480,5 *ц* на гектар, а этот же сорт местного происхождения дал всего 219,5 *ц* с гектара. «Всё это говорит о том, что летние посадки картофеля на юге являются способом не прекращения вырождения породы картофеля, а способом улучшения породы картофеля» (Лысенко). Таким образом вопрос о вырождении картофеля на юге был блестяще разрешён с позиций теории стадийного развития, т. е. с точки зрения взаимоотношений организма и среды.

Познакомившись с теорией стадийного развития, сформулируем её основные положения в виде кратких тезисов, подчёркивающих моменты, имеющие принципиальное значение.

I. Рост и развитие — явления не тождественные, рост есть одно из свойств развития.

1) Под ростом понимается увеличение веса и объёма растений, абстрагированное от формообразовательных процессов.

2) Под развитием понимается путь необходимых качественных изменений содержимого клеток и органообразовательных процессов, который растение проходит от посеянного семени до созревания новых семян.

3) Наблюдаются четыре случая соотношения между ростом и развитием у растений:

а) быстрый рост и медленное развитие;
б) медленный рост и ускоренное развитие;
в) быстрый рост и быстрое развитие;
г) медленный рост и медленное развитие.

II. Развитие растений состоит из отдельных разнокачественных этапов — стадий развития, осуществляющихся лишь при наличии определённого комплекса окружающих условий.

1) Первой является стадия яровизации.

2) Второй — световая стадия.

III. Стадия яровизации есть общебиологическая стадия, протекающая у всех растений.

1) Стадия яровизации протекает при определённой температуре, при наличии аэрации, при определённом уровне питательных веществ (органических и минеральных) и достаточной оводнённости коллоидов плазмы.

2) Качественные изменения в растении, характерные для определённой стадии, могут нарастать до известного предела, дальше которого они не идут. Растение переходит в следующую стадию развития.

3) Стадийные изменения происходят в клетках конуса нарастания и передаются другим клеткам путём деления.

IV. После окончания стадии яровизации протекает световая стадия.

1) Стадийные изменения протекают в темноте у растений короткого дня.

2) Стадийные изменения протекают на длинном дне или даже в условиях непрерывного освещения у растений длинного дня.

V. Стадийные изменения необратимы, так как развитие организма идёт по спирали вверх и не может идти назад.

1) Часть опытов по так называемой о б р а т и м о с т и объясняется тем, что в условиях, созданных в этих опытах, яровизация не проходила, а стало быть, и не могла теряться.

2) При слишком длительной предпосевной яровизации происходит отмирание точек роста и их регенерация из не прошедших стадию яровизации клеток.

3) Ход развития нарушался из-за изменившихся внешних условий, при которых организм не мог проявить или реализовать прошедших стадийных изменений.

VI. Теория стадийного развития послужила основой для следующих практических мероприятий.

1) Увеличение урожая яровых путём предпосевной яровизации: а) уход от засухи; б) уход от заморозков.

2) Получение нескольких поколений в год у озимых путём яровизации их и культуры в теплице.

3) Яровизация картофеля и других культур.

4) Летние посадки картофеля.

5) Стадийный анализ для подбора пар при скрещивании.

VII. Теория стадийного развития является подлинной мичуринской теорией об единстве онтогенеза, филогенеза и условий жизни, давая в руки человека мощное орудие управления развитием и природой организма.

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ КАК ОСНОВНОЕ СВОЙСТВО ЖИВОГО ТЕЛА

Теория стадийного развития послужила основой для создания Т. Д. Лысенко правильных представлений о наследственности организмов. И. В. Мичурин всей практикой своих многолетних работ блестяще показал, как, изменяя внешние условия, можно управлять наследованием признаков у растений, как можно, по выражению Тимирязева, сознательно «лепить органические формы». Как мы уже знаем, Т. Д. Лысенко в своей теории стадийного

развития растений показал, каким путём развиваются признаки и свойства растительных организмов.

Менделисты-морганисты в своих работах игнорировали развитие растений. Так, например, изучая наследственность у яровых и озимых форм хлебных злаков, они скрещивали озимые и яровые формы друг с другом и определяли в потомстве число форм, похожих на того или иного родителя, вопрос же о том, в чём сущность, т. е. сама природа яровости и озимости хлебных злаков и как управлять развитием этих свойств, ими даже и не ставился.

Раскрыв природу стадии яровизации, Т. Д. Лысенко смог заставлять любые озимые хлебные злаки выколашиваться при весеннем посеве, выдерживая их определённое время при относительно пониженных температурах, т. е. проводя предпосевную яровизацию. Таким образом, удовлетворив наследственные потребности растения для прохождения процесса яровизации, удаётся при весеннем посеве получать выколашивание и созревание озимых хлебов, так как все остальные наследственные потребности удовлетворяются уже непосредственно в полевых условиях. Иными словами, при таком подходе к изучению наследственности выявляются потребности организма в условиях жизни и отношение организма к условиям внешней среды. Поэтому Т. Д. Лысенко и определяет наследственность следующим образом: «Под наследственностью мы понимаем свойство живого тела требовать определённых условий для своей жизни, своего развития и определённо реагировать на те или иные условия».

То же самое выражено Т. Д. Лысенко и в другом его определении наследственности, в котором более выпукло выявлен исторический (эволюционный) подход к пониманию наследственности: «Наследственность есть как бы концентрат условий внешней среды, ассимилированных растительными организмами в ряде предшествующих поколений».

Этот мичуринский подход к наследственности совершенно по-новому поставил вопрос о том, как изучать наследственность и как её сознательно изменять, т. е. получать новые ценные породы и сорта животных и растений.

Таким образом, для изучения наследственности организма нужно проследить путь развития данной наследственности, определить условия, необходимые для развития, а также и реакцию растения на воздействие окружающей среды. Воспроизведение себе подобных, говорит Лысенко, есть общая характерная черта любого живого тела. Не только организм как целое может воспроизводить себе подобные, но и каждая клетка, каждая крупинка живого тела.

В то же время следует помнить, что в процессе своего развития организм и его клетки воспроизводят не только подобные себе клетки, но и не подобные. Так, например, из листа бегонии может восстановиться целое растение, т. е. не только листья, но корни и стебли, отличающиеся от исходных клеток листьев. Из зиготы в процессе развития возникают тысячи и миллионы клеток, непохожих на исходную клетку зиготы.

Исходя из этих фактов, Лысенко определяет рост организма как воспроизведение себе подобных, а развитие организмов — как воспроизведение подобных не непосредственно, а через длинную цепь превращений себе не подобных, пока не получится подобное начальному.

Значение обмена веществ в явлениях наследственности. Основой для понимания явлений наследственности является протекающий в организме обмен веществ. Усваивая из окружающей среды необходимые ему питательные материалы, растение перерабатывает их, ассимилирует в вещества своего тела. Этот постоянно происходящий процесс ассимиляции и связанный с ним процесс распада, диссимиляции, непрерывно протекают в живом теле. Однако из окружающей среды растение избирает лишь необходимые для себя

условия. Эта избирательность обусловливается наследственностью данного организма.

Если в окружающей среде организм будет находить необходимые для себя условия, то развитие будет идти так, как оно проходило в предыдущих поколениях данного вида.

Если же организм попадёт в такую обстановку окружающей среды, при которой он не находит необходимых ему условий, то он или погибает, или начинает ассимилировать условия внешней среды, не свойственные его природе. В этом случае произойдёт изменение организма, т. е. получится организм или отдельные участки его тела, более или менее отличающиеся от предшествующего поколения.

Из изложенного ясно, что причиной изменения наследственности живого тела является изменение типа ассимиляции, типа обмена веществ. Усвоенные растением внешние условия, ассимилированные его организмом, становятся уже не внешними, а внутренними условиями, так как они становятся частицами живого тела.

Проиллюстрируем сказанное конкретным примером. Из теории стадийного развития мы знаем, что яровые злаки проходят процесс яровизации при относительно высоких температурах +10+12°С. Если же начать проводить яровизацию яровых злаков при пониженных температурах, то через несколько поколений яровая пшеница превратится в озимую. Под влиянием условий внешней среды, не свойственных данному организму, произошло изменение наследственности, так как эти новые условия, ассимилированные пшеницей, стали уже её новой потребностью, и из яровой возникла озимая пшеница.

Из изложенного ясно, что изменения потребностей всегда адэкватны (равнозначны) воздействию условий внешней среды, если эти условия ассимилированы организмом. Последнее положение крайне важно, так как, зная условия развития растений и меняя окружающую обстановку, мы можем направленно получить те или иные определённые свойства и признаки организма.

Понимание наследственности как процесса ассимиляции живым телом необходимых ему условий и возможность изменения типа ассимиляции для получения новых свойств и признаков решает один из крупнейших вопросов биологии, а именно вопрос о наследовании приобретённых организмом признаков.

Передача по наследству приобретённых признаков. Мичуринской биологии, и в частности самому И. В. Мичурину, удалось полностью разрушить неправильные представления биологов о том, что признаки и свойства, возникшие в процессе индивидуального развития организма, не могут передаваться по наследству.

Уже из приведённого выше примера о возможности наследственной переделки яровой пшеницы в озимую видна вся несостоятельность утверждения морганистов о невозможности передачи по наследству признаков, возникших в индивидуальном развитии организма. Конечно, передаются по наследству только те признаки и свойства, которые возникли в результате изменения обмена. Поэтому абсолютно недоказательны опыты Вейсмана, отрубавшего в течение ряда поколений хвосты у мышей и всегда получавшего хвостатое потомство. Ясно, что при таком механическом повреждении организма обмен не меняется и никакого влияния на последующие поколения подобное воздействие иметь не может. Если же мы меняем характер ассимиляции внешних условий растением, как это имеет место в опытах по переделке яровой пшеницы в озимую, то наследственная природа организма меняется.

Организм и окружающая среда. Из изложенного следует, что между организмом и средой существует тесное взаимодействие. Внешнее, ассимилированное организмом, становится внутренним свойством растения. Поэтому Лы-

сенко подчёркивает, что «под внешним мы понимаем всё то, что ассимилируется, а под внутренним — то, что ассимилирует».

Организм с позиций мичуринского учения не мыслится без окружающей среды, т. е. без условий жизни. Организм и условия жизни представляют собой единство. Вне и без этих условий организм не существует и не может существовать.

В итоге всего сказанного становится совершенно ясно, что развитие организма связано с качественными изменениями. В развитии организмов можно различить два рода качественных изменений.

1. Изменения, связанные с индивидуальным развитием, когда потребности наследственной природы находят полное соответствие в условиях внешней среды. В результате получается организм такой же породы, как предшествующие поколения.

2. Изменения наследственные. Эти изменения также являются реализацией индивидуального развития, но уклонившегося от нормы. Происходят они в условиях внешней среды, в той или иной мере не соответствующих природным потребностям.

Таким образом, наследственность организма тесно связана с его индивидуальным развитием. Всякое изменение внешних условий, изменяющее развитие растения, является причиной изменения наследственности. Формулированные выше положения явились дальнейшим продолжением замечательных работ И. В. Мичурина по получению новых сортов плодовых деревьев.

Большой заслугой И. В. Мичурина явилось правильное понимание процесса приспособления растения к условиям окружающей среды, как процесса, тесно связанного с индивидуальным развитием растения. В этом коренное отличие взглядов Мичурина от взглядов плодовода Грелля и других ламаркистов.

Грелль повторял идеалистическую ошибку Ламарка. Эта ошибка заключалась в том, что процесс приспособления понимался как процесс, идущий вне развития организма, вне тесного взаимодействия организма с условиями внешней среды. По Ламарку и Греллю, организм раньше перестраивается, чтобы затем развиваться, а по Мичурину, организм перестраивается только в процессе развития.

Мичурин в начале своей деятельности сам пережил увлечение акклиматизационной теорией Грелля, за которое он поплатился гибелью двух третей своего сада. По Греллю, прививая неустойчивые европейские сорта на морозоустойчивые подвои, можно легко повысить их морозоустойчивость. Это, однако, оказалось совершенно неверным. Для того чтобы понять подход Мичурина к выведению новых сортов, обратимся к изучению влияния подвоя на привой.

Взаимное влияние подвоя и привоя. Наиболее успешно срастание между привоем и подвоем происходит в том случае, если прививаются друг к другу растения одного и того же вида. Однако сейчас получены не только межвидовые, но даже и межродовые и межсемейственные прививки. Привой и подвой тесно срастаясь между собой, ведут себя как единое целое. Совершенно ясно, что между подвоем и привоем происходит постоянный обмен веществ, так как минеральное питание обусловливается корневой системой подвоя, а органические вещества в процессе фотосинтеза создаются в зелёных листьях привоя. Происходящий между привоем и подвоем обмен веществ не остаётся без влияния на природу обоих компонентов прививки. Особенно сильно влияют листья на изменение свойств другого компонента. Удаляя листья, мы можем в значительной мере воздействовать на изменение свойств привитого компонента.

Менделисты-морганисты утверждали, что никакого изменения природы растения при прививке его на другое не происходит. Основанием этому утверждению служил известный факт из практики плодоводства, что привитые

к дичку (подвою) культурные сорта плодовых растений не меняют своих свойств.

И. В. Мичурину, однако, удалось установить неправильность подобного утверждения морганистов. И. В. Мичурин в своих работах подчеркнул, что на уже сформировавшиеся сорта подвой влияет сравнительно незначительно, но на молодом гибридном растении, которое ещё не сформировало своей наследственности, влияние прививки сказывается очень резко.

По этому поводу И. В. Мичурин писал: «Всякое растение имеет способность изменяться в своём строении, приспособляясь к новой среде в ранних стадиях своего существования, и эта способность начинает проявляться в большей мере с первых дней после всхода семени, затем слабеет и постепенно исчезает после первых двух-трёх и редко до пяти лет плодоношения нового сорта, затем полученный новый сорт плодового дерева становится настолько устойчивым по отношению к изменению в смысле выносливости, что никакие способы акклиматизации уже почти немыслимы».

И. В. Мичурин неоднократно предупреждал, что можно испортить хороший гибридный сорт, если его привить на неудачный подвой.

Таким образом, только организмы с расшатанной наследственностью, как выражался И. В. Мичурин, т. е. гибридные растения, обладающие двойственной, ещё окончательно не установившейся наследственностью, будут сильно изменять свою природу под влиянием прививки.

Следует отметить, что и у старых сортов подвой вызывает иногда значительные изменения. Так, Мичурин обнаружил в одном из своих опытов резкое влияние подвоя лесной груши на один из привитых экземпляров груши Бессемянки. Плоды Бессемянки на этом экземпляре образовались с твёрдой несъедобной мякотью. Значит, даже на уже сформировавшемся сорте в некоторых случаях может сказываться влияние прививки.

Получение вегетативной помеси у ракитника. По мнению Мичурина, сращивая растения между собой, можно получать вегетативные гибриды, ничем принципиально не отличающиеся от половых гибридов. Возможность получения вегетативных гибридов признавал ещё Дарвин. Дарвину было известно несколько случаев вегетативных гибридов, получившихся в результате срастания двух разных компонентов. Из них наиболее известен ракитник Адама, названный так в честь садовода Адама, его впервые описавшего в 1825 г. Ракитник Адама произошёл от *Cytisus laburnum*, на ствол которого был привит глазок *Cytisus purpureus*. Глазок этот как будто не привился, а вскоре на границе дичка и привоя образовалось несколько побегов. Один из них и дал начало помеси, названной *Cytisus Adami*. В то время как цветки у *Cytisus laburnum* жёлтые, а у *Cytisus purpureus* красные, полученный гибрид имеет цветки своеобразной жёлтокрасноватой окраски.

Вегетативное сближение. Метод вегетативной гибридизации широко применялся И. В. Мичуриным для выведения новых пород плодовых растений. Прежде всего, он был использован им для преодоления половой нескрещиваемости далеко отстоящих друг от друга организмов. Для того чтобы заставить подобные растения скреститься, Мичурин прививал их ветви и выдерживал в привитом состоянии в течение нескольких лет. Метод этот получил название вегетативного сближения.

Так, например, он сближал гибридную рябину с грушей для того, чтобы их впоследствии скрестить между собой. Для того чтобы провести скрещивание дыни с тыквой и тыквы с огурцом, Мичурин привил в основание ветви огурца сорта Неросимый черенки своей гибридной тыквы Вермишель и своей дыни Коммунарка. Через некоторое время после прививки цветки дыни были оплодотворены пыльцой тыквы, а цветки тыквы пыльцой огурца. Получились своеобразные плоды дыни-тыквы и тыквы-огурца. Дыня-тыква получилась маленькая, конусообразная и содержала семена своеобразной гранёной формы. Тыква-огурцовый плод был больше огурца, но вдвое меньше тыквы.

Семена его были также вдвое меньшей величины, чем в материнской тыкве.

Метод ментора. Влияние прививки было использовано Мичуриным и в разработанном им м е т о д е м е н т о р а. Слово м е н т о р в буквальном переводе значит воспитатель, наставник.

При помощи метода ментора И. В. Мичурин вывел целый ряд своих замечательных сортов. Метод ментора позволил И. В. Мичурину управлять формированием природы растительных организмов. Применяя ментор, Мичурин вызывал усиление или ослабление того или иного свойства формируемого им сорта. Кто кого перевоспитывает: подвой привой, или наоборот, или они оба перевоспитывают друг друга? Это зависит от ряда причин и прежде всего — от возраста взятого привоя и подвоя. Более старый, сформировавшийся сорт оказывает более сильное влияние на молодое, особенно гибридное растение. Кроме того, играет ещё большую роль и степень облиственности, а также вся история привоя и подвоя, укреплявшая или, наоборот, ослаблявшая устойчивость сортовых свойств.

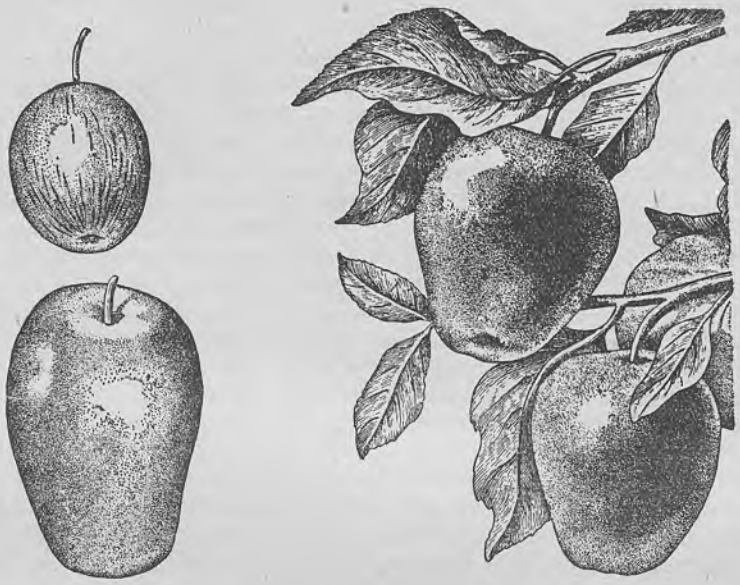


Рис. 201. Кандиль-китайка.
Слева — производители: вверху — Китайка, внизу — Кандиль Синап; справа — гибрид.

При помощи метода ментора Мичурин получил целый ряд своих сортов. Гибрид между яблоней Кандиль Синап и Китайкой стал резко уклоняться в сторону культурного Синапа, теряя характерную для Китайки морозоустойчивость. Для усиления морозоустойчивости И. В. Мичурин окулировал глазки гибридной Кандиль-китайки в крону материнской Китайки. Под влиянием ментора (Китайки) гибриды приобрели высокую морозоустойчивость (рис. 201).

Другим примером влияния ментора является сорт Бельфлёр-китайка (рис. 202). Опылив Бельфлёр жёлтый американский пыльцой китайской яблони, Мичурин получил гибрид, созревание плодов у которого было очень ранним, что его не удовлетворило. Тогда он привил на втором году плодоношения гибрида в его крону черенки Бельфлёра. Лёжкость плодов увеличилась при этом на полтора месяца. В следующем году он прививает ещё шесть черенков различных зимних сортов. Не удовлетворившись и этим, Мичурин желает получить не только долголежащие, но и более крупные плоды, для чего использует ещё и восьмой ментор—Антоновку шестисотграммовую. В результате всего этого он получил свой прекрасный сорт Бельфлёр-китайку.

Ученик Мичурина П. Н. Яковлев описывает следующий опыт по изменению плодов у сеянца груши под влиянием ментора айвы.

Гибридный сеянец от груши Дочь Бланковой, скрещённой с грушей Бергамот Эсперена, был привит на айву. В одном случае ментором служила только корневая система айвы, а кроной была груша. В другом варианте

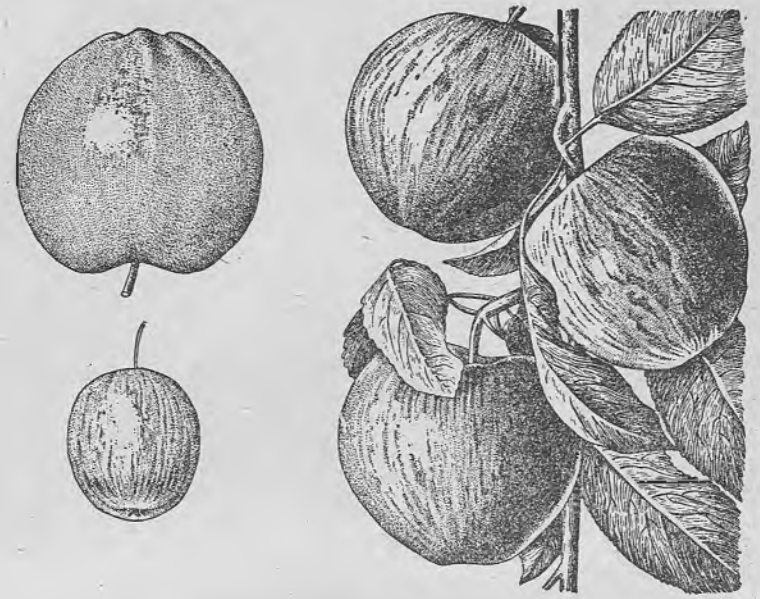


Рис. 202. Бельфлёр-китайка.
Слева — производители: вверху — Бельфлёр жёлтый, внизу — Китайка; справа — гибрид.

вся крона была представлена айвой, а у привитой на неё груши был оставлен один небольшой побег размером в 37 *см*. Гибрид груши первого варианта принёс плоды настоящей груши. Растения второго варианта дали плоды совершенно иного качества. Окраска была тёмнокоричневая, мякоть тёмно-жёлтого цвета, плотная, с привкусом и ароматом айвы.

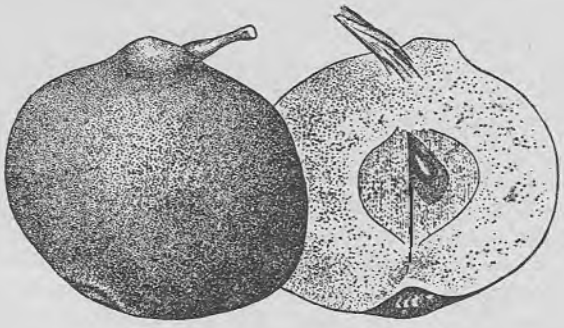


Рис. 203. Ренет бергамотный.

Вегетативный гибрид Ренет бергамотный. Настоящий вегетативный гибрид был получен Мичуриным при выведении грушеобразного яблока Ренет бергамотный. Поставив себе целью создать подсбное яблоко, Мичурин привил к молодому дичку трёхлетней груши глазки сеянца яблони Антоновка шестисотграммовая. В течение некоторого времени привитая яблоня питалась за счёт корневой системы груши, а затем была переведена на собственные корни. Вступив в пору плодоношения, яблоня принесла своеобразные плоды грушеобразной формы (рис. 203). Вместо характерной для яблони

вогнутости плода в месте прикрепления плодоножки, Ренет бергамотный образовал плоды с выпуклостью в этом месте, характерные для груши. Противники мичуринского учения утверждали, что Мичурин получил не вегетативный гибрид, а так называемую химеру, т. е. сращение остающихся независимыми тканей груши и яблони. Посейте семена подобной химеры, говорили они, и в следующем поколении сходство с грушей исчезнет.

В 1945 г. Исаев получил плодоношение сеянца, возникшего от скрещивания Ренета бергамотного и яблони Пепин шафранный. Гибрид принёс грушеобразные плоды, характерные для Ренета бергамотного. Таким образом, свойство, полученное путём вегетативной гибридизации, передалось семенному потомству. Этими своими работами по вегетативной гибридизации Мичурин

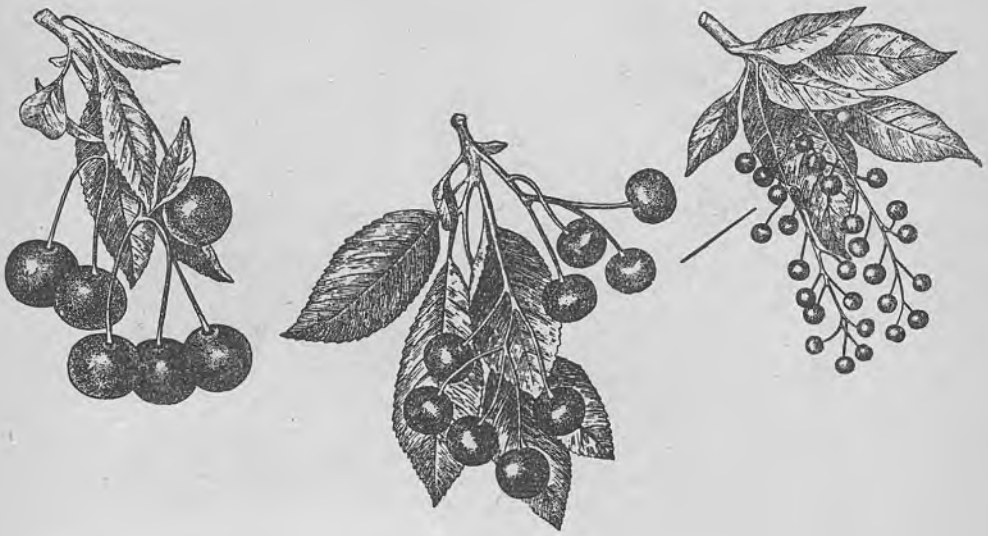


Рис. 204. Цераградус.
Слева — степная вишня, справа — японская черёмуха, в центре — плоды цераградуса.

опроверг основное утверждение морганистов о том, что зародышевая и соматическая плазма являются принципиально отличными. Морганисты утверждали, что зародышевая плазма не зависит от остального тела и не зависит от условий окружающей среды. Мичурин своими блестящими опытами показал всю несостоятельность этих утверждений. Опыты по вегетативной гибридизации показали, что нет принципиальной разницы между половыми и соматическими клетками. Получение вегетативных гибридов в корне опровергает хромозомную теорию наследственности, так как при получении вегетативного гибрида хромозомы одного из прививочных компонентов не проникают в другой, а тем не менее взаимовлияние компонентов настолько сильно, что получается вегетативный гибрид, принципиально не отличающийся от полового гибрида. Опыты И. В. Мичурина также опровергли утверждение морганистов о том, что изменения, приобретённые растением в течение его жизни, не передаются по наследству. Изменяя характер питания растения путём прививки, Мичурин изменял обмен веществ и этим самым менял наследственность растения. Исходя из этих позиций, Мичурин направленно менял наследственность растений. Вместо случайной комбинации, которая получалась в результате многих тысяч скрещиваний, Мичурин сознательно и направленно создавал органические формы, заранее предвидя результат. Благодаря применению методов вегетативного сближения, смеси пыльцы и метода посредника ему удалось скрестить такие далеко отстоящие друг от друга формы, как грушу и рябину.

Скрещивание отдалённых форм. Производя скрещивание отдалённых друг от друга форм, Мичурин делал их податливыми и затем путём воспитания создавал сорта необходимого ему качества. «Необходимо сначала,— писал Мичурин,— при посредстве скрещивания возможно более далёких между собой разновидностей, так сказать, вытолкнуть растение из привычного ему состояния устойчивости в форме строения своего организма, и уже из полученных от такого скрещивания семян выращивать первую, затем вторую и третью генерацию сеянцев, применяя к сеянцам каждой генерации самую строгую селекцию, оставляя только экземпляры, выносливые к условиям существования растения в новой для него местности». Идя этим путём,

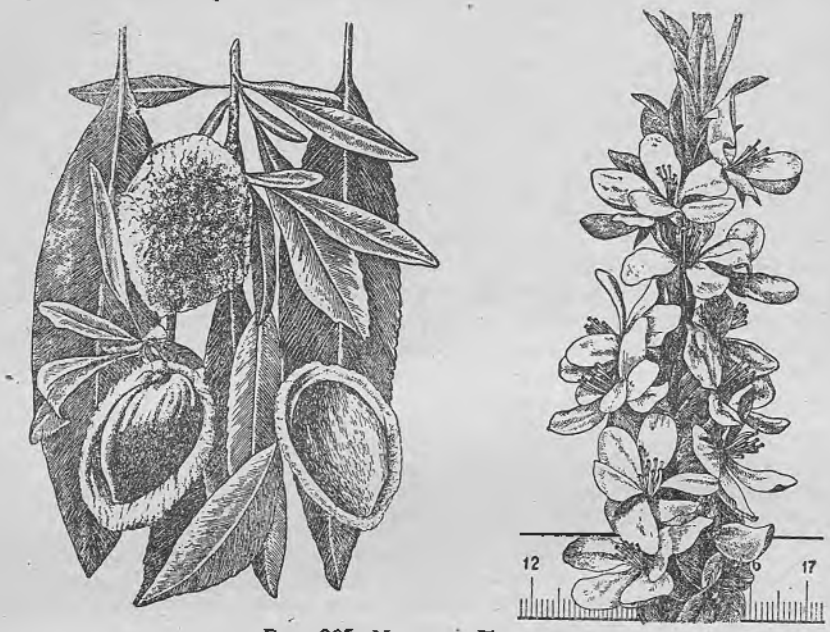


Рис. 205. Миндаль Посредник.
Слева — листья и плоды; справа — цветущая ветвь.

Мичурин создал замечательное растение — гибрид между степной вишней и японской черёмухой, названное им *Церападусом* от родовых названий вишни (*церазус*) и черёмухи (*падус*) (рис. 204). Церападус имеет плоды, по величине приближающиеся к вишне, собранные в кисти, характерные для черёмухи. Однако некоторые черты Церападуса напоминают черешню, на подвой которой был привит в своё время молодой гибридный сеянец. Так, например, на черешках листьев Церападуса образовались желёзки, характерные для черешни и отсутствующие у обоих родителей.

Методы преодоления нескрещиваемости. Для преодоления нескрещиваемости систематически отдалённых форм И. В. Мичурин предложил использовать следующие разработанные им методы: 1) вегетативное сближение (стр. 271); 2) метод смеси пыльцы (стр. 209) и 3) метод посредника.

Познакомимся с последним методом на примере получения миндаля «Посредника». Поставив задачу создания северного персика, И. В. Мичурин пытался скрестить персик с бобовником (дикий миндаль), но безуспешно. Тогда Мичурин создал промежуточное звено. Он скрестил бобовник с американским персиком Давида и получил гибрид, названный им миндалём «Посредник» (рис. 205). Последний уже скрещивался с персиком.

Управление доминированием. Если селекционер-мичурин, скрещивая формы друг с другом, случайно получал доминирование (преобладание) тех

или иных свойств в потомстве, то Мичурин, направленно изменяя формы, мог заранее предвидеть, какие признаки и свойства будут преобладать в потомстве.

В этом направлении очень характерен пример с получением сорта груши Бере зимняя Мичурина. Задавшись целью получить морозостойкий сорт груши с плодами прекрасного качества, Мичурин пошёл своеобразным путём. Предыдущие опыты показали ему, что если скрестить местный сорт, обладающий хорошей морозоустойчивостью, с европейским сортом с хорошим качеством плодов, но с низкой морозоустойчивостью, то всегда в потомстве будут преобладать свойства местного сорта. Последнее понятно, так как для местного сорта условия окружающей среды будут наиболее благоприятными.

Поэтому Мичурин скрестил дикую морозостойкую уссурийскую грушу во время первого её цветения пыльцой сорта Бере рояль. Взявши дичок в молодом возрасте, Мичурин этим ослабил силу его влияния. Из полученных четырёх сеянцев два были забракованы, один дал сорт Толстобежку, а четвёртый сеянец стал родоначальником сорта Бере зимняя Мичурина. Развиваясь в новых для него условиях среды, молодой гибрид сформировал свою наследственность таким образом, что соединил высокую морозоустойчивость и прекрасные качества плодов своих родителей.

Применяя новые принципы работы, Мичурин создал за свою жизнь свыше трёхсот ценных сортов плодовых растений. Трудный и тяжёлый путь прошёл И. В. Мичурин, прежде чем ему удалось осуществить свою мечту преобразовать бедное плодоводство в сравнительно суровых климатических условиях Средней России. Удалось это И. В. Мичурину только после Великой Октябрьской социалистической революции.

Жизнь и творчество И. В. Мичурина. В царской России работы И. В. Мичурина были мало известны, так как царское правительство не только не было заинтересовано в развитии работ Мичурина, но в лице ряда представителей официальной науки и чиновников из департамента земледелия осмеивало его достижения и не признавало их.

Сразу же после Великой Октябрьской социалистической революции И. В. Мичурин попадает в совершенно другие условия работы. Уже в 1918 г., во время гражданской войны, государство принимает меры к охране питомника Мичурина, а Иван Владимирович назначается его руководителем.

В 1922 г. Владимир Ильич Ленин посылает в Тамбовский губисполком телеграмму следующего содержания: «Опыты по получению новых культурных растений имеют громадное государственное значение. Срочно пришлите доклад об опытах и работах Мичурина Козловского уезда для доклада председателю Совнаркома тов. Ленину. Исполнение телеграммы подтвердите».

С этого момента начинается особенно интенсивная работа И. В. Мичурина по выведению новых плодовых растений. Товарищ Сталин в день восьмидесятилетия И. В. Мичурина прислал ему поздравительную телеграмму с пожеланием новых успехов в деле преобразования природы. В своём докладе о 31-й годовщине Великой Октябрьской социалистической революции В. М. Молотов указал на роль товарища Сталина в победе мичуринского направления в биологии. Говоря о IV сессии ВАСХНИЛ в 1948 г., посвящённой положению в биологической науке, тов. Молотов сказал следующее: «...научная дискуссия по вопросам биологии была проведена под направляющим влиянием нашей партии. Руководящие идеи товарища Сталина и здесь сыграли решающую роль, открыв новые широкие перспективы в научной и практической работе».

Иван Владимирович родился в 1855 г. в Пронском уезде Рязанской губернии, в бедной дворянской семье. Ему не удалось кончить гимназию.

Много пришлось И. В. Мичурину приложить усилий, чтобы добиться осуществления своей мечты — работать по созданию новых сортов плодовых растений. Только железная воля и несгибаемый характер позволили ему преодолеть все препятствия, стоявшие на его пути.

В 1872 г. он поступил конторщиком на железную дорогу и лишь урывками мог заниматься любимым делом. Только в 1889 г., т. е. через семнадцать лет, он оставил службу и всецело отдался делу создания новых плодовых растений.

И. В. Мичурин работал совершенно один, лишённый какой бы то ни было материальной и моральной поддержки со стороны общества и царского правительства. Он испытывал острую материальную нужду и недостаток места для развёртывания своей работы. Он годами работал на жалком клочке земли, и ему приходилось уничтожать из-за недостатка места много интересных растений и гибридов, чтобы только вырастить самое ценное.

Если Мичурину удалось в таких условиях работы создать так много, то этим он обязан своей колоссальной работоспособности и правильному пониманию законов жизни и развития растений.

Увлекшись в начале своей деятельности теорией плодовода Грелля о возможности прямой акклиматизации, Мичурин в течение пятнадцати лет ставил опыты в этом направлении, пока не понял ошибочности взятого направления и не встал на свой, оригинальный путь создания новых сортов путём правильного использования половой гибридизации (систематически и эколого-географически отдалённая гибридизация) и вегетативной гибридизации в разработанном им учении о менторе.

Уже в 10-х годах XX столетия Мичурин являлся создателем многочисленных сортов плодовых растений. Работа Мичурина вызвала огромный интерес в Америке. Представители американских торговых фирм предлагали Мичурину большие деньги за продажу всего его питомника и очень выгодные условия работы в Америке. Как истинный патриот, горячо любивший свою родину, Мичурин отклонил все предложения иностранцев и подарил свой замечательный питомник освобождённой родине после Великой Октябрьской социалистической революции.

Таков замечательный образ И. В. Мичурина — новатора-ученого и патриота.

Основные положения учения Мичурина об единстве организма и условий его жизни служат руководством в работе по управлению и преобразованию природы для продолжателей его дела — мичуринцев во главе с акад. Т. Д. Лысенко.

Работы Т. Д. Лысенко по получению новых форм растений. На основе созданной им теории стадийного развития Т. Д. Лысенко разработал стройную мичуринскую теорию о наследственности и её изменчивости, с сущностью которой мы уже знакомы.

Необходимо осветить работы Т. Д. Лысенко и его сотрудников по получению новых форм у однолетних растений. Обобщая опыт мичуринской биологии, Т. Д. Лысенко указывает, что есть три пути расшатывания наследственности:

1) путём прививки, путём сращивания тканей растений разных пород;

2) посредством воздействия условиями внешней среды в определённые моменты прохождения тех или иных процессов развития;

3) путём скрещивания, в особенности форм, резко различающихся по месту своего обитания или происхождения.

Вегетативные гибриды у однолетних растений. Мы уже знаем, какое значение придавал Мичурин расшатыванию наследственности. Дело в том, что растительные организмы, благодаря консерватизму своей наследственности, избирают из окружающей среды только то, что нужно для протекания тех или иных процессов. В природе появление новых форм идёт только путём случайных изменений и закрепления новой наследственности, а человек, как это мы видели на примере деятельности Мичурина, может направленно изменять и закреплять новую наследственность. Используя прививки, Лысенко и его сотрудники (А. А. Авакян, И. Е. Глущенко и др.) получали вегетативные гибриды у однолетних растений, в частности у томатов. У однолетних растений они особенно интересны тем, что здесь за несколько лет можно получить несколько семенных поколений и этим полностью устранить все возражения морганистов против возможности получения вегетативных гибридов.

В опытах Авакяна и Ястреба в 1939 г. желтоплодный помидор Альбино был привит на мелкоплодный красный подвой Мексиканский 353. На желтоплодных привоях Альбино развивались различные по окраске, в том числе и красные плоды. Семена, взятые из совершенно красного плода, развивавшегося на желтоплодном привое, дали растения с плодами различного цвета. У одних экземпляров плоды были малиновой окраски, у других яркокрасные, у третьих — беловатожёлтые, как у Альбино, и, наконец, четвёртые образовали яркожёлтые плоды, не сходные ни с одной из родительских форм, т. е. ни с привоем, ни с подвоем.

Полученные результаты полностью подтвердили вывод Т. Д. Лысенко о том, что «и половую, и вегетативную гибридизацию в конечном счёте можно рассматривать как процесс обмена веществ, как процесс ассимиляции-диссимиляции».

Помимо опытов с томатами, Авакяном были проведены интересные опыты с картофелем. Авакян привил черенок синеклубневого картофеля Оденвальдский синий на подвой сорта Элла. На подвое Элла развились белые клубни, обычные для этого сорта. Однако при прорастании эти белые клубни дали ростки сине-фиолетовые (свойственные бывшему привою). После двух генераций белые клубни дали клубни с хорошо выраженным синим пятном (по окраске клубней бывшего привоя). Таким образом, данное свойство не проявлялось в течение двух вегетативных поколений и проявилось только в третьем. Подобные факты совершенно аналогичны ряду случаев при половой наследственности.

Многочисленные опыты по вегетативной гибридизации томатов провёл в течение ряда лет И. Е. Глущенко.

Особенно удачные результаты по вегетативной гибридизации Глущенко получал при прививке стадийно молодых томатов спящей почкой (глазком) или даже наклюнувшимися семенами в пазуху листа или в декапитированный[1] стебель.

Глущенко изучал влияние вегетативной гибридизации на ряде признаков и свойств семенного поколения. К таким изменениям относятся: изменения числа камер, величины плодов, окраски, формы листа, соцветий и т. д.

Так, например, сорт Золотая королева имеет 3—8 камер, сорт Гумберт имеет двухкамерные плоды. Плоды вегетативного гибрида от этих двух сортов в пятом семенном поколении имеют плоды двух- и трёхкамерные. Очень интересны наблюдения Глущенко над гетерозисом при вегетативной гибридизации. Явление гетерозиса наблюдается при половой гибридизации. Гибридное растение в первом поколении отличается обычно большей мощностью. В следующих поколениях явления гетерозиса при половой гибридизации исчезают. По данным Глущенко, гетерозис при вегетативной гибридизации томатов не затухает в следующих поколениях, а скорее прогрессирует. Выражается он не только в увеличении мощности растения, но и в увеличении размера плодов и общей продуктивности растения. Для вегетативных гибридов, в отличие от половых, характерно, что разнообразие здесь начинается с первого поколения или даже со времени прививки.

Химеры, как вегетативные гибриды. Вегетативными гибридами являются и так называемые химеры растений. Морганисты считали, что ракитник Адама, о котором мы упоминали выше, является типичной химерой, т. е. симбиозом двух организмов. Представления о химерах, т. е. об организмах, ткани которых якобы механически сложены из двух пород, особенно стали популярными после того, как в 1907 г. Винклер получил путём прививки чёрного паслёна на томат целый ряд промежуточных форм. Он срезал верхушку у семяца томата и прививал копулировкой побег чёрного паслёна, удаляя все появляющиеся боковые побеги. Если затем после срастания срезать привой так, чтобы поверхность среза состояла частично из ткани привоя, а частично из ткани подвоя, то на поверхности образуются новые придаточные побеги. При многократном повторении такого опыта иногда возникает побег, одна сторона которого состоит из тканей чёрного паслёна, а другая из тканей томата. По мнению морганистов, как мы уже отмечали, химеры представляют собой механическое сложение тканей обоих компонентов. В случае, если одна сторона представлена тканью паслёна, а другая — тканью томата, химеры получали название секториальных, а если эпидермис принадлежит паслёну, а внутренние ткани томату, то такие химеры получали название периклинальных. В последнем случае считалось, что томат как бы одет эпидермисом паслёна, причём обычно это сравнивалось с рукой, одетой в перчатку.

Детальный анализ химерных растений, произведённый Глущенко, показал, что все эти представления не соответствуют фактам. В ряде случаев эпидермис паслёнового типа нёс на себе волоски, свойственные томатам. Для этих растений характерно смешанное проявление признаков. Например, в одном из случаев наблюдалось сочетание в пределах одной ткани (палисадной и губчатой) особенностей обоих прививочных компонентов. Кроме того, для этих растений характерны случаи новообразований, не имевшихся ни у одного из родительских компонентов.

Полную аналогию с половыми гибридами химеры дают в отношении семенного потомства. По большей части они так же бесплодны, как и межвидовые гибриды, полученные

[1] Декапитация — срезание верхушки стебля.

половым путём. Семенное потомство образуется у них только в том случае, если наблюдается преобладание признаков одного из привитых компонентов.

Всё вышеизложенное позволяет нам сделать вывод, что так называемые химеры представляют собой настоящие вегетативные гибриды.

Расщатывание наследственности путём воздействия условиями внешней среды. Второй путь расщатывания наследственности — воздействие условиями внешней среды в определённые моменты прохождения стадий развития — был широко использован Т. Д. Лысенко и его сотрудниками для переделки наследственной природы у яровых и озимых злаков. Воздействие применялось в момент прохождения стадии яровизации. Так, например, переделка наследственно-яровых сортов в озимые происходит путём подзимнего сева. Полученные этим путём формы озимых пшениц не уступают по своей морозоустойчивости наиболее морозоустойчивому сорту Лютесценс 329 Саратовской селекционной станции. А. А. Авакян путём подзимнего сева превратил яровую пшеницу Лютесценс 1163 в озимую. Соловей путем подзимнего сева ярового ячменя Паллидум 32 Одесской станции получил озимую форму ячменя.

В настоящее время на этой же основе ведётся успешная работа по выведению морозоустойчивой озимой пшеницы для суровых условий Сибири, где она до сих пор ещё не возделывалась.

Расщатывание наследственности путём скрещивания. Наконец, третий путь расщатывания наследственности — путём скрещивания, в особенности форм, резко различающихся по месту своего обитания или происхождения, был широко использован И. В. Мичуриным для получения многочисленных сортов. Большинство сортов, созданных Мичуриным, выводились при помощи половой гибридизации с последующим применением метода вегетативной гибридизации для направленного воспитания гибридов.

Дальнейшим могучим орудием направленной гибридизации явилась теория стадийного развития, давшая возможность использовать стадийный анализ при скрещивании. Оказалось, что, исходя из двух форм пшениц, которые в данных условиях оказываются весьма позднеспелыми, можно в первом поколении получить скороспелую пшеницу, если одна из скрещиваемых пшениц отличается позднеспелостью из-за длинной стадии яровизации, а другая — за счёт длинной световой стадии. В первом поколении будут появляться скороспелые формы, у которых доминирует короткая стадия яровизации и короткая световая, так как в результате расщатывания наследственности при скрещивании растение будет формировать свою наследственность применительно к конкретным условиям окружающей среды. На рисунке 206 показано получение скороспелого кунжута из двух позднеспелых родительских форм на основе стадийного анализа. Стадийный анализ позволяет производить браковку и отбор форм уже в первом поколении, до расщепления их во втором поколении, когда обычно селекционеры начинают производить браковку форм.

Формы наследственности по Тимирязеву. Формы наследственности весьма многообразны. Правильную классификацию разного поведения гибридов дал К. А. Тимирязев. Тимирязев отмечал наследственность простую и сложную. Простым типом наследственности отличаются растения, размножающиеся вегетативно при помощи луковиц, корневищ, клубней, отводков и т. д., а также растения-самоопылители. При скрещивании объединяются наследственности двух организмов. Подобная наследственность называется сложной. Этот тип наследственности неоднороден и в свою очередь может быть разделён на несколько групп.

1) Смешанная наследственность, при которой в одной части организма проявляются признаки одного, а в другой — второго родителя. Например, одни клетки кожицы листа похожи на материнские клетки, а другие на отцовские.

2) Слитная наследственность является наиболее частым случаем, когда признаки обоих родителей в потомстве сливаются и появляются новые свойства.

3) Взаимоисключающая наследственность, когда проявляются свойства только одного из родителей. При взаимоисключающей



Рис. 206. Кунжут.

Оба родителя с длинным вегетационным периодом. Стадийный анализ показал, что их позднеспелость обусловлена разными стадиями. Подбор пары на основе стадийного анализа показал возможность из этих двух позднеспелых форм создать раннеспелую форму. Слева и справа — родители, в центре — раннеспелый гибрид.

наследственности наблюдаются две категории случаев: а) когда гибридное потомство не разнообразится в следующих поколениях, а свойства одного из родителей нацело поглощаются другим; б) когда со второго поколения у гибридов идёт расщепление, причём одни формы имеют признаки отцовские, а другие — материнские.

Из этого последнего случая, т. е. из единичных фактов, менделисты-морганисты пытались сделать основной закон природы. Кстати сказать, факты эти были известны и до Менделя, и, кроме того, подобная наследственность проявляется лишь при определённых условиях.

Всё отмеченное разнообразие форм наследственности может иметь место не только при половой, но и при вегетативной гибридизации.

Значение мичуринского учения. На основании всего вышеизложенного видно, что мичуринское учение установило причины изменчивости и наследственности организмов и дало в руки человеку пути управления растительными и животными организмами. Мичуринская биология показала, что организм и условия его жизни представляют собой единство. Наследственность, представляя собой концентрат условий внешней среды, ассимилированной организмом в предыдущих поколениях, под влиянием окружающих внешних условий может претерпеть существенные изменения. Таким образом, оказывается, что филогенез тесно связан с онтогенезом, т. е. с индивидуальным развитием растения. Филогенез определяет онтогенез, а в онтогенезе возникают под влиянием условий жизни новообразования, передающиеся потомству. Так тесно сочетаются онтогенез и филогенез, представляя собой единство.

Познав основные закономерности жизни, развития, изменчивости и наследственности организмов, мичуринская биология направленно изменяет природу организмов, вооружая практику умением получать невиданные урожаи и создавать новые высокоценные породы и сорта культурных животных и растений.

ЧАСТЬ ВТОРАЯ

СИСТЕМАТИКА РАСТЕНИЙ

ВВЕДЕНИЕ

Предмет и задачи систематики. Растения, окружающие нас, необычайно разнообразны. В природе невозможно найти два растения, абсолютно схожие друг с другом. Они будут отличаться хотя бы незначительными признаками в форме, величине листьев, корней, характере опушения и т. д. Деревья, кустарники, травянистые растения, растения, образующие семена и плоды, споровые растения — папоротники, мхи, грибы, водоросли и пр. представлены большим количеством форм, отличных друг от друга.

Перед исследователями растительного мира в первую очередь стояла задача: разобраться в этом хаосе растительных форм, создать классификацию, по которой растительный мир мог быть разбит на группы, легко обозримые и доступные для различения. Создание классификации растений явилось основной задачей систематики растений. Первоначально этой задачей и ограничивалась систематика. В результате такой работы была проведена более или менее полная инвентаризация, учёт растительных форм. После этого стало возможным расширение задач систематики. Ощущалась необходимость построить такую классификацию, которая не только делала бы обозримым разнообразие растительных форм, но и отражала бы родственные отношения между различными группами растений.

Наконец, с расширением научных познаний, с развитием философских воззрений человечества, перед систематикой встала задача — своей классификацией отразить также и последовательность развития растений — эволюцию растительного мира, его филогенез. Последняя задача встала перед систематикой во второй половине XIX в., после появления учения Дарвина о происхождении видов.

Краткий очерк развития систематики. Систематика растений, как и другие ботанические дисциплины, возникла из потребностей практической жизни человека.

Первоначальное знакомство человека с растениями относится к доисторическим временам. Собирая семена, плоды, клубни, луковицы человек отмечал полезные, избегал вредные. С давних пор растения используются в народной медицине.

С возникновением земледелия возникла культура растений. Это повело к более глубокому познанию строения растений, их биологии. Постепенно ассортимент разводимых растений всё увеличивался.

С накоплением знаний появилась потребность разобраться в разнообразии растений.

Первая попытка дать классификацию растений принадлежит греческому учёному Теофрасту (370—285 г. до н. э.). Он приводит описания 500 растений и разделяет их на деревья, кустарники и травы. В каждой из этих групп он различал листопадные и вечнозелёные, культурные и дикорастущие, цветущие и нецветущие растения.

В сочинении Плиния Старшего (Древний Рим — 79 г. до н. э.) описывается уже 1000 растений, среди которых особое внимание уделяется лекарственным растениям, плодовым, особенно винограду.

В первом агрономическом сочинении, написанном римским автором Колумеллой в первом веке н. э., приводится описание различных сортов винограда и способов прививки.

Средние века, когда наука и просвещение были полностью подчинены церкви с её суевериями и гонениями, мало дали для развития ботаники.

В XVI столетии в эпоху Возрождения и в ботанике появляются начатки широких обобщений. Появляются системы растений, различающие растения по некоторой совокупности признаков, и даже зачатки естественной системы растений. В этом отношении много сделал Цезальпин (1519—1603), построивший свою систему на основании строения плодов. Хотя его система была искусственной в своей основе, но им выделены были такие естественные группы растений, как бобовые, зонтичные, сложноцветные.

В XVI, XVII вв. экспедиции, снаряжаемые для посещения вновь открытых стран (Америки, Индии, Австралии и т. д.), вывозили оттуда большие гербарии, и кругозор ботаников неизмеримо расширился.

Описания вновь открытых растений постепенно совершенствовались, и для удобства обозрения растения группировались в системы — искусственные и очень различные у разных ботаников, сообразно тому признаку, который каждый полагал в основу системы.

Система Линнея и его заслуги. Система шведского естествоиспытателя Линнея сыграла огромную роль в дальнейшем развитии систематики и ботаники в целом. Линней в основу системы положил строение цветков, придавая большое значение числу членов, главным образом тычинок. Линней разделил растительный мир на 2 группы — цветковые и бесцветковые (без тычинок и пестиков). Линней считал тычинки и пестики половыми органами цветка и назвал цветковые растения явнобрачными; остальные растения, не имеющие тычинок и пестиков, были им названы тайнобрачными, так как процесс оплодотворения у них во времена Линнея был неизвестен. Явнобрачные разделялись Линнеем на 23 класса, 24-й же класс составляли тайнобрачные растения.

Первые классы системы основывались на числе тычинок:

класс 1-й *Monandria* — растения с одной тычинкой;
класс 2-й *Diandria* — растения с двумя тычинками;
класс 3, 4, 5, 6-й — растения с 3, 4, 5, 6 тычинками и т. д.

Кроме числа тычинок, Линнеем принимались во внимание однополость, обоеполость цветка, явления срастания членов и т. д. Линнеевская система растений, вышедшая впервые в 1735 г. в его сочинении «Система природы», имела такой успех, что книжка эта с 1735 по 1868 г. выдержала 12 изданий.

Система Линнея привела в порядок хаотическое состояние систематики и чрезвычайно упростила знакомство каждого грамотного человека с ботаникой. Это вызвало большой интерес к исследованию и описанию растений.

Система Линнея является искусственной. Чтобы показать искусственность её, достаточно ограничиться двумя примерами. Такая естественная группа растений, как злаки, по Линнею, должна быть развёрстана по разным классам. Большинство злаков, имеющих 3 тычинки, попадут в его 3-й класс; но есть злаки, имеющие 2 тычинки (например, *Anthoxanthum odoratum* — душистый колосок, всюду встречающийся у нас на суходольных лугах), и они должны быть отнесены ко 2-му классу. С другой стороны, вместе со злаками окажутся в одном классе далеко отстоящие семейства, как, например, ивовые. Многие виды ив (*Salix*) имеют 3 тычинки.

Большой заслугой Линнея является то, что он впервые упорядочил систему обозначения организмов (как растений, так и животных), введя в обиход так называемую бинарную номенклатуру, что буквально значит — двойное наименование. До Линнея виды растений различались главным образом по описаниям, составлявшимся при их установлении различными ботаниками. Названием, даваемым растению, стремились охватить все признаки, отличающие его от других, поэтому они представляли собой целое описание, иногда на 1,5—2 страницы.

Линней ввёл новый принцип в биологическую номенклатуру. Он предложил называть растение двумя словами. Первое название должно быть именем существительным и характеризовать род, второе — именем прилагательным и отражать наиболее характерные черты данного вида. Кроме того, Линней предложил составлять названия растений на латинском языке. Этим самым избегалась путаница, царившая в названиях растений у ботаников различных стран. Латинский язык как нейтральный и мёртвый язык был для этих целей наиболее удобным. После названия растения должна стоять сокращённая фамилия автора, описавшего растение. Описания вновь открытых растений (диагноз) должны составляться на латинском языке и печататься в определённых изданиях, выходящих в каждой стране. За отправную точку (для установления приоритета) принято издание, предпринятое Линнеем,— «Виды растений» (*«Species plantarum»*), вышедшее в 1753 г. Укажем некоторые примеры для уяснения способа обозначения растений по бинарной номенклатуре.

Всем известное растение *смородина* встречается в нескольких видах: *красная смородина, чёрная смородина.* Как декоративный кустарник часто разводится *золотистая смородина.* Все они относятся к роду «смородина» и отличаются сравнительно мелкими признаками, отражаемыми в имени прилагательном, сопровождающем имя существительное — *смородина.* Здесь мы имеем 3 вида одного рода — *смородины*: *смородина чёрная — Ribes nigrum, смородина красная — Ribes rubrum, смородина золотистая — Ribes aureum.*

Род *смородины* по-латыни будет называться *Ribes* (*nigrum* — чёрный, *rubrum* — красный, *aureum* — волотой).

Линней был типичным представителем своей эпохи, и это сказалось на его философских воззрениях. Он был сторонником постоянства, неизменяемости видов. Природа бессильна создавать новые виды, говорил Линней. Видов столько, сколько их создал всемогущий бог. По Линнею, виды делятся на разновидности и группируются в роды. «Каждый род является естественным, созданным как таковой в начале мира». Однако Линней ясно сознавал несостоятельность искусственной системы и к концу жизни создал естественную систему, содержащую 65 порядков, большинство которых совпадает с ныне принятыми естественными группами растений. Современники не оценили этой важной попытки Линнея, и его естественная система осталась непонятой. Наоборот, его искусственная система растений приобрела большую известность.

Период естественных систем начинается с опубликования в 1789 г. (год Французской буржуазной революции) естественной системы французским ботаником Жюссье (1748—1836).

Система эта делила растительный мир на 3 раздела: 1) бессемядольные — все низшие растения и высшие до папоротников включительно, 2) односемядольные и 3) двусемядольные.

Значительная роль в создании естественных систем принадлежит Ламарку (1744—1829). Ещё в своей «Философии зоологии» (1809) он решительно подчёркивал недостаточность разделения органических форм на классы, порядки и т. д.

Ламарк присоединился к естественной системе Жюссье, она, вероятно, имела влияние на формирование его эволюционных идей.

Большой заслугой Ламарка является введение в систематику дихотомического принципа определения растений, которым мы широко пользуемся и ныне.

В 1834 г. русский эволюционист — ботаник Горянинов опубликовал первую естественную систему, которую в дальнейшем усовершенствовал.

Великие основатели древнегреческой философии создали конценцию, согласно которой «вся природа, начиная от мельчайших частиц её до величайших тел, начиная от песчинки и кончая солнцем, начиная от протиста и кончая человеком, находится в вечном возникновении и уничтожении, в непрерывном течении, в неустанном движении и изменении. С той только существенной разницей, что то, что у греков было гениальной догадкой, является у нас результатом строго научного исследования, основанного на опыте, и поэтому имеет гораздо более определённую и ясную форму» (Энгельс, Диалектика природы, 1949, стр. 11).

Догмат постоянства видов был поколеблен ещё в первой половине XIX в. Жофруа Сент-Илером, Ламарком. С накоплением материала, с развитием наук эмбриологии, палеонтологии подготовляется появление филогенетических систем, т. е. систем, отражающих последовательность развития растительного мира.

Значение переворота в биологии, произведённого Дарвином. 24 ноября 1859 г. вышел из печати труд Чарлза Дарвина, озаглавленный «Происхождение видов путём естественного отбора, или сохранение благоприятствующих пород в борьбе за жизнь». Первое издание, тиражом 1250 экземпляров, разошлось в первый же день по выходе в свет.

Вокруг идей Дарвина с момента выхода в свет «Происхождения видов» завязалась ожесточённая борьба. Но прогрессивность, научная плодотворность, сила и неотразимость дарвиновской аргументации были таковы, что все передовые учёные — современники Дарвина — стали горячими сторонниками его теории. Идея эволюции давно уже «носилась в воздухе», но победить она могла лишь в форме дарвинизма, ибо только Дарвину удалось доказать факт эволюции, дать ему причинное, глубоко научное, материалистическое объяснение и вскрыть, почему в процессе эволюции органические формы оказывались относительно приспособленными к условиям существования.

Учение Дарвина нанесло сильнейший удар метафизическим, религиозным представлениям. Дарвин произвёл величайшую революцию в биологической науке — «самую глубокую революцию, произведённую когда-либо в области естествознания» (по словам К. А. Тимирязева). Его идеи, его исследования стали исходным пунктом для развития новых направлений в целом ряде областей биологии. Всё дальнейшее развитие биологических наук было связано с учением Дарвина.

Чарлз Дарвин, правильно поняв и истолковав на основе учёта сельскохозяйственной практики предшествовавшего развития человечества целесообразные приспособления организмов в природе, дал им рациональное объяснение, создал в основном правильную, материалистическую теорию эволюции.

Однако Дарвин внёс в свою теорию ряд ошибочных положений. Эти ошибки, реакционность которых была впервые вскрыта Марксом и Энгельсом, прежде всего относятся к признанию учения Мальтуса, сформулированного им в «законе», гласящем, что живые существа размножаются быстрее, чем это допускается находящимся в их распоряжении количеством пищи.

Эта мальтузианская теория в корне противоречит материалистическому учению самого Дарвина. «Борьба за существование» — есть не что иное, как перенесение в науку реакционной схемы «борьба всех против всех».

Ф. Энгельс писал: «Всё учение Дарвина о борьбе за существование — это просто-напросто перенесение из общества в область живой природы учения Гоббса о bellum omnium contra omnes [войне всех против всех] и буржуазно-экономического учения о конкуренции наряду с теорией народонаселения Мальтуса» (Сочинения, т. XXVI, 1935, стр. 406).

Сам Дарвин сознавал недостаточность этого «учения» и был вынужден в ряде случаев в корне изменять понятие «борьбы за существование», расширяя его вплоть до признания за этим выражением метафорического значения. Он собрал большое количество фактов, свидетельствующих о действии отбора без всякой перенаселённости. Так, например, он указывает, что «на крайних пределах жизни, в полярных ли странах или на окраине пустыни, прекращается всякое состязание», что на острове Мадейра насекомые стали бескрылыми не на основании взаимной конкуренции, а потому, что отбором подхватывались и накапливались уклонения к бескрылости, что было полезно, так как крылатые насекомые уносились ветром в море и погибали.

Однако освободиться нацело от допущенных им ошибок Дарвин не мог.

В последарвиновский период, в связи с развитием материалистического учения, противоречия между материалистической сущностью его учения и идеалистическими, метафизическими его положениями углублялись.

Развивали дарвинизм прогрессивные учёные, больше всего у нас, в России: В. О. Ковалевский, И. И. Мечников, И. М. Сеченов и особенно К. А. Тимирязев.

Работы И. В. Мичурина ещё в дореволюционной России показали, что наследование свойств, приобретённых организмами в процессе их развития, возможно и необходимо.

Мало того, И. В. Мичурин овладел методами воздействия на природу организма в нужную для человека сторону (см. I часть).

Мичуринская биология — высший этап развития дарвинизма, освобождённого от идеалистической его части. Додарвиновская биология была преимущественно описательной. Дарвинизм является наукой, объясняющей историю органического мира. Мичуринская биология является творческим развитием дарвинизма, наукой, указывающей пути и средства к изменению органического мира в нужном для нас направлении.

Основные таксономические единицы. После появления в свет учения Дарвина, воспринятого всеми передовыми учёными, вновь создающиеся системы растительного мира должны были стать филогенетическими, отражающими родство между растениями и последовательность развития различных систематических групп.

Основной единицей в систематике является вид. Дарвин считал вид явлением историческим. Вид возникает, развивается, изменяется и наконец исчезает в процессе борьбы за существование, при появлении более сильных конкурентов. В то же время виды имеют реальное существование в природе. В природе, по Дарвину, нет непереходимых граней между видами и между видами и разновидностями.

Акад. В. Л. Комаров в своей книге «Учение о виде» (1940) определяет вид следующим образом: «Вид есть совокупность поколений, происходящих от общего предка и под влиянием борьбы за существование обособленных отбором от остального мира живых существ, вместе с тем виды — есть этап в процессе эволюции».

По современным воззрениям, развиваемым акад. Т. Д. Лысенко, «образование нового вида есть переход от количественных изменений к качественным в историческом процессе».

Таким образом, видообразование мыслится как скачкообразный переход от количественных изменений

в качественные видовые отличия. Виды, следовательно, не абстракция, а «реально существующие узлы (звенья) в общей биологической цепи». Это подтверждается работами акад. Т. Д. Лысенко и его сотрудников (В. Карапетян и др.), показавшими, что при осеннем посеве твёрдой (яровой) пшеницы часть растений вида *Triticum durum — твёрдая пшеница*, обладающего 28 хромозомами, превращается в различные разновидности *T. vulgare — мягкой пшеницы*, обладающей 42 хромозомами, без образования промежуточных форм, т. е. скачкообразно.

В настоящее время принимается следующая классификация таксономических единиц (сверху вниз):

тип, класс, порядок, семейство, род, вид, подвид, разновидность, форма, отдельное растение (особь, индивидуум).

Понятие о высших и низших растениях. В современной ботанике растительный мир разделяется на два больших отдела (подцарства): низшие и высшие растения, иначе *слоевцовые* (*Thallophyta*), и *листостебельные* (*Cormophyta*). Деление растительного мира на низшие и высшие растения не является строго таксономическим, но имеет большое практическое и педагогическое удобство.

Мы будем придерживаться в дальнейшем следующей классификации:

Низшие растения разделяются на типы:

1-й тип — *Бактерии* (*Bacteria*).
2-й тип — *синезелёные водоросли* (*Cyanophyta*).
3-й тип — *миксомицеты — слизевики* (*Myxophyta*).
4-й тип — *зелёные водоросли* (*Chlorophyta*).
5-й тип — *диатомеи* (*Diatomeae, Bacillariophyta*).
6-й тип — *бурые водоросли* (*Phaeophyta*).
7-й тип — *красные водоросли* (*Rhodophyta*).
8-й тип — *грибы* (*Fungi*).
9-й тип — *лишайники* (*Lichenes*).

К низшим же растениям относится группа *жгутиковых* организмов (*Flagellata*), стоящих на грани растительного и животного мира и большинством ботаников рассматриваемых как возможный древний тип организмов, давший начало некоторым типам низших растений.

Высшие растения разделяются на 2 типа:

1-й тип — *архегониальные растения* (*Archegoniatae*)
2-й тип — *пестичные растения* (*Gynoeciatae*).

Тип архегониат разделяется на 2 подтипа:

1-й подтип — архегониаты с преобладанием гаметофита в цикле развития.
1-й класс — *мохообразные* (*Bryophyta*).
2-й подтип — архегониаты с преобладанием спорофита в цикле развития.
2-й класс — *плауновые* (*Lycopsida*)
3-й класс — *клинолистные, хвощевые* (*Sphenopsida*).
4-й класс — *папоротниковые* (*Pteropsida*).
5-й класс — *псилофитовые* (*Psilopsida*).
6-й класс — *волосеменные* (*Gymnospermae*).

Тип пестичные (*Gynoeciatae*) состоит из классов:

1-й класс — *однодольные* (*Monocotyledones*).
2-й класс — *двудольные* (*Dicotyledones*).

НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ

Среди ныне живущих растений имеются группы организмов чрезвычайно простого устройства. Простейшей организацией обладают среди ныне живущих форм три группы растений:

1) *жгутиковые*,

2) *бактерии* и *синезелёные водоросли*,

3) *амёбообразные организмы*.

Они помещаются в основании современных систем.

Жгутиковые — организмы, стоящие на грани растительного и животного мира,—обладают чертами растительной и животной организации и часто рассматриваются как группа, исходная для растений и животных. Однако современные жгутиковые обладают уже довольно сложным строением. Они имеют ядро, а многие из них и оболочку. Такая сложная структура не могла возникнуть сразу из неорганической материи.

Жгутиковые несомненно проделали со времени своего возникновения длительную эволюцию и являются формами, возникшими из каких-то ещё более простых организмов.

Мы не знаем до сих пор форм первоначального возникновения жизни на Земле. Однако несомненно, что первоначальные организмы не имели ещё дифференцированной клетки.

Среди ныне живущих форм мы встречаем такие, у которых тело представлено комочками протоплазмы с ядром. Оболочка у них отсутствует. Это будет группа *амёбообразных* организмов.

В животном мире сюда относятся *корненожки*.

Из растений к ним принадлежат *слизевики* — *миксомицеты*. Однако они имеют ядро, жгутики и при всей их простоте не могут быть приняты в качестве единой исходной для других организмов группы. Они скорее связываются с жгутиковыми организмами, имея вместе с ними, вероятно, общих предков.

Третьей группой примитивного устройства являются *бактерии*, обнаруживающие «доклеточное» строение. Они не имеют ядра. Палеонтология свидетельствует о большой их древности.

Имеется ещё группа просто устроенных организмов — *синезелёные водоросли*. Эти растения не имеют дифференцированного ядра, размножаются только делением. В этом отношении они могут быть сближены с бактериями.

Однако указанные три группы простейших организмов (бактерии, амёбовидные и жгутиковые) обнаруживают всё же сложную организацию. Они произошли от каких-то ещё более просто устроенных организмов, пока нам неизвестных, в свою очередь возникших на заре существования земного шара из неорганической материи.

Среди них группа жгутиковых является наиболее интересной, так как из неё, как мы указывали выше, могут быть выведены многие ветви животных

и растений. Бактерии, несмотря на их большую древность и примитивность, трудно связать, благодаря своеобразному устройству их клетки, с остальными группами растений, имеющих типичное клеточное строение. С ними сближаются, как мы указывали выше, синезелёные водоросли. Однако важнейшим отличием их от бактерий будет обладание хлорофиллом, отсутствующим у бактерий. Хотя известно небольшое число зелёных бактерий с пигментом, близким к хлорофиллу (бактериохлорофилл), благодаря чему они способны к фотосинтезу.

ЖГУТИКОВЫЕ (FLAGELLATA)

Жгутиковые — одноклеточные или колониальные организмы, с ясно выраженным ядром, снабжённые оболочкой, реже голые. Среди жгутиковых имеются формы типично растительной организации. Они имеют хроматофор с хлорофиллом и некоторыми другими пигментами, способны к фотосинтезу и являются, таким образом, автотрофными организмами.

Многие жгутиковые бесцветны, неспособны к автотрофному питанию. Это гетеротрофные организмы. Они питаются, как животные, готовыми органическими веществами, нередко заглатывая твёрдую пищу.

Наряду с этими двумя группами среди жгутиковых имеются миксотрофные организмы, обладающие пигментом, способные к автотрофному питанию, но использующие также и готовое органическое вещество. Они, следовательно, имеют смешанный тип питания.

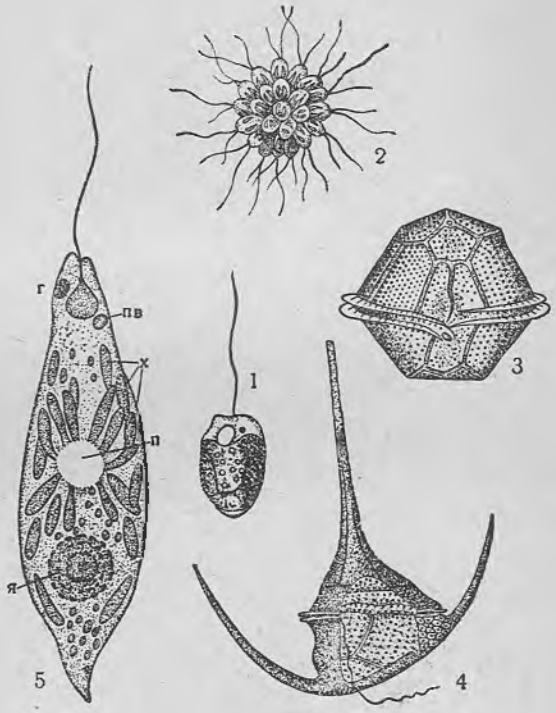


Рис. 207.

1 — хромулина (*Chromulina*), *2* — синура (*Synura*), *3* — *Peridinium*, *4* — *Ceratium*, *5* — *Euglena*: *г* — глазок, *п* — главная вакуоля, *пв* — пульсирующая вакуоля, *я* — ядро, *х* — хроматофоры.

Жгутиковые активно подвижны благодаря наличию у них жгутиков — протоплазменных выростов. В протоплазме жгутиковых имеются пульсирующие вакуоли, у окрашенных форм имеется глазок (красное пигментное тельце), воспринимающий световые лучи, что обусловливает движение клеток в направлении падающего света (фототаксис).

В пульсирующих вакуолях скопляется вода, которая при сжатии их выбрасывается наружу (как бы органы выделения продуктов обмена).

Размножение жгутиковых осуществляется лишь путём продольного деления клетки на две. Деление происходит или в подвижном состоянии, или после сбрасывания жгутиков. Образующиеся в результате клетки часто не расходятся, а остаются соединёнными в колонии — подвижные или неподвижные.

Половой процесс отсутствует.

Жгутиковые широко распространены как в пресных водах, так и в морях. Для ботаников имеют значение формы окрашенные, содержащие хлорофилл. Это будут: *хризомонады, перидинеи, криптомонады, эвгленовые.*

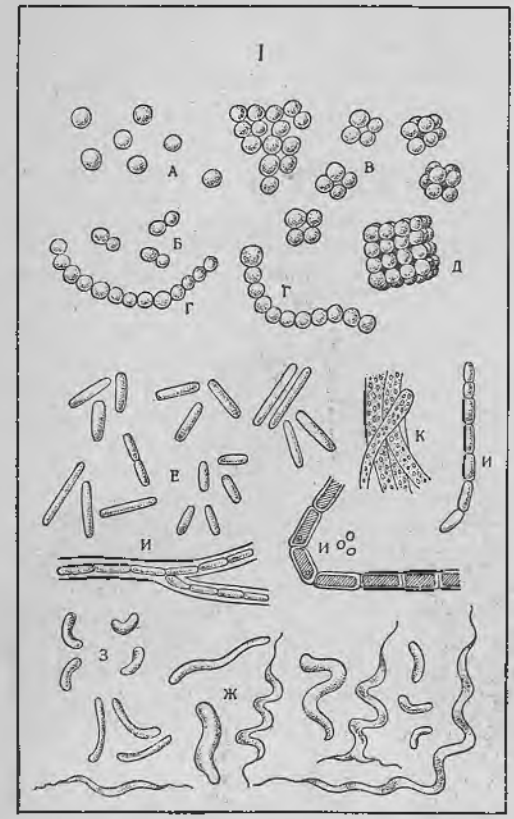


Рис. 208.

I. Различные формы бактерий: *А* — кокки; *Б* — диплококки; *В* — тетракокки; *Г* — стрептококки (собранные цепочкой); *Д* — сарцины (таблички); *Е*—бациллы; *Ж*—спириллы; *З*—вибрионы; *И*—нитчатые формы; *К*—серобактерии. II. Подвижные бактерии: *1* — с одним жгутиком (*Spirillum*); *2* — со жгутиками по всей длине клетки (*Bacillus typhi*); *3* — с пучком жгутиков по обоим концам клетки (*Spirillum undula*).

Хризомонады. Клетки имеют радиальное строение, с 1—2 жгутиками. Окрашены в желтоватый цвет. В хроматофорах, кроме хлорофилла, имеется ещё желтоватый пигмент фикохризин. Примером их может служить *хромулина* (*Chromulina*) и *синура* (*Synura*). Первая является одноклеточной формой, вторая — колониальной (рис. 207, *1—2*).

Перидинеи. Клетки асимметрические. Главным образом пресноводные планктонные организмы. Это одноклеточные или колониальные формы с хроматофорами жёлтого цвета: в них присутствует, кроме хлорофилла, дополнительный жёлтый пигмент. Многие из них окружены панцырем из твёрдых целлюлозных щитков.

Примером перидиней могут служить широко распространённые у нас в пресных водах *перидиниум* (*Peridinium*) и *цератиум* (*Ceratium*) (рис. 207, *3—4*).

Криптомонады имеют дорзовентральное строение — клетки их выпуклы на спинной стороне и плоски на брюшной. Хроматофор с дополнительными пигментами буроватóго цвета, с пиреноидом — плотным тельцем, вокруг которого отлагаются продукты ассимиляции (пиреноиды свойственны особенно зелёным водорослям — см. ниже). У нас в загрязнённых водах часто встречается *криптомонада.*

Эвгленовые обладают вытянутым, веретеновидным телом. Часто имеют зелёные хроматофоры, но многие бесцветны.

У многих эвгленовых наблюдается заглатывание твёрдой пищи через глотку, находящуюся на переднем конце тела (рис. 207, *5*).

Из жгутиковых могут быть выведены многие водоросли (см. ниже).

ТИП БАКТЕРИИ (BACTERIA)

Общие сведения по морфологии бактерий. Бактерии представляют собой микроскопические одноклеточные организмы, размножающиеся путём деления. Различают шаровидные бактерии — к о к к и, палочкообразные— б а ц и л л ы и изогнутые, спиральные формы — с п и р и л л ы (рис. 208, *I*).

Большинство бактерий обладает способностью к движению, благодаря наличию ресничек, жгутиков. Реснички могут покрывать всю поверхность клетки, или же располагаются на одном конце клетки, или на обоих концах (рис. 208, *II*).

В семействе шарообразных бактерий различаются роды: 1) *микрококк*, когда клетки после деления изолируются друг от друга; 2) *диплококк*, когда они остаются соединёнными попарно; 3) *сарцина*, когда деление идёт в трёх взаимно перпендикулярных направлениях, причём образуются пакетообразные скопления бактерий из восьми, шестнадцати клеток; 4) *стафилококки*, образующие гроздевидные скопления, и 5) *стрептококки*, дающие длинную нить в виде цепочки соединённых друг с другом клеток (рис. 208, *I*).

Палочкообразные бактерии образуют два рода: 1) *бактерии* — не образующие спор палочки и 2) *бациллы* — спорообразующие палочки. В некоторых случаях бактерии и бациллы образуют цепочки соединённых клеток, которые получили название *стрептобацилл*.

Наконец, формы с извитым телом представлены: 1) *вибрионами*, имеющими слабо изогнутую форму в виде запятой; 2) *спириллами*, тело которых изогнуто примерно два раза, и 3) *спирохетами*, имеющими узкое изогнутое тело. Среди вибрионов известны холерные вибрионы, среди спирохет — возбудители возвратного тифа и сифилиса.

Развитие и изменчивость бактерий. Следует отметить, что эта чисто морфологическая классификация крайне неудовлетворительна, так как в цикле своего развития бактерии проходят определённые фазы, когда форма их тела может несколько меняться. Например, клубеньковые бактерии, являющиеся в молодом возрасте небольшой палочкой, в дальнейшем дают ветвистые формы.

Раньше всякое появившееся отклонение в форме бактерий относили за счёт в ы р о ж д е н и я, т. е. образования так называемых и н в о л ю ц и о н н ы х ф о р м. Подобные дегенеративные (вырождающиеся) формы бактерий могут возникать под влиянием окружающей среды. Русский микробиолог Н. Ф. Гамалея показал изменение формы бактерий, их вздувание под влиянием солей лития. У уксуснокислых бактерий при температуре в 37° С появляются уродливые вздутые формы, сравнительно быстро отмирающие.

В цикле индивидуального развития бактерий, таким образом, можно наблюдать некоторые изменения их морфологии и физиологических свойств.

Очень много споров в микробиологии вызывал вопрос, существует ли определённый цикл развития у бактерий? Этот вопрос может быть легко разрешён в свете мичуринской биологии. Весь этот спор можно считать в известной мере беспредметным, так как сторонники строгой определённости цикла, несомненно, стояли на неправильных позициях, отрицая роль внешних условий, а их противники отрицали роль индивидуального развития организма, сложившегося в процессе эволюции на основе естественного отбора, включающего в себя изменчивость, наследственность и выживаемость. Бактериальные организмы, несмотря на свою большую примитивность, всё же прошли длительную эволюцию и имеют сложившуюся наследственность. С точки зрения теории стадийного развития, онтогенез любого растения протекает в тесном взаимодействии с условиями существования и немыслим без этих условий. Поэтому ясно, что цикл развития бактериального организма, обусловленный наследственной природой, сложившийся в процессе эволюции, будет протекать в связи с окружающими условиями. Изменить направ-

ленно наследственную природу микроорганизма можно так же, как и природу высшего организма, меняя условия его существования.

Патогенные бактерии. В первой части книги мы уже довольно подробно познакомились со строением и жизнью бактерий. Сейчас нам нужно остановиться на паразитических, болезнетворных (патогенных) бактериях. Лучше изучены патогенные бактерии, поражающие животные организмы.

Растения больше поражаются грибами, чем бактериями, так как для большинства бактерий кислая реакция клеточного сока является менее подходящей средой. Всё же известно много болезней растений, вызываемых бактериями, которые называются б а к т е р и о з а м и.

Роль бактерий, как возбудителей заболеваний животных и человека, выяснилась лишь во второй половине XIX в., главным образом работами Пастера и его учеников.

Во второй половине XIX в. были изучены все основные заразные болезни животных и человека. Были открыты возбудители брюшного тифа, холеры, туберкулёза, дифтерита, столбняка, проказы, сапа, пневмонии и др.

Многие патогенные бактерии живут только внутри организма-хозяина и в свободном виде в природе не встречаются. Передаются они путём непосредственного соприкосновения. Таковы возбудители сапа, проказы и др. Некоторые бактерии могут годами сохраняться в почве в виде спор (палочка сибирской язвы, столбняк). Возбудители дизентерии, холеры, брюшного тифа довольно длительное время могут находиться в воде. Через воду или с овощами, фруктами эти бактерии попадают в организм и могут вызвать заболевание. Палочки туберкулёза хорошо выносят высыхание и в течение нескольких месяцев не теряют своей жизнеспособности в высохшей мокроте, попадая из неё в воздух. В таком помещении можно легко заразиться туберкулёзом. Для того чтобы организм заразился заразной болезнью, необходимо, чтобы в него тем или иным путём попало достаточное число вирулентных, т. е. ядовитых, бактерий.

Иммунитет организмов к заболеваниям. Однако далеко не всегда попавшие в организм бактерии вызывают заболевание. Зависит это от многих причин. Во-первых, от состояния организма. Если организм человека или животного ослаблен голодом или сильным охлаждением тела (простуда), то бактерии сравнительно легко вызывают заболевание. Способность организма противостоять проникшим в него бактериям получила название невосприимчивости, или и м м у н и т е т а. Существует своеобразная специализация бактерий к тем или иным заболеваниям. Человек, например, невосприимчив к чуме рогатого скота, собаки — к сибирской язве и т. д. Известно, что отдельные лица невосприимчивы к скарлатине, кори и другим заболеваниям. Такой иммунитет получил название е с т е с т в е н н о г о в р о ж д ё н н о г о. В некоторых случаях иммунитет возникает после перенесения организмом заболевания. Лица, болевшие чумой или оспой, вторично уже этой болезнью не заражаются. Такой иммунитет называется е с т е с т в е н н ы м п р и о б р е т ё н н ы м иммунитетом. Следует отметить, что невосприимчивость не является абсолютной. Это было хорошо показано опытами Пастера, заразившего курицу сибирской язвой. Невосприимчивая к данному заболеванию курица заразилась при охлаждении её тела до 37—38° (температура тела курицы 42°) путём погружения её лап в холодную воду.

С момента, когда удалось открыть роль бактерий как возбудителей заболеваний, на болезни стали смотреть как на арену борьбы между патогенными бактериями и поражённым организмом. Если организму удаётся справиться с попавшими в него паразитами, он выздоравливает, в противном же случае организм гибнет.

Искусственный иммунитет. В конце XVIII в. английский сельский врач Дженнер заметил, что лица, ухаживающие за коровами, заражаются от них коровьей оспой, причём болезнь протекает в очень лёгкой форме. После двадцатилетних наблюдений Дженнер привил коровью оспу одному мальчику. Через полтора месяца Дженнер заразил этого же мальчика оспой, взятой от человека; при этом мальчик не заболел. Таким образом Дженнер добился и с к у с с т в е н н о г о иммунитета. Приём этот получил название вакцинации (от латинского слова vacca — что значит корова). При вакцинации иммунизацию проводят ослабленной или убитой культурой бактерий. По существу этим же приёмом получения искусственного иммунитета пользовался и Пастер, разработавший предохранительные прививки против куриной холеры, сибирской язвы и бешенства. При иммунизации от бешенства пользуются высушенным мозгом кролика, заражённого бешенством. Принцип прививок заключается в том, что организм приучают к яду бешенства.

Методы искусственной иммунизации против ряда заразных болезней очень широко применяются в современной медицине, чтобы предохранить или вылечить человека от заразных заболеваний. Отличают приобретённый иммунитет — активный и пассивный. При а к т и в н о м иммунитете в организм вводятся ослабленные бактерии или их яд (токсин). Организм слабо болеет и на долгие годы сохраняет иммунитет (оспа). При п а с с и в н о м иммунитете вводится антитоксин, т. е. то противоядие, которое вырабатывает организм в ответ на введённый яд. Так, например, дифтерит прививается лошади, а сыворотка крови этой лошади, содержащая противоядие (антитоксин), вводится в больной

организм. Пассивный иммунитет организмы очень быстро (в течение нескольких недель или месяцев) теряют.

Работа Мечникова по иммунитету. В чём же сущность иммунитета у животных? Наиболее полно это удалось выяснить великому русскому учёному И. И. Мечникову (1845—1916).

Мечников создал теорию фагоцитоза. По учению Мечникова, белые кровяные шарики в организме животных и человека активно борются с проникшими внутрь организма бактериями, поедая и переваривая их. Поэтому Мечников и назвал их фагоцитами, что значит клетки-пожиратели.

Своё замечательное открытие Мечников сделал на небольшом рачке дафнии, которая заражалась особым дрожжевым грибком. В случае, если фагоциты справлялись с грибком, дафнии выздоравливали, в противном случае — гибли. Это своё наблюдение Мечников перенёс на высших животных и человека и сумел его доказать.

По учению И. И. Мечникова, у иммунных к тому или иному заболеванию животных их организм быстро уничтожает заразное начало. При появлении заболевания фагоциты, привлекаемые выделениями бактерий, попадают на них и борются с ними. В случае, если фагоциты не могут справиться с бактериями, то организм погибает. Дальнейшее изучение показало, что организм борется не только при помощи фагоцитов, но и путём влияния жидкой части крови. Противоречие между этими двумя теориями было хорошо разрешено самим Мечниковым, который показал, что вещества жидкой части крови, обладающие бактериеубивающими, бактериерастворяющими или склеивающими бактерии свойствами, образуются в фагоцитах и оттуда попадают в жидкую часть крови.

Иммунитет у растений. Если иммунитет у животных и человека изучен хорошо, гораздо менее он изучен у растений. Целый ряд закономерностей иммунитета, установленных у животных, в известной мере приложимы и к растениям, однако имеется и целый ряд резких отличий. Прежде всего, для растений характерен врождённый иммунитет. Растения не имеют фагоцитов. Общим для иммунитета у животных и растений является значение состояния организма. Ряд внешних условий, ослабляющих растение, влекут за собой уменьшение устойчивости его к заболеваниям. Плохие условия, например, слишком влажное лето, способствуют сильному поражению растений ржавчиной, склеротинией и рядом других грибных заболеваний. Иммунитет объясняется у различных растений разными причинами. Часто проникновению паразитов в растение препятствует соответственное анатомическое устройство — мощный эпидермис, мощная кутикула на клетках эпидермиса и т. д. (пассивный иммунитет), в других же случаях здесь имеет значение реакция самого растения на внедрение паразита (физиологический и активный иммунитет). Так, например, в ряде случаев препятствием для развития паразитов является кислотность клеточного сока, образование дубильных веществ, изменение биохимической активности. Большинство мер борьбы с паразитами растений направлено на предупреждение заболевания. В большинстве случаев лечение растений, за исключением ценных плодовых культур, слишком дорого и экономически не оправдывается.

Бактериофаг. Уже с конца XIX в., начиная с работы русского учёного Гамалея, было показано, что дизентерийные бактерии могут растворяться при прибавлении фильтрата из испражнений больного этим заболеванием, причём растворяющее начало не тратится в этом процессе растворения, а наоборот накапливается. Взявши каплю из среды с растворёнными бактериями и перенеся её в новую жидкую питательную среду, мы получаем с каждым последующим пересевом увеличение растворяющей способности среды. Иными словами, растворяющее начало размножается, т. е. ведёт себя как организм. Из этих опытов был сделан вывод, что растворяющее действие производит особый паразит бактерий, благодаря своей малой величине невидимый в микроскоп. Этот паразит бактерий получил название бактериофага. Бактериофаги всегда встречаются там, где имеются бактерии, и специфичны для различных видов бактерий.

Ряд учёных высказались за то, что бактериофаг представляет собой не живое существо, а вещество, накопившееся при растворении бактерий. Однако работы последующих лет с электронным микроскопом подтвердили представления о живой природе бактериофага. В электронный микроскоп удалось увидеть бактериофаг в виде отдельных частиц округлой или вытянутой формы. Некоторые исследователи заметили и жгутики бактериофага. Также было обнаружено, что бактериофаг не проникает внутрь бактериальной клетки, а растворяет её, находясь на её поверхности. Явление бактериофагии является твёрдо установленным фактом, и бактериофаг получил широкое применение в медицине, например, при лечении дизентерии. Препарат бактериофага в бульоне принимается больным как лекарство. Некоторые исследователи считают, что многие желудочные эпидемии постепенно затухают, потому что начинает накапливаться большое количество бактериофага, попадающего в организм и растворяющего бактерии.

Бактериофаги имеются и у почвенных бактерий. Встречаются они и в клубеньках мотыльковых растений, играя известную роль в этом симбиозе.

Вирусы. Особую категорию заболеваний у животных и растений составляют вирусы. Мы уже знаем, что во второй половине XIX в. были открыты возбудители целого ряда заболеваний. Однако в ряде случаев таких возбудителей не удалось обнаружить (скарлатина, корь, оспа, бешенство). Природу подобных заболеваний выяснил в 1892 г. русский ботаник (физиолог растений) Д. О. Ивановский. Ивановский изучал мозаичную

болезнь табака. Ему удалось установить, что мозаичная болезнь табака может быть передана от одного растения другому путём перенесения капли сока от больного растения к здоровому, чем он доказал заразность этого заболевания. Он установил также, что при пропускании сока поражённых растений через бактериальный фильтр заразное начало через него проходит и состоит, таким образом, из очень мелких частиц, проходящих через фильтр. Они были названы фильтрующимися вирусами. В настоящее время считают, что фильтрующиеся вирусы представляют собой крупные белковые молекулы. Вирусы могут размножаться только в протоплазме клетки и вне растительной или животной клетки не встречаются. По своей химической природе они являются нуклеопротеидами. По своим свойствам вирусы являются как бы промежуточным звеном между живой и неживой материей. Однако следует помнить, что они ни в коем случае не являются предками современных организмов, так как размножаются они в живой протоплазме. Таким образом, сначала должно было возникнуть живое, а затем уже могли образоваться вирусы.

Вирусные болезни растений очень многочисленны. К ним относятся закукливание овса и других злаков, мозаичная болезнь табака, пшеницы и других растений, столбур помидоров и т. д. Некоторые из них переносятся специальными переносчиками — тлями и цикадками. Столбур помидоров переносится одной из цикадок. Она захватывает вирус столбура с сорняков, главным образом с полевого вьюнка и, после известного инкубационного периода в своём теле, передаёт его помидорам. Цикадки переносят также и вирус закукливания. Интересно, что каждое вирусное заболевание переносится особым видом цикадки. Поражённые вирусом растения развиваются ненормально. Они часто образуют белые пятна на листьях (мозаика), в ряде случаев отмечается карликовый рост растения (закукливание), образуются неправильной формы цветки и соцветия. При столбуре помидоров формируются мелкие деревянистые, несъедобные плоды. Уничтожение больных растений — вот основное мероприятие по борьбе с вирусными заболеваниями растений.

Ископаемые бактерии. Древнейшими предполагаемыми бактериями являются находки из докембрийских отложений в разрезах яшмовых галек, представляющие лишённые клеточной структуры, ветвящиеся, червеобразные образования. В докембрийских известняках были найдены тельца, напоминающие современную бактерию *Micrococcus*. Им и приписывают участие в образовании архейских известняков.

Таким образом, палеонтология свидетельствует о большой древности бактерий. Можно предположить, что в их лице мы имеем организмы, близкие к простейшим, первичным организмам.

Нужно, однако, иметь в виду, что простота многих бактерий может быть и вторичной. Многие бактерии, вероятно, являются вторично упрощёнными формами, связанными в своём происхождении с различными группами организмов. Так, серные бактерии обнаруживают связь с синезелёными (беггиатоа), другие группы сближаются с грибами (актиномицетами). Отсутствие ядра, недифференцированное строение клетки свидетельствуют о доклеточном строении бактерий. Эти свойства бактерий позволяют представить возможный путь возникновения организмов.

Работы русских учёных, прежде всего акад. А. И. Опарина, заставляют предполагать, что сначала на Земле могли возникнуть, чисто химическим путём, простейшие органические соединения (они в настоящее время в лабораториях получены) и из них уже могли возникнуть организмы, которые сначала обладали гетеротрофным питанием. Из таких первичных организмов стало возможным в дальнейшем возникновение как хемосинтезирующих, так и фотосинтезирующих автотрофных организмов (см. книгу акад. А. И. Опарина «Возникновение жизни на Земле», 1941).

ВОДОРОСЛИ

Водоросли представляют собой обширную группу низших растений. Как показывает название, большинство водорослей живёт в воде. Однако встречается среди них и некоторое число наземных форм, обитающих на почве, на коре деревьев, на скалах и т. п. Водоросли — понятие скорее экологическое, чем систематическое. Обширная группа водорослей представлена

рядом типов, в своём историческом развитии далеко разошедшихся и теперь имеющих между собой мало общего. Промежуточные формы, связывавшие отдельные типы, вымерли. Это затрудняет установление родственных отношений в группе водорослей. Однако различные типы водорослей хорошо в большей своей части увязываются с простейшими из известных нам организмами — жгутиковыми (*Flagellata*), стоящими на грани растительного и животного мира. Ниже будут рассмотрены основные типы водорослей.

1-й тип — *синезёленые водоросли* (*Cyanophyta*),
2-й тип — *зелёные водоросли* (*Chlorophyta*),
3-й тип — *диатомовые водоросли* (*Bacillariophyta, Diatomeae*),
4-й тип — *бурые водоросли* (*Phaeophyta*),
5-й тип — *красные водоросли, багрянки* (*Rhodophyta*).

Наряду с одноклеточными формами здесь встречаются колониальные нитчатые и пластинчатые — многоклеточные формы, иногда имеющие сложное устройство. Тело водорослей не расчленено на органы — корень, стебель и лист—и называется слоевищем, или талломом. Водоросли являются преимущественно автотрофными организмами и содержат в клетках хлорофилл. Хлорофилл у многих типов водорослей сопровождается другими, добавочными пигментами — синего, красного, бурого цвета. От соотношения хлорофилла и других пигментов зависит окраска различных водорослей.

По строению талломов, по строению клетки, как и по способу размножения, различные типы водорослей чрезвычайно различны. Соответствующая характеристика будет приведена при описании отдельных типов водорослей.

ТИП СИНЕЗЕЛЁНЫЕ ВОДОРОСЛИ (CYANOPHYTA)

Синезелёные водоросли — одни из древнейших растительных организмов; остатки их известны из докембрийских слоёв. Однако, несмотря на длительный период развития, современные синезелёные почти не отличаются от своих предков.

Название своё они получили от присутствия добавочного к хлорофиллу пигмента синего цвета — фикоциана. Кроме того, присутствует также в некотором количестве красный пигмент — фикоэритрин, свойственный багрянкам.

Клетки синезелёных резко отличаются от других растительных типов, обнаруживая чрезвычайно простое устройство. Клетка покрыта пектиновой оболочкой, часто ослизняющейся. Вследствие этого клетки часто бывают объединены общим чехлом, слизистой обвёрткой.

Содержимое клетки не расчленено на протоплазму и ядро. Нет и вакуолей. Протопласт, таким образом, занимает всю полость клетки. Однако различают окрашенный постенный слой протопласта — корковый слой и бесцветное центральное тело (рис. 209, *1*).

В центральном теле протопласта сосредоточены нуклеиновые вещества, поэтому считают, что оно соответствует ядру. Корковый слой соответствует хроматофору, хотя он морфологически не выражен, и пигменты распределены в нём равномерно.

В результате фотосинтеза образуется полисахарид гликоген, крахмал же никогда не образуется. Гликоген скопляется в виде мелких шариков в постенном слое.

У синезелёных водорослей размножение осуществляется только делением клетки или (у колониальных нитчатых форм) разрывом на участки

Подвижных стадий не образуется. Половой процесс отсутствует.

Как и у бактерий, здесь образуются споры, служащие для сохранения особей в течение неблагоприятного для развития времени.

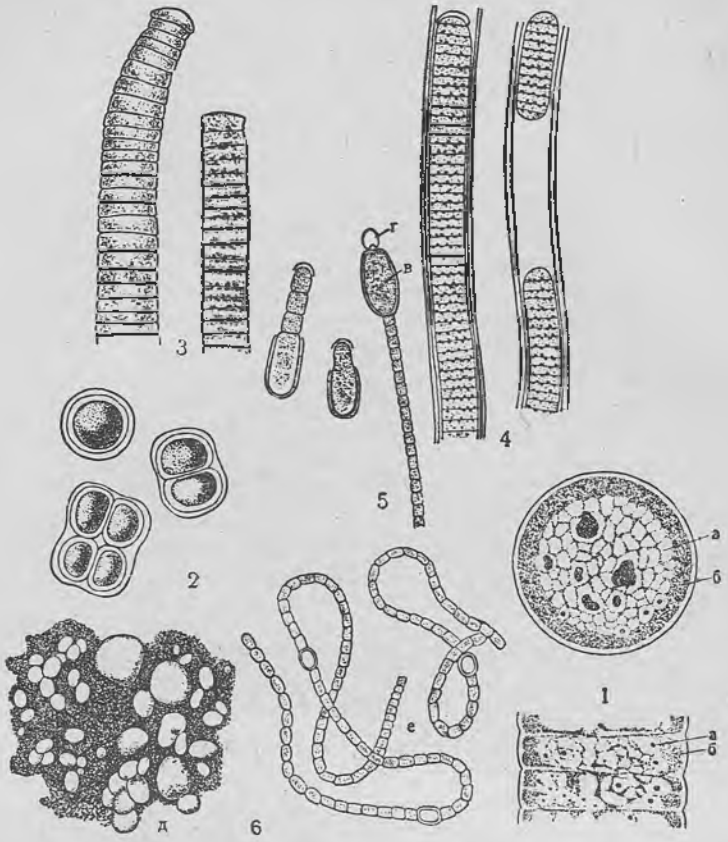


Рис. 209.

1. Строение клетки *Oscillatoria*: *а* — центральное тело. *б* — корковый слой соответствующий хроматофору. *2.* Хроококк (*Chroococcus*). *3. Oscillatoria*. *4. Lyngbia* с гормогониями. *5. Anabaena* с гетероцистой (*г*) и спорой (*в*); слева её прорастание. *6. Nostoc*: *д* — общий вид, *е* — нити с гетероцистами.

Одноклеточные формы. В качестве примера рассмотрим *хроококк* (*Chroococcus*), широко распространённый на торфяных болотах в воде, между кочками. Обычно он состоит из 2 (иногда из 4) клеток, разделённых тонкой оболочкой и окружённых общим слизистым чехлом (рис. 209, *2*).

Иногда хроококк распадается по средней линии на две отдельные клетки. Каждая из них затем делится перегородкой на две, которые не распадаются, оставаясь соединёнными слизью.

Нитчатые формы. В нашей флоре широко распространена *осциллатория* (*Oscillatoria*). Осциллатория образует нити, скопляющиеся в хлопья на поверхности стоячих вод или на дне водоёмов. Клетки осциллатории (рис. 209, *3*) довольно коротки, концы нитей осциллатории способны к правильным колебательным движениям, благодаря которым нити могут перемещаться. Это хорошо можно заметить, если затемнить одну сторону стакана с водой, в котором помещены водоросли. Нити перекочуют на освещённую сто-

рону (положительный фототаксис). У *линкбии* (*Lyngbia*) иногда можно видеть пустые участки на протяжении нити. Это объясняется тем, что клетки линкбии в числе 3—5 выходят из футляра, переносятся водой и образуют новую нить. Такие участки нити, служащие для размножения, называют гормогониями (рис. 209, *4*).

Из других нитчатых синезелёных укажем *анабену* (*Anabaena*), в большом количестве развивающуюся в наших водоёмах. Она вызывает «цветение» воды. На протяжении нити встречаются более крупные желтоватые клетки, теряющие содержимое — гетероцисты (пограничные клетки) (рис. 209,*5*, *г*). В этом месте нити разрываются на участки.

У анабены образуются также споры. Они обычно возникают под гетероцистами (рис. 209. *5*). Споры значительно крупнее вегетативных клеток: в них скопляются запасные питательные вещества и вырабатывается плотная оболочка. Отваливаясь от нити, они могут переносить высыхание, морозы, а при наступлении благоприятных условий прорастают в новые нити.

У *ностока* (*Nostoc*) нити с гетероцистами посредине соединены в слизистые шаровидные колонии, достигающие иногда значительных размеров. У одного из видов ностока — *N. pruniforme* (*ностока сливовидного*) колония бывает величиной с куриное яйцо и даже с крупное яблоко (рис. 209, *6*). Носток встречается на дне мелких озёр, часто торфяных, или же на почве. Снаружи колонии ностока покрыты студенистой массой из пектиновых веществ, а в центре имеют полость с водой. Нити расположены в студне. Таким образом, шаровидная колония клеток является сложной колонией (нити-колонии, собранные в сложные шаровидные колонии).

Синезелёные распространены в пресных и реже в морских водах. В большом количестве они развиваются на сырых болотистых почвах. Лучше развиваются в присутствии органических (особенно азотистых) веществ. Некоторые из синезелёных встречаются в горячих источниках с температурой воды до +70°. Здесь они образуют туфовые отложения. Поселяясь на известняках, они переводят кальций известняков в растворимые соли. Их деятельность приводит к распадению известняков (так называемые «сверлящие» водоросли).

Многие синезелёные сожительствуют с другими растениями. Ряд видов их являются симбионтами в лишайниках (образуя там так называемые гонидии), например, виды *Nostoc* (см. ниже «Лишайники»). Другие сожительствуют с печёночниками, проникая иногда во внутренние слои их тела; третьи живут в корнях различных саговников и т. д.

По строению клетки синезелёные сближаются с бактериями. Обе эти группы не имеют ясно выраженного ядра, у них отсутствует половой процесс, и размножение осуществляется лишь путём деления. Таким образом, синезелёные могут рассматриваться как одна из древнейших групп растений, ведущая происхождение от простейших первичных организмов.

ТИП ЗЕЛЁНЫЕ ВОДОРОСЛИ (CHLOROPHYTA)

Общая характеристика зелёных водорослей. Зелёные водоросли прежде всего отличаются чисто зелёной окраской, обусловленной зелёным пигментом — хлорофиллом, преобладающим над другими пигментами.

Строение клетки. Клетки зелёных водорослей имеют оболочку целлюлозную или пектиновую, ослизняющуюся. Значительно реже — у наиболее просто устроенных водорослей, а также у половых клеток гамет — клетка их голая, лишённая оболочки.

В содержимом клетки различают протоплазму, ядро (иногда несколько ядер), хроматофор. Кроме того, в клетке зелёных водорослей имеются запас-

ные питательные вещества различного характера и состава у разных групп. Протоплазма большей частью занимает постенный слой, центральная же часть клетки занята большой центральной вакуолью, заполненной клеточным соком. Состав и свойства протоплазмы — общие со всеми растительными организмами.

Ядро находится обычно в постенном слое протоплазмы или, подвешенное на плазменных нитях, располагается в центральной части клетки (например, у спирогиры — рис. 210).

Строение ядра нормальное (см. раздел общей ботаники). Обычно клетка делится кариокинетически. Перед образованием элементов размножения

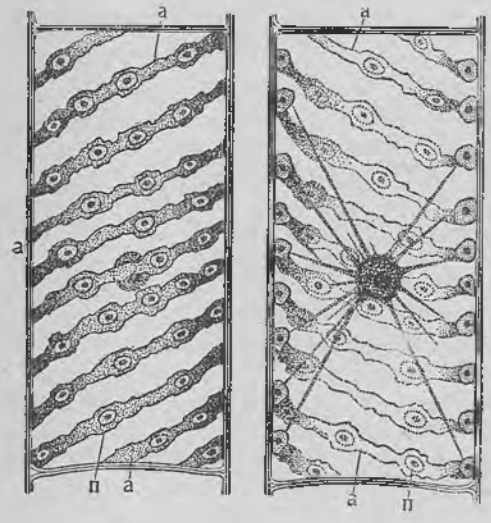


Рис. 210. Клетка *спирогиры*:
а — хлоропласт, *п* — пиреноид. В центре ядро.

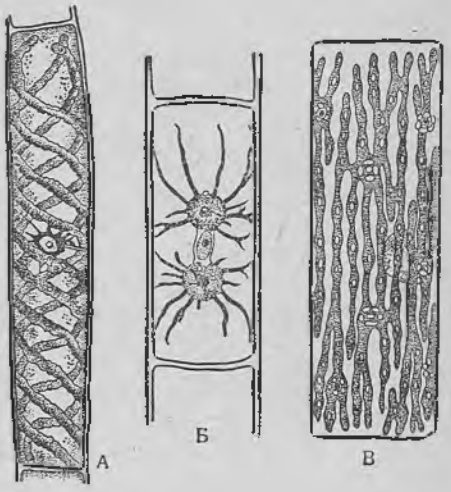


Рис. 211. Хроматофоры:
А — в клетке спирогиры, *Б* — в клетке зигнемы, *В* — в клетке эдогония.

(или гамет, или спор — различно у разных зелёных водорослей) происходит редукционное деление.

Хроматофоры у зелёных водорослей чрезвычайно разнообразны (рис. 211).

Тело хроматофора — как и у высших растений — имеет белковую строму и пропитано пигментами. У многих водорослей в хроматофоре содержатся более плотные белковые, большей частью бесцветные тельца, называемые пиреноидами. Вокруг пиреноидов происходит более энергичное образование крахмала.

Хлорофилл у зелёных водорослей встречается как в виде хлорофилла *a*, так и хлорофилла *b*; кроме того, имеются каротин и ксантофилл. Продуктом фотосинтеза у большинства зелёных водорослей является крахмал. Однако у некоторых водорослей крахмала обнаружить не удалось, и здесь отлагаются капли масла (*вошерия*). Нередко запасным веществом является гематохром, часто окрашенный в красный цвет пигментом, близким к каротину.

Клеточный сок часто содержит щавелевокислый кальций, сернокислый кальций, дубильные вещества, а также иногда красящие вещества типа антоцианов.

Типы строения талломов. Большинство зелёных водорослей представлено многоклеточными нитчатыми талломами. Однако наряду с ними имеются одноклеточные, а также колониальные формы. Вместе с тем встречаются и формы неклеточного строения, тело которых, достигая

подчас значительных размеров, обнаруживает как бы расчленение на органы, но представляет собой одну гигантски разросшуюся многоядерную клетку (*Caulerpa* и др.).

Имеется некоторое количество пластинчатых форм (например, *Ulva*). Наиболее организованные из зелёных водорослей — *харовые* (*Chara*, *Nitella*), по внешнему виду, как и по ряду особенностей внутреннего строения, приближаются к высшим растениям, обнаруживая аналогичное расчленение тела на «стебель», «листья» и «корни».

Изучение слоевища зелёных водорослей позволяет составить представление об организации тела слоевцовых растений на разных ступенях эволюционного развития.

Подвижность и неподвижность. Простейшие зелёные водоросли, являющиеся одноклеточными организмами, всю свою жизнь проводят в подвижном состоянии. Движение их определяется наличием жгутиков — ресничек, расположенных большей частью на переднем конце их тела. Жгутики являются протоплазменными нитями, прикрепляющимися своими основаниями к расположенному несколько глубже переднего края тельцу б л е ф а р о п л а с т у.

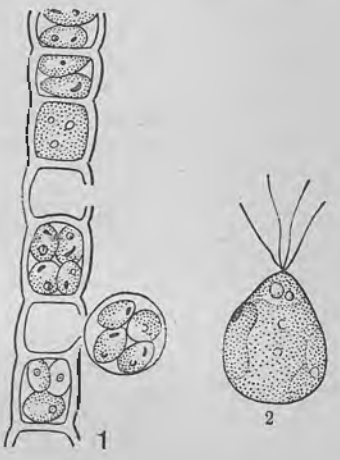


Рис. 212. *1.* Выход зооспор у улотрикса. *2.* Зооспора при большом увеличении.

Колониальные формы также часто обладают подвижностью. Здесь или все клетки, входящие в состав колонии, сохраняют подвижность, или же жгутики имеют лишь расположенные по периферии клетки, как, например, у *Volvox* (рис. 218). Нитчатые и пластинчатые формы, а также формы неклеточного строения в вегетативном состоянии неподвижны, что собственно является одним из важных признаков, отличающих растение от животного. У зелёных водорослей можно наблюдать постоянную выработку таких неподвижных форм. Замечательным является наличие у таких неподвижных в вегетативном состоянии форм подвижных стадий в виде зооспор и гамет, образующихся при размножении. О значении этого явления для выяснения происхождения и родственных отношений у водорослей будет сказано ниже.

Основные формы бесполого размножения. У многих одноклеточных форм, благодаря делению клетки, образуются две дочерние особи. Это может рассматриваться как простейший способ размножения. Многоклеточные нити многих зелёных водорослей, разрываясь на части, образуют несколько новых особей. Каждый из получившихся при разрыве нитей участков благодаря делению наращивает новые клетки с двух сторон.

Споры образуются внутри клетки (спорангия) в числе одной или нескольких.

У водорослей чаще всего образуются подвижные споры, называемые з о о с п о р а м и (рис. 212). Зооспора — клетка, лишённая оболочки, на переднем конце снабжённая жгутиками, с хроматофором и ядром. Обычно зооспора имеет грушевидную или овальную форму, красный глазок и пульсирующие вакуоли.

Г л а з о к — небольшое красное тельце, содержащее пигмент, близкий к каротину. Благодаря глазку зооспора лучше воспринимает световые лучи и передвигается в направлении их действия (фототаксис).

П у л ь с и р у ю щ и е в а к у о л и являются выделительными органами. Интересно, что глазок и пульсирующие вакуоли отсутствуют в неподвижных вегетативных клетках.

Сформировавшиеся внутри материнской клетки зооспоры выходят через разрыв оболочки наружу, плавают некоторое время в воде и затем, прикрепившись к субстрату, сбрасывают жгутики, вырабатывают оболочку и прорастают в новую особь.

У некоторых водорослей образуются неподвижные споры, лишённые жгутиков и называемые тогда а п л а н о с п о р а м и.

Половой процесс и его эволюция. Среди зелёных водорослей мы находим разнообразные формы полового процесса. Половой процесс заключается в слиянии двух клеток, называемых г а м е т а м и. Они по форме и строению чрезвычайно сходны с зооспорами. Образуются они в клетке материнского организма, называемой г а м е т а н г и е м. Однако судьба гамет иная, чем судьба зооспор. Гаметы, выйдя из гаметангиев, сливаются попарно, или, как говорят, копулируют, причём сливаются как ядра, так и протоплазмы гамет.

Образовавшаяся после слияния гамет клетка-з и г о т а обычно одевается толстой оболочкой и после некоторого периода покоя трогается в рост. У громадного большинства зелёных водорослей первое же деление ядра зиготы при её прорастании редукционное. Благодаря следующему за редукционным простому делению двух образовавшихся клеток образуются 4 клетки (подвижные или неподвижные). Все они (или часть их) дают начало новой особи.

У зелёных водорослей имеют место все три типа полового процесса — и з о г а м н ы й, г е т е р о г а м н ы й, и о о г а м н ы й (рис. 121). Описание форм полового процесса см. на стр. 163 в разделе «Морфология».

Систематика зелёных водорослей. Тип зелёных водорослей разделяется на 3 класса.

Класс *равножгутиковые* (*Isokontae*). Бесполое размножение осуществляется зооспорами. Половой процесс от изогамного до оогамного у различных представителей.

Класс *конъюгаты, сцеплянки* (*Conjugatae*). Зооспор нет. Половой процесс в виде конъюгации (слияние недифференцированных гамет).

Класс *харовые* (*Charophyta*). Водоросли, имеющие сложное расчленение тела, напоминающее органы высших растений. Половые органы многоклеточные. Зооспор и апланоспор не образуется.

КЛАСС РАВНОЖГУТИКОВЫЕ (ISOKONTAE)

ПОРЯДОК ВОЛЬВОКСОВЫХ (VOLVOCALES)

Примером наиболее просто устроенных зелёных водорослей может служить *хламидомонада* (*Chlamydomonas*), встречающаяся всюду в канавах, лужах, загрязнённых органическими веществами (рис. 213).

Хламидомонада — одноклеточная водоросль. Клетки её имеют оболочку, протоплазму и ядро, находящееся в центре клетки. В задней части клетки расположен чашевидный хроматофор с пиреноидом. В передней части клетки расположены две пульсирующие вакуоли. Здесь же прикрепляются своими основаниями к особому тельцу — блефаропласту — два жгутика. Несколько сбоку расположен глазок.

При бесполом размножении, осуществляющемся обычно ночью, хламидомонада теряет жгутики, делится на 2, 4, 8 дочерних клеток. Каждая из них снабжена жгутиками (по 2 в каждой клетке). Такие зооспоры через разрыв оболочки материнской клетки выплывают наружу. В результате образуется несколько новых особей. Здесь, следовательно, сама клетка превращается в зооспорангий (рис. 214, *2*).

При наступлении неблагоприятных условий (высыхание) хламидомонада сбрасывает жгутики, оболочка её ослизняется, образуя студенистый чехол

вокруг клетки. Протопласт делится без образования подвижных стадий. Образовавшиеся клетки также делятся, причём их оболочки также ослизняются. В результате образуется целая группа зелёных неподвижных клеток, окружённых серией слизистых слоёв. Такая неподвижная стадия в развитии хламидомонады называется пальмеллевидным состоянием (рис. 214, *3*).

Половое размножение у различных видов хламидомонады протекает различно — здесь имеются изогамные, гетерогамные и оогамные виды.

Гаметы мало отличаются от зооспор. Они несколько меньшей величины и образуются в большем числе внутри материнской клетки — гаметангия (32, 64). При оогамном половом

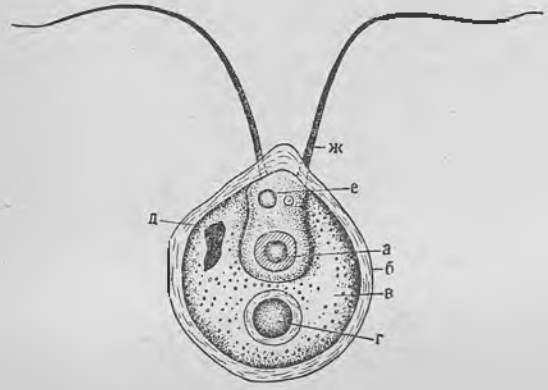


Рис. 213. Строение клетки хламидомонады (*Chlamydomonas*):
а — ядро *б* — оболочка, *в* — хроматофор, *г* — пиреноид, *д* — глазок, *е* — пульсирующие вакуоли, *ж* — жгутики.

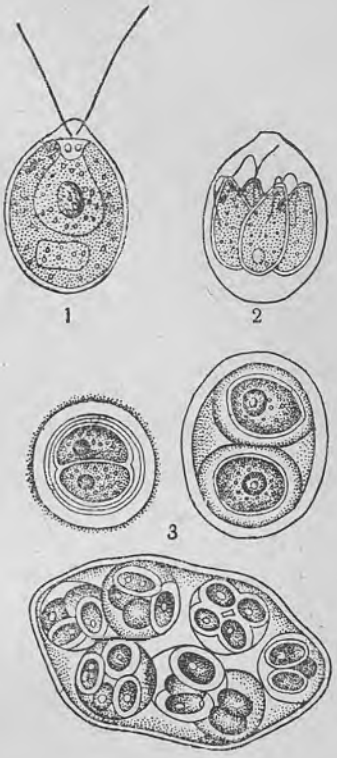


Рис. 214. Хламидомонада (*Chlamydomonas*):
1 — вегетативная особь; *2* — размножение делением на 4; *3* — пальмеллевидное состояние.

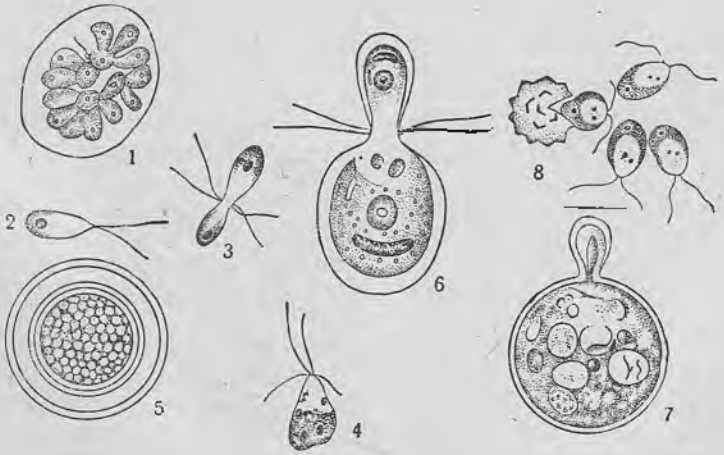


Рис. 215. Половой процесс у хламидомонад:
1—5 — изогамия у *Chlamydomonas Steinii*: *1* — развитие гамет внутри материнской клетки; *2* — гамета; *3—4* — копуляция; *5*—зрелая зигота; *6* — гетерогамия у *Chlamydomonas Braunii*; *7* —оогамия у *Chl. coccifera*; *8* — выход из зиготы новых зооспор.

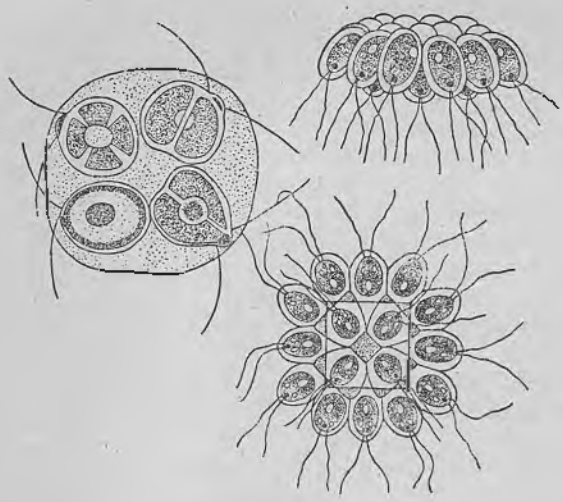


Рис. 216. *Gonium* — подвижная колониальная форма:
Справа — вид колоний сбоку и сверху; слева — деление клеток.

процессе в одних клетках (оогониях) образуется одна крупная неподвижная женская гамета — яйцеклетка. В других же (антеридиях) формируется большое число мелких подвижных мужских гамет — сперматозоидов (рис. 215).

Зигота, образующаяся в результате слияния гамет, одевается толстой оболочкой и накопляет питательные вещества (а также гематохром). После периода покоя (перезимовка, сухой летний период) зигота прорастает. Первое её деление — редукционное. Затем образуются 4 двужгутиковые зооспоры, разбегающиеся в стороны после разрыва оболочки зиготы (рисунок 215, *8*).

Хламидомонада относится к порядку *вольвоксовых* (*Volvocales*). К этому же порядку относится большое количество колониальных водорослей.

В простейшем случае вновь образующиеся при делении клетки не расходятся, а оказываются соединёнными и располагаются в одной плоскости. Каждая из них сохраняет самостоятельность, и при разрыве колония распадается на составляющие её клетки, которые опять могут образовать колонии. Примером такой пластинчатой колонии может служить *гониум* (*Gonium*), составленный 16 клетками (рис. 216). Он встречается часто в ямах, лужах, канавах, прудах. Дальнейшее усложнение колониальных форм заключается в образовании шаровидных колоний. Отдельные клетки, составляющие колонии, обращены передним концом, несущим жгутики, к периферии, а задним концом — к центру колонии и окружены общей слизью. Примером таких шаровидных колоний могут служить *пандорина* (*Pandorina*) встречающаяся там же, где гониум, и *эвдорина* (*Eudorina*) (рис. 217, *1—5*).

Бесполое размножение сводится к делению каждой клетки колонии. Образовавшиеся при делении клетки сначала образуют пластинку (как и у *гониум*), а затем пластинка загибается краями, образуя полый шар. Такие дочерние шаровидные колонии располагаются внутри материнского шара. В дальнейшем оболочка материнской колонии разрушается, и она распадается на ряд дочерних колоний. Половой процесс у пандорины изогамный, у эвдорины оогамный (женские и мужские колонии).

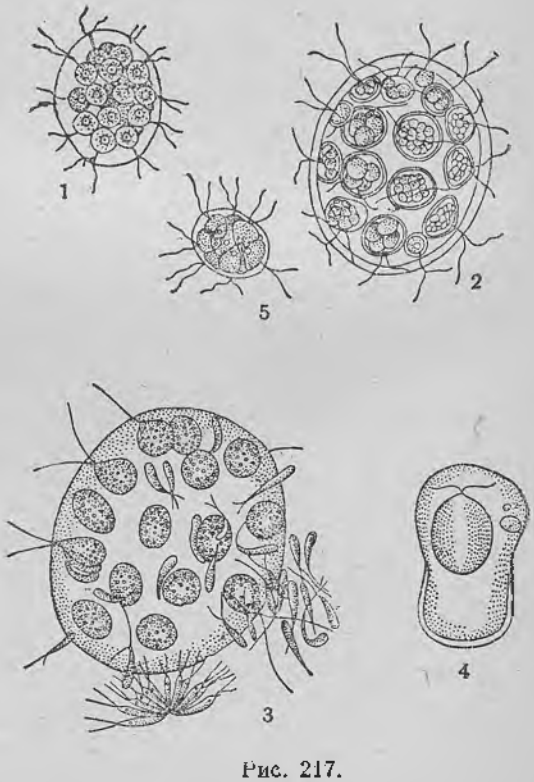


Рис. 217.
1 — *Eudorina* — колония; *2* — развитие дочерних колоний внутри материнской; *3* — оплодотворение (оогамия); *4* — прорастание зиготы; *5* — колония пандорины (*Pandorina*).

Вольвокс. Наибольшей сложности среди многоклеточных колониальных зелёных водорослей

достигает *вольвокс* (*Volvox*) (рис. 218). В нашей флоре широко распространён *V. globator* (*волчок*). Он встречается в более или менее постоянных водоёмах — в прудах, озёрах, старицах рек, где имеется хорошо развитая водная растительность.

Шаровидная колония вольвокс имеет от 0,5 до 2,0 *мм* в поперечнике и насчитывает до 50 000 клеток, расположенных в один слой по периферии

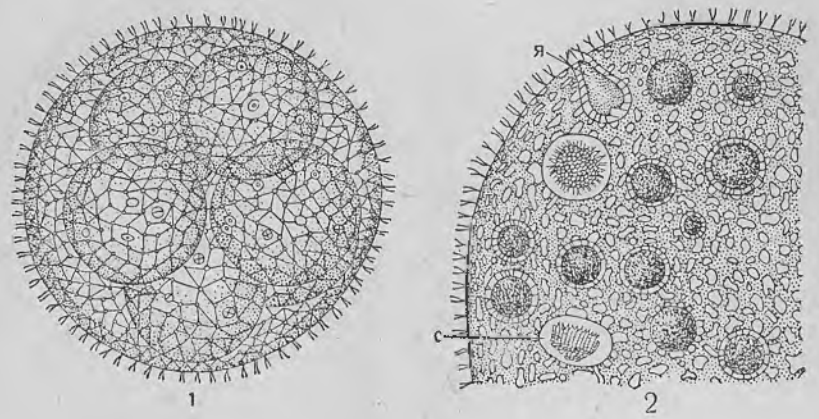


Рис. 218. *Volvox minor*:

1 — дочерние шары внутри материнского. *2* — *Volvox globator* — часть колонии с яйцеклетками (*я*) и сперматозоидами (*с*).

шара, в то время как полость его заполнена слизью. Клетки имеют по 2 жгутика. Протопласты соседних клеток через тонкие нити соединяются, и, таким образом, все клетки колонии связаны друг с другом. Громадное большинство клеток вольвокса — вегетативные, питающие. Способность к размножению сохраняют всего несколько клеток (около 7—10).

Размножается *Volvox* бесполым и половым путём.

При бесполом размножении ряд клеток (более крупных), сохранивших способность к делению, образует пластинки клеток, как и у гониума. Достигнув определённых размеров, пластинка загибается чашевидно наружу, затем выворачивается наизнанку и смыкается в полый шар, который проваливается в центральную полость материнской колонии. Так образуются 7—10 дочерних колоний. Периферические их клетки формируют жгутики. Дочерние колонии ничем, кроме размеров, не отличаются от материнской. Затем, разрывая стенки взрослого шара, молодые колонии выходят наружу. При этом материнская колония погибает.

Половое размножение осуществляется образованием антеридиев и оогониев, развивающихся большей частью в одном и том же шаре. Оогонии в числе 8—10 имеют бóльшие размеры, чем вегетативные клетки, и развивают внутри одну неподвижную яйцеклетку. В антеридии образуется большое количество вытянутых двужгутиковых сперматозоидов.

Освобождаясь после разрыва оболочки антеридия, сперматозоиды подплывают к оогонию, проникают в него и один из них оплодотворяет яйцеклетку. Зигота переходит в состояние покоя, одевается толстой оболочкой и заполняется питательными веществами. Перезимовав, зигота приступает к делению (первое деление редукционное); образующиеся в большом числе клетки складываются в полый шар, который затем выходит наружу.

ПОРЯДОК ПРОТОКОККОВЫХ (PROTOCOCCALES)

Хлорококк (*Chlorococcus*) может иллюстрировать следующий этап эволюционного развития зелёных водорослей.

Если хламидомонада, вольвокс и другие представители порядка вольвоксовых всю свою жизнь проводят в подвижном состоянии, то водоросли порядка протококковых в вегетативном состоянии неподвижны. Однако у них при размножении часто образуются подвижные зооспоры или гаметы, обнаруживая этим связь с водорослями из предыдущего порядка.

Шаровидные клетки хлорококка одноядерны. В протоплазме находится хроматофор с пиреноидом.

Хлорококк встречается у нас на коре деревьев, образуя зелёный налёт. Кроме того, он встречается в озёрах, речках, а также входит в состав некоторых лишайников (рис. 219).

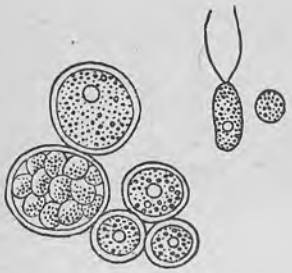


Рис. 219. *Chlorococcum*:
Слева—взрослые клетки; справа вверху — зооспора с жгутиками и зооспора, сбросившая жгутики.

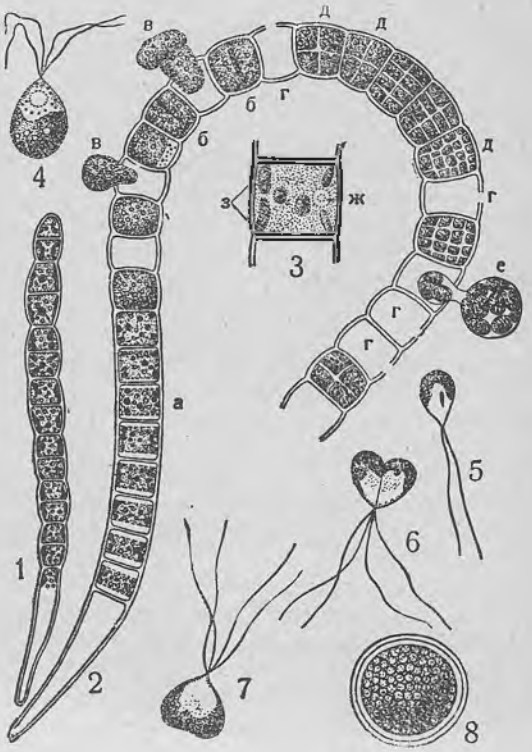


Рис. 220. *Ulotrix zonata*:
1 — молодая нить; *2* — взрослая нить: *а*— вегетативные клетки; *б* — начало спорообразования; *в* — выход зооспор; *г* — опорожнившиеся клетки; *д* — образование гамет; *е* — выход гамет; *ж* — вегетативная клетка; *зж* — ядро; *з* — части хроматофора; *4* — зооспора; *5* — гамета; *6—7* — копуляция гамет; *8* — зигота.

При бесполом размножении у него образуются подвижные двужгутиковые зооспоры (в каждой клетке по 8—32), которые, сбрасывая жгутики и окружаясь толстой оболочкой, образуют неподвижные клетки — хлорококки.

Половой процесс — изогамный.

ПОРЯДОК УЛОТРИКСОВЫХ (ULOTHRICHALES)

В этом порядке впервые встречаются нитчатые формы. Типичным представителем их является *улотрикс* (*Ulothrix*), встречающийся в текучих или прибойных водах. К подводным предметам он прикрепляется нижней клеткой, несколько вытянутой и бесцветной (ризоидальная клетка) (рис. 220).

Нити никогда не ветвятся, имеют интеркалярный (вставочный) рост и могут неограниченно нарастать в длину. Клетки нити содержат протоплазму, ядро, пластинчатый хроматофор с пиреноидами. Бесполое размножение осуществляется образованием четырёхжгутиковых зооспор, которые, поплавав некоторое время, оседают на подводных предметах и прорастают в новую нить.

Половой процесс — изогамный. Гаметы могут образоваться в любой клетке. От зооспор они отличаются наличием только двух жгутиков. Гаметы, сливаясь в воде, дают зиготу, которая одевается толстой оболочкой и после периода покоя прорастает четырьмя клетками, лишёнными подвижности. Затем каждая клетка прорастает в новую нить улотрикса.

Сюда же относится широко распространённая у нас водоросль *кладофора* (*Cladophora*), образующая длинные нити, стелющиеся по течению воды в виде зеленоватожёлтых кустистых косм. По внешнему виду напоминает спирогиру (см. ниже) и отличается от неё жёсткими на ощупь нитями (у спирогиры они мягкие и скользкие) (рис. 221). Хроматофор занимает постенный слой протоплазмы и имеет вид сетчатопродырявленного щита. В нём имеется много пиреноидов. Много ядер, располагающихся в протоплазме, глубже хроматофора. Половой процесс — изогамный, бесполое размножение — при помощи двужгутиковых зооспор, образующихся в верхушечных клетках боковых ответвлений. Некоторые виды кладофоры, например, *Cladophora Sauteri*, встречающаяся изредка под Москвой (Заболотское озеро — в верховьях реки Дубны), а также около г. Бежецка, образуют шаровидные скопления величиной с детскую голову, всплывающие весной на поверхность воды.

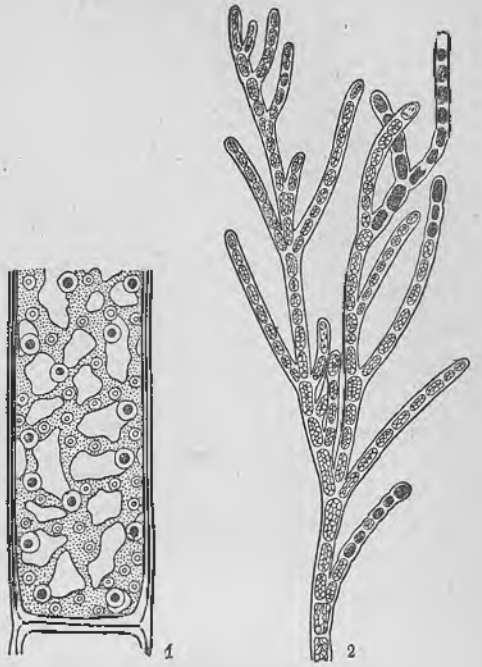


Рис. 221. Кладофора (*Cladophora*):
1. Строение клетки: хроматофор в виде продырявленной пластинки, в нём пиреноиды в виде двойных светлых кружков; ядра более крупные, с тёмно окрашенным ядрышком. *2*. Нить с зооспорангиями (тёмные).

Кроме нитчатых форм, известны и пластинчатые. Примером их может служить ульва (*Ulva*). Развивающийся из зооспоры таллом сначала нитчатый, затем, благодаря делению клетки в поперечном и продольном направлении, формируется пластинчатое тело. Распространена ульва в прибрежной зоне морей (рис. 7,*2*). Интересно размножение ульвы. Здесь имеется смена поколений. Из зооспор, которые могут образоваться в любой клетке таллома и образованию которых предшествует редукционное деление, вырастает такая же по внешнему виду пластиночка, на которой в клетках образуются гаметы. По слиянии их образуется зигота, которая без редукционного деления прорастает в пластинку. Редукционное деление отодвигается на время образования зооспор. Оба поколения внешне не различимы.

Таким образом, в порядке улотриксовых мы встречаем большое разнообразие клеточного строения, внешней дифференциации. Все они жизнь проводят в неподвижном состоянии и имеют нитчатые или пластинчатые формы.

ПОРЯДОК СИФОНОВЫХ (SIPHONALES)

Представители этого порядка отличаются своеобразным строением таллома, не имеющего расчленения на клетки (неклеточное строение), но иногда достигающего сложного устройства, предваряя расчленение на органы. Примером может служить *вошерия* (*Vaucheria*). Вошерия — нитчатая водоросль, широко распространённая у нас в текучих и стоячих водах, или же на почве — по берегу водоёмов, в илу. Иногда развивается в горшках с комнатными растениями.

При рассмотрении в микроскоп мы замечаем, что нити вошерии представляют собой трубки, не разделённые поперечными перегородками, и состоят, таким образом, из одной клетки. От главной нити отходят боковые ветви (рис. 222). Во внутреннем строении мы видим постенную протоплазму с мелкими зелёными хроматофорами (без пиреноидов) и большое количество очень мелких ядер, которые становятся заметными лишь после интенсивной окраски. В центральной части трубки имеется полость, заполненная клеточным соком.

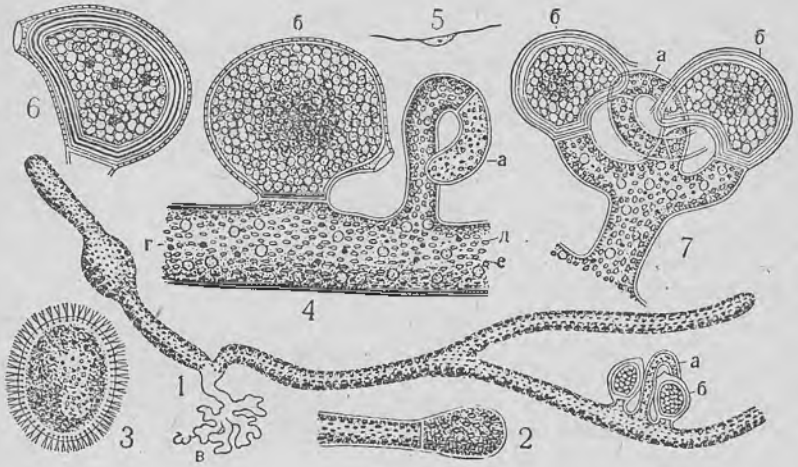


Рис. 222. Вошерия (*Vaucheria*):

1 — нить вошерии: *а* — антеридий; *б* — оогоний; *в* — ризоиды; *2* — образование зооспоры; *3* — зооспора; *4* — оогоний (*б*) и антеридий (*а*); *г* — ядра; *д* — хроматофор; *е* — капли масла; *5* — сперматозоид; *6* — оогоний с зиготой; *7* — оплодотворение.

Бесполое размножение протекает следующим образом. Конец боковой нити отчленяется несколько ниже верхушки поперечной перегородкой, предварительно несколько вздуваясь. В содержимом отчленившейся клетки ядра располагаются по периферии, и над каждым ядром формируется по 2 жгутика. Через разрыв оболочки содержимое в виде овального тела, снабжённого большим количеством жгутиков, выходит наружу (зооспора). У некоторых видов не возникает жгутиков и образуется так называемая а п л а н о с п о р а. Зооспора оседает, теряет жгутики и прорастает в новую нить.

Половое размножение — оогамное.

Оогонии возникают в виде округлых выростов нити с характерным, слегка вытянутым в сторону носиком.

В зрелом оогонии имеется одна яйцеклетка. Антеридии имеют форму крючковидных выростов, возникающих на той же нити. В них, после отчленения от нити в месте перегиба крючка, развивается много двужгутиковых сперматозоидов. Антеридий вскрывается, и сперматозоид, подплывая к оогонию, проникает внутрь его, где, сливаясь с яйцеклеткой, производит оплодотворение. Зигота покрывается толстой оболочкой, вырабатывает гематохром и масло. После периода покоя она прорастает прямо в новую нить вошерии.

Кроме вошерии необходимо отметить морскую водоросль каулерпу, достигающую 0.5 *м* в длину, по расчленению напоминающую высшее растение (подобие листьев, корня и стебля), несмотря на то, что это одна гигантски разросшаяся клетка (рис. 6). Она описана в разделе «Морфология» (стр. 16).

Эта линия развития зелёных водорослей также не дала начала другим, более организованным формам и является, таким образом, специализированной ветвью их развития.

КЛАСС СЦЕПЛЯНКИ (CONJUGATAE)

Представителями класса могут служить нитчатая водоросль *спирогира* (*Spirogyra*) и одноклеточный *клостерий* (*Closterium*). Спирогира является одной из наиболее распространённых у нас нитчатых водорослей. Она встречается в ручьях, речках, прудах, озёрах и образует слизистые на ощупь скопления нитей. Крупные клетки спирогиры (рис. 210) имеют протоплазму, расположенную постенным слоем. В протоплазме находится хроматофор в виде спиральной ленты, опоясывающей всю клетку, откуда водоросль получила своё название. Иногда имеется несколько таких спиральных лент. Хроматофор содержит большое количество пиреноидов. В центре клетки, подвешенное на протоплазменных нитях, отходящих от постенного слоя протоплазмы, и окружённое протоплазмой, расположено ядро. Середина клетки занята вакуолей с клеточным соком. Все клетки спирогиры способны к делению. Деление их происходит в летнее время через один-два часа после захода солнца. Сначала делится ядро, затем формируется поперечная перегородка, рассекающая хроматофоры на две половины. У сцеплянок отсутствуют зооспоры и апланоспоры, а также и типично выраженные гаметы.

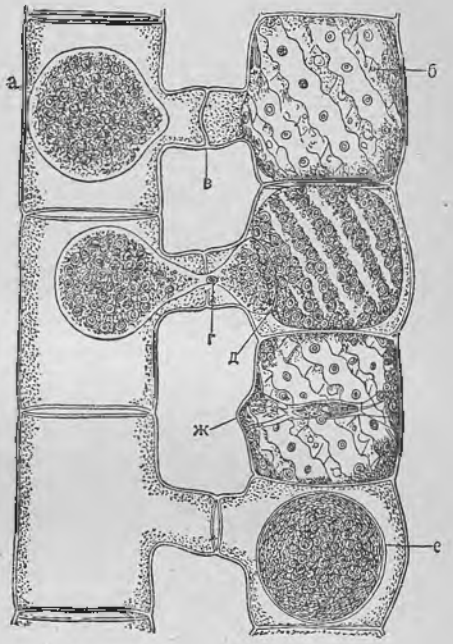


Рис. 223. Спирогира. Конъюгация:
а — мужская клетка; *б* — женская клетка; *в* — копуляционный канал; *г* — переливание протопласта мужской клетки в женскую; *д* — место слияния двух протопластов; *е* — зигота; *ж* — начало образования копуляционного выроста.

Размножение осуществляется описанным выше делением клетки и разрывом нитей на отдельные многоклеточные участки.

Половой процесс протекает в виде так называемой конъюгации. Две нити спирогиры становятся параллельно друг к другу и сближаются. В клетках соседних нитей возникают выросты, растущие по направлению друг к другу (рис. 223). После смыкания выростов оболочка их растворяется и образуется канал, по которому содержимое одной клетки, обособившись от оболочки, переливается в другую клетку. Происходит слияние протопластов и образование зиготы. Такой половой процесс получил название лестничной конъюгации. Зигота одевается толстой оболочкой и после периода покоя (перезимовки) прорастает. Первое деление зиготы редукционное. Из возникающих четырёх клеток три отмирают, а четвёртая образует проросток, выходящий при прорастании наружу.

Одноклеточные сцеплянки выделяются обыкновенно в особое семейство *десмидиевых* (*Desmidiaceae*).

Примером может служить *клостерий*, виды которого встречаются у нас на торфяных болотах и в планктоне озёр.

Клетка клостерия имеет полулунную форму (рис. 224). Оболочка состоит из двух половин, соединённых посредине — в поперечной плоскости. Здесь в протоплазме помещается ядро. В верхней и нижней половине клетки расположены хроматофоры (по одному в каждой половине). Размножается

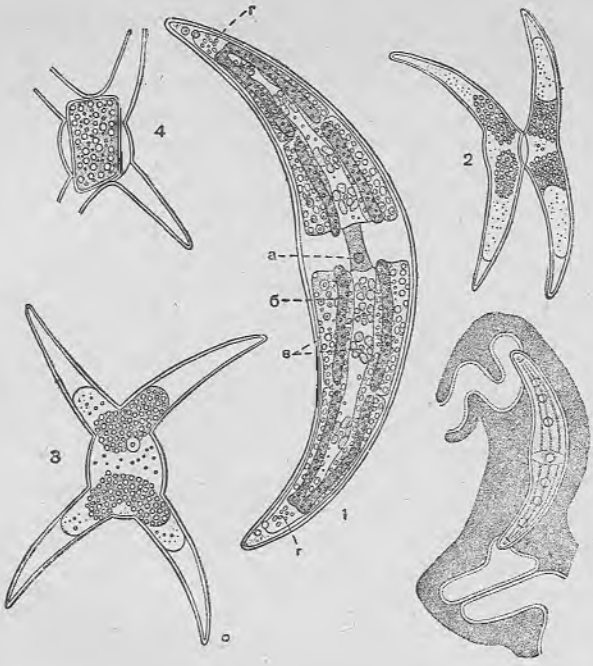


Рис. 224. Клостерий:
1. *а* — ядро; *б* — хроматофор; *в* — пиреноиды; *г* — вакуоли; *2*, *3*, *4* — размножение (конъюгация).

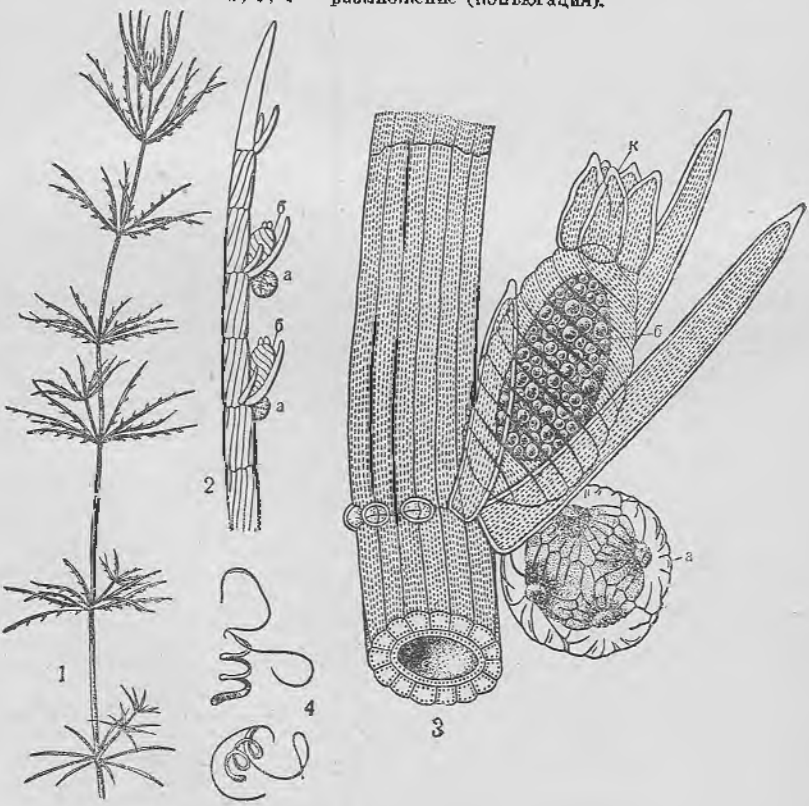


Рис. 225. Хара (*Chara fragilis*):
1. Общий вид. *2.* Часть таллома с антеридиями (*а*) и оогониями (*б*). *3.* Половые органы на листе: *б* — оогоний; *к* — коронка; *а* — антеридий. *4.* Сперматозоиды (двужгутиковые).

клостерий путём деления клетки на две в поперечной плоскости. Образовавшиеся две клетки наращивают недостающие половины.

Половой процесс — в виде конъюгации двух клеток.

Зигота делится редукционно. Из образующихся четырёх клеток две отмирают, а две прорастают во взрослые особи (рис. 224).

КЛАСС ХАРОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (CHAROPHYTA)

Харовые являются наиболее организованными среди зелёных водорослей. *Chara fragilis* — широко распространённое растение, образующее густые заросли на дне озёр, старин рек (рис. 225).

Растение имеет вертикально стоящий «стебель», расчленённый на узлы и междоузлия. От узлов отходят расположенные мутовками «листья». По внешнему виду хары напоминают хвощ.

Размножение осуществляется образованием половых органов (антеридиев и оогониев) сложного устройства. Этим признаком, как и сложным расчленением тела, харовые резко отличаются от остальных зелёных водорослей и выделяются в самостоятельный класс.

ТИП ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (BACILLARIOPHYTA, DIATOMEAE)

Представители этого типа являются одноклеточными или колониальными организмами и широко распространены в пресных и морских водах. Некоторые из них живут в придонных слоях, другие во взвешенном состоянии (п л а н к т о н). Клетки диатомовых имеют толстые оболочки, пропитанные кремнезёмом, образуя так называемый п а н ц ы р ь, хорошо сохраняющийся после отмирания водоросли. В содержимом клетки имеется протоплазма и хроматофор. Кроме хлорофилла, имеется жёлтый пигмент — д и а т о м и н, почему водоросли имеют бледнозелёную окраску. Крахмала в клетках диатомовых никогда не образуется. Запасным веществом является масло, накопляющееся каплями в вакуолях.

Представителем типа может служить *пиннулярия* (*Pinnularia*).

Пиннулярия (*Pinnularia*) — одноклеточное растение, из класса *Pennatae*, в массах встречающееся на дне наших пресных водоёмов (в лужах, канавах, речках и пр.) (рис. 226, 227).

Под микроскопом клетка пиннулярии имеет различный вид, в зависимости от того, какой стороной она повёрнута к наблюдателю.

С широкой стороны (с «п о я с к а») клетка имеет вид прямоугольника, с узкой стороны (с о «с т в о р к и») — вид эллипса, суженного к полюсам.

Оболочка клетки состоит как бы из двух половинок, надетых друг на друга, как крышечка на коробочку. Протоплазма занимает постенный слой, выстилающий клетку изнутри. Ядро расположено в центральной части клетки, в так называемом п р о т о п л а з м е н н о м м о с т и к е.

Хроматофоры по одному располагаются вдоль стенки каждой створки и имеют различный вид при рассмотрении со створки и с пояска. Со стороны створки заметны так называемые у з е л к и в числе трёх: один в центре и два по полюсам клетки. Они являются утолщёнными участками оболочки; от верхнего узелка к нижнему проходит ш о в, имеющий форму буквы S. Это щель в оболочке клетки, через которую протоплазма выступает наружу и выделяет слизь; слизь, соприкасаясь с твёрдым субстратом, обусловливает передвижение клетки. Пиннулярия является донным обитателем (б е н т о с н а я ф о р м а) и может таким образом активно передвигаться.

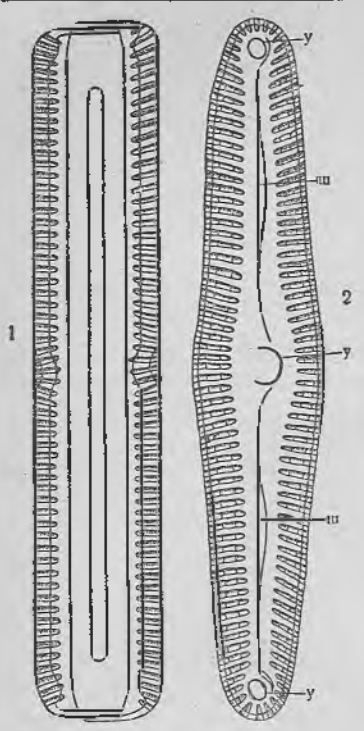


Рис. 226. Пиннулярия (*Pinnularia*):

1 — вид с пояска; *2* — вид со створок; *у* — узелки.

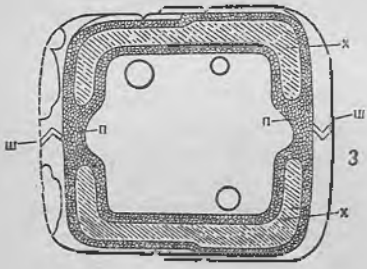


Рис. 227. Пиннулярия в поперечном разрезе:

ш — шов, *х* — хроматофор, *п* — протоплазма.

Размножение пиннулярии осуществляется делением клетки (рис. 228). Перед делением створки клетки раздвигаются, и содержимое разделяется в продольном направлении на две части. После этого створки окончательно расходятся. Каждая дочерняя клетка получает ядро, один хроматофор и одну из оболочек. Затем каждая из образовавшихся клеток наращивает недостающую створку.

При этом, ввиду того, что створка пропитана кремнезёмом, происходит постепенное уменьшение размеров клетки. Одна из клеток, получившихся при делении, снабжена оболочкой, которая была внутренней створкой материнской клетки (коробочкой). Она становится наружной оболочкой новой клетки (крышечкой). Новая, вырабатывающаяся клеткой оболочка будет коробочка — меньших размеров.

Через ряд последовательных делений клетки становятся в 2—3 раза мельче обычных.

В противовес измельчанию у диатомовых имеется обратный процесс — увеличение объёма клеток до нормального, связанный с половым процессом. Две такие измельчившиеся клетки сближаются, сбрасывают оболочки, а содержимое их сливается в зиготу. Перед слиянием в каждой клетке происходит редукционное деление. Из образующихся 4 клеток три отмирают и одна остаётся.

Образовавшаяся зигота разрастается и, достигнув нормальных размеров, вырабатывает двухстворчатую оболочку. Такие зиготы получили название ауксоспор (споры роста).

Многие диатомовые образуют колонии, легко распадающиеся на отдельные клетки.

Диатомовые широко распространены как в пресных, так и в солёных водах

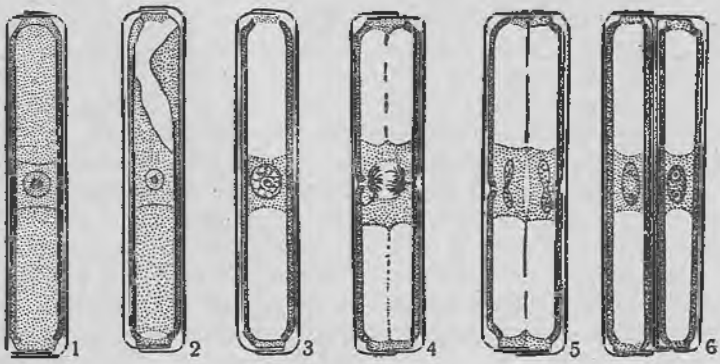


Рис. 228. Пиннулярия — деление клетки.

1 — вид с пояска; виден один хроматофор, загибающийся на створковые стороны (тёмные полосы справа и слева); *2—3* — перемещение хроматофоров на створковую сторону; *4*—деление ядра; *5*—начало деления; *6*—деление окончилось; клетки ещё не разошлись, каждая из них имеет по два хроматофора (на створковых сторонах).

(в морях). Известно много ископаемых форм, особенно из третичного периода. Скопления панцырей таких третичных диатомей известны под названием диатомита, или горной муки (трепел). Диатомит используется как материал для изготовления теплоизоляционных плит, как полировочный материал и пр.

Интересно отметить, что по форме третичные диатомовые очень сходны с ныне существующими их представителями.

ТИП БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ (PHAEOPHYTA)

Почти все представители этого типа — морские формы. К ним относятся водоросли разнообразного внешнего вида и величины. Это многоклеточные организмы нитчатого или пластинчатого строения. Клетка бурых водорослей имеет большей частью одно ядро и несколько хроматофоров. Кроме хлорофилла, имеются каротин, ксантофилл и ещё бурый пигмент — фукоксантин, близкий к каротину; от количественного соотношения пигментов и зависит цвет водорослей, большей частью бурый.

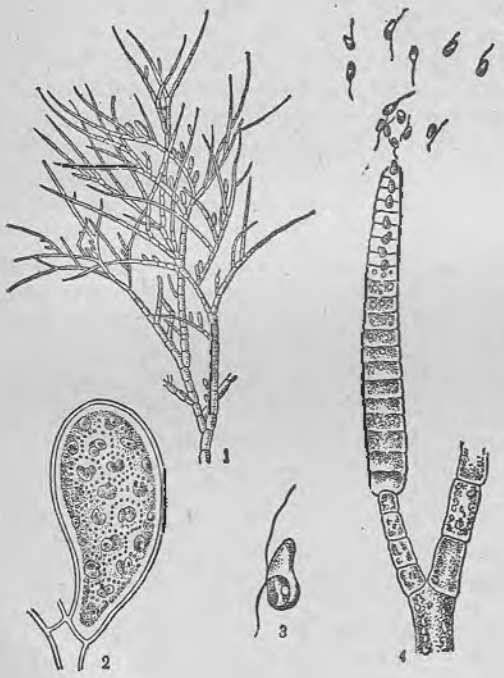


Рис. 229. Эктокарпус (*Ectocarpus*):

1 — общий вид, *2* — зооспорангий, *3* — зооспора, *4* — гаметангий (многокамерный спорангий); сверху — гаметы.

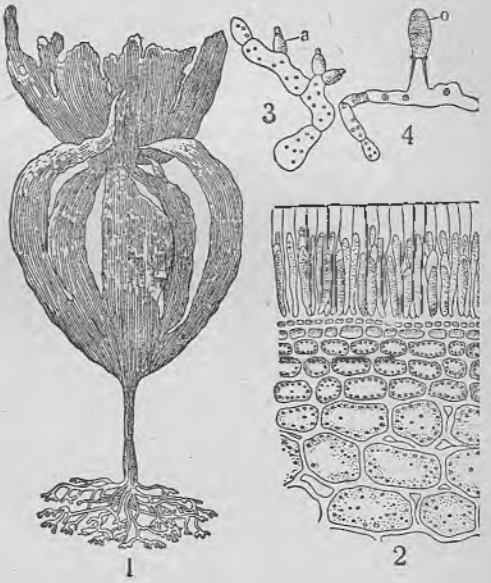


Рис. 230. Ламинария:

1 — целое растение в момент смены листа (старый вверху); *2* — разрез пластинки с зооспорангиями; *3* — мужской заросток с антеридиями (*a*); *4* — женский заросток с оогониями (*o*).

Клетка имеет хорошо выраженную оболочку, часто ослизняющуюся. Крахмала не образуется, и углеводы представлены главным образом глюкозой, маннитом и особым углеводом, растворимым в воде полисахаридом — ламинарином (по имени бурой водоросли *ламинарии*).

Рассмотрим несколько представителей бурых водорослей.

Наиболее просто устроен *эктокарпус* (*Ectocarpus*), представляющий собой ветвистую нить, напоминающую несколько кладофору (рис. 229). Нити, прикрепляющиеся к субстрату, часто разветвляются и состоят из одного ряда клеток. Рост нити — интеркалярный. Бесполое размножение осуществляется

зооспорами, возникающими в яйцевидных одногнёздных спорангиях, образующихся на вершине нитей. Зооспоры — двужгутиковые, причём жгутики неравной величины и направлены в разные стороны. Один из них большой, другой значительно меньших размеров.

Половой процесс — изогамный. Гаметы образуются в многокамерных гаметангиях. Одни гаметы оседают на субстрате (женская гамета), другие в большом количестве подплывают к ней (мужские гаметы), и образующаяся после слияния гамет зигота прорастает без периода покоя в новую нить.

Значительно более сложно устроена *ламинария* (*Laminaria*). Эта крупная водоросль (до 6 *м* в длину) произрастает в северных морях (рис. 230). Она имеет толстый «черешок» до 50 *см* длиной, прикрепляющийся к камням ризоидами. Сверху он несёт пластинку (до 5,5 *м* длиной).

На пластинке образуются зооспорангии, развивающие двужгутиковые зооспоры. Зооспоры прорастают в мелкие растеньица, состоящие всего из нескольких клеток. Одни из них образуют антеридии со сперматозоидами, на других возникают оогонии с яйцеклеткой. После оплодотворения из зиготы вырастает новая ламинария. Здесь, таким образом, имеется смена поколений. Сама ламинария — бесполое поколение (спорофит). При образовании зооспор происходит редукционное деление. Зооспора при прорастании развивает заростки — гаметофиты: мужской с антеридиями и женский с оогониями. В цикле развития преобладает спорофит.

Интересно отметить, что бесполое и половое поколения ламинарии развиваются в разное время года — при разных условиях среды. В то время как сама ламинария (бесполое поколение) развивается летом при достаточно высокой температуре воды, половое поколение развивается осенью и зимой, и только следующей весной на заростках формируются антеридии или оогонии. Микроскопические размеры полового поколения позволяют ламинарии переносить неблагоприятные зимние условия.

Другие представители, у которых соотношение поколений иное (*Dictyota* — *диктиота* и *Fucus* — *фукус*), имеют также сложное расчленение таллома. См. о них подробно в разделе «Морфология» (стр. 168).

Бурые водоросли, обнаруживающие высокую степень дифференцировки таллома, иногда имеющие сложное внутреннее строение (у некоторых родов есть ситовидные трубки), более всех других водорослей напоминают высшие растения и рассматриваются сейчас как группа растений, возможно давших им начало.

Бурые водоросли — древняя группа растений. Их остатки (типа ламинарии) известны из силура и девона (палеозойская эра).

ТИП БАГРЯНКИ, КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ (RHODOPHYTA)

Подобно бурым водорослям, багрянки образуют совершенно самостоятельный, обособленный тип водорослей. За немногими исключениями это также морские водоросли. Внешний вид их очень разнообразен. Многие из них имеют сложное расчленение таллома и напоминают внешним видом высшие растения (образования, аналогичные стеблю и листу). Клетки имеют оболочку, состоящую из пектиновых веществ, часто ослизняющуюся. В содержимом имеется протоплазма, ядро (одно или несколько) и хроматофоры в большом количестве, пропитанные, кроме хлорофилла, ещё добавочными пигментами — фикоцианом (синего цвета) и фикоэритрином (красного цвета). От соотношения этих пигментов и зависит цвет багрянок — от интенсивнокрасного до бурозелёного. Размножение осуществляется бесполым и половым путём.

Бесполое размножение происходит при помощи неподвижных спор, образующихся в спорангиях обычно по четыре (тетраспоры) (рис. 231, *1—2*).

Половое размножение осуществляется через образование сложно устроенных половых органов. Женский половой орган, называемый карпогоном, возникает на концах боковых веточек. Нижняя часть его расширена, а верхняя сужена в так называемую трихогину. В нижней части карпогона содержится яйцеклетка (рис. 231, *3*).

Мужские органы — антеридии — собраны группами на концах сильно ветвящихся нитей (рис. 231, *3*, *а*). В них развивается по одному неподвижному сперматозоиду, называемому спермацием. Спермаций током воды переносится к карпогону, здесь приклеивается к трихогине, развивает оболочку и переливает содержимое через трихогину в брюшную часть карпогона, где и происходит оплодотворение (рис. 231, *3*). После этого трихогина увядает. Зигота делится многократно, образуя карпоспоры. Брюшная часть карпогона сильно разрастается, образуя цистокарпий (рис. 231, *4*). Карпоспоры, прорастая, дают новое растение.

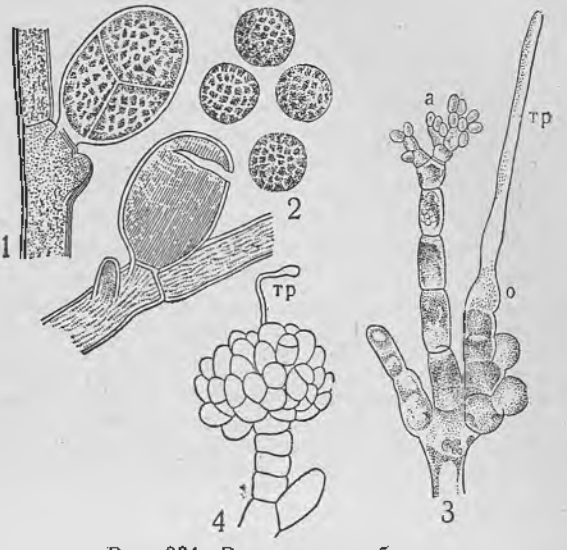


Рис. 231. Размножение багрянок:

1 — тетраспорангии с тетраспорами; *2* — выпадение тетраспор; *3* — ветвь с карпогоном (*о*), трихогиной (*тр*) и с антеридиями (*а*); *4* — цистокарпий, развившийся из оплодотворённого карпогона — сверху трихогина (*тр*).

Некоторые багрянки, как, например, *батрахоспермум*, встречаются в пресных водах — в реках и озёрах с чистой водой. В ископаемом состоянии багрянки известны с юрского периода. Сомнительные остатки их указываются и для палеозойских отложений.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ВОДОРОСЛЕЙ

Громадное большинство водорослей, как показывает название, являются водными обитателями. Однако многие из них (и притом из различных типов и классов) обитают в воздушной среде — на почве, на коре деревьев, на камнях, внутри других растений и пр.

Водные обитатели делятся на 2 экологические группы — бентосные и планктонные водоросли.

Бентосные водоросли обитают на дне водоёмов, как пресных, так и морских. Большей частью они прикреплены к камням, илу или к подводным растениям. Некоторые из последних обладают способностью к активному перемещению, например, многие диатомовые (пиннулярии и др.). В морском бентосе некоторые водоросли (например, бурые и красные) образуют большие скопления — целые подводные луга.

Распределение различных водорослей в глубину тесно связано с неодинаковым проникновением световых лучей. Так, через слой воды толщиной в 10 *м* проходит около 45% синих лучей и 1—2% красных, а через слой толщиной в 100 *м* — около 0.5% синих и 0% красных. Поэтому наиболее глубоко в воду идут красные водоросли, которые, имея красный пигмент, восполняют недостатки света за счёт главным образом синих лучей.

Вообще, как правило, глубинные водоросли окрашены интенсивнее, чем живущие в поверхностных слоях.

Планктонные водоросли живут взвешенными в воде. В планктоне встречаются главным образом одноклеточные формы, развивающиеся часто в огромном количестве (до 100 тысяч в 1 *л* воды), и вызывающие цветение воды. Будучи несколько тяжелее воды, водоросли имеют приспособления, препятствующие их опусканию на дно. Это выражается: а) в наличии подвижных аппаратов, например, у вольвоксовых, у жгутиковых; б) в сильном уменьшении поверхности; в) в отложении масла вместо крахмала и других тяжёлых веществ; г) в образовании специальных форм, увеличивающих трение при соприкосновении в воде (рис. 207).

Наземные водоросли обитают на влажных почвах, развиваясь около водоёмов, на болотах, в лесах, на лугах. Встречаются и в степной и даже в полупустынной зонах (например, колонии ностока). Огромное количество водорослей находится в верхнем слое почвы. Некоторые водоросли (например, *трентеполия*, *хлорококк* и др.) произрастают на коре деревьев.

Общие условия жизни в водоёмах. Водоросли получают минеральные вещества, органические соединения и углекислый газ непосредственно из воды, как и необходимый для дыхания кислород. При недостатке кислорода в воде нередко наблюдается отмирание большого количества водорослей. В связи с этим для развития водорослей имеет огромное значение химический состав воды. Здесь резко различаются пресные и морские воды. Последние содержат большее количество солей, оказывающих большое влияние на физиологические отправления клетки (повышенное осмотическое давление и т. п.). Флора пресноводных бассейнов и солёных озёр и морей поэтому резко различна.

Содержание азота в воде тесно связано с присутствием в ней органических остатков. Бедные азотистыми соединениями воды определяют развитие здесь определённых групп водорослей, другие же водоросли, наоборот, развиваются лучше при загрязнённости водоёма органическими гниющими веществами (например, в сточных, клоачных водах). Здесь развиваются в массах синезелёные, *эвглена* из жгутиковых; при меньшей загрязнённости — *осциллятории* из синезелёных, *клостериум* из зелёных, *мелозира* из диатомовых и др. При отсутствии органических соединений развивается *вольвокс*, большинство видов *спирогиры*, *кладофора*, *перидиниум* из жгутиковых и т. д.

Значение освещения и температуры. Свет оказывает огромное влияние на распределение водорослей по глубинам. Значение света определяется его важностью в процессе фотосинтеза. В поверхностных слоях воды больше света, и здесь наблюдается наибольшее развитие водорослей, главным образом зелёных и диатомовых. Красные и бурые водоросли, использующие синие лучи спектра, могут идти на большие глубины — до 100 *м*. Большое значение имеет прозрачность воды, что стоит в тесной связи с загрязнённостью водоёма. В прозрачных водоёмах водоросли идут на большую глубину.

Температура определяет главным образом географическое распространение водорослей; например, бурые водоросли — *ламинария*, *фукусы* — живут в северных холодных морях; *диктиота*, наоборот, в тёплых водах Средиземного моря. Некоторые водоросли (синезелёные и реже диатомовые) живут в горячих источниках с температурой воды до 50—70° С. Небольшое число водорослей (например, *Chlamydomonas nivalis*) в массе развивается на талом снегу в Арктике, образуя красноватые налёты (см. «Экология растений»). Они могут развиваться при температуре в 0° и даже несколько ниже.

Температурным режимом в значительной мере определяется изменение состава водорослей в наших водоёмах от весны до осени. Однако это явление связано также с изменением за этот период богатства органическими соединениями (загрязнение водоёма).

В основном водоросли являются автотрофными организмами, так как, обладая хлорофиллом, синтезируют на свету органические соединения из минеральных веществ, воды и CO_2, растворённого в воде. Однако многие из них дополнительно используют и готовые органические соединения.

Практическое значение водорослей. Водоросли являются источником пищи для животных, главным образом рыб, населяющих воды. Этим определяется значение их в общем круговороте веществ в природе. По степени развития планктона можно судить о возможностях развития рыбного населения водоёмов и устанавливать прогнозы рыбного промысла. При искусственном размножении рыб приходится увеличивать продуктивность планктона путём внесения органических удобрений.

Некоторые водоросли используются как пищевые продукты, например, *ламинария* (называемая *морской капустой*).

В золе многих бурых водорослей содержится иод (до 3% от веса золы у ламинарии)[1], калий (до 30% K_2O); последние употребляются в качестве удобрения.

Кладофора и некоторые другие используются на приготовление бумаги (из целлюлозы оболочек).

Некоторые красные водоросли дают агар. Агар — студенистое вещество, имеющее большое распространение как питательная среда в лабораторных работах по микробиологии, а также и в кондитерском производстве.

ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ВОДОРОСЛЕЙ

Палеонтология с несомненностью указывает на древность водорослей. Наиболее древними из них надо признать синезелёные водоросли. Остатки их известны ещё из докембрийских отложений и являются, пожалуй, первыми из известных нам на земле организмов. Однако мы не можем признать синезелёные водоросли за первичную группу, давшую начало остальным типам водорослей. Устройство клетки у них настолько своеобразно и не повторяется в других группах растительного мира, что трудно представить переход от синезелёных к другим типам водорослей.

При изучении водорослей мы обращали внимание на наличие подвижных стадий в цикле развития отдельных их представителей. Некоторые (например, вольвоксовые из зелёных водорослей) проводят всю жизнь в подвижном состоянии. Однако и у некоторых вольвоксовых (например, у хламидомонады) наблюдается неподвижная стадия — пальмеллевидное состояние. По мере дальнейшего усложнения в группе зелёных водорослей замечается выработка неподвижных форм. Уже протококковые ведут неподвижный образ жизни. У улотриксовых вырабатываются типичные черты растительного организма. Улотрикс — неподвижная водоросль нитчатого строения. Появляются пластинчатые формы *ульва* (*Ulva*). У бурых водорослей мы встречаем сложно устроенные формы, вроде ламинарии, фукуса и т. д.

Однако в цикле развития более организованных неподвижных форм имеется подвижная стадия в виде зооспоры. Зооспоры указывают нам на какую-то связь высших форм с просто устроенными формами, вроде вольвоксовых. Вольвоксовые не могут быть приняты за примитивную родоначальную группу водорослей. Они имеют сложное устройство, обладают организованной клеткой, имеют половой процесс и т. д. Нет ли среди растений организмов, которые могли бы быть приняты за примитивные? Оказывается, такая группа организмов существует. Это будет группа *жгутиковых* организмов (*Flagellata*).

Сами жгутиковые, как мы видели выше, не могут рассматриваться как примитивные организмы, давшие начало остальным водорослям. Они проделали большой путь эволюционного развития.

К жгутиковым ближе всего стоят вольвоксовые из зелёных водорослей.

От различных групп жгутиковых выводят несколько типов водорослей; от хризомонад с их жёлтым пигментом — *бурые водоросли* и *диатомовые*.

Зелёные водоросли в своих простейших представителях (порядок вольвоксовых) непосредственно смыкаются с ними. Однако другие типы водорослей невозможно прямо связать со жгутиковыми.

Красные водоросли и *синезелёные* не имеют подвижных стадий. Однако у них имеются общие пигменты — фикоэритрин и фикоциан, что указывает на возможность общего происхождения этих групп. С другой стороны, однако, они резко различны по устройству клетки и талломов.

[1] У нас иод добывается в Белом море и на Дальнем Востоке.

Синезелёные водоросли, кроме того, вообще стоят особняком среди других типов водорослей (отсутствие дифференцировки протопласта на ядро и цитоплазму). Они имеют много общих черт с бактериями.

Таким образом, некоторые типы водорослей происходят от групп жгутиковых организмов.

Синезелёные вместе с бактериями, вероятно, ведут своё происхождение от простейших организмов. Багрянки (красные водоросли), вероятно, отчленились от общего ствола вскоре после образования синезелёных.

ТИП СЛИЗЕВИКИ ИЛИ МИКСОМИЦЕТЫ (МУХОРНУТА)

К слизевикам относится около 300 видов, большей частью сапрофитов. Тело миксомицетов в высшей степени своеобразно и представляет собой плазмодий, т. е. голую массу протоплазмы, в которую погружено большое число ядер. Плазмодий обладает способностью к активному амёбообразному движению. Например, у широко распространённой у нас в лесах на пнях *ликогалы* (*Lycogala*) плазмодий скрыт обычно внутри субстрата. Во влажную погоду, однако, он выходит наружу в виде слизистой массы. Переманить плазмодий наружу можно и искусственно. Если взять полуперегнившие листья, ветки, кору деревьев, содержащие плазмодий слизевика, и поместить в темноте (плазмодий избегает яркого освещения) под колпаком, а выше поместить сосуд с водой, из которого полоску фильтровальной бумаги опустить так, чтобы нижний её конец касался субстрата, то через некоторое время, двигаясь навстречу току воды, плазмодий переползёт на бумагу (рис. 232).

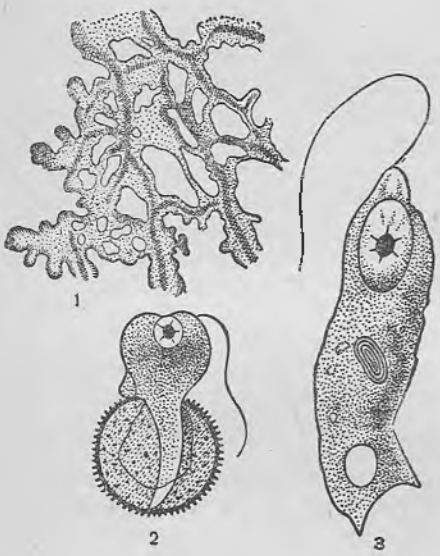


Рис. 232.

1. Часть плазмодия миксомицета (слабо увеличено). *2*. Прорастание споры. *3*. Зооспора. (*2—3* сильно увеличено.)

Плазмодий слизевиков, собранный таким образом, часто используется для химического анализа протоплазмы (здесь она «чистая» — без клеточных оболочек).

В период спороношения плазмодий выползает на поверхность субстрата в виде бесцветной или окрашенной лепёшкообразной массы и образует ряд выростов, несущих спорангии разнообразной у различных представителей формы — шаровидные, колокольчатые и пр.

Спорангии одеваются толстой оболочкой. В них развиваются споры. Перед их образованием происходит редукционное деление. Спора прорастает в зооспоры, с одним жгутиком. Зооспоры, теряя жгутики, сливаются и образуют миксамёбы, соединяющиеся в тело слизевика — плазмодий (рис. 232, *1*).

Среди миксомицетов имеются несколько паразитных растений. Сюда относится, например, *плазмодиофора* (*Plasmodiophora brassicae*), описанная М. С. Ворониным, вызывающая заболевание, известное под названием капустной килы. Корни поражённой паразитом капусты покрыты

как бы опухолями, образовавшимися от разрастания паренхимных клеток коры корня (рис. 233).

Поражённые клетки содержат плазмодий паразита. Плазмодий разрастается, питаясь за счёт хозяина, и постепенно потребляет всё содержимое клетки, что ведёт к отмиранию её. Затем плазмодий распадается на

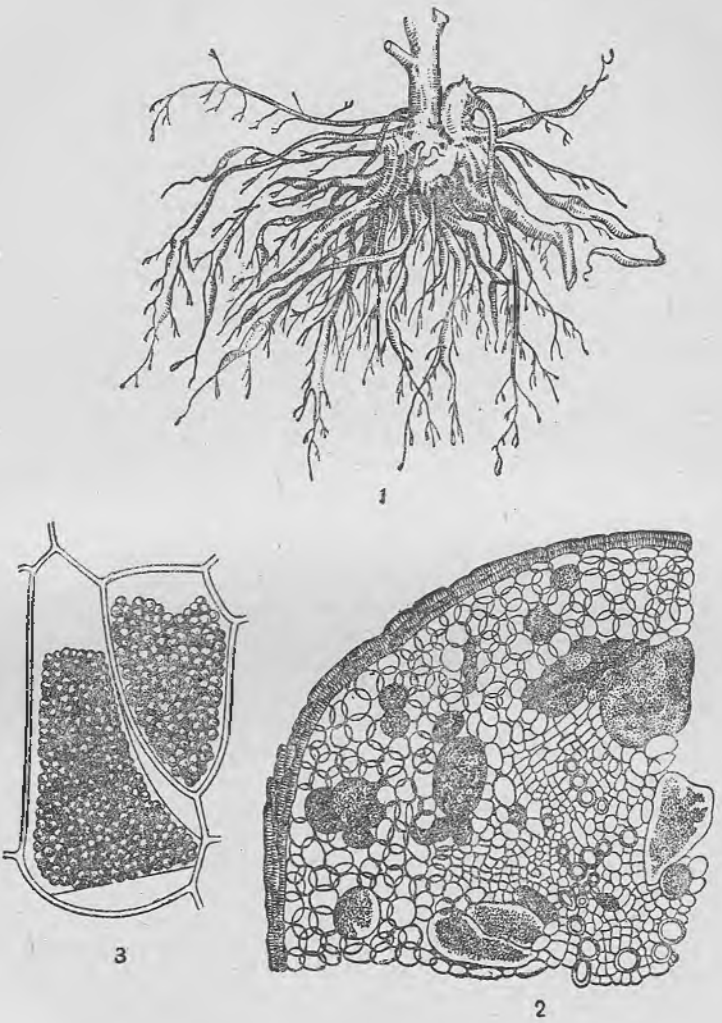


Рис. 233.

1. Корневая система капусты, поражённой капустной килой. *2.* Поперечный разрез корня капусты, поражённой килой (*Plasmodiophora*); отдельные клетки содержат плазмодий. *3.* Распадение плазмодия на споры.

споры. До последнего времени дальнейшая судьба спор не была выяснена с достаточной полнотой, так как не могли их проращивать. Проф. П. А. Генкелю (1948) удалось добиться их прорастания в прогретой до 100° и затем охлаждённой пасоке растения-хозяина (они прорастают при 20° через 21—23 часа после посева). При прорастании спор через отверстие в оболочке выходит амёбоид. Таким образом зооспор, как это считалось раньше, здесь нет.

Оказалось также, что споры образуются не непосредственно из плазмодия. Предварительно плазмодий распадается на крупные отдельности, которые затем распадаются на амёбоиды, некоторое время способные к активному передвижению при помощи псевдоподий, после этого амёбоиды, покрываясь оболочкой, образуют спору.

Капустная кила вызывает гибель капусты или недоразвитие кочана.

Меры борьбы сводятся к дезинфекции почвы формалином, известкованию почвы, правильному плодосмену.

Миксомицеты рассматриваются как простейшая группа организмов. Некоторые ботаники находят возможным связать их со жгутиковыми, хотя для этого нет достаточных оснований.

ТИП ГРИБЫ (FUNGI)

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГРИБОВ

Грибы — очень обширная группа бесхлорофильных организмов, насчитывающая свыше 70 000 видов. Вследствие отсутствия хлорофилла они являются гетеротрофными организмами, питающимися или сапрофитно, или паразитно. Провести резкие границы между сапрофитами и паразитами часто не удаётся. Многие грибы, например, *склеротиния*, *эмпуза* и др., начинают своё развитие как сапрофиты и лишь затем, на определённой стадии развития, переходят на паразитное питание, попадая на живое растение или животное. Такие формы, которые всегда являются паразитными, носят название обязательных, или облигатных паразитов, формы же, которые являются сапрофитами, но могут вести и паразитный образ жизни, называются необязательными, или факультативными паразитами.

В обыденной жизни под грибами понимают шляпные, употребляющиеся в пищу грибы. Однако такие пеньки со шляпками, являющиеся плодовым телом, появляются лишь в период плодоношения гриба. Сам же гриб, его тело, обычно скрытое в земле, существует значительно более долгое время. Громадное количество грибов не образуют плодовых тел, и нередко имеют микроскопические размеры, и тем не менее они играют большую роль в сельском хозяйстве, лесоводстве, медицине и т. д. Среди них очень много паразитных грибов, приносящих огромный вред, например, хлебным злакам, постройкам, разрушая древесину.

Мицелий и его типы. Вегетативное тело гриба носит название мицелия, или грибницы[1]. Мицелий обычно составлен из сильно ветвистых, бесцветных нитей, называемых гифами. Гифы имеют верхушечный рост и обладают моноподиальным ветвлением. Мицелий может состоять из одной клетки, например, у *мукора* (рис. 234, *1*; нечленистый мицелий), или же является многоклеточным (членистым) мицелием — у так называемых высших грибов (рис. 234, *2*). Многие грибы, как, например, *дрожжи*, не имеют нитчатого строения. Отдельные овальные или округлые клетки *дрожжевого грибка* размножаются почкованием. При почковании новая клетка возникает в виде вздутия материнской. В результате повторного деления может образоваться целая цепочка клеток (рис. 235, *1*).

У многих грибов, особенно у высших, с членистым мицелием, нити могут сплетаться в очень плотные шнуровидные тяжи, называемые ризоморфами (например, у *опёнка*, рис. 235, *2*, *3*). Ризоморфы достигают несколь-

[1] От греческого слова микос — гриб. Отсюда микология — наука о грибах.

ких метров длины. Нередким является образование так называемых склероциев (например, у *спорыньи*, рис. 235, *4*), у сапрофитного гриба *Coprinus* и др. Склероций представляет собой плотное сплетение гиф мицелия, в клетках которых накапливаются питательные вещества. Наружные нити обычно имеют утолщённые оболочки и окрашены в тёмный цвет. Внутренние нити белого цвета, расположены более рыхло. В виде склероциев гриб нередко зимует.

Строение клетки грибов. За немногими исключениями, клетка грибов одета твёрдой оболочкой. Оболочка некоторых низших грибов целлюлозная (например, у водного сапрофитного грибка—сапролегнии), но у большинства из них она составлена из пектиновых веществ, или каллёзы. Клеточная оболочка высших грибов состоит из углеводов, близких к клетчатке, но содержит ещё азотистые вещества, сходные с хитином насекомых.

Протоплазма обычного строения.

Пластиды, как окрашенные, так и бесцветные (лейкопласты), отсутствуют.

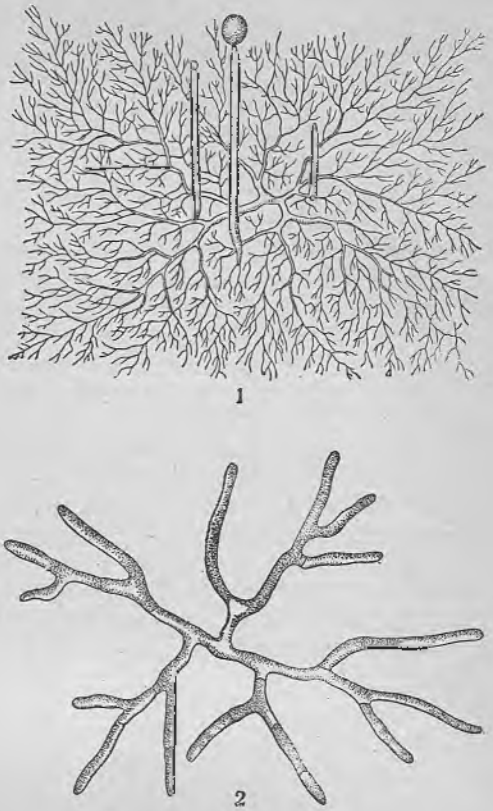


Рис. 234.
1. Нечленистый мицелий мукора (*Mucor*).
2. Молодой членистый мицелий (*Penicillium*).

Ядро. У низших (нечленистых) грибов клетки многоядерны. У высших грибов клетки содержат одно или два ядра, реже они также многоядерны.



Рис. 235.
1. Цепочка почкующихся клеток дрожжей. *2*. Ризоморфы опёнка на пне. *3*. Развитие на ризоморфе плодовых тел опёнка. *4*. Склероций спорыньи в колосе злака.

Чаще всего имеет место кариокинетическое деление ядер. Нередко наблюдается прямое деление ядра (перетяжкой).

Запасные питательные вещества у грибов представлены главным образом гликогеном — углеводом, близким по химическому составу к крахмалу, но от иода красящимся в жёлтобурый (а не синий, как крахмал) цвет.

Крахмал никогда у грибов не встречается.

Нередки также капельки масла.

Широко распространённым веществом является волютин — вещество, сходное по химическому составу с белком (грибной белок). Волютин встречается в виде небольших телец, разбросанных в протоплазме.

При делении клетки разделяющая её перегородка растёт от периферии клетки к центру и никогда не замыкается, оставляя узкое отверстие, через которое протоплазмы соседних клеток сообщаются.

Вегетативное размножение грибов осуществляется разрывом мицелия на участки, каждый из которых способен к самостоятельному существованию. Почкование у дрожжей (см. выше) также является примером вегетативного размножения. У многих грибов возникают специальные образования — хламидоспоры и оидии.

Хламидоспоры — клетки мицелия, увеличенные в размерах и одетые толстой оболочкой, пропитывающейся различными красящими веществами. Они служат для перенесения неблагоприятных условий (например, для зимовки) (рис. 236, *1*).

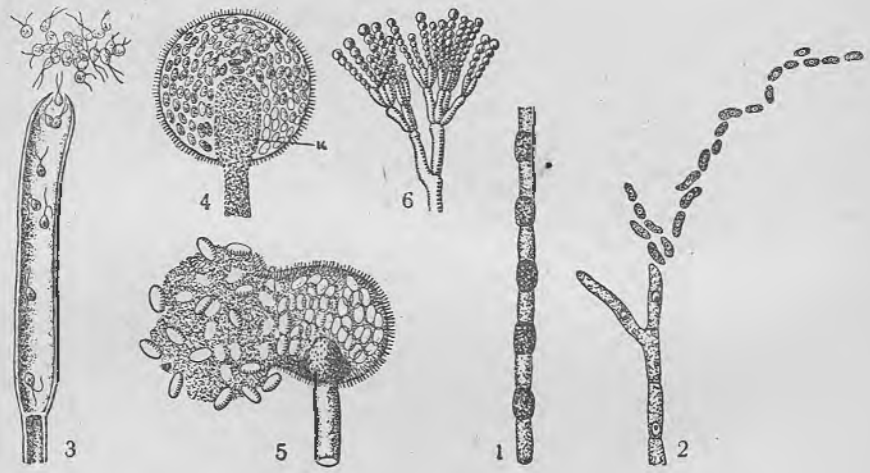


Рис. 236.

1 — хламидоспоры; *2*—оидии; *3*—зооспорангий у сапролегнии; *4* — молодой спорангий *Mucor*; к — колонка; *5*—зрелый, вскрывшийся спорангий; *6*—конидиеносец с конидиеспорами у *Penicillium*.

При образовании хламидоспор отдельные клетки мицелия переполняются питательными веществами за счёт соседних клеток, которые затем отмирают, и таким образом мицелий распадается на целый ряд хламидоспор (см. ниже, головнёвые грибы).

Оидии образуются в результате распадения мицелия на составляющие его клетки. Каждая из клеток даёт затем начало новому мицелию (рис. 236, *2*).

Описанные выше ризоморфы так же могут служить для вегетативного размножения, как и склероции. На одном мицелии образуется несколько (иногда много) склероциев, каждый из которых, прорастая после перезимовки проростка, даёт начало нескольким особям.

Спорообразование. Размножение грибов чаще осуществляется образованием специальных спор. По происхождению различают споры эндогенные (внутренние) и экзогенные (наружные).

У низших грибов встречаются исключительно эндогенные споры. Они возникают в спорангиях, внешне похожих на спорангии водорослей. У водных грибов (например, у *сапролегнии*, рис. 236, *3*) образуются подвижные зооспоры, у других — споры, лишённые подвижности (например, у *мукора*, рис. 236, *4—5*).

Спорангии развиваются обычно на особых нитях мицелия, возвышающихся над ним, которые называются спорангиеносцами.

Экзогенные споры называются конидиями или конидиеспорами. Они встречаются главным образом у высших грибов, которые являются уже обитателями суши. Конидии возникают на особых нитях мицелия — конидиеносцах и постепенно, одна за другой, отчленяются от верхушки нити. Конидии обычно одеты оболочкой (рис. 236, *6*).

Формы конидий чрезвычайно разнообразны и часто настолько характерны, что гриб сразу узнаётся по ним.

Один и тот же гриб может производить конидий нескольких сортов. У *ржавчинников*, например (см. ниже), из пяти форм спороношения четыре по своему происхождению являются конидиальными (их обозначают особыми названиями).

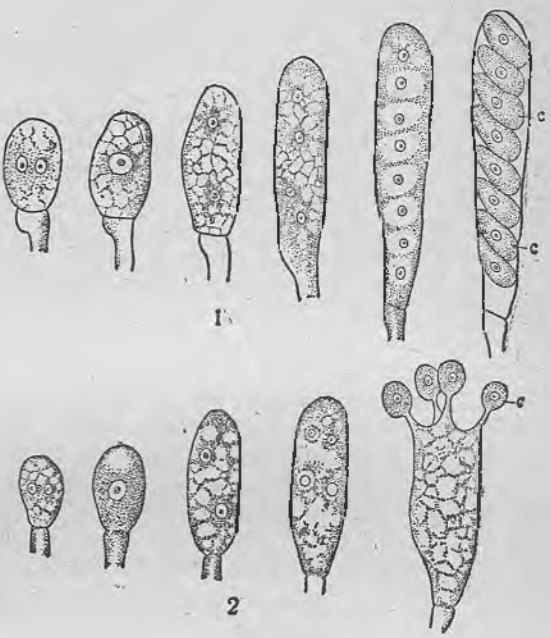


Рис. 237. Схема развития сумки и базидии:
1 — развитие сумки; *2* —развитие базидии; с —споры.

Общая характеристика половых явлений у грибов. Половое размножение грибов осуществляется весьма различно у разных групп грибов. У низших грибов половое размножение сходно с таковым же у водорослей. Здесь имеют место изогамия и оогамия и, наконец, зигогамия — половой процесс, напоминающий конъюгацию у сцеплянок. Содержимое копулирующих клеток обычно не дифференцировано на обособленные половые элементы. Первое же деление зиготы у низших грибов редукционное.

Понятие о развитии сумчатого и базидиального спороношений. Высшие грибы можно разделить на две группы: 1) сумчатые грибы, у которых встречаются более или менее ясные указания на половой процесс, и 2) базидиальные грибы, у которых нет даже намёков на существование половых органов. Для сумчатых характерно спороношение в виде сумки, для базидиальных — в виде базидии (рис. 237). Первые стадии развития сумки и базидии одинаковы. Их развитие начинается со слияния содержимого двух клеток. Образовавшаяся клетка делится редукционным способом. Затем следует второе (в случае базидии) и часто третье деление (в случае сумки), в результате чего получаются 4 или 8 спор. У сумчатых грибов споры возникают внутри полости сумки, т. е. эндогенно, у базидиальных они находятся на её поверхности и возникают экзогенно (рис. 237).

Развитие сумки и базидии с имеющим здесь место слиянием клеток указывает на их значение как спороношений полового происхождения. В отличие от низших грибов, зигота высших грибов, получающаяся в результате слияния протопластов двух клеток, не переходит в состояние покоя, а немедленно начинает прорастать. Ядра в зиготе не сливаются, а сближаются в парные группы (дикарионы). Оба ядра дикариона делятся далее самостоятельно. Слияние ядер происходит лишь позднее — при образовании сумки (аска) или базидии.

В различных группах грибов можно проследить следы последовательной утраты половой функции. У низших грибов имеются половые органы, у многих сумчатых грибов имеются сложно устроенные половые органы, нередко редуцированные. В этом случае сохраняются их остатки, обыкновенно уже не функционирующие.

У наиболее организованных грибов — базидиальных (базидиомицетов) половых органов никогда не образуется. Половой процесс осуществляется в виде слияния двух клеток.

Грибы подразделяются на следующие классы:

I. Класс *архимицеты*, или *хитридиевые*. Грибы без мицелия или со слабо развитым (зачаточным) мицелием. Половой процесс в виде копуляции изогамет.

II. Класс *фикомицеты*. Мицелий хорошо развитый, нечленистый. У оомицетов половой процесс изогамный. У зигомицетов — зигогамный.

III. Класс *аскомицеты (сумчатые)*. Мицелий многоклеточный членистый. Половое спороношение сумчатое.

IV. Класс *базидиомицеты*. Мицелий многоклеточный. Половое спороношение базидиальное.

V. Класс *несовершенные грибы*. Мицелий большей частью многоклеточный. Половое спороношение неизвестно.

Классы I и II объединяются в группу низших грибов, а классы III и IV — в группу высших грибов; к последнему должно быть отнесено и огромное большинство грибов V класса.

КЛАСС АРХИМИЦЕТЫ ИЛИ ХИТРИДИЕВЫЕ (ARCHIMYCETES)

Представители этого класса или совсем не имеют мицелия, или он зачаточный, в виде тонких разветвлённых выростов клетки.

Архимицеты насчитывают около 300 видов. Наиболее примитивными среди них являются миксохитридиевые — лишённые мицелия. Представителем их может служить *ольпидиум* (*Olpidium brassicae*) — внутриклеточный паразит (как и все архимицеты), вызывающий заболевание капустной рассады, известное под названием чёрной ножки (рис. 238).

Заражённое растение имеет почерневшую кору, а затем отмирает. Если рассматривать под микроскопом срез через кору в области корневой шейки, в клетках капусты можно видеть голые, лишённые оболочки протоплазменные тельца паразита. Во многих клетках образуются спорангии. Они шаровидной формы и снабжены довольно длинным выростом, через который наружу выходят образовавшиеся внутри спорангия одножгутиковые споры (рис. 238).

В дождливую погоду зооспоры подплывают к капустной рассаде, садятся на эпидермисе, одеваются оболочкой и переливают своё содержимое в клетки кожицы растения. Паразит чрезвычайно быстро развивается (от споры до споры — всего 2—3 дня), чем и обусловлено его широкое распространение, особенно при дождливой погоде. Меры борьбы сводятся к умеренной поливке парников и дезинфекции заражённой почвы.

Несколько сложнее устроены м и к о х и т р и д и е в ы е. Они имеют зачаточный мицелий. Наиболее известным из них является *ризофидиум*, паразитирующий на пыльце сосны (*Rhizophidium pollinis*), попавшей в воду (рис. 239). Одножгутиковая голая зооспора ризофидиума, попадая на пылинку, одевается толстой оболочкой, а внутрь пылинки пускает разветвляющиеся отростки, напоминающие корешки.

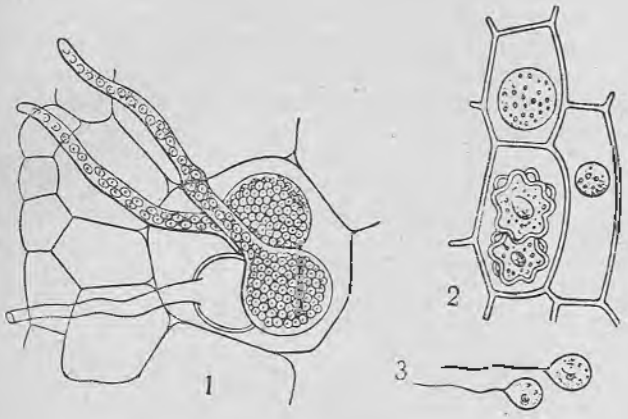


Рис. 238. Ольпидиум:
1. Спорангии в тканях капусты. *2.* Покоющиеся спорангии. *3.* Зооспоры.

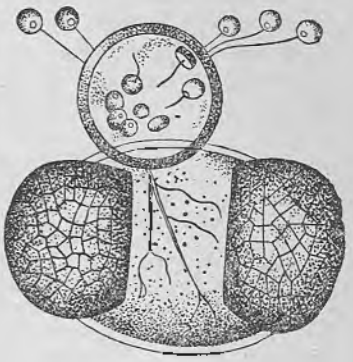


Рис. 239. Ризофидиум на пыльце сосны.

При помощи такого зачаточного мицелия паразит всасывает пищу из пылинки. Тело бывшей зооспоры, разрастаясь, образует зооспорангий, содержащий большое количество одножгутиковых зооспор, выбегающих через возникающие в оболочке спорангия отверстия наружу.

Х и т р и д и е в ы е г р и б ы (архимицеты) рассматриваются как организмы, переходные к грибам.

КЛАСС ФИКОМИЦЕТЫ (PHYCOMYCETES)

Ф и к о м и ц е т ы — это небольшая группа грибов, характеризующаяся отсутствием поперечных перегородок в мицелии, напоминающем строение зелёной водоросли *вошерия* (*Vaucheria*).

Фикомицеты вызывают некоторые заболевания сельскохозяйственных растений, например, образование орешков брусники, бурую гниль лимона, пятнистую ржавчину винограда (мильдью), картофельную болезнь.

ПОРЯДОК ООМИЦЕТОВ (OOMYCETALES)

Среди фикомицетов можно различить грибы, обитающие в воде и в воздушной среде. К первым относится *сапролегния* (*Saprolegnia*).

Это обычная водяная плесень, развивающаяся на трупах насекомых, рыб, головастиков и других водяных животных. Иногда она поражает живых рыб. Вегетативное тело сапролегнии состоит из нежного разветвляющегося мицелия.

Спорангии, сидящие на верхушках веточек, представляют собой узенькую клетку, которая отделяется поперечной перегородкой от мицелия (рис. 240, *1*). Внутри спорангия образуется много мелких двужгутиковых зооспор, которые выплывают в воду через отверстие на верхушке зрелого спорангия. Зооспоры, поплавав некоторое время, сбрасывают жгутики и одеваются толстой оболочкой. После некоторого периода покоя содержимое

такой споры выходит снова в виде зооспоры, оседающей на трупе насекомого и прорастающей в нить мицелия.

Сапролегния о о г а м н а. Половые органы образуются на вершине коротких боковых веточек. О о г о н и й — шаровидной формы и содержит несколько яйцеклеток. А н т е р и д и й имеет форму изогнутой трубки. Половые органы отделяются в основании перегородкой от вегетативного мицелия. Несколько антеридиев подрастают к оогонию (рис. 240, *2*). Верхушка антеридия приходит в соприкосновение с оогонием и через поры его оболочки образует отростки, подводящие к яйцеклеткам часть своего содержимого с одним ядром. Образующаяся в результате оплодотворения толстостенная зигота остаётся в покоящемся состоянии продолжительное время, а затем прорастает в новый мицелий.

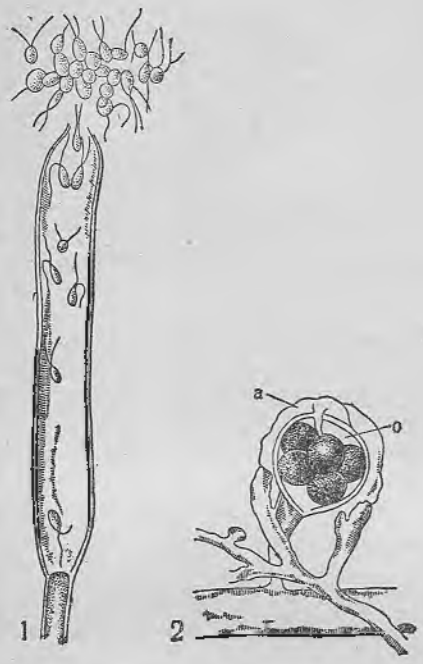


Рис. 240. Сапролегния (*Saprolegnia*):
1 — зооспорангий и зооспоры; *2* — оогоний (*о*) и антеридий (*а*).

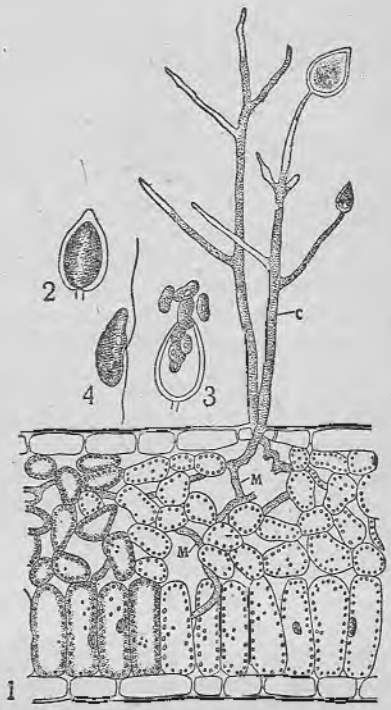


Рис. 241. *Phytophtora infestans*:
1 — разрез через поражённый лист картофеля: *м* — мицелий; *с* — спорангиеносец со спорангиями; *2—3*—спорангий и его прорастание; *4* — зооспора (сильно увеличена).

Сапролегниевые иногда приносят значительный вред, так как, развиваясь на рыбьей икре или на мальках, они иногда вызывают значительную их гибель.

Картофельный гриб (*Phytophtora infestans*). К оомицетам относится также семейство *пероноспоровых* грибов, представители которых произрастают в воздушной среде. К ним относится род *фитофтора*, один из видов которого — паразитный картофельный гриб (*Phytophtora infestans*), — поражает как клубни, так и ботву картофеля. Мицелий гриба погружён в ткани питающего растения, где он разрастается по межклетникам, иногда посылая внутрь клетки-присоски или г а у с т о р и и, через которые воспринимает из неё осмотически питательные вещества (рис. 241).

Под влиянием паразита происходит отмирание клеток хозяина, что заметно на растении в виде бурых пятен. Спорангии образуются на ветвях

мицелия, прорастающих через устьице наружу. Спорангии хорошо заметны в сырую погоду на нижней стороне листа в виде белого налёта. Опадающие спорангии фитофторы переносятся на новый лист картофеля. Здесь они образуют зооспоры, которые прорастают в гифы, проникающие через устьица внутрь листа (рис. 241, *2—4*). При недостаточной влажности спорангии прорастают прямо в гифы. В последнем случае спорангий превращается в одну спору. Спорангии фитофторы называют поэтому к о н и д и я м и.

ПОРЯДОК ЗИГОМИЦЕТОВ (ZYGOMYCETALES)

Примером *зигомицетов* может служить *мукор* (*Mucor*) — один из самых распространённых плесневых грибков, развивающийся на влажном хлебе, на навозе травоядных животных и т. д. (рис. 242). Мицелий мукора почти весь погружён в субстрат, и сильно разветвлён. Перегородок в теле мукора нет — весь он представляет одну гигантскую клетку.

На мицелии образуются торчащие вертикально вверх довольно толстые ветви — с п о р а н г и е н о с ц ы, каждый из которых заканчивается шарообразным вегетативным с п о р а н г и е м, имеющим по созревании бурочёрную оболочку (рис. 236, *4*). Внутри спорангия видна колонка — расширенная верхушка спорангиеносца, вдающаяся в спорангий. Полость спорангия заполнена спорами (рис. 236, *4—5*). По раскрывании спорангия они подхватываются и разносятся ветром. Попав на подходящий субстрат, спора прорастает и даёт новый мицелий мукора. Пока в распоряжении гриба имеется обильная пища, он размножается бесполым путём, при помощи спор. По истощении питательных веществ в субстрате гриб приступает к половому размножению.

На верхушках распростёртых на субстрате гиф мицелия образуются вздутия, отчленяющиеся от остальной нити поперечной перегородкой (рис. 242, *1—2*). Нити разных мицелиев сближаются своими вздутыми концами, склеиваются, перегородки их в месте соприкосновения растворяются и содержимое сливается, образуя з и г о с п о р у (зиготу). Зигота имеет толстую шиповатую оболочку (рис. 242, *3*).

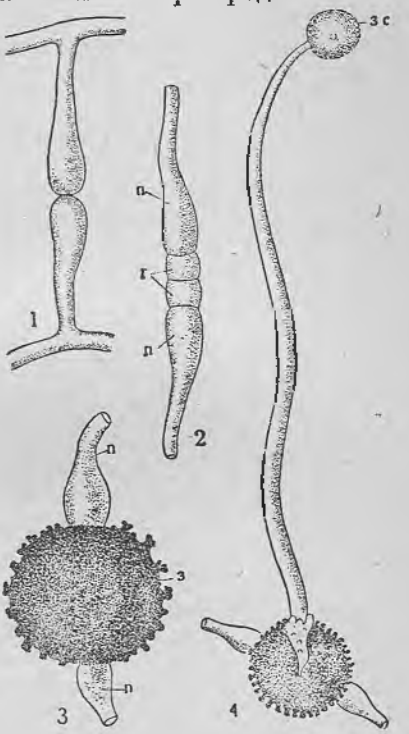


Рис. 242. Мукор (*Mucor*):

1—2—3 — оплодотворение и зигота: *г* — сливающиеся друг с другом клетки (гаметангии); *п* — несущие их ветви (подвески); *з*—зигота, одетая толстой оболочкой; *4* — прорастание зиготы в зародышевый спорангий (*зс*).

П о л о в о й п р о ц е с с мукора напоминает конъюгацию у зелёных водорослей. Здесь также нет дифференцировки на гаметы, и происходит слияние содержимого двух клеток. Такой тип полового процесса называется з и г о г а м и е й. Копулируют клетки различных мицелиев, внешне совершенно неразличимых. Это явление называется г е т е р о т а л л и з м о м. Обычно одну нить обозначают знаком — (минус), и считают мужской, другую знаком + (плюс), и считают женской. Зигота после периода покоя прорастает. Наружная толстая оболочка её лопается, а содержимое, окружённое тонкой оболочкой, прорастает в короткую нить, заканчивающуюся небольшим спорангием. В отличие от вегетативного спорангия он называется

зародышевым спорангием (рис. 242, *4*). В нём образуются споры, которые, прорастая, дают новый вегетативный мицелий мукора.

Споры, образующиеся в зародышевом спорангии, отличаются от спор вегетативного спорангия тем, что в нём содержатся споры со знаком — и +, так как спорангий происходит от слияния — и + нитей. В вегетативном же спорангии все споры одного знака (+ или —), соответственно знаку нити, на которой они образовались. При прорастании зиготы происходит редукционное деление. У мукора иногда наблюдается распадение нити на отдельные клетки (о и д и и). Они способны к размножению путём почкования, напоминая этим *дрожжи* (см. ниже). Эти мукоровые дрожжи способны также вызывать брожение и употребляются иногда вместо настоящих дрожжей (в Японии).

Большинство мукоровых являются сапрофитами. Особенно много их встречается в почве, где они принимают участие в круговороте органических веществ, как азотистых, так и безазотистых.

Мукор нередко вызывает порчу продуктов, вызывая гниение хлеба, овощей (при хранении).

КЛАСС СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ (ASCOMYCETES)

Эта обширная группа грибов насчитывает свыше 20 000 видов. Строение и образ жизни их очень разнообразны. Характернейшим признаком сумча-

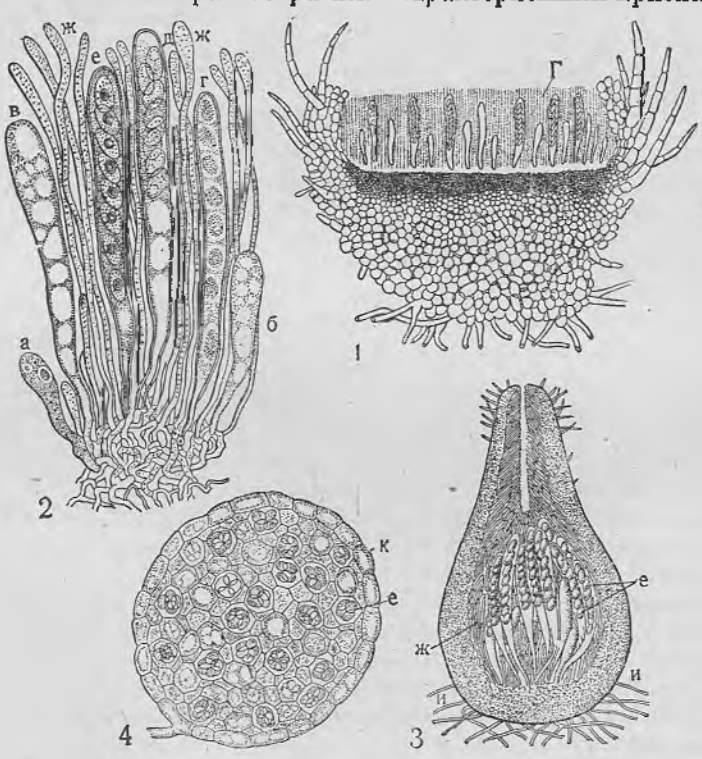


Рис. 243.

1. Апотеций: *г* — гименпальный слой. *2*. Часть апотеция при большом увеличении: *а* — *е* — сумки на разных стадиях развития, *ж* — парафизы. *3*. Перитеций: *ж* — парафизы, *е* — сумки, *и* — нити мицелия. *4*. Клейстокарпий: *е* — сумки, *к* — оболочка.

тых грибов является образование сумки (аск), имеющей всегда строго определённое число спор (8 или 4, реже 2). Редко сумки возникают непо-

средственно на мицелии; почти всегда они располагаются целым слоем, получившим название гименциального слоя, или гимения, чередуясь с тонкими бесплодными нитями — парафизами (рис. 243, *2—3*). Гимений находится на поверхности плодового тела или внутри его. Плодовые тела у сумчатых грибов имеют различную форму и составлены плотным сплетением гиф вегетативного мицелия. Открытые плодовые тела, имеющие форму блюдец, получили название апотециев (рисунок 243, *1—2*). Полуоткрытые плодовые тела, имеющие вид кувшинчиков с узким горлышком, называются перитециями (рис. 243, *3*); совершенно замкнутые плодовые тела называются клейстокарпиями (рис. 243, *4*).

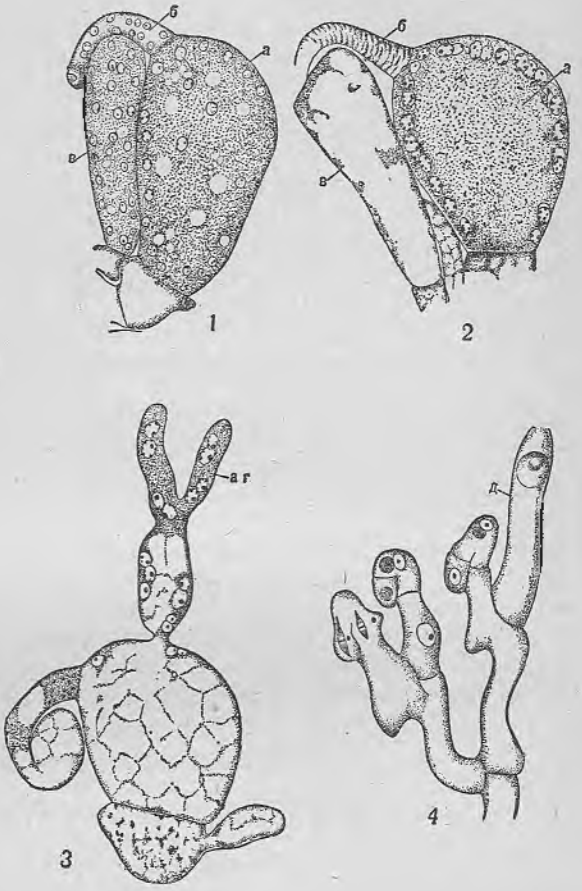


Рис. 244. Строение половых органов (*1* и *2*) и образование сумок у *Pyronema* (*3* и *4*):

1 — 2. *а* — аскогон, *б* — трихогина, *в* — антеридий. *3*. Ядра образовали дикарионы. *аг* — аскогенные гифы. *4*. Образование материнской клетки сумки (*д*).

Образованию плодового тела нередко предшествует появление половых органов. У некоторых сумчатых сумка образуется на мицелии в результате слияния двух совершенно одинаковых клеток; зигота непосредственно превращается в сумку (дрожжи) (рис. 246, *6*). В других случаях в начале развития сумчатых плодовых тел залагается несколько пар половых органов, состоящих каждая из женского органа — архикарпа и мужского — антеридия (рис. 244, *1—3*). Архикарп образован здесь двумя клетками: верхней цилиндрической, называемой трихогиной, и нижней шаровидной, называемой аскогоном. Антеридий состоит из одной цилиндрической клетки. Как антеридий, так и аскогон многоядерны, но содержимое их совершенно лишено какой-либо дифференцировки на отдельные гаметы. Оплодотворение происходит таким образом, что антеридий прикладывается к кончику трихогины и переливает в неё своё содержимое (содержимое трихогины к этому времени дегенерирует). Отсюда содержимое антеридия вместе с многочисленными ядрами переливается через отверстие, образующееся в перегородке у основания трихогины, в аскогон, и здесь формируются дикарионы, которые располагаются в постенном слое цитоплазмы. Сейчас же после этого из аскогона начинают развиваться мешковидные ветвящиеся выросты — аскогенные гифы (сумкородные гифы), куда переходят дикарионы. Оба ядра дикариона делятся — одновременно и параллельно друг другу (рис. 244, *4*). Затем аскогенные гифы разделяются перегородками на клетки, из которых

каждая, а также и верхние содержат всегда по одному дикариону. Сумки развиваются из аскогенных гиф таким образом: кончик верхней клетки аскогенной гифы загибается крючком, и оба ядра делятся одновременно. Из получившихся четырёх ядер два (не сестринские) остаются в месте перегиба крючка; из других двух одно отходит в основание крючка, а другое в загнутый кончик. Затем появляются две перегородки, вычленяющие среднюю двуядерную клетку, которая и является материнской клеткой сумки (рис. 244, *4*). Её два ядра затем сливаются, и зигота делится трижды (первое деление редукционное) (рис. 245). В результате получается восемь аскоспор, свободно плавающих в сумке. Таким образом, аск, или сумка, является тем органом, где происходит половой процесс.

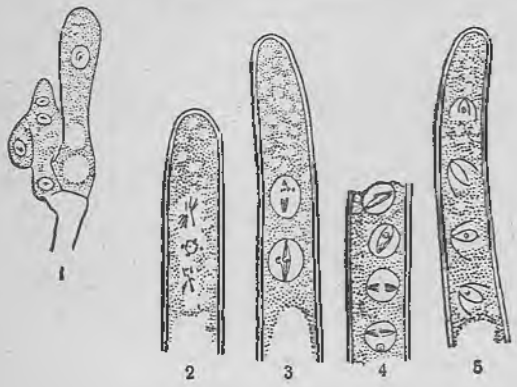


Рис. 245. Развитие сумки и аскоспор у *Pyronema*:

1. Крючок с двуядерным зачатком сумки (слева), справа более взрослая сумка с одним ядром, образовавшимся по слиянии ядер дикариона. *2*. Первое деление ядра в сумке (редукционное). *3*. Второе деление. *4*. Третье деление. *5*. Формирование спор (изображена часть сумки с четырьмя спорами).

Одновременно с описанным процессом развития аскогенных гиф они обрастают гифами мицелия, слагающими главную массу плодового тела. Аскогенные гифы поэтому не растут свободно, а заключены в это сплетение, и только образуемые ими сумки высовываются на его поверхность, располагаясь здесь слоем гимения.

Класс сумчатых грибов разделяется на два подкласса: 1. Подкласс *голосумчатые* — плодовых тел нет, сумки образуются прямо на мицелии. 2. Подкласс *плодосумчатые* — плодовые тела имеются.

ПОДКЛАСС ГОЛОСУМЧАТЫЕ

ПОРЯДОК ПЕРВИЧНОСУМЧАТЫХ (PROTASCALES)

Дрожжи — это одноклеточные грибы, которые размножаются главным образом почкованием (рис. 246, *1*). Почка возникает в виде небольшого выроста, обычно появляющегося на одном конце клетки. Почка начинает разрастаться и обособляется от материнской клетки; дочерняя

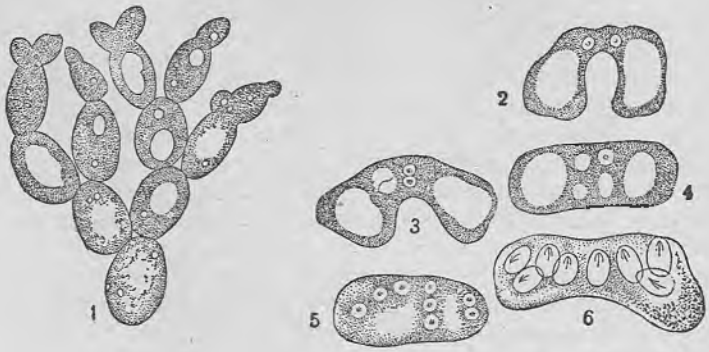


Рис. 246. Дрожжи:

1— *Saccharomyces cerevisiae*— почкование; *2*—*6* — *Saccharomyces ostosporus*; *2*—*3* — половой процесс; *4* — слияние ядер; *5* — деление копуляционного ядра; *6* — сумка с восемью аскоспорами.

клетка может сразу отделиться или остаётся в связи с материнской клеткой и сама образует новую почку. Таким путём могут образовываться короткие цепочки клеток. При неблагоприятных условиях содержимое клеток может сливаться, в результате чего образуется зигота, которая после редукционного деления и последующих одного или двух делений даёт 4 или 8 аскоспор. Эта клетка, получившаяся в результате слияния двух дрожжевых клеток, является, таким образом, с у м к о й (рис. 246, *б*). Плодовых тел у первичносумчатых не образуется, и сумка возникает прямо на мицелии.

ПОДКЛАСС ПЛОДОСУМЧАТЫЕ

ПОРЯДОК ПЛЕКТАСКОВЫХ (PLECTASCALES)

У представителей этого порядка сумки образуются в особых плодовых телах — к л е й с т о к а р п и я х, внутри которых сумки располагаются

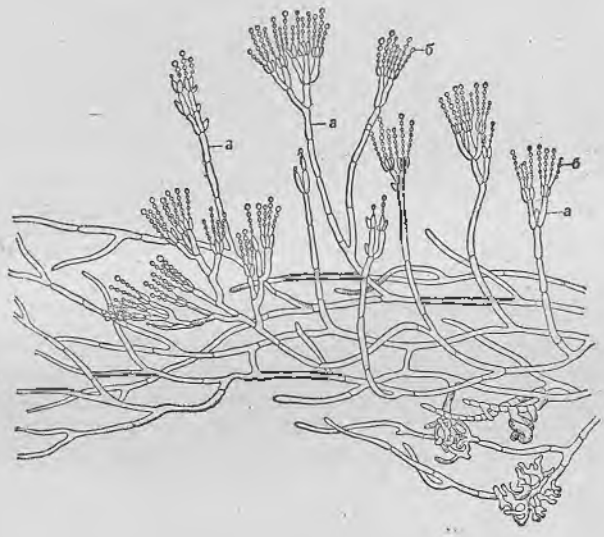


Рис. 247. *Penicillium*:
а — конидиеносцы, *б* — конидии.

без определённого порядка. Важнейшими представителями порядка являются роды: *пенициллий*, или *кистевик* (кистистая плесень — *Penicillium*), и *аспергилл*, или *лейчная плесень* (*Aspergillus*), многочисленные виды которых широко распространены как плесени, а также и в почве. Клейстокарпии у них образуются редко и размножаются они главным образом к о н и д и я м и. У пенициллия конидиеносцы многоклеточные и на конце 2—3 раза ветвятся. На конечных разветвлениях расположены цепочки конидий. Благодаря такому строению конидиеносец получает вид микроскопической кисточки, откуда и название гриба (*Penicillium* — кистевик) (рис. 247). Конидиеносцы у *аспергилла* одноклеточные, неразветвлённые. Они шаровидно вздуваются на вершине и несут радиально расходящиеся цилиндрические клетки отшнуровывающих цепочки конидий (рис. 248). Всё это образование напоминает струйки воды, вытекающие через сито лейки, откуда и название его *лейчный гриб*. Конидии сизовато-зеленоватого цвета («зелёная плесень» на чернилах, на хлебе и т. д.).

К л е й с т о к а р п и и известные только у некоторых видов названных родов, развиваются прямо на субстрате (не поднимаясь кверху, как ко-

нидиеносцы) и в зрелом состоянии имеют вид маленьких шариков с прочной оболочкой (рис. 248). О практическом значении этих грибов см. ниже.

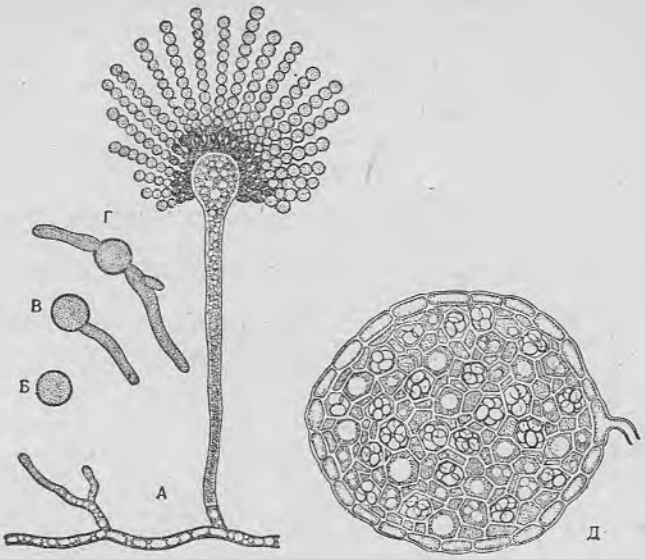


Рис. 248. Аспергилл (*Aspergillus*):

А — от горизонтального мицелия отходит вертикально стоящий конидиеносец, заканчивающийся цепочками конидий; *Б* — зрелая конидия; *В—Г* — прорастающие конидии; *Д* — клейстокарпий.

ПОРЯДОК ПЕРИСПОРИЕВЫХ (PERISPORIALES)

Наиболее важным является грибок *сферотека* (*Sphaerotheca morsuvae*), вызывающий заболевание крыжовника, известное под названием мучнистой росы. На молодых побегах, листьях, а также на ягодах появляется беловатый мицелий. Он сильно ветвится, распространяясь по поверхности поражённой части растения. Внутрь растения гриб пускает гаустории, которые проникают в клетки, где и вздуваются на концах.

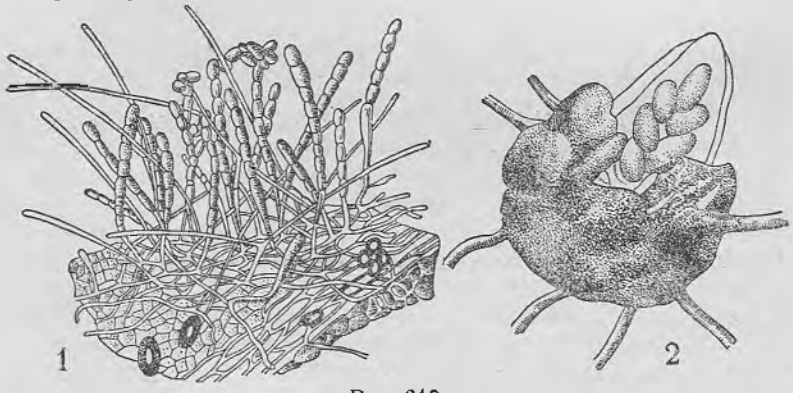


Рис. 249.

1. Мицелий мучнистой росы *Erysiphe* с цепочками конидий на поверхности листа. *2*. Вскрывшийся клейстокарпий сферотеки.

Вскоре гриб образует конидиеносцы, торчащие вверх. Они отчленяют цепочки конидий.

Опадающие конидии густым слоем покрывают поражённые части растения, которые кажутся как бы обсыпанными мукой,— откуда и название грибов рассматриваемого семейства (рис. 249, *1*).

Конидии ветром переносятся на другие растения и прорастают там в такой же мицелий. Гриб таким путём быстро размножается. Ближе к осени на мицелии образуются клейстокарпии (рис. 249, *2*). Весной клейстокарпии прорастают. Аскоспоры, попадая на крыжовник, прорастают в мицелий и заражают растение.

Мучнистые грибы приносят большой вред, сильно снижают урожайность растений.

ПОРЯДОК ПИРЕНОМИЦЕТОВ (PYRENOMYCETALES)

Это многочисленная, но весьма однообразная группа грибов, у которых плодовые тела представлены перитециями. Перитеции возникают или прямо на мицелии, или внутри особого образования, называемого стромой (т. е. подстилкой).

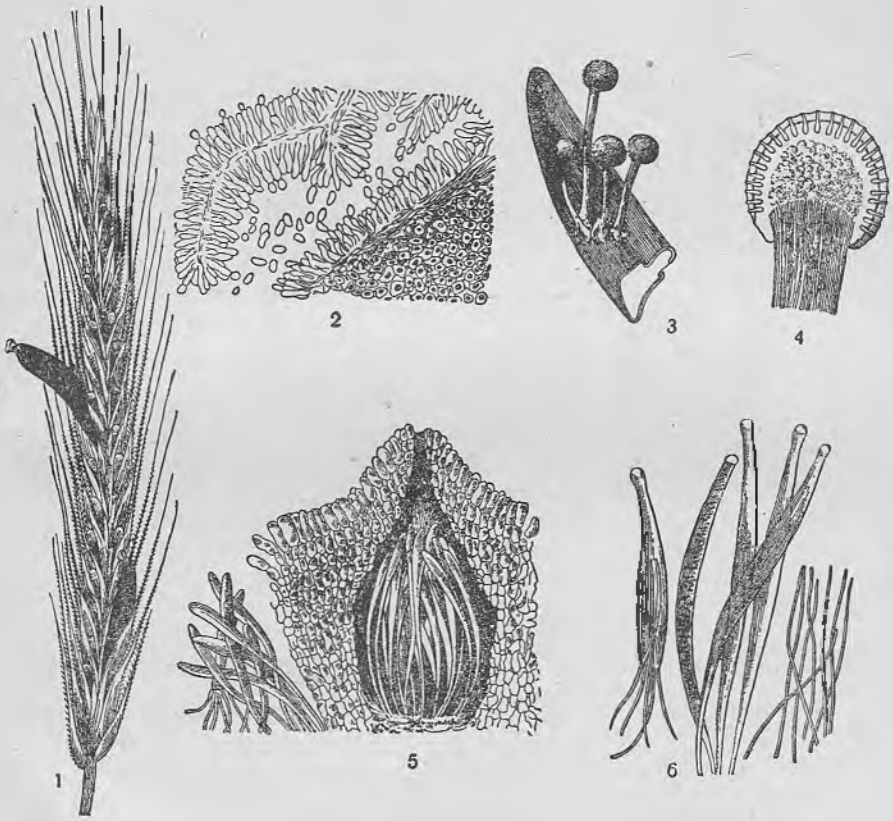


Рис. 250. Спорынья (*Claviceps purpurea*):
1 — колос ржи со склероцием (рожок) спорыньи; *2* — конидиальное спороношение на завязи; *3* — прорастание склероция; *4* — продольный разрез через головку стромы; *5* — перитеций с сумками; *6* — сумки с аскоспорами.

Наиболее распространённым и важным в хозяйственном отношении представителем пиреномицетов является *спорынья (Claviceps purpurea)* (рис. 250). Она развивается на ржи, на пшенице, на ряде диких злаков и даже на осоках.

Гриб, производящий спорынью, появляется только на цветках, и поражение ограничивается лишь завязью, а остальная часть растения может при этом развиваться нормально и вовсе не содержать мицелия гриба. Аскоспоры, попадая весной на завязь растения, во время его цветения, прорастают

в мицелий. Разрастаясь в завязи, гриб разрушает её ткани и приступает к конидиальному спороношению. Конидиеносцы расположены сплошным слоем на пучках гиф, которые плотно сплетаются друг с другом. Конидиеносцы отчленяют огромное количество конидиеспор и одновременно выделяют сахаристую жидкость — медвяную росу, которая привлекает насекомых, переносящих споры на другие цветущие растения. Это конидиальное спороношение спорыньи раньше принималось за особый гриб, который назывался *сфацелия*. Так спорынья чрезвычайно быстро

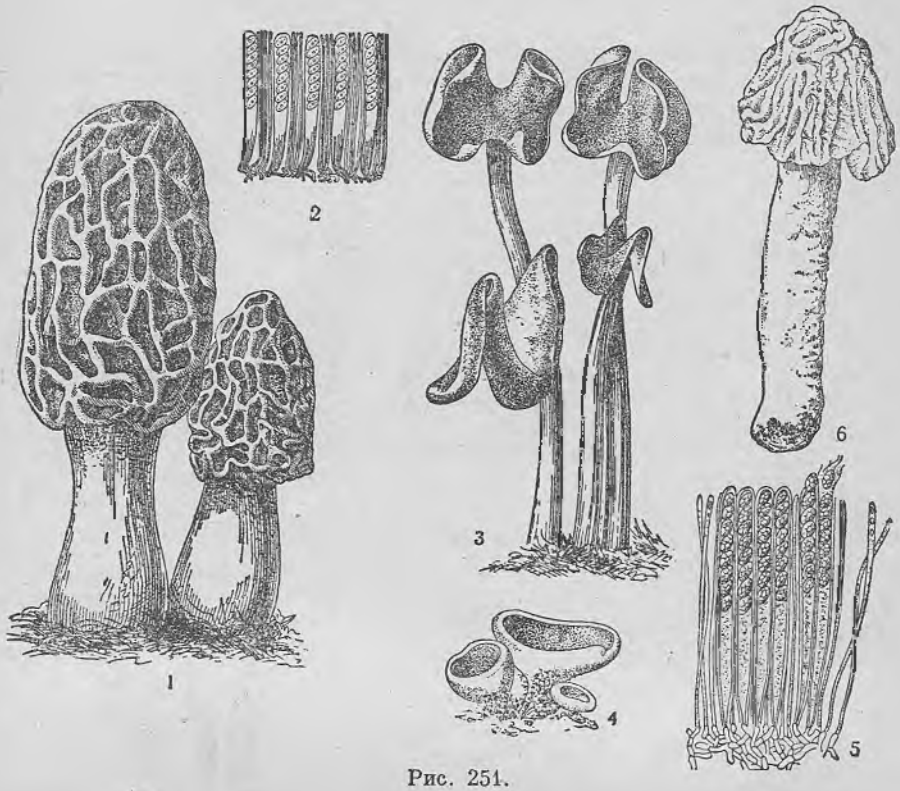


Рис. 251.

1. Съедобный сморчок (*Morchella*). *2*. Сумки, чередующиеся с нитевидными парафизами. *3*. Строчок (*Helvella*). *4*. Пецица (*Peziza*). *5*. Гименальный слой у пецицы, сумки с парафизами. *6*. *Verpa*.

распространяется на поле. Гифы, расположенные в нижней части завязи, сплетаются и позднее образуют склероций, имеющий вид тёмнофиолетового рожка (рожки спорыньи). Такой рожок, покрытый цветочными чешуями злака, развивается вместо зерна. Падая на землю, склероций перезимовывает и весной прорастает, развивая 20—30 красноватых стром, имеющих вид шаровидных головок, сидящих на длинной ножке. В ткань головки погружены перитеции (рис. 250, *5*). Со дна перитеция поднимаются узкие сумки, содержащие по 8 нитевидных спор (рис. 250, *6*). Созревшая сумка высовывается через горлышко перитеция наружу, здесь она вскрывается, и аскоспоры, подхватываемые ветром, попадают на завязь цветущего растения.

Рожки содержат ядовитые вещества (алкалоид кornутин и кислоты — сфацелиновую и эрготиновую) и, будучи приняты вместе с ржаным хлебом в пищу, вызывают у людей и животных очень тяжёлые заболевания, известные под именем «злой корчи». Болезнь эта состоит в мучительном сведении мускулов, судороге, корче и оканчивается смертью больного. В умеренных дозах спорынья широко применяется в медицине.

ПОРЯДОК ДИСКОМИЦЕТОВ (DISCOMYCETES)

Порядок дискомицетов заключает 4 000 видов. Плодовое тело у них представлено апотециями. С верхней стороны его расположен гименциальный слой, в котором вытянутые сумки чередуются с бесплодными нитями — парафизами. Плодовое тело у некоторых форм почти закрытое, и гимений устилает внутреннюю поверхность. У форм в роде *сморчка* гимений сразу закладывается на поверхности плодового тела.

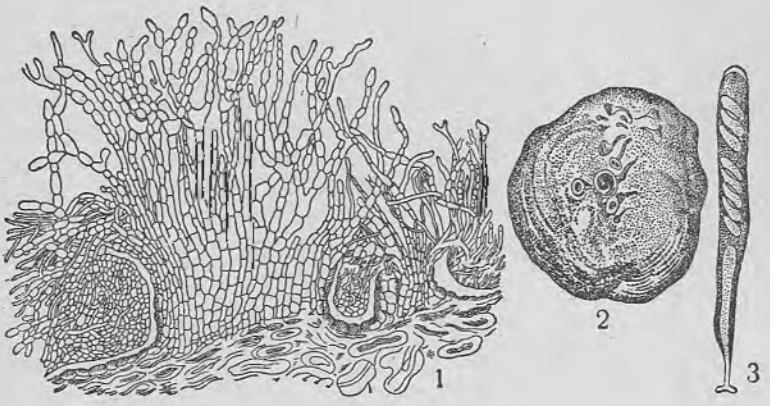


Рис. 252. Склеротиния (*Sclerotinia fructigena*):

1 — разрез через подушечку конидий; *2* — образование апотециев из склеротизированного яблока; *3* — отдельная сумка.

Представителем порядка может служить *пецица* (*Peziza*), широко распространённая у нас на лесной почве, богатой перегноем, или на гниющей древесине. Мицелий находится в субстрате. На поверхности образуются блюдцевидные апотеции, часто ярко окрашенные (рис. 251, *4—5*); с верхней стороны развивается гимениальный слой. В молодости плодовые тела шаровидно замкнутые, а по мере созревания развёртываются. Из аскоспоры вырастает новый мицелий.

Из других представителей назовём *сморчки*. Они принадлежат к различным родам (*Verpa*, *Morchella*, *Helvella*, рис. 251). Крупные плодовые тела их состоят из ножек и шляпки, имеющей складчатую наружную поверхность, выстланную гимением. Сморчки — ценные съедобные грибы. Они развиваются ранней весной в осиновых лесах, березняках.

Из паразитных форм следует упомянуть *склеротинию (Sclerotinia)*, один из видов которой — *S. fructigena* — вызывает плодовую гниль яблок и груш. Поражаются созревающие плоды. Мицелий гриба, развивающийся в мякоти плода, образует конидиальное спороношение на поверхности кожицы плода. К концу лета плоды чернеют и мумифицируются. Здесь в поверхностных слоях плода образуется склероций грибка. Плод в таком виде опадает и перезимовывает. Весной из склеротизированного плода возникают апотеции (рис. 252) или же прямо участки мицелия, образующие конидии.

КЛАСС БАЗИДИОМИЦЕТЫ (BASIDIOMYCETES)

Базидиальные грибы насчитывают свыше 20 000 видов и представляют чрезвычайно разнообразную группу высших грибов, имеющих членистый мицелий. Для всех базидиальных грибов характерным является орган спороношения — базидия.

Базидия возникает из клетки с двумя ядрами (дикарион), располагающейся на вершине гифы.

В типичных случаях клетка выпускает короткий боковой крючковидный вырост, который своей вершиной направлен к основанию клетки. Одно из ядер передвигается в вырост, другое остаётся в клетке, после чего оба ядра начинают делиться одновременно (рис. 253, *1—2*). Дочерние ядра, которые остались в клетке, располагаются на некотором расстоянии друг от друга — одно выше, а другое ниже от уровня выроста. Одно из дочерних ядер, находящихся в выросте, остаётся в нём, другое оказывается лежащим в клетке. После этого формируются две перегородки — одна поперёк основания выроста, а другая поперёк клетки, почти на уровне основания выроста (рис. 253, *Г*). Вырост теперь

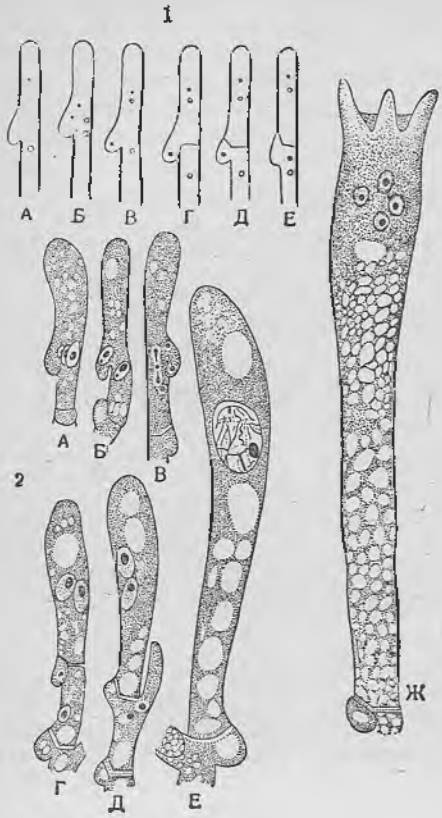


Рис. 253.

1. Схема образования материнской клетки базидии (*А—Е*). *2*. Развитие базидии у шляпного гриба:
А—Б — начало образования пряжки на конечной двуядерной клетке; *В* — деление обоих ядер; *Г* — отделение пряжки перегородкой; *Д* — переход ядра пряжки в нижнюю клетку и начало её прорастания (вырост внизу справа); *Е* — оба ядра клетки слились; *Ж* — формирование базидии.

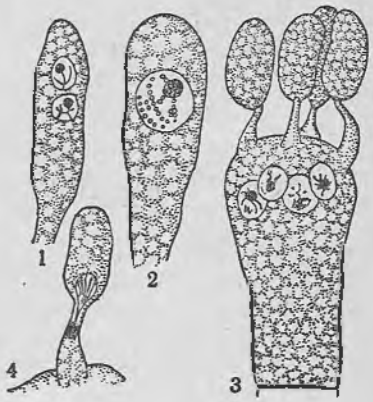


Рис. 254. Развитие базидии (сильно увеличено):

1 — двуядерная материнская клетка базидии; *2* — ядра её слились; *3* — копуляционное ядро её разделилось (первое деление — редукционное); на вершине базидии образовались четыре базидиоспоры, но они ещё без ядра; *4* — переход ядра в базидиоспору через узкий канал стеригмы.

имеет форму одноядерной клетки— п р я ж к и. Верхняя клетка, возникшая в результате появления поперечных перегородок в материнской клетке, оказывается двуядерной, нижняя же клетка оказывается одноядерной. Позднее эта нижняя клетка становится опять двуядерной, благодаря слиянию с клеткой-пряжкой (рис. 253, *Д*). Деление подобного рода неоднократно повторяется. Верхушечная клетка превращается в базидию. Ядра дикариона здесь сливаются, формируются б а з и д и о с п о р ы (рис. 254, *4*). В отличие от сумчатых грибов, имеющих эндогенные споры (аскоспоры), базидиоспоры базидиальных грибов экзогенны, возникают на поверхности базидии. По созревании базидиоспоры отваливаются от ножки (с т е р и г м ы) и, опадая, прорастают в м и ц е л и й. Клетка базидии может оставаться цельной, и тогда называется х о л о б а з и д и е й, или делится на несколько клеток (большей частью 4), и тогда называется ф р а г м о б а з и д и е й (рис. 255).

Образовавшийся из базидиоспоры мицелий с одноядерными клетками недолговечен и быстро заменяется двухядерным м и ц е л и е м, в клет-

ках которого имеются два сближенных ядра (дикарион). Такие клетки всегда возникают без образования специальных половых органов. В этом случае две соседние клетки одного или разных мицелиев (или, просто, двух базидиоспор) образуют в месте соприкосновения канал, по которому содержимое одной клетки переползает в другую. Слияния ядер не происходит, и они образуют при сближении дикарион. Получившаяся безъядерная клетка отмирает. Образовавшийся мицелий оказывается очень жизнеспособным, быстро разрастается, часто являясь многолетним.

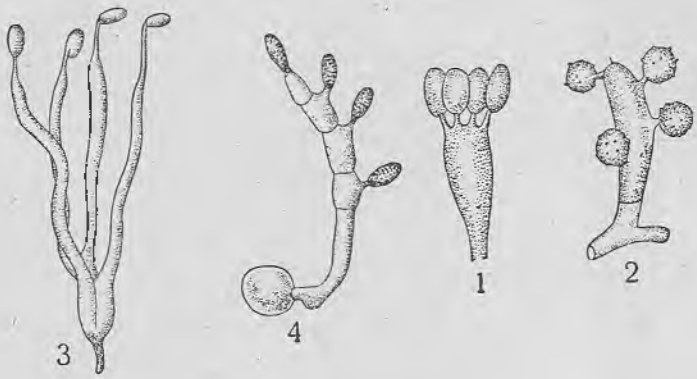


Рис. 255. Базидии:
1 — 2 — холобазидии, *3 — 4* — фрагмобазидии.

Базидии развиваются или прямо на мицелии, или на особых образованиях — плодовых телах, составленных плотными сплетениями нитей двуядерного мицелия. В этом важное отличие плодового тела базидиальных грибов от плодового тела сумчатых, у которых оно составлено нитями одноядерного мицелия.

Систематика базидиальных грибов. Класс базидиальных грибов разделяется на 2 подкласса: 1. Подкласс *холобазидиальных грибов* (*Holobasidiomycetes*). 2. Подкласс *фрагмобазидиальных грибов* (*Phragmobasidiomycetes*).

Из подкласса холобазидиомицетов мы рассмотрим порядок *гименомицетов* (*Hymenomycetales*).

Из подкласса фрагмобазидиальных грибов рассмотрим порядки: 1) *головнёвых* (*Ustilaginales*); 2) *ржавчинных* (*Uredinales*).

ПОДКЛАСС ХОЛОБАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ

ПОРЯДОК ГИМЕНОМИЦЕТОВ (HYMENOMYCETALES)

Порядок гименомицетов насчитывает около 12 000 видов. Большинство из них образуют характерные плодовые тела в виде пенька и шляпки. Гимений развивается открыто, и расположен обычно на нижней стороне шляпки. В гимениальном слое базидии чередуются с бесплодными нитями — парафизами.

Этот обширный порядок разделяется на 2 больших семейства — пластинчиковых и трутовиковых.

К семейству *пластинниковых* (*Agaricaceae*) относится много съедобных грибов, как *сыроежки*, *лисички*, *шампиньон*, *рыжик*, *груздь*, *волнушка*, а также большинство «поганок» и ядовитые *мухоморы*. Гимений расположен на пластинках, радиально расходящихся в виде лучей из центра нижней поверхности шляпки (рис. 256), обычно сидящей на ножке.

У шляпочных грибов, растущих на почве, плодовые тела залагаются и долго растут под землёй; у шампиньонов, например, зачатки плодовых тел начинают образовываться дней через 15—20, а полного развития достигают приблизительно через 40 дней.

Для образования плодовых тел необходимо предварительное накопление достаточного количества запасных питательных веществ в мицелии, что происходит у многих видов грибов довольно медленно. У весьма многих видов мицелий является многолетним, зимующим в субстрате. В этом отношении интересен *опёнок*. Этот съедобный гриб в то же время является опасным и очень распространённым паразитом.

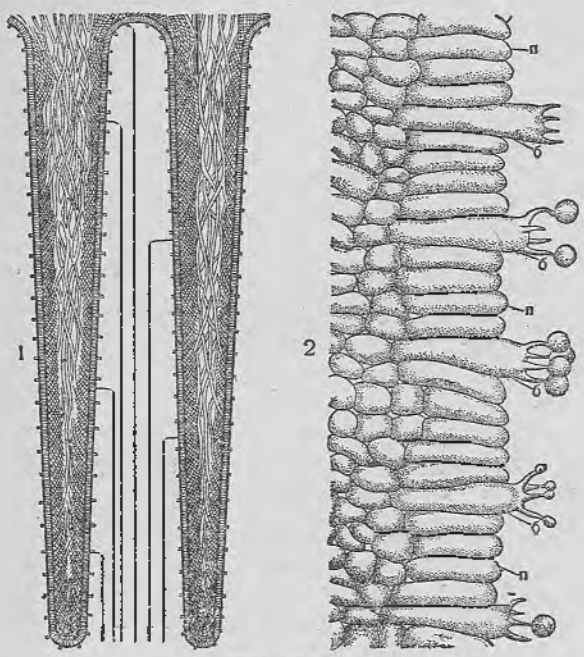


Рис. 256.

1 — Пластинки: линии показывают путь падения спор; *2* — гимений: *п* — парафизы, *б* — базидии.

Гриб поражает деревья всех возрастов. Под корой корней и у основания ствола поражённого опёнком дерева обнаруживаются чернобурые р и з о м о р ф ы, которые частью тянутся под корой, частью опутывают снаружи корни. Эти ризоморфы под землёй распространяют заразу на соседние деревья, внедряясь своими молодыми кончиками в здоровые корни; под корой ствола ризоморфы в виде чёрной сети, оплетающей древесину, развиваются уже после смерти дерева. Осенью из ризоморф, особенно при подошве ствола, вырастают группами самые опёнки, т. е. плодовые тела.

Другое семейство *трутовиковых (Polyporaceae)* характеризуется тем, что поверхность, несущая гимений, так называемый г и м е н о ф о р, имеет вид не пластинок, а трубочек, внутренние стенки которых покрыты гимениальным слоем. Трубочки обыкновенно плотно прилегают друг к другу и заметны лишь на разрезе (рис. 257, *2*) в виде каналов; снаружи плодущая поверхность представляется усеянной как бы булавочными уколами — это отверстия трубочек.

Плодовые тела различны у разных родов: иногда они пластинчатые, распростёртые по субстрату и несущие гимений в виде низкой сетки на верхней свободной поверхности *(домовый гриб — Merulius lacrimans)*; чаще всего плодовое тело имеет вид копыта, боком приросшего к субстрату (большинство трутовиков и др.) и несущего трубочки снизу; наконец, сложнейшая форма плода — шляпка с пеньком (белый гриб и др.); здесь трубчатый слой также лежит снизу шляпки.

Д о м о в а я г у б к а, и л и д о м о в ы й г р и б (*Merulius lacrimans*), нередко в короткое время разрушает полы, балки и целые деревянные строения, возведённые из здорового по видимости леса; нападает он особенно на хвойную древесину. Разложенная им древесина окрашивается в бурый цвет, легко крошится в сухом виде и жадно, как губка, впитывает воду.

Споры *Merulius* прорастают только в щелочной среде. Мицелий пронизывает древесину, прободая клеточные оболочки, при благоприятных условиях пробивается наружу в виде белого войлока и разрастается на поверхности древесины. Местами нити мицелия сплетаются в плотные шнуры, напоминающие ризоморфы опёнка и достигающие толщины карандаша. Мицелий обладает способностью выделять воду каплями, откуда видовое

название гриба *lacrimans*, т. е. слезящийся. В старости мицелий приобретает пепельный цвет. Густые мицелии *Merulius* могут со временем произвести плодовое тело гриба. Последнее не имеет определённых размеров и очертаний, появляясь в виде тонкой распростёртой пластинки, сначала белого, потом красноватого, наконец, ржавобурого цвета; поверхность этой пластинки покрыта сетью червеобразно изогнутых складок, несущих базидии. Ферменты, выделяемые грибом, разрушают клеточные стенки древесины, поражённая древесина распадается на кубические участки, а затем рассыпается в порошок.

Меры борьбы с домовым грибом сводятся к употреблению на постройку сухого дерева, устройству хорошей вентиляции. Сильно поражённые домовым грибом части строения необходимо сжигать, а находящиеся по соседству промазать антисептическими растворами.

Настоящий трутовик (*Fomes fomentarius*) поражает стволы берёз, буков и других лиственных пород. Плодовое тело его копытообразное, снаружи твёрдое, покрытое светло-серой корой, внутри же содержит коричнево-жёлтую порошковидную мякоть. Эти плодовые тела раньше употреблялись как зажигательный трут (рис. 257).

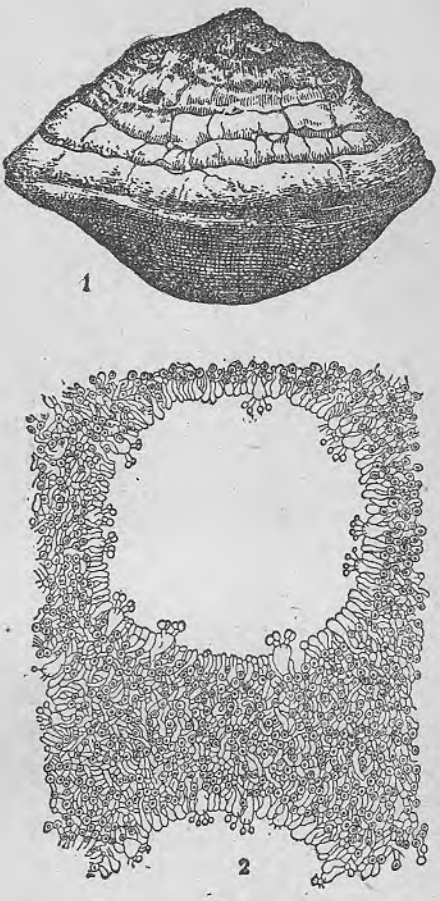


Рис. 257. Трутовик (*Fomes*):

1 — плодовое тело; *2* — поперечный разрез через трубчатый гименофор (при большом увеличении).

К роду *Boletus* относится большинство ценных съедобных грибов. Плодовое тело имеет ножку и шляпку. Трубчатый гимениальный слой расположен на нижней стороне шляпки. К роду *Boletus* принадлежат съедобные грибы: *белый гриб*, или *боровик (B. edulis)* (рис. 256), *красный гриб*, или *подосиновик (B. aurantiacus)*, *подберёзовик (B. scaber)*, *маслёнок (B. luteus)*, *ковляк (B. farinus)* и многие другие. Среди видов этого рода есть и ядовитые.

Мицелий этих грибов образует микоризу на корнях определённых видов деревьев; этим, вероятно, объясняется связь отдельных грибов с определёнными видами деревьев.

ПОДКЛАСС ФРАГМОБАЗИДИОМИЦЕТЫ

ПОРЯДОК ГОЛОВНЁВЫХ ГРИБОВ (USTILAGINALES)

Под именем головни уже в древности была известна опасная болезнь хлебных злаков, при которой вместо зерна получается чёрная, как уголь, пыль (рис. 258). Эта пыль представляет собой споры паразитного гриба. Все головнёвые паразитируют почти исключительно на злаках, в большинстве случаев строго придерживаясь определённого рода или даже вида. Нежный членистый их мицелий обыкновенно живёт в межклетниках,

но часто пускает внутрь самых клеточек присоски. Споры головнёвый гриб обыкновенно производит лишь в известном органе питающего растения, например, в корнях, в завязи, в пыльниках тычинок, смотря по виду паразитного гриба, причём иногда происходит усиленное развитие ткани питающего растения, так что получаются крупные желваки (рис. 258, *3*). Для спорообразования мицелий гриба развивает особые густо разветвлённые нити, которые разбиваются на короткие членики — х л а м и д о с п о р ы.

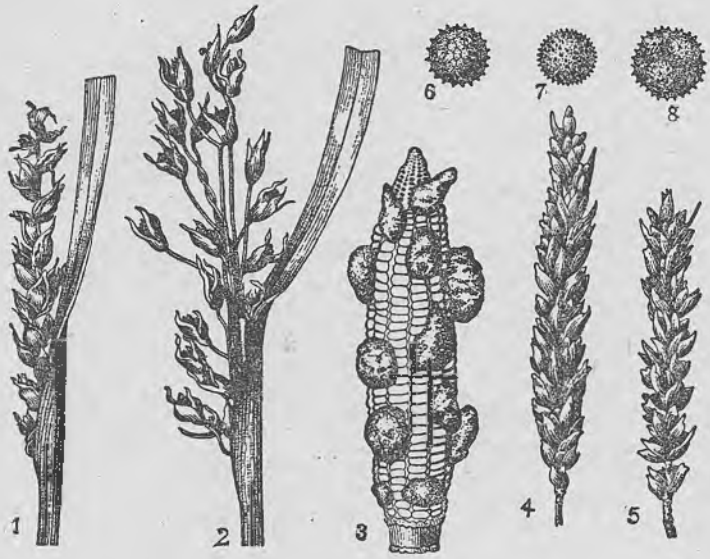


Рис. 258. Головня в злаках:

1 — пыльная головня пшеницы (*Ustilago tritici*); *2* — пыльная головня овса (*Ustilago avenae*); *3* — пузырчатая головня кукурузы; *4* — здоровый колос пшеницы; *5*—твёрдая головня пшеницы (*Tilletia tritici*); *6* — *8*— хламидоспоры разных видов головня.

Хламидоспоры головнёвых грибов могут в сухом состоянии сохранять свою всхожесть в течение нескольких лет (до 8 и более). При прорастании они образуют не мицелий, а ч л е н и с т у ю б а з и д и ю, на которой развиваются б а з и д и о с п о р ы. Существует много разновидностей головни, вызываемых различными родами и видами грибка.

СЕМЕЙСТВО УСТИЛЯГИНОВЫХ (USTILAGINACEAE)

Наиболее распространённым типом является *головня проса*, вызываемая грибком *Ustilago panici miliacei*.

Спора прорастает в почве весной в ч е т ы р ё х к л е т о ч н у ю ф р а г м о б а з и д и ю. На члениках базидии образуются базидиоспоры, которые, опадая, копулируют, образуя двуядерную клетку (дикарионы). Эта двуядерная клетка даёт начало двуядерному мицелию, который проникает в ткани молодого проростка проса. Следом за растущим растением, проникнув в его точку роста (по межклетникам), разрастается и мицелий. Внешне по виду растения нельзя сказать, что оно заражено, и только при выколашивании заболевание оказывается заметным. К моменту образования метёлки гриб, получая обильную пищу, сильно разрастается, и затем мицелий его распадается на хламидоспоры. Вместо метёлки из влагалищного листа выдвигается колбообразное тело, одетое остатками мицелия.

При обмолачивании споры легко пристают к зёрнам и при посеве их попадают в землю.

Второй тип — тип *пыльной головни пшеницы (Ustilago tritici)* или ячменя *(Ustilago nuda)*. У этих форм хламидоспоры попадают на рыльце цветков, где и прорастают в четырёхклеточную базидию (рисунок 259, *4*).

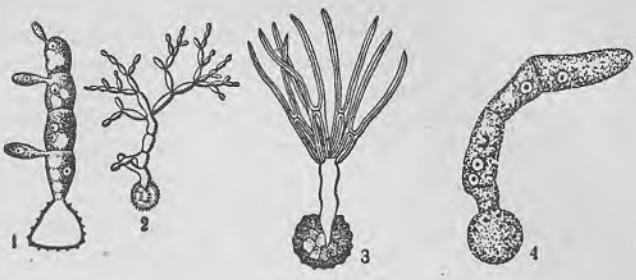


Рис. 259. Прорастание головнёвых спор:
1 — Ustilago scabiosae; 2 — Ustilago maydis; 3 — Tilletia tritici; 4 — Ustilago nuda.

Без образования базидиоспор клетки базидии попарно копулируют и из образовавшейся клетки вырастает мицелий, проникающий в завязь, затем в семяпочку, а ко времени созревания зерна и в зародыш семени. Зерно получается на вид здоровое. При его прорастании развивается нормальное растение, но оно содержит в своих тканях, особенно в конусе нарастания, грибные нити. При образовании колоса мицелий обильно разрастается в его тканях, а затем распадается на отдельные хламидоспоры (рис. 258, *1*).

Третий тип — тип *пузырчатой головни кукурузы* (*Ustilago maydis*). Этот грибок поражает различные органы растений: междоузлия стеблей, листья, молодые корни, но чаще всего цветки. Хламидоспора, попав на растение в виде четырёхклеточной фрагмобазидии, прорастает. Образующиеся на ней базидиоспоры отпочковывают большое число клеток. Попадая на растение, прорастающие базидиоспоры попарно копулируют и образующийся при прорастании клетки мицелий производит заражение.

Разрастаясь в тканях растения-хозяина, диплоидный мицелий вызывает приток питательных веществ, но ограничивается небольшим участком поражённого органа. В результате его разрастания на поражённом органе возникают клубневидные шишки (опухоли).

К порядку *головнёвых (Ustilaginales)*, кроме семейства *Ustilaginaceae*, причисляют ещё одно семейство — *тиллециевых (Tilleciaceae)*.

СЕМЕЙСТВО ТИЛЛЕЦИЕВЫХ (TILLETIACEAE)

Здесь хламидоспора прорастает в фрагмобазидию, у которой не образуется поперечных перегородок, разделяющих её на 4 одноядерные клетки (рис. 259, *3*). Базидиоспоры возникают на верхушке базидий. К этому второму семейству принадлежит *Tilletia tritici*, так называемая твёрдая головня пшеницы. Базидиоспоры, ещё находясь на базидии, попарно копулируют, образуя фигуру, похожую на букву Н.

Вновь образующийся мицелий заражает хозяина в состоянии семянца. Мицелий растёт с той же скоростью, что и ткани зародыша, и никакими внешними признаками не обнаруживает своего присутствия до цветения растения-хозяина. В это время гифы начинают сразу разрастаться в органах цветка. Цветки заражённых растений имеют завязи размером вдвое больше против нормы, а тычинки редуцируются. Ко времени созревания зерна семяпочки поражённых растений замещены массой хламидоспор. При молотьбе такие внешне здоровые зёрна раскалываются, хламидоспоры прилипают к наружным покровам нормального зерна и попадают вместе с ними в посев.

Все головнёвые — вредители зерновых культур — поражают главнейшие хлебные злаки. На овсе чаще всего встречаются *пыльная головня овса (Ustilago Avenae)* и *твёрдая головня (U. laevis)*. На просе — упомянутая выше *головня проса (U. panici miliacei)*. На пшенице — *пыльная головня*

(U. tritici) и *твёрдая головня (Tilletia tritici)*. Ячмень поражается *пыльной головнёй (Ustilago nuda)*, кукуруза — *пузырчатой головнёй (Ustilago maydis)*. Головнёвые приносят большой вред, уничтожая иногда до 30% урожая.

У нас в СССР, благодаря планово проводимой работе по предпосевному протравливанию семенного материала, заражаемость головнёй снизилась до 0,1—1%.

Протравливают зерно обычно слабым раствором формалина (1 : 300 от продажного) или же опыливают порошком углекислой меди. Ядовитые вещества, употребляемые при протравливании, убивают прилипшие к зерну споры, не затрагивая зародыша.

ПОРЯДОК РЖАВЧИННЫХ (UREDINALES)

Ржавчина злаков — *Puccinia graminis* — очень вредный паразит, нападающий на многие виды семенных растений. Грибок развивается на различных хозяевах и образует отличающиеся друг от друга мицелии и споры, но все они имеют определённую связь друг с другом. Мицелий, который паразитирует на пшенице, ржи, является внутренним паразитом, живущим в тканях хозяина. Позднею весною и летом на растении-хозяине образуется много спор на поверхности листьев и стеблей в виде красноватобурых параллельных полосок или линий, откуда русское название грибка — линейная ржавчина. Споры эти называются летними спорами (уредоспоры) (рис. 260, *3*). Каждая спора состоит из одной двуядерной клетки, сидящей на ножке и покрытой тонкой оболочкой. Споры распространяются с помощью ветра и заражают другие растения пшеницы. Этим объясняется быстрое распространение болезни, особенно в сырую погоду. Последовательные волны образования уредоспор следуют друг за другом в течение лета. Ко времени созревания зерна тот же самый мицелий, который производил уредоспоры, начинает образовывать продолговатые массы чёрных спор, которые появляются главным образом на стеблях. Эти споры, называемые зимними (телейтоспорами), также сидят на ножках, но только состоят из двух клеток, снабжённых толстыми оболочками (рис. 260, *3б*, *4*). Телейтоспоры прорастают следующей весной, сохраняя таким образом в течение зимы жизнь грибу. После прорастания каждая клетка телейтоспоры вырастает в коротенькую базидию. Базидия состоит из четырёх клеток, каждая из которых развивает по одной базидиоспоре. Базидиоспоры разносятся ветром и, попадая на листья *барбариса (Berberis vulgaris)*, прорастают в мицелий, живущий в ткани листа.

Мицелий внутри барбариса развивает пикниды (рис. 260, *2*, вверху). Это небольших размеров бутылковидные органы, расположенные близ верхней поверхности листа; в пикнидах возникают мелкие клеточки, называемые пикноспорами (рис. 260, *6*). Пикноспоры принимают участие в половом процессе гриба [1]. Вскоре мицелий в барбарисе становится двуядерным и производит на нижней стороне листьев широкие чашеобразные тельца (рис. 260, *2*, внизу). Это так называемые эциди и, содержащие большое число весенних спор (эцидиоспор), которые возникают цепочками на дне эцидиев. Эцидиоспоры разносятся ветром, заражают растения пшеницы или ржи в течение конца весны и лета, и таким образом цикл замыкается.

Ржавчина приносит в сельском хозяйстве большие убытки, сильно снижая урожай пшеницы и ржи. У нас ржавчина встречается главным образом на юге Украины и на Северном Кавказе (главным образом *Puccinia triticina*). Борьба против этой ржавчины сводится к опыливанию озимых посевов серными препаратами, так как грибок зимует на озими в стадии уре-

[1] Пикноспоры могут соединяться с одноядерным мицелием, возникшим из базидиоспоры в листе барбариса, благодаря чему на таком (уже двуядерном) мицелии возникают (снизу) эцидиоспоры (рис. 260, *7*).

доспор. Уничтожение кустов барбариса во многих местах Европы сильно сократило распространение этой болезни. В этом случае грибок гибнет, так как он не развивает эцидиоспор, а одноядерный мицелий, выросший из пере-

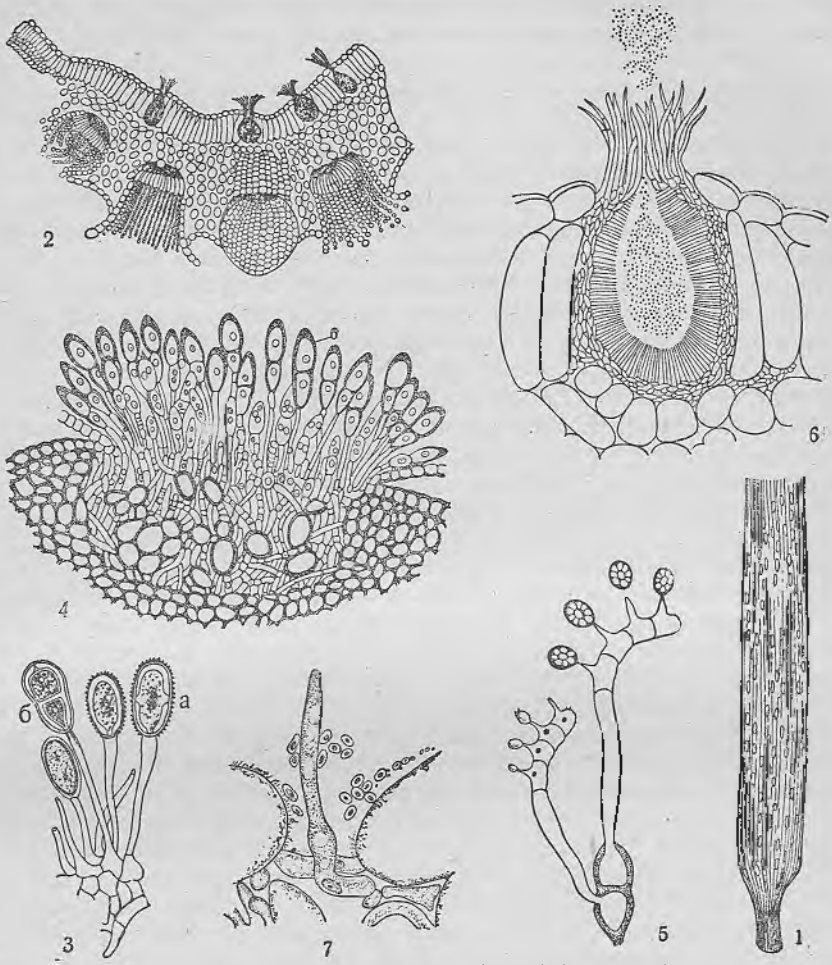


Рис. 260. Хлебная ржавчина (*Puccinia graminis*):

1. Лист ржи, заражённый ржавчиной, с нижней стороны. *2.* Разрез листа барбариса с пикнидами вверху и эцидиями снизу. *3.* Уредоспоры (*а*) и телейтоспора (*б*). *4.* Телейтоспоры. *5.* Прорастание телейтоспор. Фрагмобазидии с базидиоспорами. *6.* Пикнида с пикноспорами. *7.* Пикноспоры, прилипающие к высунувшейся на поверхность гифе одноядерного мицелия.

зимовавшей базидиоспоры, не может заразить растение. Наиболее эффективной мерой борьбы является выведение сортов, стойких против заражения ржавчиной.

КЛАСС НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ (FUNGI IMPERFECTI)

Сюда относят многочисленную группу высших грибов, обладающих членистым мицелием, но размножающихся только конидиями (сумки и базидии отсутствуют). Несомненно, это искусственная группа грибов, у которых ещё недостаточно изучен цикл их развития. За последнее время у ряда представителей этих грибов были обнаружены сумки или базидии, вследствие чего их относят теперь к соответствующим классам — сумчатым или базидиальным грибам.

Среди несовершенных грибов много вредных паразитов, поражающих культурные растения. Виды фузариума *(Fusarium)* вызывают часто поражение корневой шейки сеянцев, известное под названием р а к а к о р н е в о й ш е й к и. Поражаются часто листья плодовых растений. При вилте хлопчатника поражается древесина стебля и корня.

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ БИОЛОГИИ ГРИБОВ

Не обладая способностью к созданию органических веществ из минеральных, грибы используют готовые органические соединения.

Источниками углеводного питания являются для большинства грибов главным образом простые сахара: глюкоза, сахароза и др. Многие используют также крахмал и даже целлюлозу, предварительно расщепляя их выделяемыми ферментами на простые сахара. Из азотистых соединений большинство грибов потребляют нитраты и аммонийные соли, но используют также и органические соединения — аминокислоты и белки. Как и все растения, они используют минеральные соли (S, P, Mg, K, Fe, Ca).

Все грибы черпают необходимые для построения их тела вещества либо прямо из живых растений или животных (паразиты), на которых гриб поселяется, либо из продуктов разложения живых существ (сапрофиты).

Часто наблюдается образование так называемых п р и с о с о к (г а у с т о р и й)—это выросты гиф, внедрившиеся в самые клеточки через их оболочки.

Симбиотические отношения грибов и других организмов. Помимо паразитизма, у грибов встречается ещё любопытное явление сожительства (симбиоза) как с высшими, так и с низшими растениями.

Примером первого может служить так называемая м и к о р и з а (см. «Морфология», стр. 66) — соединение конечных разветвлений корня с гифами грибов. По строению различают наружную, или э к т о т р о ф н у ю, м и к о р и з у и внутреннюю, или э н д о т р о ф н у ю, м и к о р и з у. В первом случае гриб оплетает корень снаружи как бы чехлом, лишь отчасти внедряясь в ткани его. Во втором случае гифы гриба расположены внутри корня. Здесь они проникают по межклетникам, иногда же внедряются и в клетки корня. Особенно широко микориза распространена на корнях деревьев как лиственных, так и хвойных (на ольхе, буке, осине, ели и пр.).

Из других форм микоризы нужно указать на заростки плауновых и многих папоротниковых. Здесь нормальное развитие заростков возможно лишь при сожительстве с грибом.

При наружной микоризе оплетающие корень гифы гриба заменяют растению корневые волоски.

Исследованиями доказано, что корни растений могут переваривать грибные гифы, получая таким образом азотистые и другие соединения.

Другим примером симбиоза грибов с зелёными растениями может служить лишайник (см. стр. 344).

Энергия размножения грибов. Энергией размножения грибы превосходят все другие низшие растения. Особенно много спор образуют базидиальные грибы. Например, одно плодовое тело шампиньона даёт до 16 000—10^6 спор. В одном вегетативном спорангии мукора образуется свыше 10 000 спор.

Распространение грибов в природе. Рассеивание грибных спор осуществляется токами воздуха, подхватывающего мелкие грибные споры. У некоторых грибов споры разносятся насекомыми, слизняками, мухами и т. д.

У высших грибов, а также и у многих низших грибов существуют приспособления к активному разбрасыванию спор на некоторое расстояние (например, у *пилоболуса* — из мукоровых — на 1 *м*).

Роль грибов в круговороте веществ в природе. Роль грибов в круговороте веществ в природе колоссальна. Это понятно, так как грибы чрезвычайно

широко распространены как в почве, так и на различных отмерших растительных остатках. Большая энергия размножения обеспечивает им развитие всюду, где имеются достаточно благоприятные для их развития условия.

Роль грибов особенно велика как организмов — разрушителей органических веществ: вместе с бактериями они принимают огромное участие в разрушении их до простейших органических и минеральных соединений.

Грибы разрушают даже такие стойкие соединения, как клетчатка, древесина и т. д.

ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ ГРИБОВ

Грибы играют некоторую роль в пищевом режиме человека. Химический состав грибов показывает как будто бы большую питательную ценность их (от сухого вещества здесь содержится 30—40% белков, 1—2% жиров, 10—15% углеродистых соединений). Однако грибной белок почти не усваивается. Кроме того, в грибах содержится до 90% воды. Таким образом, значение грибов ниже, чем значение овощей.

Но грибы имеют огромное вкусовое значение. Особенно большое значение имеют крупные шляпные базидиальные грибы: белый гриб, подосиновик, подберёзовик, маслёнок, рыжики, сыроежки, лисички, грузди и пр. Некоторые грибы специально разводятся в теплицах (например, шампиньон).

Из сумчатых грибов как пищевые имеют значение сморчки (различные виды родов *Helvella, Verpa, Morchella*), трюфели.

За последнее время в медицинской практике всё большее распространение получает п е н и ц и л л и н. Это особое вещество, выделяемое плесенью *Penicillium*, уничтожает бактерии: стафилококки, дифтерийную палочку и др.

В СССР изучением и производством пенициллина занимается ряд учреждений. У нас найдены новые источники подобных пенициллину веществ. Оказалось, что аналогичные вещества встречаются в культурах и других плесневых грибков, в частности у различных видов грибка *Aspergillus*.

Пенициллин употребляется при лечении ранее почти не излечивавшихся заболеваний — общего заражения крови (сепсиса), менингита и пр.

Следует отметить большое отрицательное значение грибов. Среди них имеются грибы — разрушители древесины — домовые грибы, *Merulius lacrimans* (см. выше).

Многие грибы являются возбудителями различных инфекционных заболеваний. Грибы поражают главным образом растительные организмы. Так, например, большое распространение, особенно во влажные годы, получает *картофельный грибок (Phytophtora infestans)*, который может уничтожить до 5% урожая. Этот грибок вызывает также порчу картофеля и при хранении; в этом случае в клубнях развивается сухая, а затем мокрая гниль.

Борьба с картофельным грибком сводится к опрыскиванию растений бордосской жидкостью и скашиванию и сжиганию ботвы после уборки урожая картофеля. Наиболее эффективным средством борьбы, однако, является выведение сортов картофеля, стойких против грибка, и введение плодосмена.

Не менее вредна роль грибка *плазмопары* (*Plasmopara viticola*). Этот грибок вызывает заболевание виноградной лозы, известное под названием мильдью. Мильдью вызывает гибель до 20% урожая ежегодно. Из других укажем склеротинию *(Sclerotinia fructigena)* — возбудителя плодовой гнили яблок и других плодов, головнёвые грибы, ржавчинники. Из ржавчинных *Puccinia graminis* приносит особенно большой вред.

Известны также грибы, вызывающие заболевания животных и человека, например, так называемая м у с к а р д и н а; болезнь шелковичного червя, вызывается грибком *Isaria*. Часто поражаются птицы благодаря развитию в лёгких и бронхах различных видов *Mucor* и *Aspergillus*.

Для человека имеют значение грибки, вызывающие кожные заболевания (например, стригущий лишай, парша, вызываемые различными несовершенными грибами, а также так называемый актиномикоз, вызываемый актиномицетами).

Многие грибы являются ядовитыми. Особенно известна в этом отношении *бледная поганка* (виды *Amanita*), похожая по внешнему виду на шампиньон, отличающаяся белым цветом пластинок и наличием оторочки у основания пенька. Приём в пищу этого гриба вызывает серьёзное отравление, которое часто имеет смертельный исход. Точно так же ядовитыми являются мухоморы (из того же рода *Amanita*).

Сильными ядовитыми свойствами обладает *спорынья (Claviceps purpurea)*, если яд принимается в больших дозах (см. стр. 331). Наоборот, при малых дозах спорынья оказывается весьма важным лекарственным средством, вызывая сокращение мышц, благодаря чему широко применяется в акушерской практике.

Хлеб с примесью грибка из рода *Fusarium (фузариум)* вызывает отравление, напоминающее симптомы алкогольного опьянения, почему и носит название «пьяного хлеба».

Так называемая септическая ангина, развивающаяся при употреблении в пищу зерна, перезимовавшего под снегом, вызывается особыми грибками, ядовитое начало которых при варке пищи переходит в раствор.

Отрицательное значение грибов в народном хозяйстве сводится главным образом к тому, что они вызывают порчу продуктов. Здесь большое значение имеют виды *Mucor*, *Aspergillus* и др. Многие грибы вызывают брожение (см. выше о дрожжах). *Aspergillus* и др. применяются при получении из сахара лимонной кислоты. Многие *Mucor*'ы употребляются при изготовлении алкогольных напитков. По сути дела все грибы являются в известной степени ядовитыми. Однако ядовитость их часто зависит от образования промежуточных продуктов распада, образующихся при употреблении в пищу несвежих грибов. Поэтому, при употреблении в пищу грибов, необходимо отваривать их в одной или нескольких водах; в этом случае ядовитые начала растворяются и удаляются вместе с водой.

ТИП ЛИШАЙНИКИ (LICHENES)

Лишайники как комплексные организмы. Лишайники *(Lichenes)* долгое время выделялись в самостоятельный класс слоевцовых споровых растений. Однако работами двух русских учёных Фаминцына и Баранецкого (1867) было установлено, что лишайники состоят из двух разных растений: гриба и водоросли, живущих вместе, образуя как бы один комплексный организм. Гриб оплетает своими гифами клетки водоросли, и в результате совместного их роста образуется растение, более или менее постоянное и по своей внешней форме, и по внутреннему строению.

Всего описано около 400 родов и 15 500 видов лишайников.

Тело лишайника составлено из клеток одного какого-нибудь вида водоросли и клеток одного вида грибов. Водоросли, входящие в состав лишайников, относятся к синезелёным и зелёным и могут быть нитчатыми или одноклетными. В составе некоторых лишайников найдены были пурпуровые бактерии. В последнее время П. А. Генкелем в некоторых лишайниках обнаружен азотобактер, способный к усвоению атмосферного азота. Образуемые им аммиак и аминокислоты могут быть использованы грибом и водорослью лишайника.

В большинстве случаев гриб и водоросль извлекают обоюдную выгоду от совместного сожительства.

Гриб добывает и сохраняет необходимую для своего партнёра влагу; водоросль синтезирует необходимые углеводы. Таким образом, их взаимоотношения обнаруживают признаки симбиоза.

Водоросль, создающая органические вещества (автотрофный организм), и гриб, потребляющий их (гетеротрофный организм), сочетаются в тесном единстве, находясь между собой в постоянной борьбе, и образуют новый комплексный организм, имеющий новые специфические особенности и новые закономерности развития.

Грибы — компоненты лишайника — не могут быть отнесены к родам грибов, живущих самостоятельно.

Лишайники растут на крайне различных субстратах; сюда входят кора деревьев, почва и горные породы. В огромном большинстве случаев каждый данный вид приурочен к определённому субстрату. Многие лишайники произрастают в таких местообитаниях, где нет никакой другой растительности. К подобного рода местообитаниям надо отнести голые скалы и крайние холодные области.

В арктической тундре обширные пространства покрыты «оленьим лишайником» (*Cladonia rangiferina*), который растёт кустиками от 15 до 30 *см* высоты. Другие лишайники, растущие на ветвях и на коре деревьев, особенно хорошо произрастают при обилии влаги.

Лишайники имеют очень большое значение в качестве пионеров, заселяющих голые горные породы и подготавливающих почву для поселения других растений.

Морфология. По внешнему облику лишайники могут быть разделены на 3 группы: 1) корковые, 2) листоватые, 3) кустистые.

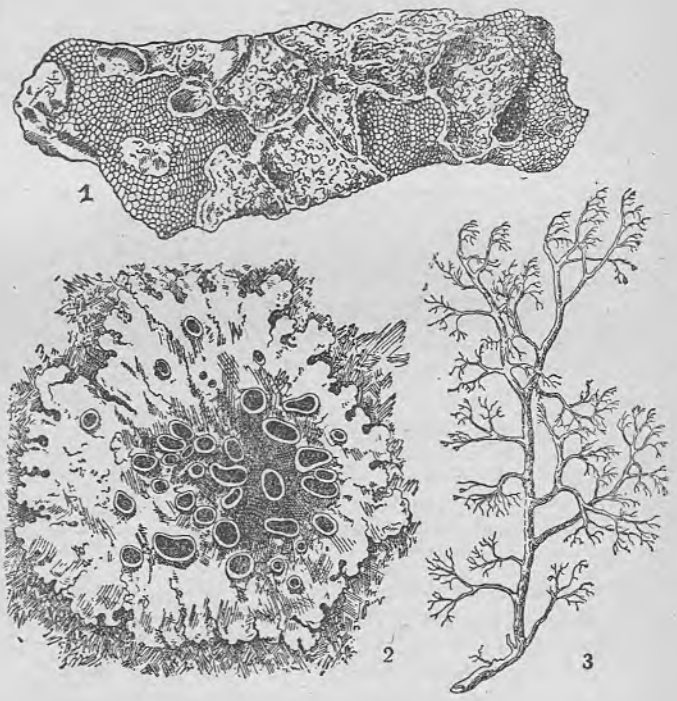


Рис. 261. Лишайники:
1. Корковый (на камне). *2.* Листоватый (*Parmelia*) с апотециями. *3.* Кустистый (*Cladonia*).

Корковые, или накипные, лишайники имеют таллом, плотно (в виде корочки или накипи) прижатый к субстрату (рис. 261, *1*) так, что отделить его от субстрата без повреждений невозможно. Они очень широко распространены в природе. К ним относятся около 80% всех видов лишайников.

Листоватые лишайники прикрепляются к субстрату посредством тонких выростов слоевища или разбросанных по всей нижней поверхности слоевища, или собранных в один пучок (рис. 261, *2*). Нарастая по периферии, лишайник образует лопасти, плотно прикрепляющиеся к субстрату (например, в роде *Parmelia*, рис. 261), или заворачивается краями кверху (например, в родах *Cetraria*, *Ramalina* и др.), осуществляя переход к следую-

щей группе — кустистым лишайникам. Последние прикрепляются к субстрату основанием и сильно разветвляются. Одни из них растут на почве, поднимаясь вертикально вверх в виде стройных кустиков *(Cladonia,* рис. 261, *3*), другие обрастают ветви деревьев, свешиваются с них иногда в виде очень длинных, ветвистых кос м *(Usnea barbata).*

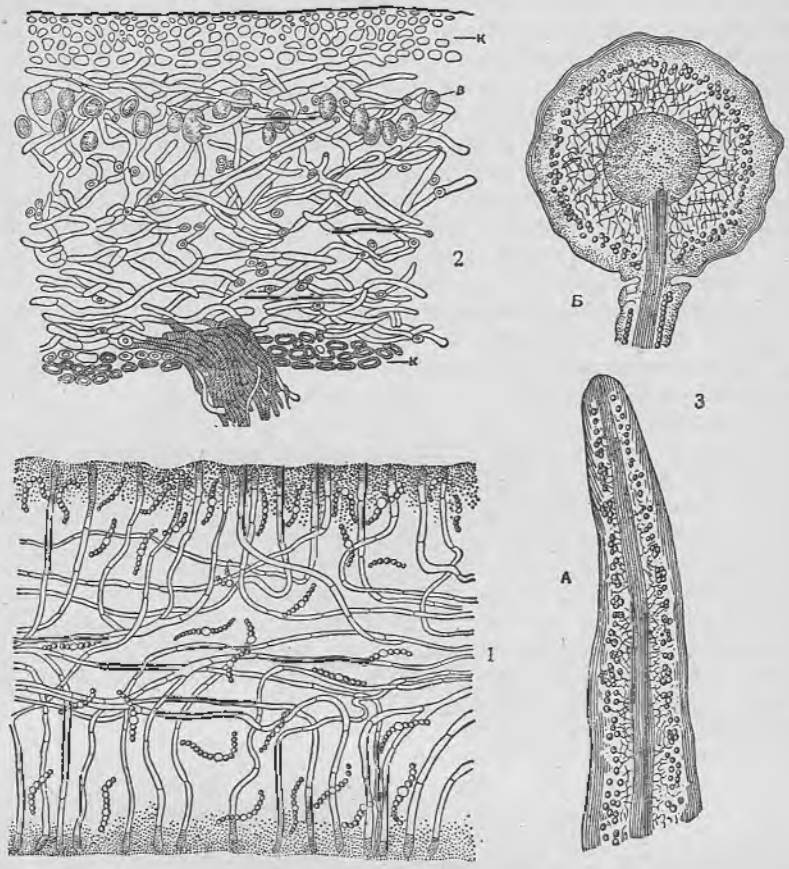


Рис. 262.

1. Гомеомерный лишайник *Collema; 2.* Разрез гетеромерного лишайника: *в* — водоросли, к — верхняя и нижняя кора; *3* — кончик таллома в продольном разрезе (*А*) и в поперечном разрезе (*Б*).

Анатомическое строение. По внутреннему строению лишайники могут быть разделены на 2 группы: гомеомерные и гетеромерные лишайники.

У гомеомерных лишайников, например, *Collema* (рис. 262, *1*) на поперечном разрезе обнаруживаются верхняя и нижняя кора (из одного слоя клеток) и внутренняя часть, заполненная рыхло переплетёнными бесцветными гифами гриба, среди которых без всякого порядка и правильности разбросаны отдельные клеточки или (чаще) небольшие нити синезелёной водоросли *носток (Nostoc).*

Громадное большинство лишайников относится к гетеромерным. Примером их могут служить широко распространённые у нас на коре деревьев лишайники из рода *пармелия* (например, *Parmelia physodes*) (рис. 261, *2*).

На поперечном разрезе мы замечаем верхнюю кору, составленную плотным сплетением гиф гриба. За корой расположен зелёного цвета слой, составленный из тесного скопления водорослей. В отличие от гомео-

мерных лишайников, здесь водоросли образуют компактную группу, носящую название гонидиального слоя[1].

Ниже гонидиального слоя располагается сердцевина, составленная из очень рыхло соединённых грибных гиф. Под сердцевиной расположена нижняя кора, тоже состоящая из плотно сплетённых гиф. От нижней коры отходят выросты, прикрепляющие лишайник к коре деревьев (рис. 262, *2*).

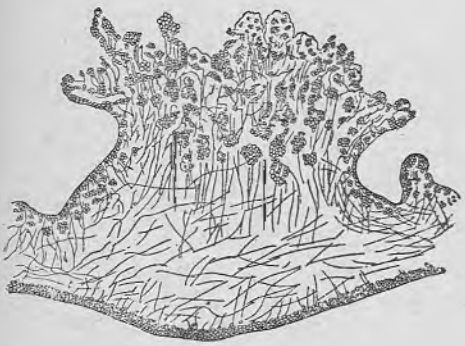


Рис. 263. Разрез таллома с соредиями.

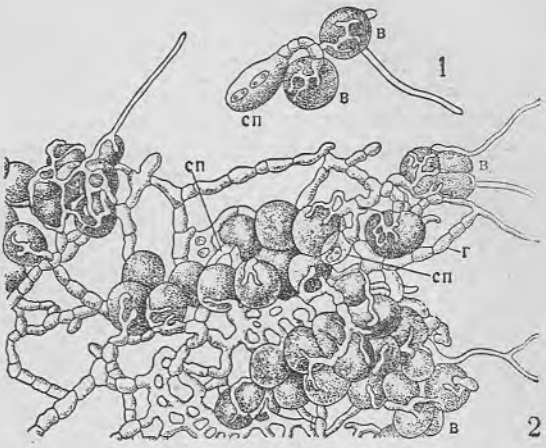


Рис. 264. Развитие таллома лишайника из прорастающих грибных спор и водорослей:

1 — начальная стадия; *2* — более развитая стадия, *сп* — грибная спора, *в* — водоросль, *г* — гифа.

У кустистых лишайников анатомическое строение претерпевает некоторое изменение в связи с цилиндрической формой их тела.

На поперечном разрезе, например, *Usnea* (рис. 262, *3*), мы замечаем наружное корковое кольцо, за ним следует кольцо водорослей, а дальше расположена сердцевина, составленная рыхлым сплетением гиф, и, наконец, центр кустика занят плотным тяжем толстостенных грибных гиф, придающим большую прочность длинному слоевищу. У других лишайников такого тяжа не имеется, и тогда центр кустика занят сердцевиной.

Корковые лишайники построены большей частью по гетеромерному типу, но нижний коровой слой здесь отсутствует, и таллом срастается с субстратом (или даже проникает в него) своей сердцевиной.

Вегетативное размножение. При росте краёв лишайника часто имеет место отмирание и разрушение более старых участков, в результате чего особь распадается на ряд самостоятельных растений.

Наиболее обычным способом размножения следует считать развитие очень мелких почкоподобных выростов (соредий) на верхней поверхности слоевища. Соредия состоит из одной или нескольких клеток водоросли, окружённых небольшим числом гиф (рис. 263). Гифа из слоя водорослей начинает ветвиться, её веточка охватывает одну, две или несколько клеток водоросли, и сформированная таким образом соредия выталкивается наружу.

Если соредия падает на подходящий субстрат и находит условия, благоприятные для её роста, она непосредственно начинает развиваться в слоевище.

Соредии являются особыми органами размножения лишайника как единого целостного организма.

---

[1]. Раньше думали, что водоросли в лишайнике составляют их половые клетки, и называли их *гонидиями*. Когда это заблуждение было разъяснено, слой водорослей стали называть *гонидиальным*.

Образование спор. Сумчатый гриб лишайника регулярно производит споры. При прорастании спора образует разветвляющуюся во все стороны гифу. Если гифа приходит в соприкосновение с подходящей водорослью (рис. 264), она образует дополнительные веточки, которые окутывают водоросль. Совместный рост водоросли и гриба в результате приводит к образованию лишайника. Если ни одна из ветвей гифы не встретит водоросли — гифа погибает.

Для очень немногих лишайников неизвестно спороношение их гриба. Громадное большинство их образует плодовые тела — апотеции, перитеции. Иногда они образуют конидии.

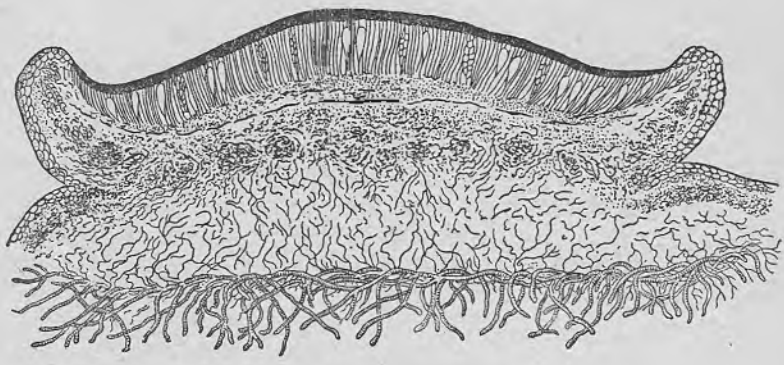


Рис. 265. Разрез апотеция.

Плодовые тела — апотеции или перитеции — окаймлены палисадоподобным слоем п а р а ф и з (рис. 265). Сумки растут вертикально вверх между парафизами, но никогда не возвышаются над ними. Развитие сумок никогда не идёт одновременно; у некоторых лишайников апотеций может продолжать производить сумки в течение нескольких лет. Выбрасывание аскоспор из таких многолетних апотециев идёт беспрерывно и имеет место только во влажную погоду.

Образ жизни лишайников. Поглощение воды у лишайников осуществляется впитыванием капельножидкой влаги из дождей, тумана, росы всей поверхностью их слоевища. Особенно легко впитывают влагу слизистые лишайники благодаря наличию слизи, окружающей синезелёные гонидии. Слизь эта сильно разбухает, поглощая воду. Защитой от испарения является наличие толстостенной коры (см. выше).

Наиболее роскошного развития лишайники достигают в областях с большой влажностью.

Но лишайники могут выносить и длительные периоды засухи. Они в это время так высыхают, что при прикосновении легко разламываются, но, будучи смочены водой, быстро оживают даже в пустынях, где выпадает ничтожное количество осадков. *Лишайниковая манна (Lecanora esculenta)*, встречающаяся на почве в степях и полупустынях нашего юго-востока, а также в Аравии и в Северо-западной Африке, представляет небольшие угловатые или шаровидно-бугорчатые комочки, покрытые со всех сторон корковым слоем и не прикреплённые к субстрату. Ветром она может переноситься на большие расстояния и осаждаться на почве после пылевых бурь значительными массами. Так как при нужде она может употребляться в пищу, то, вероятно, и дала повод к легенде о манне, падающей с неба. В жизни лишайников периоды накопления органических веществ часто перемежаются периодами, когда его совсем не происходит. В конечном итоге годовой прирост органического вещества оказывается ничтожным.

В связи со слабым накоплением органических веществ стоит чрезвычайно медленный рост лишайников; они являются самыми медленно растущими

растениями. Лишайник *ксантория (Xanthoria parietina)* на четырёхлетних ясенях образовывал розетки в 1 *мм* в диаметре; через 6 лет они достигали 3 *см*. Годовой прирост *оленьего лишайника (Cladonia rangiferina)* составляет на севере всего 1—3 *мм*.

Громадное большинство лишайников — светолюбивые растения. Лишайники чрезвычайно чувствительны к чистоте воздуха, они не выносят малейших примесей сернистых газов. Поэтому лишайники отсутствуют в крупных промышленных городах. По наличию или отсутствию лишайников можно судить о чистоте воздуха.

Являясь крайне нетребовательными в отношении питания, лишайники встречаются на субстратах, которые не могут быть заселены другими растениями. Так, они встречаются на скалах, камнях, стволах деревьев. Накапливая некоторое количество гумуса, лишайники готовят почву для поселения других растений. Будучи чрезвычайно стойкими в отношении увлажнения и холода, лишайники широко распространены в крайних условиях существования — в полярных тундрах, в пустынях.

Наиболее мощного развития лишайники достигают во влажных областях умеренной и холодной зоны — в тундре и на севере лесной зоны. Здесь они являются главными компонентами растительности, занимая громадные площади. Велика роль их и на почве в сосновых лесах, среди которых выделяется даже особый тип боров — л и ш а й н и к о в ы е.

Практическое значение лишайников довольно велико. На севере виды оленьего лишайника — кустистые виды *Cladonia* (*C. rangiferina*, *C. silvatica*, *C. alpestris*), виды родов *Cetraria*, *Bryopogon* и др. являются основным источником пищи для оленей зимой, когда они добывают его из-под снега; могут идти в пищу и другим домашним животным. Некоторые лишайники (виды рода *Roccella*) употребляются для получения красок (о р с е й л ь) и л а к м у с а.

Cetraria cucullata, растущая в тундре, является ценным витаминоносным растением (содержит витамин С).

В период Великой Отечественной войны А. Л. К у р с а н о в ы м и Н. Н. Д ь я ч к о в ы м разработан был промышленный способ добычи из лишайников (виды *кладоний*, *цетрарий* и др.) глюкозной патоки и кристаллической глюкозы (до 80% от сухого веса лишайников).

Среди лишайников имеется один ядовитый *(Letharia vulpina)*, который на севере используется для отравы волков.

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

Высшие растения, в отличие от низших, характеризуются рядом признаков более высокой организации.

Прежде всего это растения, вышедшие на сушу, утерявшие связь с первичной, водной средой. Новая обстановка, периодическая увлажнённость среды обитания, нередко продолжительные засушливые периоды привели к выработке у высших растений ряда специфических черт, отличающих их от низших растений.

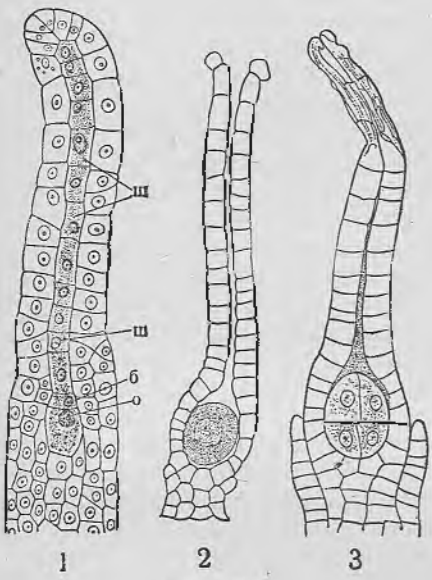


Рис. 266.

1. Молодой, невскрывшийся архегоний; в брюшке: *о* — яйцеклетка, *б* — брюшная канальцевая клетка; в шейке: *ш* — шейковые канальцевые клетки, их окружают стерильные (бесполые) клетки. *2*. Зрелый, вскрывшийся архегоний. Канальцевые клетки расплылись. *3*. Оплодотворённый архегоний. Шейка завядает, яйцеклетка разделилась.

Высшие растения имеют сложно построенные органы. Тело их расчленено на стебель и листья. Громадное большинство высших растений имеет корень.

Половые органы высших растений многоклеточны (антеридии и архегонии). У низших растений половые органы всегда одноклеточные (оогонии).

Архегоний представляет собой многоклеточное тельце, состоящее из нижней, расширенной части — брюшка — и верхней, суженной — шейки (рис. 266).

В брюшке архегония, стенка которого составлена бесплодными клетками, находится яйцеклетка — женская гамета. Над яйцеклеткой расположена брюшная канальцевая клетка (рис. 266, *1,б*). Стенка шейки также образована бесплодными клетками, а внутри, вдоль шейки расположены шейковые канальцевые клетки (рис. 266, *ш*).

К моменту созревания яйцеклетки канальцевые клетки (как шейковые, так и брюшная) ослизняются и архегоний на верхушке вскрывается. От верхушки шейки к яйцеклетке ведёт канал, заполненный слизью, образовавшейся из расплывшихся канальцевых клеток. По этой слизи сперматозоид проникает в брюшко архегония, где и сливается с яйцеклеткой, производя оплодотворение (рис. 266, *3*).

Архегоний встречается у всех высших растений, за исключением последней группы их — покрытосеменных растений, а также некоторых голосеменных растений (*Gnetum* из порядка хвойниковых). В эволюционном развитии высших растений можно проследить постепенное упрощение архегония и, наконец, почти полную его утрату.

Низшие растения, как группа более древних организмов, чрезвычайно многообразны и, как мы видели, представлены в настоящее время большим числом типов, мало или почти не связанных друг с другом. Среди низших растений выделяют 9 или даже 10 типов, в своём происхождении упирающихся в ряды простейших организмов.

Высшие растения, как более молодая группа растений, вышли на сушу позднее, когда уже в первичной среде — в воде — растения достигли довольно сложного устройства. Оказавшись в совершенно новой среде обитания, растения распались на ряд групп, претерпев сложные изменения в строении своего тела, и обрели резко различный облик в своих представителях, приспособившихся к различным условиям существования на суше. Одни из них оказались способными завоевать сухие пустыни, холодные арктические пространства, другие достигли гигантских размеров, третьи превратились в пигмеев растительного мира, в несколько сантиметров высотой, четвёртые вторично упростились, перейдя снова к жизни в первичной, водной среде, и т. д.

Однако несмотря на громадное разнообразие внешнего вида и внутреннего строения, все высшие растения сохраняют известное единство строения.

Высшие растения разделяют всего лишь на два типа: 1-й тип — *архегониальные растения* — *Archegoniatae*, 2-й тип — *пестичные растения* — *Gynoeciatae*.

Последний тип, в сущности говоря, является дальнейшим этапом развития первого. Пестичные растения могут быть выведены из архегониальных растений.

1-й тип — *Archegoniatae* — архегониальные растения, как показывает название, характеризуется наличием у его представителей архегония.

2-й тип — *Gynoeciatae* — пестичные растения, характеризуется наличием особого органа — пестика, или плодника, полого внутри, замкнутого вместилища, образованного срастающимися плодолистиками.

Семяпочки (макроспорангии), таким образом, у них оказываются скрытыми внутри пестика, защищены от воздействия внешних условий, поэтому эти растения называют также *Angiospermae (покрытосеменными)*. Только пестичные растения обладают настоящим цветком, почему их также называют *Anthophyta — цветковыми растениями*.

ТИП АРХЕГОНИАЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ (ARCHEGONIATAE)

Подтип архегониальные растения с преобладанием полового поколения

КЛАСС МОХООБРАЗНЫЕ (BRYOPHYTA)

Сюда относятся наиболее просто устроенные высшие растения, связанные в своей жизни с достаточным, часто избыточным увлажнением.

Менее организованные представители класса не имеют расчленения на стебель и листья, и тело их представляет собой таллом или слоевище. Более организованные являются настоящими листостебельными растениями. Однако корни у всех мохообраз-

ных отсутствуют. Всасывание воды и прикрепление к субстрату осуществляется ризоидами — выростами эпидермиса.

Проводящая система в виде сосудистых пучков отсутствует, и только у наиболее высокоорганизованных форм (семейство *Polytrichaceae* среди лиственных мхов) наблюдается образование проводящих элементов, сходных с трахеидами и ситовидными трубками, собранных в образования, напоминающие пучковое строение сосудистых растений.

Наиболее характерным признаком мохообразных является преобладание в цикле развития гаметофита — полового поколения — и слабое развитие бесполого поколения — спорофита.

Спорофит, называемый у мохообразных спорогонием, имеет слабое развитие. Он состоит из коробочки со спорами и ножки, нижняя часть которой утолщена (гаустория). Спорогоний внедряется в тело гаметофита и для своего развития получает от него необходимые вещества.

Из споры у мохообразных развивается протонема (первичная нить) — нитчатое или пластинчатое образование, напоминающее водоросли. По внешнему виду протонема резко отличается от взрослого растения. Протонема даёт начало растению или непосредственно, или образует почки, развивающиеся затем во взрослое растение.

Bryophyta — обширный класс растений, включающий свыше 16000 видов. Он подразделяется на два подкласса: 1-й подкласс — *Hepaticae — печёночные мхи, печёночники,* и 2-й подкласс — *Musci — лиственные мхи.*

ПОДКЛАСС ПЕЧЁНОЧНЫЕ МХИ, ПЕЧЁНОЧНИКИ (HEPATICAE)

Представители этого подкласса характеризуются дорзовентральным строением тела. У них всегда спинная сторона устроена иначе, чем брюшная. Наряду с типичными для подкласса талломными формами имеются листостебельные формы, которые, однако, и при расчленении тела на стебель и листья сохраняют дорзовентральное строение.

В коробочке спорофита, кроме спор, обычно развиваются пружинки (элатеры), имеющие важное значение при рассеивании спор.

Протонема у печёночников слабо развита и представлена большей частью короткой нитью или пластинкой.

Подкласс *печёночников* разделяется на три порядка — порядок *Marchantiales — маршанциевых,* порядок *Jungermanniales — юнгерманниевых,* и порядок *Anthocerotales — антоцеротовых.* Из них мы рассмотрим только первый.

ПОРЯДОК МАРШАНЦИЕВЫХ (MARCHANTIALES)

Представителем порядка может служить *маршанция — Marchantia polymorpha* — один из наиболее распространённых в нашей флоре печёночников.

Маршанция встречается у нас по болотам, на горелых местах, на месте костров и представляет собой таллом, распластанный на почве, имеющий вид дихотомически разветвляющейся зелёной пластинки (рис. 267). Верхняя поверхность имеет как бы сетчатую структуру и разбита на мелкие ромбические или многоугольные участки с тёмными точками в каждом из них. От буро окрашенной нижней стороны таллома отходят пучки волосков, образующих войлочное сплетение. Это ризоиды, заменяющие у маршанции корни.

Анатомическое строение таллома маршанции довольно сложно. На поперечном разрезе таллома выявляются следующие элементы внутреннего строения (рис. 268, *А*, *Б*).

Верхний эпидермис, покрывающий таллом на всём его протяжении, местами прерывается отверстиями, ограниченными своеобразными рядами клеток, образующих бочонкообразные тельца — устьица.

Под эпидермисом расположены так называемые воздушные камеры — полости, отграниченные друг от друга широкими бесцветными клетками, расположенными в 1 или 2 этажа. Со дна таких воздушных камер подымаются зелёные нити, составленные округлыми клетками, содержащими хлорофилловые зёрна (ассимиляторы).

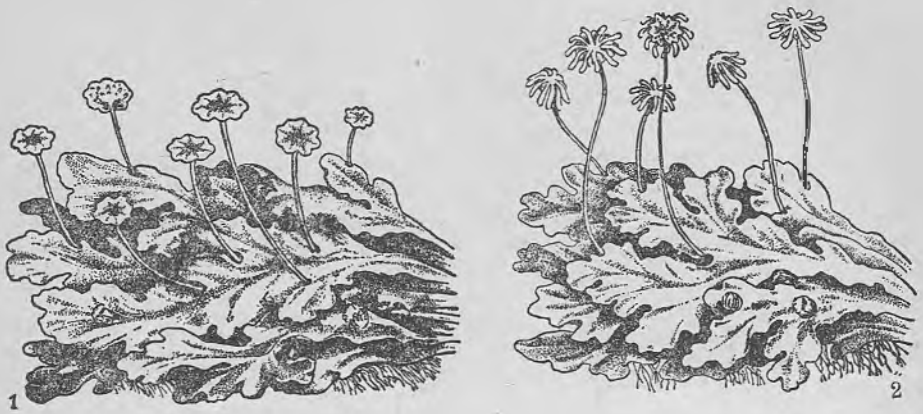


Рис. 267. Маршанция (*Marchantia polymorpha*):
1. Таллом с мужскими подставками. *2*. Таллом с женскими подставками.

В каждой воздушной камере, в центральной её части, находится устьице. Устьице у маршанций не имеет замыкающих клеток и представлено рядом расположенных друг над другом клеток.

Ткань таллома под воздушными камерами составлена паренхимными бесцветными клетками. Они нередко заполнены крахмалом. Местами встречаются клетки, в которых заключены так называемые маслянистые тельца, содержащие масла. Изредка попадаются слизевые ходы — полости, образовавшиеся от разрушения соседних клеток и заполненные слизью.

Нижний эпидермис не резко отграничен от паренхимной ткани таллома. От нижнего эпидермиса в качестве его выростов отходят простые и язычковые ризоиды.

Размножается маршанция вегетативным и половым способом.

Вегетативное размножение осуществляется образованием выводковых почек, развивающихся в выводковых корзиночках. Выводковые корзиночки возникают на верхней стороне таллома (рис. 269).

Выводковая почка в готовом виде представляет собой овальную пластинку с выемками на противоположных концах. Здесь помещается точка роста. От пластинки отходят ризоиды. На разрезе через корзиночку можно всегда видеть большое количество почек, находящихся на разных стадиях развития (рис. 269, *2*).

Во время дождя выводковые почки вымываются водой и, попав на землю, нарастают в противоположных направлениях (соответственно точкам роста) и постепенно формируют новый таллом маршанции.

Половое размножение. Маршанция — растение двудомное. На одних экземплярах к лету возникают своеобразные выросты в виде многолопастного диска, сидящего на ножке. Это будут мужские подставки. На вертикальном разрезе через диск такой подставки заметны полости, расширяющиеся внутрь талломной ткани (рис. 270, *1*, *2*). В каждой полости находится один антеридий. Антеридий — овальное тельце с однослойной стенкой. Содержимое его состоит из мелких клеток, каждая из которых

дает начало двум сперматозоидам. Сперматозоид — спирально изогнутое тельце с двумя жгутиками. По созревании антеридии вскрываются наверху щелью, сперматозоиды во время дождя через канал полости выходят наружу и, активно двигаясь в воде, подплывают к архегонию.

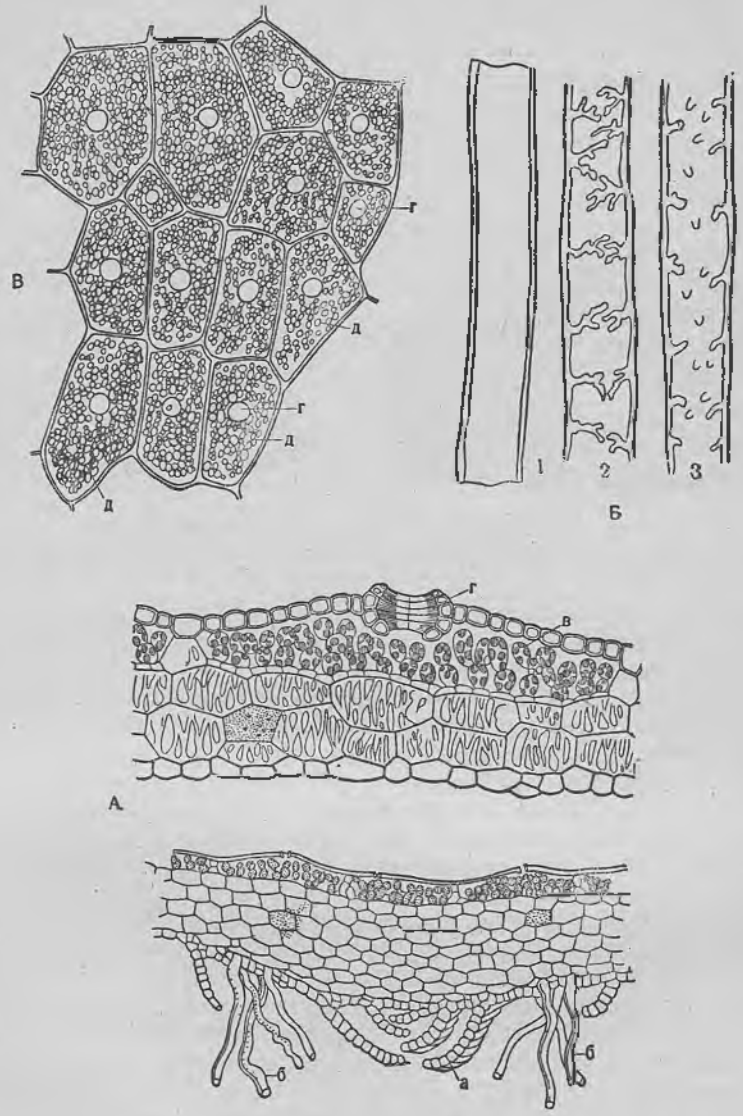


Рис. 268.

А. Маршанция. Поперечный разрез — внизу при малом, вверху при большом увеличении: *а* — амфигастрии, *б* — ризоиды, *в* — ассимиляторы. *г* — устьица. *Б.* Ризоиды *Marchantia*: *1* — простой, *2—3* — язычковые. *В.* Поверхностный срез: *д* — воздушные камеры. *г* — устьица.

Другие экземпляры маршанции образуют выросты, имеющие ножку, увенчанную многолучевой звездой. Это женские подставки. На вертикальном разрезе через такую звезду мы заметим группы архегониев, сидящих между лучами (рис. 271). Архегонии типичной формы обращены шейками вниз.

Ко времени созревания архегония шейка на вершине вскрывается и сперматозоид проникает внутрь архегония, достигает яйцеклетки и сливается с ней, производя оплодотворение.

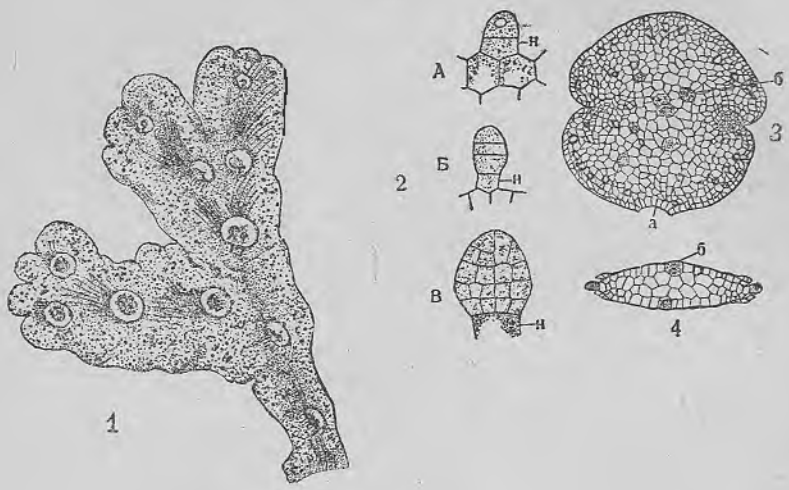


Рис. 269.

1. Таллом марпанции с выводковыми корзинками. *2.* Выводковая почка и её развитие: *А—В* -последовательные стадии развития выводковой почки. *3.* Выводковая почка в плане. *4.* Она же в разрезе: *н* — ножка, *а* — место опадения почки, *б* — зачатки ризоидов.

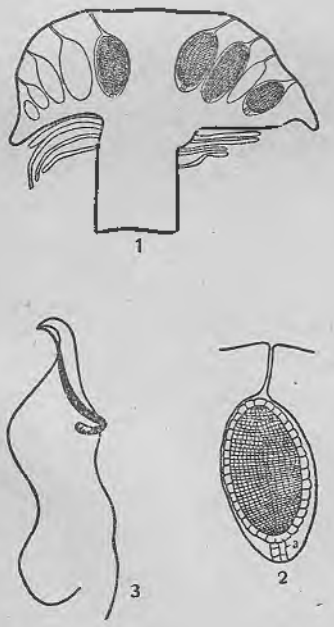


Рис. 270. *Marchantia polymorpha*:

1. Вертикальный разрез через мужскую подставку. В антеридиальных полостях находятся антеридии. *2.* Антеридий в антеридиальной полости (при большом увеличении), *а*—ножка антеридия. *3.* Двужгутиковый сперматозоид.

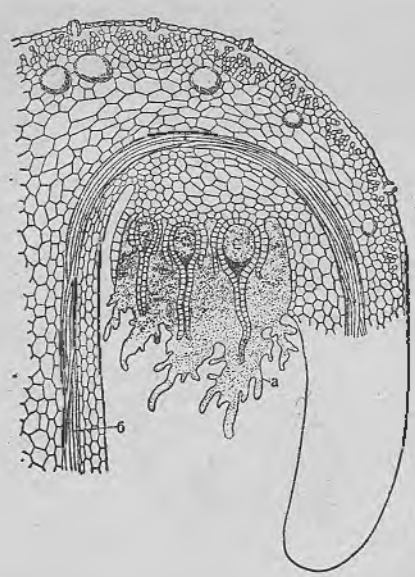


Рис. 271. Вертикальный разрез через женскую подставку:

Группа архегониев, покрытая общим покрывалом — перихецием (*а*), *б* — пучок ризоидов. Вокруг каждого архегония возвышается периант. Слева, у ножки — молодой архегоний. Справа — оплодотворенный. Шейка его увядает.

Развитие спорогония. Оплодотворённая яйцеклетка делится и постепенно формирует спорогоний — бесполое поколение. Сформированный

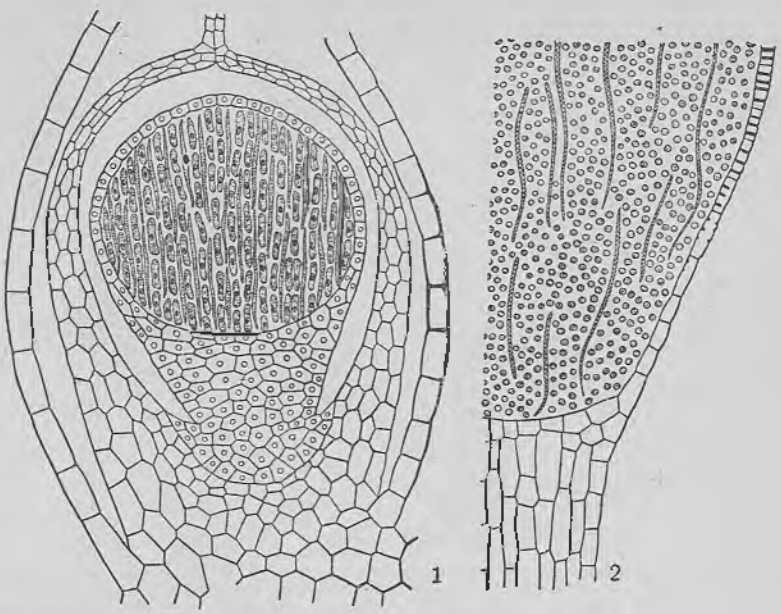


Рис. 272. *Marchantia*:
1. Молодой спорогоний, состоящий из коробочки, короткой ножки и гаустории (несколько расширенная нижняя часть ножки, внедряющаяся в таллом). *2*. Часть более старого спорогония. Видны споры и пружинки (элатеры).

спорогоний состоит из шаровидной коробочки, короткой ножки и расширенного нижнего её отрезка — гаустории (рис. 272). Гаустория внедряется в ткань подставки и воспринимает из клеток подставки питательные вещества, необходимые для развития спорогония.

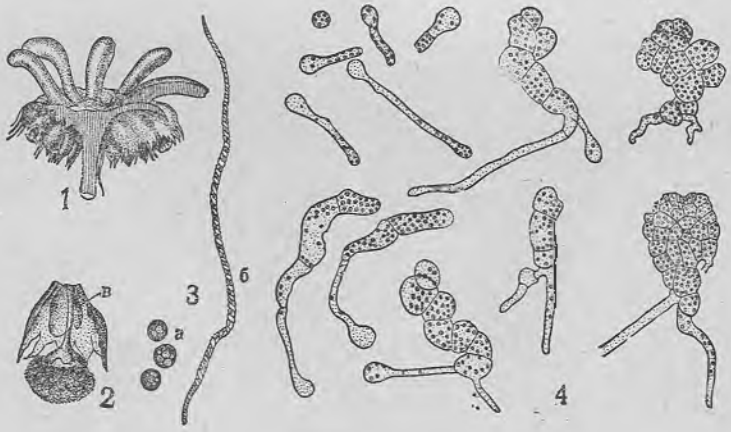


Рис. 273. *Marchantia polymorpha*:
1 — зрелая подставка; *2* — ножка спорогония удлинилась, коробочка вскрылась, высыпаются споры и пружинки; *в* — калиптра; *3* — споры (*а*) и пружинки (*б*); *4* — прорастание спор и молодые талломы.

В коробочке формируются клетки археспория, которые становятся материнскими клетками спор. Часть материнских клеток спор приступает к делению. Первое деление их редукцион-

ное. Образовавшиеся две клетки делятся обычным кариокинетическим делением ещё раз и образуют таким образом четыре клетки (тетраду) спор.

Другие материнские клетки вытягиваются, и оболочка их благодаря неравномерному утолщению получает вид спирально завитых нитей. Каждая такая клетка превращается в пружинку (рис. 272, *2*).

Первоначально спорогоний заключён в брюшке архегония. По созревании коробочки ножка её удлиняется. Коробочка, упираясь в стенку архегония, разрывает её на верхушке и выносится за пределы лучей подставки. Остаток брюшка архегония расположен у основания ножки в виде оторочки (рис. 273, *2в*), называемой колпачком (калиптра).

Коробочка вскрывается на вершине четырьмя створками, после чего споры высеиваются наружу. Пружинки, скручиваясь в сухую погоду и раскручиваясь в сырую, разрыхляют споровую массу, способствуя равномерному высеиванию спор из коробочки (рис. 273, *2*, *3*).

Спора, попав на почву, прорастает в короткую нить (протонему), клетки которой вскоре начинают делиться в разных направлениях, формируя пластиночки, далее развивающиеся в таллом маршанции (рис. 273, *4*).

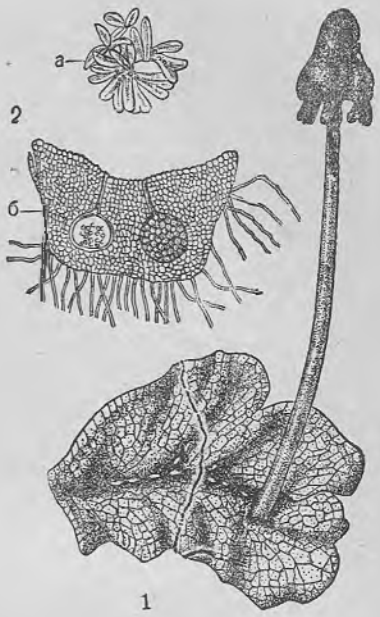


Рис. 274.
1. Fegatella conica. 2. Riccia: *а*—общий вид, *б* — разрез таллома.

У маршанции имеется, таким образом, смена поколений. Половое поколение гаметофит сменяется бесполым поколением (спорофитом), спорофит — гаметофитом. В цикле развития преобладает гаметофит — растение маршанции, развивающее мужские или женские половые органы — антеридии и архегонии.

Кроме маршанции, в нашей флоре встречается *фегателла* (*Fegatella conica*) (рис. 274, *1*). Она встречается вдоль уреза воды по лесным ручьям. У неё никогда не образуется выводковых корзиночек.

В воде и на сырых берегах водоёмов изредка встречается *рикчия* (*Riccia*), имеющая вид плоского, дихотомически ветвящегося слоевища (рис. 274, *2*).

ПОДКЛАСС ЛИСТВЕННЫЕ МХИ (MUSCI)

Тело лиственных мхов всегда расчленено на стебель и листья. В коробочке лиственных мхов развиваются только споры, пружинок не образуется. Протонема обильно развита и имеет вид длинной, разветвляющейся нити. В коробочке развивается перистом — особый аппарат, способствующий рассеиванию спор.

Лиственные мхи делят на порядки: 1) *Bryales — зелёные или бурые мхи*, 2) *Sphagnales — сфагновые* или *торфяные мхи*, 3) *Andreales — андреевые мхи*. Последний представлен формами, встречающимися в горных странах, и нами не рассматривается.

ПОРЯДОК ЗЕЛЁНЫХ МХОВ (BRYALES)

Представителем их может служить *кукушкин лён — Polytrichum*, встречающийся у нас в нескольких видах. Особенно широко распространён *Polytrichum commune*, образующий сплошной ковёр на почве в сырых лесах

и на некоторых болотах (рис. 275, *1*). Строение и размножение кукушкина льна описано на стр. 169.

Зелёные мхи — обширная группа растений. Различные роды их, иногда с многочисленными видами, составляют напочвенный покров в наших

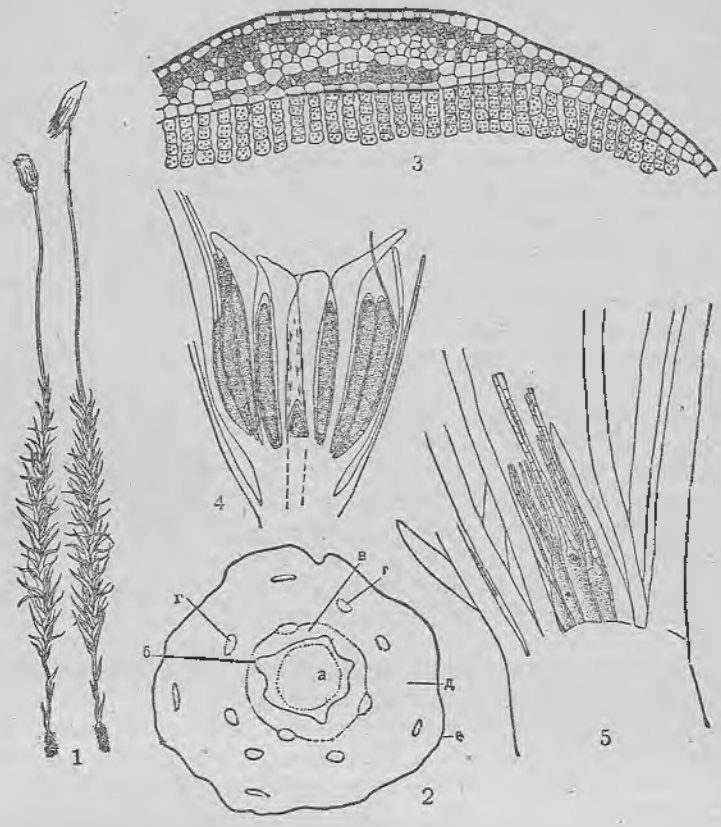


Рис. 275. Кукушкин лен (*Polytrichum commune*):

1. Общий вид стебелька со спорогонием. *2*. Схема поперечного разреза стебля: *а* — «ксилема», *б* — крахмальное влагалище, *в* — флоэма, *г* — листовые следы, *д* — кора, *е* — эпидермис. *3*. Поперечный разрез листа. *4*. Собрание антеридиев в продольном разрезе. *5*. Женский «цветок» с архегониями в продольном разрезе.

хвойных лесах. Особенно широко они распространены на болотах (различные виды рода гипнум *(Hypnum)*, дрепанокладус *(Drepanocladus)* и др.), где образуют сплошной ковёр и дают по отмирании слои торфа.

ПОРЯДОК СФАГНОВЫХ, ТОРФЯНЫХ МХОВ (SPHAGNALES)

Представлен единственным родом *Sphagnum* — *сфагнум*, насчитывающим свыше 350 видов. Наиболее широко сфагновые мхи распространены в северном полушарии — на болотах, в заболоченных лесах и т. д.

Вычлененный из дернины стебель *Sphagnum* не имеет ризоидов. От стебля отходят ветви трёх родов. В верхней части стебля мелкие почковидные ветви собраны в тесную верхушечную головку. Несколько ниже расположены более удлинённые ветви, отстоящие горизонтально, и, наконец, тонкие длинные ветви с редко расположенными листьями свешиваются вдоль стебля, плотно к нему прилегая (рис. 276, *1*).

Анатомическое строение стебля очень простое. Центральная часть стебля занята сердцевиной, составленной паренхимными клетками. Сердце-

вину окружают несколько слоёв клеток с утолщёнными стенками, окрашенными в бурый или красный цвет — древесинный цилиндр. Снаружи стебель покрыт многослойным эпидермисом с очень широкими клетками, пустыми, в оболочках содержащими крупные отверстия — поры (рис. 277, *1*).

Листья у сфагнума состоят из одного слоя клеток. Средней жилки нет. Лист составлен двумя родами клеток (рис. 276, *4*). Одни из них живые, узкие, червеобразные, зелёные и содержат хлорофилловые зёрна (хлорофиллоносные клетки). Они зажаты между широкими, бесцветными мёртвыми клетками, заполненными водой (водоносные клетки). Стенки водоносных клеток имеют спиральные утолщения и продырявлены отверстиями (порами).

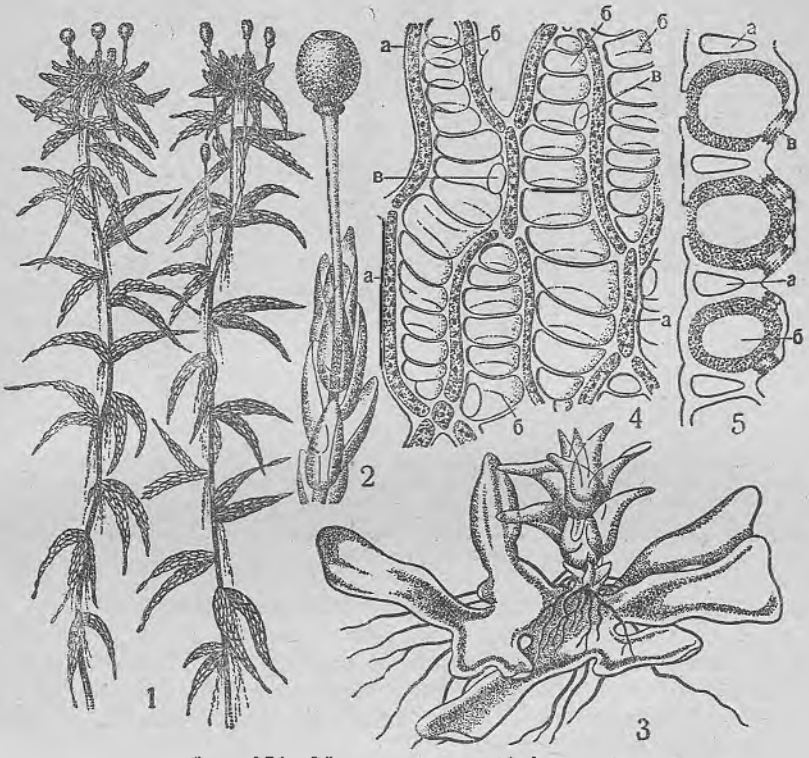


Рис. 276. Сфагновые мхи (*Sphagnum*):

1 — *Sph. cymbifolium*; *2* — его спорогоний; *3* — протонема; *4* — часть листа при большом увеличении; *а* — хлорофилловые клетки, *б* — водоносные клетки, *в* — поры; *5* — часть листа в поперечном разрезе.

На долю водоносных клеток падает $^2/_3$ поверхности листа. Такое анатомическое строение обеспечивает сфагнуму быстрое впитывание и накопление влаги. Установлено, что отдельные виды сфагнума могут впитывать воды в 37,5 раза больше своего веса.

Размножение сфагнума. Антеридии расположены на оси верхушечных веток, листочки которых окрашены в буроватый цвет (рис. 277, *2*). На других веточках развиваются архегонии (рис. 277, *5*), имеющие типичное строение.

После оплодотворения, осуществляющегося весной, когда сфагновая дернина пропитана водой, развивается спорогоний.

Спорогоний сфагнума имеет своеобразное строение. Он состоит из шаровидной коробочки с крышечкой и короткой широкой ножки. Ко времени созревания спорогония ножка стебля удлиняется и выносит коро-

бочку над покровными листьями, образуя как бы ножку коробочки (л о ж н а я н о ж к а) (рис. 277, *б*, *лн*). В коробочке имеется широкая колонка (светлые крупные клетки) и куполообразный спорангий — мешок со спорами (рис. 277, *б*, *сп*). По созревании спор стенка спорангия разрушается, разрушается и колонка. Споры заполняют полость коробочки. Крышечка сбрасывается, и споры высеиваются наружу. П е р и с т о м а у с ф а г н о в ы х м х о в н е т.

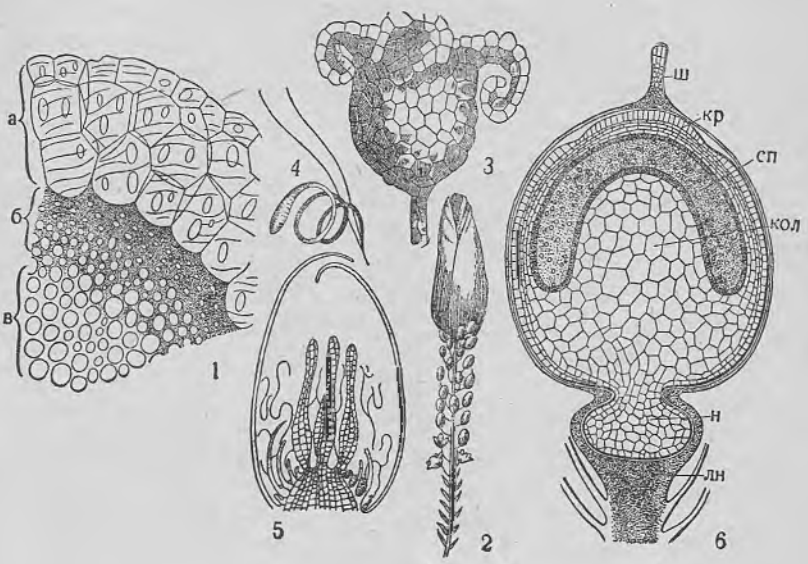


Рис. 277.

1. Часть поперечного разреза стебля *Sph. cymbifolium*: *а* — многослойный эпидермис, *б*—древесинный цилиндр, *в*—сердцевина. *2*. Веточка с антеридиями. *3*. Антеридий (вскрывшийся). *4*. Двужгутиковый сперматозоид. *5*. Группа архегониев. *6*. Спорогоний: *ш* — остаток шейки, *кр* — крышечка, *сп* — спорангий, *кол* — колонка, *н* — ножка спорогония, *лн* — ложная ножка (верхушка стебля).

Спора, попав на почву, прорастает и даёт короткую п л а с т и н ч а т у ю п р о т о н е м у. На ней образуются р и з о и д ы (отсутствующие у взрослого растения), почки, развивающиеся далее в олиственные побеги (276, *3*). Интересно отметить, что первые листочки составлены однородными клетками. Дифференцировка клеток листа на водоносные и хлорофиллоносные начинается лишь позднее.

Взаимоотношения печёночников и мхов. По сравнению с водорослями мхи обнаруживают более сложное строение. Особенно важно отметить у мхов: а) наличие архегониев и антеридиев — многоклетных половых органов; б) образование специальных спор для рассеивания в наземной среде.

Печёночные мхи являются более примитивными по сравнению с лиственными мхами. Лиственные мхи обнаруживают более высокую организацию, но сфагновые мхи, например, обнаруживают тесные взаимоотношения с печёночниками, именно с юнгерманниевыми (пластинчатая протонема, однослойные листья, устройство антеридиев, развитие спорогония и т. д.). С другой стороны, по общему строению радиальной симметрии сфагны сближаются с лиственными мхами.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ МОХООБРАЗНЫХ В ПРИРОДЕ

Мохообразные в своей жизни тесно связаны с достаточным увлажнением и встречаются по сырым местам, на болотах, в лесах, в тундрах. В пустынях мхи почти нацело отсутствуют: точно так же мхи отсутствуют в солёной морской воде. Там же, где они встречают благоприятные условия, мхи развиваются очень обильно, покрывая огромные площади, как, например, на болотах или

на почве в лесах. Особенно в этом отношении интересны сфагновые (торфяные) мхи. Они образуют сплошной ковёр на болотах и по отмирании, вследствие неполного разложения (недостаток кислорода, образование органических кислот, препятствующих развитию бактерий, осуществляющих разложение) образуют залежи торфа. Торф является весьма важным продуктом народнохозяйственного значения. Он употребляется в качестве топлива. Большая влагоёмкость обеспечила сфагновому торфу широкое применение в сельском хозяйстве в качестве подстилки. В период Великой Отечественной войны сфагнум широко использовался в качестве заменителя ваты. Сфагновые торфы подвергаются сухой перегонке, при которой добываются ценные продукты — краски, смола и т. д.

Зелёные мхи образуют сплошной покров в наших лесах (виды *Polytrichum*, *Hypnum*, *Hylocomium* и др.) и настолько характерны для них, что типология лесов строится с учётом видового состава напочвенных мхов.

В полярных и высокогорных областях наряду с лишайниками зелёные мхи дальше всех других групп растений идут на север и встречаются там, где цветковые растения уже не могут существовать.

Печёночные мхи являются в наших широтах значительно менее распространёнными. Талломные формы, как маршанция или фегателла, изредка образуют довольно значительные скопления на почве.

В наших лесах мхи (как печёночные, так и лиственные) часто встречаются в качестве эпифитов — на стволах деревьев.

Ряд зелёных мхов произрастает в воде (*Fontinalis* и др.).

Некоторые мхи встречаются в сильно сухих местообитаниях. В нашей флоре это будет, например, *Polytrichum piliferum*, встречающийся по сухим сосновым лесам на почве. Его листья заострены в тонкий стекловидный волосок.

В общем можно сказать, что чем влажнее местность, тем более обильно развиты мхи.

Подтип архегониальные растения с преобладанием бесполого поколения

У всех остальных высших растений в цикле развития преобладает б е с п о л о е п о к о л е н и е (с п о р о ф и т). Половое же поколение (гаметофит) имеет кратковременное существование, незначительные размеры.

У менее организованных представителей подтипа гаметофит и спорофит изолированы друг от друга. В дальнейшей эволюции гаметофит через ряд последовательных стадий постепенного упрощения теряет способность к самостоятельному существованию и в конце концов развивается внутри тканей материнского растения — спорофита. Это приводит к образованию семени, возникновение которого обеспечило его обладателям возможность по-настоящему завоевать сушу и распространиться по всей земной поверхности.

Высшие растения с преобладанием спорофита являются господствующими на земле.

Гаметофит, задачей которого является произведение органов размножения — антеридиев и архегониев, при наличии подвижных сперматозоидов требовал для своего нормального развития влажных условий. Только в капельножидкой среде возможно выполнение сперматозоидами свойственной им функции — оплодотворения. В условиях наземного существования прогрессивное развитие гаметофита, таким образом, исключалось. Спорофит же, производящий органы бесполого размножения — спорангии со спорами, менее связан с условиями увлажнения. Таким образом, р а з в и т и е в ы с -

ших растений может быть определено как постепенное их освобождение от воды.

Спорофитная линия развития высших растений представлена рядом классов и может быть разделена на следующие группы, расположенные в порядке их эволюционного развития:

1. Споровые растения, не обладающие семенами или осуществляющие лишь попытку их выработки.

2. Голосеменные растения, выработавшие семя, которое, однако, ещё мало защищено от воздействия внешних условий.

3. Покрытосеменные — наиболее организованные высшие растения, семя которых рядом специальных покровов защищено от вредного влияния внешних неблагоприятных воздействий среды.

Современное подразделение спорофитной линии развития высших растений:

класс *Lycopsida* — плауновые,
класс *Sphenopsida* — клинолистные (хвощевые),
класс *Pteropsida* — папоротниковые,
класс *Psilopsida* — псилофитовые,
класс *Gymnospermae* — голосеменные,
тип *Gynoeciatae* — пестичные (или *Angiospermae* — покрытосеменные).

КЛАСС ПЛАУНОВЫЕ (LYCOPSIDA)

Плауны — это небольших размеров ползучие растения; наиболее крупные из них достигают высоты 70 *см*. Некоторые из древних их родственников, которые жили в каменноугольном периоде, однако, были деревьями, достигавшими высоты 70 *м*. Во многих отношениях плауновые представляют собой самые простые из ныне живущих «папоротникообразных». Самыми важными родами являются род *плаун (Lycopodium)* и *селагинелла (Selaginella)*.

Плаун (Lycopodium). Спорофит плауна состоит из гибкого разветвлённого стебля, который обычно стелется по земле, посылая корни в почву и образуя приподымающиеся вертикальные надземные ветви (рис. 278, *А*). Некоторые из тропических видов плаунов — эпифиты. Стебель покрыт большим количеством маленьких простых листьев, у большинства видов спирально расположенных. Спорофит характеризуется присутствием сосудистой системы из тканей, специально приспособленных для передвижения веществ. Как и у семенных растений, эти ткани бывают двух родов: ксилема и флоэма. Сосудистая система проходит без разрывов через всё тело растения, начинаясь в корнях, и продолжается через стебель и листья.

Анатомическое строение стебля плауна очень примитивно и напоминает строение корня более организованных семенных растений.

На поперечном разрезе стебля можно видеть кору, занимающую бо́льшую часть разреза, и в центре сосудистый пучок, занимающий центральную часть стебля (центральный цилиндр или стель) (рис. 279).

Ксилема в пучке расположена в виде лент, соединяющихся друг с другом. Между лентами ксилемы и окружая её по периферии располагается флоэма. Сердцевины нет. Камбия в пучке нет, вследствие чего не образуется вторичных тканей. Косо вверх от центрального цилиндра отходят пучки сосудистой ткани и, проходя через кору (так называемые листовые следы), вступают в лист, где становятся единственной средней жилкой листа (рис. 279, *д*).

У плауна спорангии расположены всегда на верхней стороне листьев.

Зрелый спорангий имеет почковидную форму и прикреплён к листу короткой ножкой. В спорангии образуется большое количество мелких, жёлтых, по форме округло-тетраэдрических спор. Оболочка спор очень толстая. Стенка спорангия многослойная. Как у всех высших растений, споры у плаунов

возникают тетрадами (группами по 4 клетки) в результате редукционного деления материнских клеток спор.

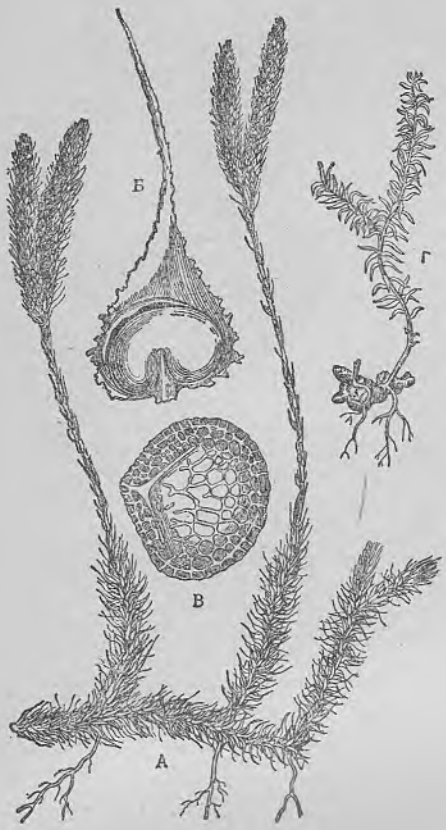


Рис. 278. Плаун (*Lycopodium clavatum*): *А* — общий вид, *Б* — спорофилл, *В* — спора, *Г* — проросток.

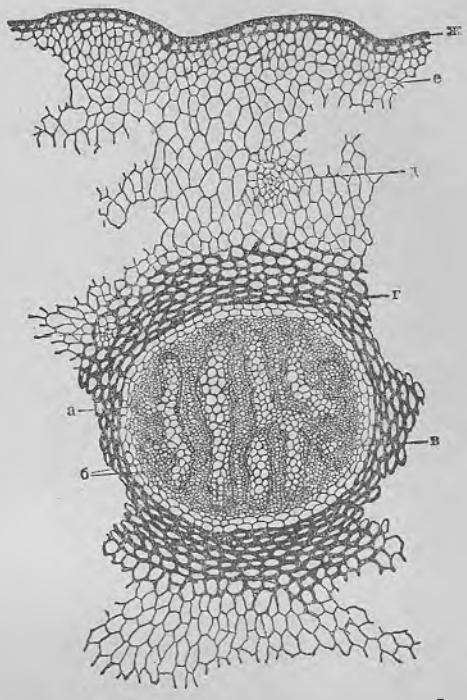


Рис. 279. Поперечный разрез стебля *Lycopodium clavatum*:
а — ксилема, *б* — флоэма, *в* — эндодерма, *г* — механическое кольцо, *д* — листовой след, *е* — кора, *же* — эпидермис.

Лист, на котором возникает спорангий, называется спорофиллом. У одних видов плаунов (например, у *Lycopodium Selago*, рис. 280) всякий лист является спорофиллом, у большинства же видов спорангии несут лишь верхние листья; листья же, находящиеся ниже спорофиллов, остаются бесплодными и ассимилируют, как обычные вегетативные листья.

Спорофиллы обычно значительно мельче, чем бесплодные листья, имеют иную окраску (желтоватую) и собраны в колосок (рис. 280).

После выпадания из спорангия в благоприятных условиях спора прорастает в заросток (гаметофит).

Сформированный заросток представляет собой небольшое клубневидное тело (рис. 281).

Заростки, образующиеся большей частью под землёй, лишены

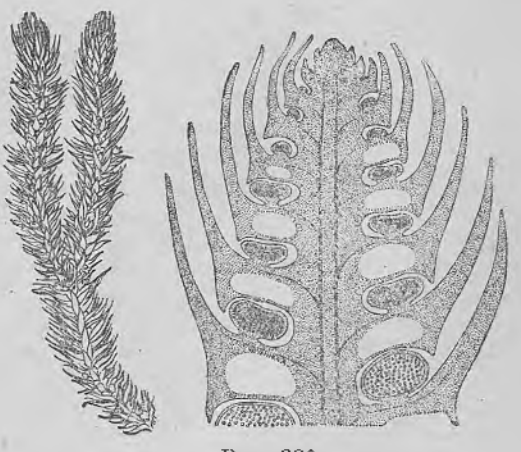


Рис. 280.
Слева — *Lycopodium Selago* — плаун, не образующий колоска. Справа — продольный разрез колоска *Lycopodium cernuum*.

хлорофилла и ведут сапрофитный образ жизни. В этом случае из почвы через ризоиды в ткань заростка врастают гифы гриба, вступающего в симбиоз с заростком (эндотрофная микориза). У некоторых видов плауна заростки развиваются на воздухе и зеленеют, питаясь самостоятельно.

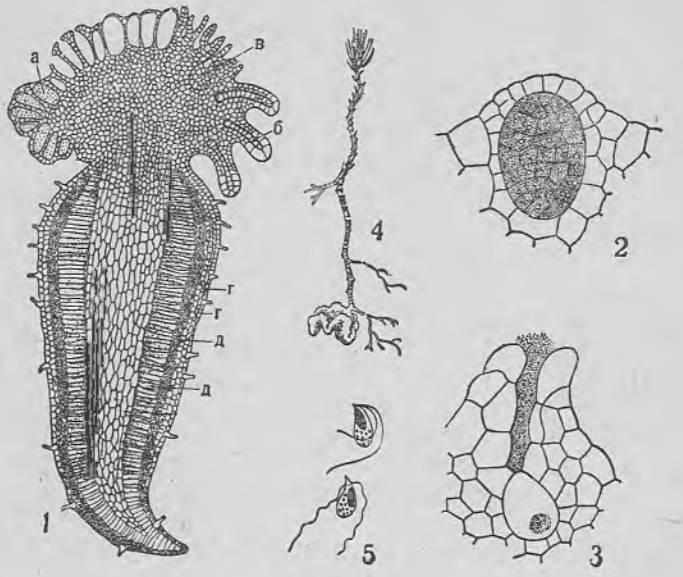


Рис 281.

1. Заростки *Lycopodium annotinum*: *а* — антеридий, *б* — архегоний, *в* — зародыш, *г* — эпидермис, *д* — гифы гриба. *2.* Антеридий *Lycopodium clavatum*. *3.* Архегоний *L. clavatum*. *4.* Молодой проросток, ещё связанный с заростком. *5.* Сперматозоиды.

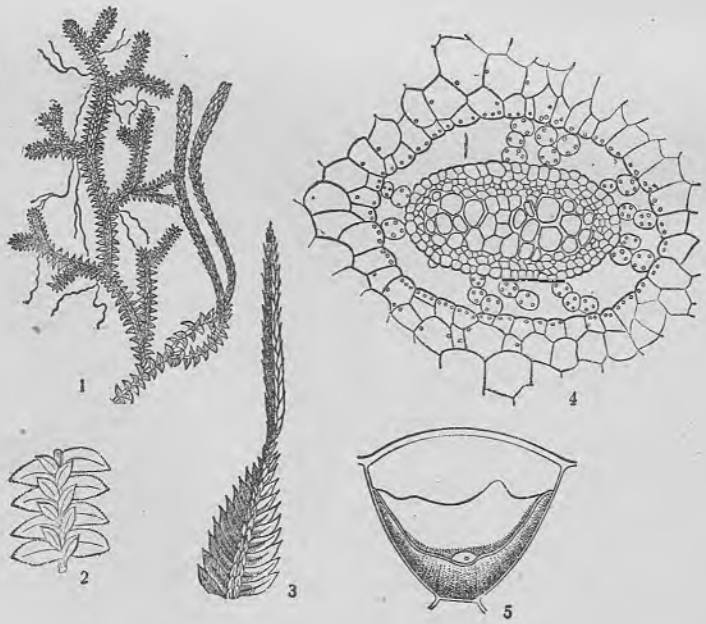


Рис. 282. *Selaginella*.

1 — общий вид; *2* — часть побега; *3* — конец ветви с колосом; *4* — поперечный разрез стебля; *5* — клетка листа с хлоропластом.

На заростке образуются в большом количестве антеридии и архегонии. Они напоминают половые органы мохообразных. Сперматозоиды плаунов имеют два жгутика.

Оплодотворённая яйцеклетка развивается в зародыш. С образованием корня и олиственного стебля молодое растеньице становится самостоятельным, после чего заросток отмирает. Интересно отметить продолжительность развития плауна от споры до образования способного к самостоятельному существованию зародыша — от 2 до 15 лет.

Плауны, произрастающие у нас в хвойных сыроватых лесах (*Lycopodium clavatum*, *L. inundatum*, *L. complanatum* и др.), имеют большое практическое значение. Зелёные, ползучие стебли их собираются для изготовления гирлянд, служащих для украшения зданий. Особенное значение имеют споры плаунов. Они собираются в огромном количестве и используются в аптеках для пересыпки пилюль, в качестве детской присыпки. Громадное значение имеют они (благодаря содержанию в них масла) в металлургии, где используются при литье металлических деталей. Формы для литья обсыпаются порошком из спор, и металлические детали легко отстают от стенок. До сих пор не найдено достаточно эффективного их заменителя.

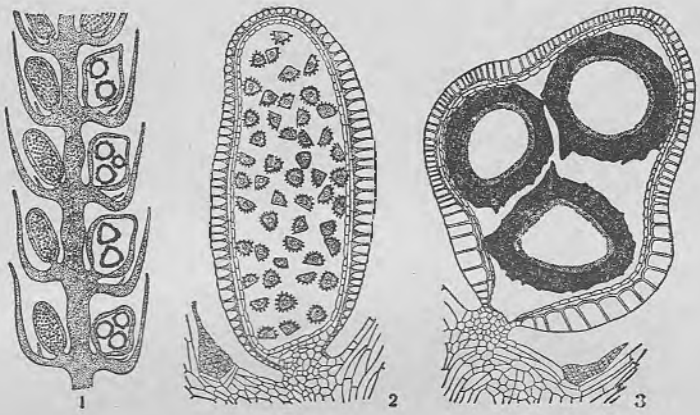


Рис. 283.

1. Продольный разрез колоска *Selaginella*: вдоль колоска проходит ось, слева — микроспорангии, справа — макроспорангии, под спорангиями — вырост листа — язычок (*ligula*). *2*. Макроспорангий с большим количеством микроспор. *3*. Макроспорангий с 4 макроспорами, из них видно 3, четвёртая не попала в поле зрения при разрезе.

Селагинелла — Selaginella. Взрослое растение (спорофит) селагинеллы по внешнему облику очень сходно с плауном. У некоторых видов стебель прямой и несёт спирально расположенные листья одинакового размера. У большинства же видов стебли лежачие, стелющиеся, с листьями, расположенными в два ряда. Верхние листья маленькие, а нижние более крупные. В результате растение имеет как бы дорзовентральное строение (рис. 282, *1*). Мелкие верхние листья не затеняют нижние, и последние, таким образом, нормально функционируют. В клетках листа *Selaginella* имеются, как у водорослей, хроматофоры (рис. 282, *5*). К почве селагинелла прикрепляется тонкими корнями, которые возникают, однако, не прямо на стебле, а образуются на особых органах — ризофорах (корреносцах) (рис. 282, *1*). Ризофоры отходят от стебля, возникая экзогенно, как стебли. Корни, отходящие от ризофор, возникают всегда эндогенно, как это свойственно корню.

Большинство видов селагинеллы имеет то же устройство сосудистой системы, что и плаун. Здесь также имеются концентрические, замкнутые сосудистые пучки. В центре их располагается ксилема, окружённая флоэмой. Далее следует перицикл. Такие пучки обычно помещаются в воздушной полости, занимающей центральную часть стебля. Наружные от полости слои клеток (иногда их очень много) являются корой. Пучок

как бы висит в воздушной полости, поддерживаемый нитями, состоящими из одного слоя зелёных клеток (рис. 282, *4*).

Большое отличие селагинеллы от плаунов заключается в появлении у неё р а з н о с п о р о в о с т и.

Lycopodium относят к так называемым р а в н о с п о р о в ы м плаунам, так как споры у него одинаковых размеров и при прорастании они образуют обоеполые заростки, развивающие как антеридии, так и архегонии.

У селагинеллы споры двух родов. В одних спорангиях (микроспорангиях) развивается большое количество мелких м и к р о с п о р (рис. 283, *1, 2*); в других же (макроспорангиях) образуются обычно 4 крупные макроспоры (рис. 283, *1, 3*).

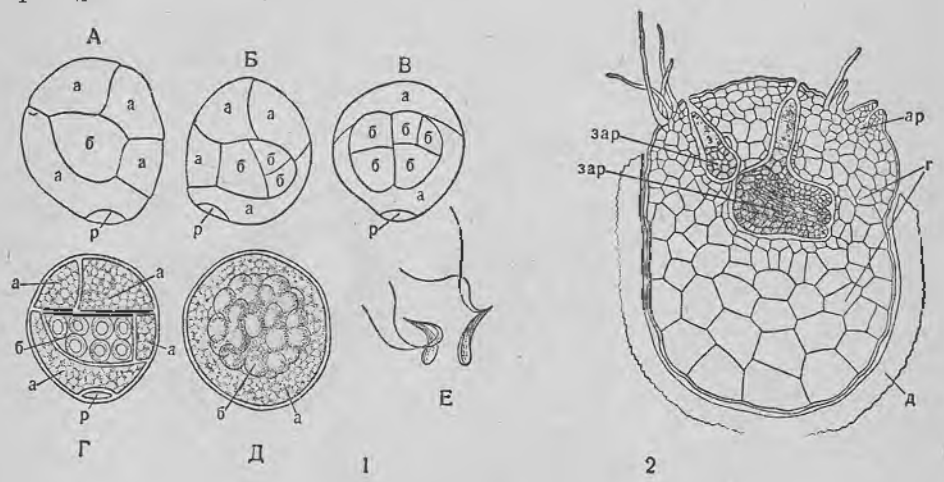


Рис. 284. *Selaginella*:

1. *А — Г*— прорастание микроспоры и образование редуцированного мужского заростка: *р* — ризоидальная клетка заростка, *а* — клетки стенки антеридия, *б* — сперматогенные клетки; *Д* — клетки стенки антеридия расплылись и видны материнские клетки сперматозоидов (*б*); *Е*—сперматозоиды. *2*. Женский заросток с архегонием (*ар*) и двумя зародышами (*зар*), *г* — клетки заростка, *д* — оболочка макроспоры.

Микро- и макроспорангии всегда расположены на верхней стороне спорофиллов, которые собраны в к о л о с к и (с т р о б и л ы). В отличие от плаунов у селагинеллы на спорофилле, между верхушкой его и спорангием, формируется особый вырост — я з ы ч о к (*ligula*) (рис. 283). Язычок этот имеется и на вегетативных листьях селагинеллы. Назначение его до сих пор не выяснено, но по присутствию его разноспоровые плауны легко отличить от равноспоровых.

В эволюционном развитии разноспоровость имеет большое значение, так как влечёт за собой образование двух родов заростков (гаметофитов) — мужских и женских.

Микроспора по прорастании даёт м у ж с к о й сильно редуцированный (упрощённый) заросток. Он не покидает оболочки микроспоры, формируясь внутри её (рис. 284, *1*). Заросток полностью лишён хлорофилла и состоит из небольшой вегетативной (ризоидальной) клетки, единственного антеридия, окружённого стенкой, составленной из нескольких бесплодных клеток.

В антеридии формируется несколько мелких клеток, производящих двужгутиковые (как у мхов) сперматозоиды.

Ж е н с к и й заросток формируется внутри макроспоры (рис. 284, *2*). Он менее редуцирован, чем мужской, и состоит из вегетативной ткани, небольшой участок которой прорывается через оболочку макроспоры. Эта высовывающаяся наружу часть заростка зеленеет и даже иногда развивает ризоиды. Позднее на заростке развиваются архегонии, погружённые в его

ткань (рис. 284, *ар*). После оплодотворения развивается зародыш, вскоре становящийся самостоятельным растением.

Как микроспоры, так и макроспоры начинают прорастать внутри спорангиев и выпадают наружу с уже развитыми заростками. Иногда даже оплодотворение и развитие зародыша происходит ещё внутри макроспорангия. Отсюда до образования семени остаётся лишь один шаг.

КЛАСС ХВОЩЁВЫЕ, КЛИНОЛИСТЫ (SPHENOPSIDA)

Хвощёвые насчитывают около 25 ныне живущих видов, относящихся к роду *хвощ* (*Equisetum*). В нашей флоре насчитывается 12 видов хвоща, встречающихся на болотах (*Equisetum limosum, E. palustre*), в лесах (*E. silvaticum*), в кустарниках (*E. hiemale*), на лугах, пашнях, железнодорожных откосах и т. п. (*E. pratense, E. arvense*).

Хвощ имеет горизонтально расположенное в почве, ветвящееся корневище (стебель), от которого в узлах отходят тонкие корни. Вертикально вверх растущие надземные побеги несут мутовки сильно редуцированных листьев (рис. 285). Воздушный стебель может быть ветвистым. Ветви возникают мутовками в узлах стеблей. Стебли обычно ребристые, с длинными полыми междоузлиями. Узлы же заполнены тканью. Таким образом, стебель хвоща состоит из отдельных участков (члеников), как бы вставленных друг в друга; отсюда часто употребляющееся название хвощёвых — *членистые* (*Articulatae*).

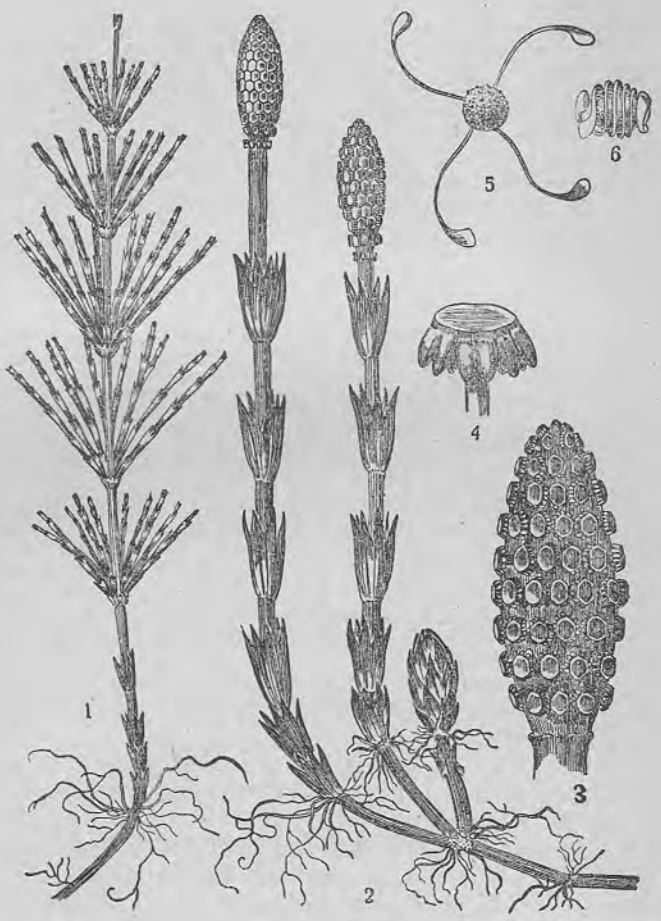


Рис. 285. Хвощ полевой (*Equisetum arvense*):
1 — летний, бесплодный побег; *2* — весенний, спорангиеносный побег; *3* — колосок с мутовками спорофиллов; *4* — спорофилл со спорангиями; *5* — спора с развёрнутыми пружинками; *6* — спора со свёрнутыми пружинками.

Наличие кремниевой кислоты в оболочках клеток эпидермиса объясняет жёсткость хвоща на ощупь. Некоторые виды хвоща (например, *E. hiemale*) настолько жёстки, что стебли их употребляются вместо наждака для чистки металлической посуды. Листья хвощей чешуевидные, имеют коричневую окраску и объединены, за исключением верхних их частей, имеющих форму зубчиков, в трубчатое влагалище, прикреплённое основанием к узлу (рис. 285). Вследствие редукции листьев практически

стебель является фотосинтезирующим органом, в связи с чем в нём развивается ассимилирующая ткань.

На поперечном разрезе, проведённом в области междоузлия, стебель хвоща имеет следующее строение. Снаружи стебель неровный: возвышенные участки (рёбрышки) чередуются по окружности с несколько вдавленными (ложбинки); эпидермис одним слоем покрывает стебель снаружи. Внутрь от эпидермиса расположена довольно мощная кора с кольцом мелких изолированных пучков. Центр стебля занят полостью, образовавшейся после разрушения сердцевины.

Под рёбрышками расположены участки механической ткани (рис. 286, *1*), а под ложбинками — ассимиляционная ткань. Под каждым участком ассимиляционной ткани расположена полость (коровая) (рис. 286, *вп*). Под механической тканью (под рёбрышком) располагаются сосудистые пучки (рис. 286, *1. пн*).

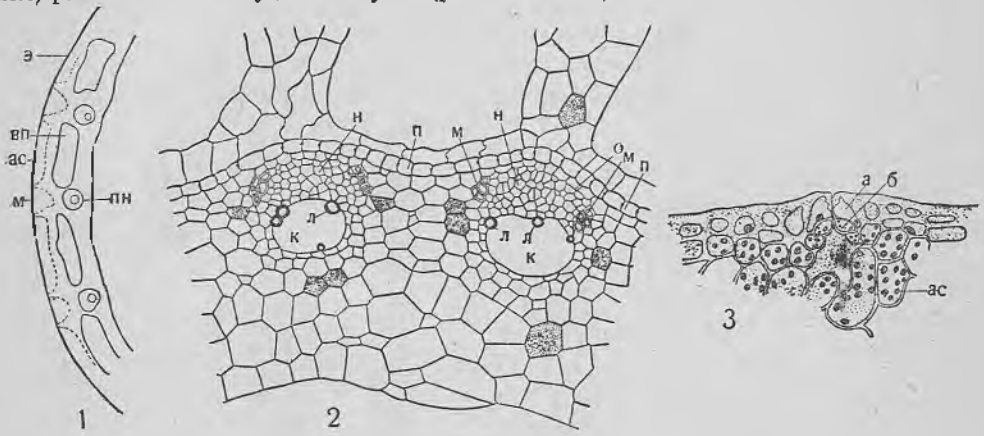


Рис. 286. Хвощ (*Equisetum*):

1. Схема поперечного разреза стебля *Equisetum limosum* в области междоузлия (часть стебля): э — эпидермис, *ас* — ассимиляционная ткань в ложбинках, *м* — механическая ткань в рёбрышках, *вп* — воздухоносная коровая полость, *пн* — проводящий пучок с пучковой полостью. *2*. Поперечный разрез стебля хвоща при большом увеличении. Строение пучка: *к* — пучковая полость, *л* — протоксилема, *м* — перициклловые волокна, *н* — флоэма, *с* — перицикл, *п* — эндодерма, *3*. Часть поперечного разреза стебля хвоща: эпидермис, устьица (2 этажа замыкающих клеток — *а*, *б* и ассимиляционная ткань — *ас*).

Сосудистый пучок у хвощей к о л л а т е р а л ь н ы й. Нижняя часть его занята воздушной полостью (пучковая полость). Она развилась на месте разрушившейся протоксилемы. К периферии от пучковой полости расположена флоэма. По бокам её можно видеть отдельные клетки перицикла, имеющие сильно утолщённые стенки (рис. 286, *2*). В эпидермисе, в ложбинках, над ассимиляционной тканью имеются устьица. Клетки эпидермиса, замыкающие устьица, неподвижны, так как оболочки их пропитаны кремнезёмом. Под ними развивается вторая пара замыкающих клеток, функционирующих нормально (рис. 286, *3*).

Пучки хвощей закрытые, камбия не имеют. Вторичных тканей, таким образом, не образуется. Листовые следы находятся лишь в узлах, и в каждый лист входит лишь одна средняя жилка.

К о л о с о к возникает на верхушке главного стебля или веточек. У большинства видов побег, несущий колосок, зелёный и может, таким образом, ассимилировать. Но, например, у п о л е в о г о х в о щ а (*E. arvense*), являющегося злостным сорняком наших полей (рис. 285), спороносный побег участия в фотосинтезе не принимает. У этого вида весной образуется бурый, неветвящийся побег (рис. 285, *2*), несущий на вершине спороносный колосок. После того как зрелые споры выпадут из спорангиев, плодущие побеги отмирают, а из того же корневища вырастают зелёные, сильно ветвистые побеги, растущие всё лето, до осени (285, *1*).

Колосок хвоща состоит из многочисленных *спорофиллов*, собранных мутовками. Они не похожи на листья и состоят из ножки и расположенного на ней щитковидного диска, несущего с нижней стороны от 3 до 10 спорангиев (рис. 285, *3*). Хвощ — растение р а в н о с п о р о в о е. Спора — одноклеточное образование и, кроме двух обычно свойственных споре оболочек, одета снаружи двумя спирально скрученными лентами, прикрепляющимися

к наружной оболочке в одном месте. Эти пружинки, (рис. 285, *5*, *6*) в сухую погоду раскручиваются, что содействует распространению спор.

Заросток хвоща, вырастающий из споры, похож на слоевище печёночных мхов и имеет вид зелёной пластинки. Из утолщённого основания вниз отходят многочисленные ризоиды, вверх же поднимаются узкие лопасти (рис. 287, *1*, *2*). Антеридии и архегонии возникают или на одном и том же заростке, или (чаще) на разных заростках, несмотря на то, что споры хвоща внешне (морфологически) одинаковы.

У большинства видов хвоща имеет место физиологическая разноспоровость. Споры хвощей, соединённые в группы благодаря спеплению пружинками, при попадании на почву оказываются в неодинаково благоприятных условиях водоснабжения, освещения и т. д. (верхние и нижние споры в кучке). Прорастая, одни из них образуют более мелкие мужские заростки с антеридиями (рисунок 287, *1*, *3*), другие же образуют более крупные—женские заростки с архегониями (рис. 287, *2*, *5*). Это явление можно рассматривать как свидетельство того, что предки хвощей были и морфологически разноспоровыми растениями (и действительно, некоторые ископаемые хвощевидные — см. ниже — были разноспоровыми).

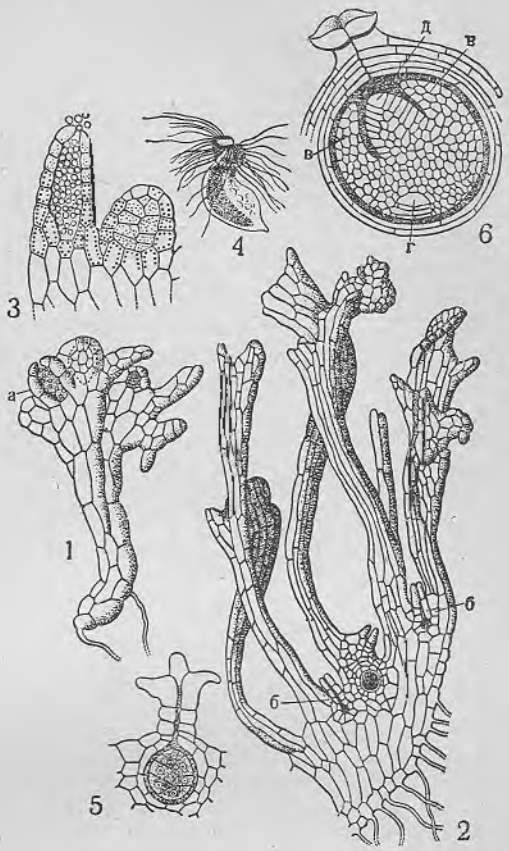


Рис. 287. Заростки хвоща (*Equisetum arvense*): *1* — мужской заросток с антеридиями (*а*); *2* — заросток женский с архегониями (*б*); *3* — антеридий; *4* — сперматозоид; *5* — архегоний; *6* — развитие зародыша: *в* — первые листья, *г* — корешок, *д* — точка роста.

Сперматозоиды хвощей — крупные, винтообразно скрученные, с большим количеством жгутиков (рис. 287, *4*), по внешнему виду напоминают сперматозоиды папоротников.

Оплодотворение осуществляется в сырую погоду. Оплодотворённая яйцеклетка образует зародыш, который первоначально формируется за счёт заростка и остаётся с ним связанным до тех пор, пока не разовьёт побег и корни (рис. 287, *6*).

КЛАСС ПАПОРОТНИКОВЫЕ (PTEROPSIDA)

Папоротники наибольшее развитие обнаруживают в тропических странах как количественно (по числу видов), так и качественно, достигая там наиболее пышного роста. Большинство папоротников произрастает во влажных, тенистых лесах, но некоторые из них растут и на сухих, открытых местах.

Спорофит. Некоторые тропические папоротники являются древовидными, достигая 7 и более метров высоты.

Большинство же современных папоротников, в том числе и все папоротники нашей флоры, имеют стебель в виде подземного корневища, которое несёт корни, укрепляющие его в почве. От верхушки корневища, обычно

возвышающейся над поверхностью земли, отходят многочисленные листья (рис. 129).

Листья папоротников в типе имеют крупные размеры и, как правило, перистораздельны, с многочисленными мелкими дольками (листочками). Листья в молодом состоянии свёрнуты улиткообразно (рис. 129); развиваются и развёртываются от основания к верхушке, в противоположность семенным растениям, у которых лист развивается от верхушки к основанию.

Анатомическое строение стебля и листа рассмотрим на широко распространённых в нашей флоре лесных папоротниках — *орляке (Pteris aquilina,* рис. 288) и *мужском папоротнике — Aspidium filix mas.*

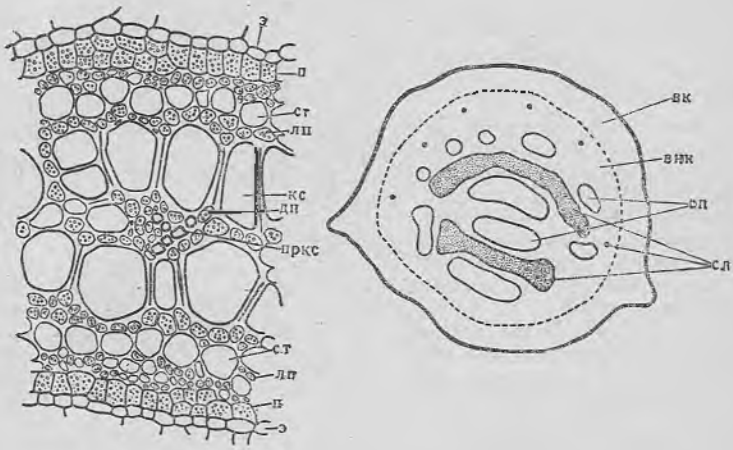


Рис. 288. *Pteris aquilina* (папоротник орляк):

Справа схема поперечного разреза корневища: *вк* — наружная кора, *внк* — внутренняя кора, *сл* — полукольцо механической ткани, *ст* —сосудистые пучки. Слева часть разреза пучка: *э* — эндодерма, *п* — перицикл, *ст* — ситовидные трубки, *лп* — лубяная паренхима, *дп* — древесинная паренхима, *пркс* — первичная ксилема, *кс* — ксилема.

Корневище папоротника орляка, встречающегося у нас по разреженным хвойным лесам, на гарях, вырубках, имеет сплюснутую форму.

На поперечном разрезе мы замечаем ясно выраженную кору, хорошо разделяющуюся на кору наружную и кору внутреннюю (рис. 288, справа).

Далее следуют 2 полукольца механической ткани, составленные из клеток с сильно утолщёнными стенками, окрашенными в красновато-бурый цвет. Снаружи от кольца механической ткани и ковнутри от него расположены сосудистые пучки. Те и другие устроены одинаково. Пучки наружного круга округлые, мелкие и только один из них (на плоской стороне) удлинённый, более крупный. Пучки внутреннего круга более крупные, большей частью вытянутые.

Пучки закрытые, концентрические. В центре расположена ксилема, окружённая флоэмой. Далее следует кольцо перицикла (из 1—2 слоёв клеток) и, наконец, снаружи пучок окружён эндодермой (рис. 288, слева). При внимательном рассмотрении в центре пучка можно заметить мелкие элементы ксилемы — протоксилемы. Она составлена кольчатыми или спиральными трахеидами, в то время как остальная ксилема состоит из широких лестничных трахеид. Это можно хорошо видеть на продольном разрезе.

Сосудистая система у папоротников отличается бо́льшей сложностью и разнообразием, чем у хвощей и у плаунов.

У некоторых папоротников мы имеем протостель, у других сифоностель (с сердцевиной внутри); у большинства же папоротников имеет место дактиостелия. Стель (центральный цилиндр) представляет здесь сетку с крупными ячеями. Особенно хорошо это видно у *мужского папоротника* (рис. 129). Каждая ячея представляет собой прорыв в стели — в связи с отходом листового следа в лист. Такие «листовые прорывы» встречаются у папоротников и у семенных растений и отсутствуют у хвощей и у плаунов.

Анатомическое строение листа сходно со строением листа семенных растений.

Споры у папоротников образуются в спорангиях, возникающих обычно на нижней поверхности листьев.

Спорангий возникает как поверхностное образование и развивается из одной клетки. Спорангии собраны целыми группами, так называемыми сорусами. Сорусы располагаются вдоль средней жилки (*мужской папоротник*) (рис. 129), или вдоль края листочка (*папоротник орляк*).

Спорангий папоротников представляет собой чечевицеобразное тельце, сидящее на довольно длинном стебельке (ножке) (рис. 129). Спорангий имеет однослойную стенку и внутри заключает большое количество спор. У большинства наших папоротников на спорангии развивается кольцо, которое, начинаясь от ножки, опоясывает спорангий примерно на $^2/_3$ его окружности. По мере созревания спорангия кольцо начинает выворачиваться, что приводит к разрыву его и разбрасыванию спор. Эта особенность кольца обусловлена неравномерным утолщением его клеточных стенок. Процесс раскрывания спорангия можно легко наблюдать, поместив зрелые спорангии в каплю глицерина на предметное стекло. Глицерин, отнимая воду из клеток кольца, обусловит раскрывание спорангия (под микроскопом).

Гаметофит. Спора, попав на влажную почву, прорастает в заросток, имеющий обычно округло-сердцевидную или почковидную форму, достигая около 0,5—0,9 *см* в диаметре (рис. 130). Заросток у папоротников — зелёный, в клетках его содержится хлорофилл, и он способен, таким образом, к самостоятельному существованию. Обычно заростки однослойны по краю и многослойны в середине. Точка роста заростка находится в основании выемки. От нижней поверхности отходят многочисленные многоклеточные ризоиды, прикрепляющие его к почве.

Зрелый заросток на нижней поверхности несёт антеридии и архегонии (ближе к выемке).

Антеридии возвышаются над поверхностью заростка, имеют округлую форму и развивают некоторое количество спирально закрученных многожгутиковых сперматозоидов (рис. 130).

Архегонии — обычной формы, частично погружены в ткань заростка, только шейка возвышается над поверхностью его (рис. 130).

Так как антеридии и архегонии находятся в контакте с влажной почвой, оплодотворение сперматозоидом яйцеклетки архегония в дождливую погоду осуществляется без затруднений.

Оплодотворённая яйцеклетка (зигота) делится, и по мере деления клеток формируется зародыш, развивающийся вначале внутри архегония.

Некоторое время спустя зародыш прорывает, разрастаясь, стенку архегония, но продолжает получать пищу от заростка, покуда не разовьёт свой корень и первый листочек, после чего спорофит становится самостоятельным растением, а заросток отмирает.

Среди папоротниковых имеется небольшая группа разноспоровых или водных папоротников (*Hydropteridales*). Это небольшой порядок водных растений, из которых мы упомянем *сальвинию* (*Salvinia*) и *марсилию* (*Marsilia*).

Выше приводилось описание распространённого у нас на юге водного папоротника — *сальвинии* (*Salvinia natans*) (см. стр. 174).

ЦИКЛ РАЗВИТИЯ ПЛАУНОВ, ХВОЩЕЙ И ПАПОРОТНИКОВ

У всех рассмотренных выше классов растений (*плауновые, хвощевые, папоротниковые*) цикл развития однообразен, вследствие чего их раньше объединяли в один класс «папоротникообразных» растений. Само растение (*плаун, хвощ, папоротник*) является спорофитом — бесполым поколением. При образовании спор происходит редукционное деление. Спора образует

при своём прорастании зароток, являющийся половым поколением, так как он образует половые органы.

Оплодотворённая яйцеклетка (зигота) развивает новый спорофит (бесполое поколение).

Преобладающим в цикле развития поколением является спорофит, гаметофит же имеет меньшие размеры и кратковременное существование.

УЧАСТИЕ «ПАПОРОТНИКООБРАЗНЫХ» В СОВРЕМЕННОМ РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ

Из «папоротникообразных» в современном растительном покрове наибольшее участие принимают папоротники. Менее обильно представлены плауновидные и хвощевидные.

Хвощи (23—25 видов) распространены на всех континентах, за исключением Австралии. Самым крупным является американский тропический *гигантский хвощ* (*Equisetum giganteum*), поднимающийся среди кустарников, за которые он цепляется, на высоту до 12 *м*. Толщина его ветвистых стеблей достигает 2 *см*. Остальные хвощи гораздо ниже. Некоторые хвощи встречаются массами, например, *болотный хвощ* (*E. limosum*), *лесной хвощ* (*E. silvaticum*), и придают местности своеобразный вид. *Полевой хвощ* (*E. arvense*)— злостный сорняк; вместе с тем он ядовит для домашних животных.

Плауны распространены по всему свету. Под тропиками есть и эпифитные плауны; вообще же это травянистые и наземные формы (всего 120 видов).

Селагинеллы — небольшие (5—10 *см*) травянистые, многолетние растения. Однако в тропических влажных лесах встречаются крупные (до 1,5 *м*) формы. Большинство селагинелл — жители сырых и тенистых мест, но есть виды, которые приспособились к сухому климату.

В СССР несколько видов *Selaginella* встречается на Урале, на Кавказе.

Настоящие папоротники (пор. *Filicales*), насчитывающие свыше 8 600 видов, распространены по всей земле. Наиболее богаты папоротниками влажные тропические леса, особенно на склонах гор, где осаждается большое количество влаги, постоянно насыщающей воздух. В ряде таких местностей сохранилось много древних форм, которые по своим признакам иногда очень сходны с ископаемыми остатками юры, триаса и даже перми.

ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ ПРОШЛОЕ «ПАПОРОТНИКООБРАЗНЫХ»

Изучение ископаемых остатков показывает, что так называемые «папоротникообразные» появляются, начиная с верхнего девона, тогда как до этого геологического времени сухопутная флора была представлена *псилофитами* (см. ниже). Начиная с верхнего девона и вплоть до наших дней, мы можем шаг за шагом проследить развитие трёх ветвей «папоротникообразных» — ветви *плауновидных* (*Lycopsida*), ветви *хвощевидных, клинолистных* (*Sphenopsida*), и ветви *папоротниковидных* (*Pteropsida*). Наиболее пышного развития достигают первые две ветви в палеозое, кончая пермским периодом. Каменноугольный период, равно как и пермский, был временем господства главным образом хвощевых и плауновых, развитие которых достигло здесь апогея в лице древовидных *каламитов* и *клинолистов* (хвощевые) и *лепидодендронов* и *сигиллярий* (плауновые).

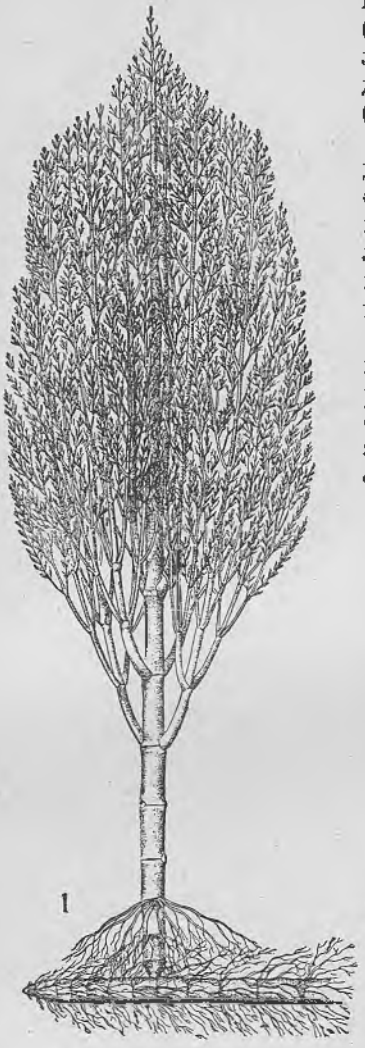
Каламиты. Это были деревья до 30—35 *м* высотой. Они ветвились мутовчато, обладали вторичным ростом в толщину благодаря присутствию камбия. Узкие листья были сращены основаниями, как и у хвощей, во влагалища. Размножались спорами; спорангии, как и у хвощей, были собраны в колоски или же чередовались с бесплодными листьями (рис. 289). Многие из каламитов были разноспоровыми.

Клинолисты. Клинолисты были тонкостебельными растениями, вероятно, лазящими и цепляющимися за другие деревья (лианы). Листья их имели клиновидную форму и располагались на стебле мутовками (рис. 290, *1*). Спорангии прикреплялись к мутовчато расположенным спорофиллам (рис. 290, *2*) и сидели на длинных ножках. Наряду с равноспоровыми были и разноспоровые формы.

Лепидодендроны были деревьями до 50 *м* высотой (рис. 291, *1*). Обладали вторичным утолщением (камбий). Ствол разветвлялся дихотомически и имел крону из узколинейных листьев, с язычком (как у *селагинеллы*) при основании. По опадении листьев на стебле лепидодендронов оставались листовые рубцы в виде характерных подушечек (рис. 291, *2, 3*). Колоски располагались на конечных разветвлениях и содержали микро- и макроспорангии (рис. 291, *4*).

Сигиллярии — близкие к лепидодендронам древовидные растения с шестигранными рубцами на стволе (сигилла — печать). Ствол разветвлялся лишь на верхушке. Колоски (с микро- и макроспорангиями) выходили прямо из ствола.

У лепидодендронов и сигиллярий нижняя часть стебля представлена была ризофорами, (см. выше описание селагинеллы), которые получили название стигмарий. От таких стигмарий отходили корни.



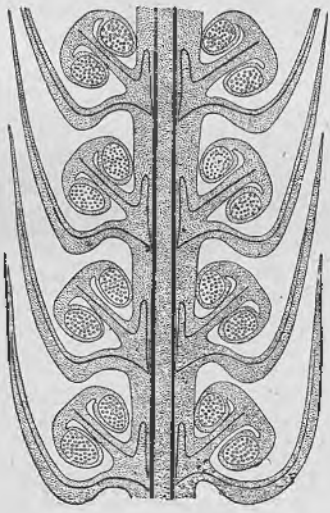


Рис. 289.

1. Реконструкция ископаемого хвоща—каламита (*Calamites*). *2*. Строение колоска каламита *Palaeostachya*.

Все эти древовидные хвощи и плауны к концу палеозоя исчезли, и от них до наших дней дошли лишь жалкие остатки в виде травянистого растения *хвоща* и трёх родов плауновидных: *плауна*, *селагинеллы* и *полушилицы*. Все они являются травянистыми растениями, утеряли способность ко вторичному утолщению, не имеют камбия.

Папоротники карбона имеют мало общего с нашими современными папоротниками. Лишь небольшая группа современных папоротников является древними типами: это — особый порядок тропических и субтропических папоротников — *марантиевые папоротники* (*Marattiales*). Громадное же большинство современных папоротников являются молодыми типами, сверстниками господствующих теперь покрытосеменных растений.

Палеонтологические данные о времени появления наземных растений. Из сказанного выше ясно, что, начиная с верхнего девона, наземная расти-

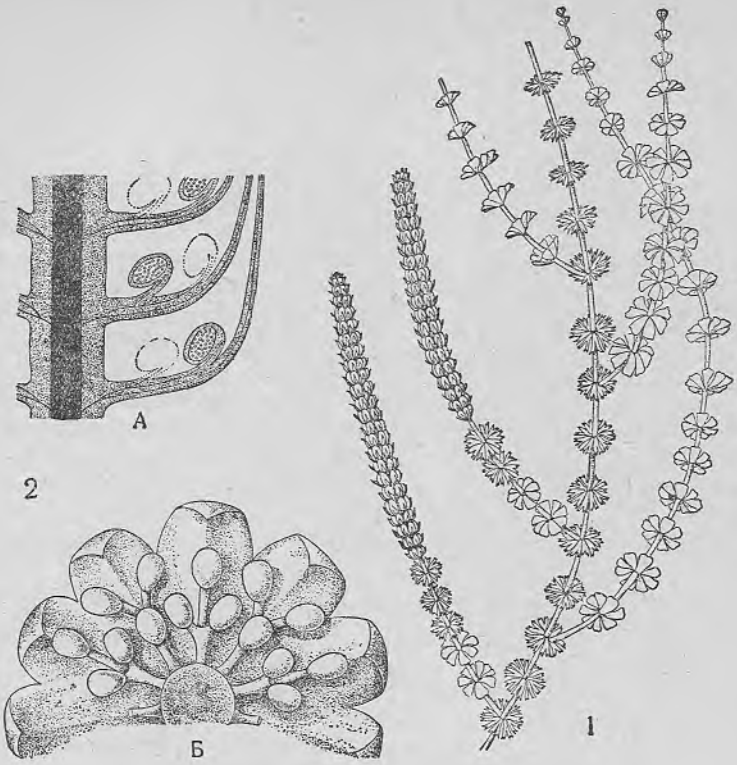


Рис. 290. Клинолист (*Sphenophyllum*):
1. Общий вид. *2*. Спорангии на мутовчато расположенных спорофиллах: *А* — продольный разрез, *Б* — поперечный разрез.

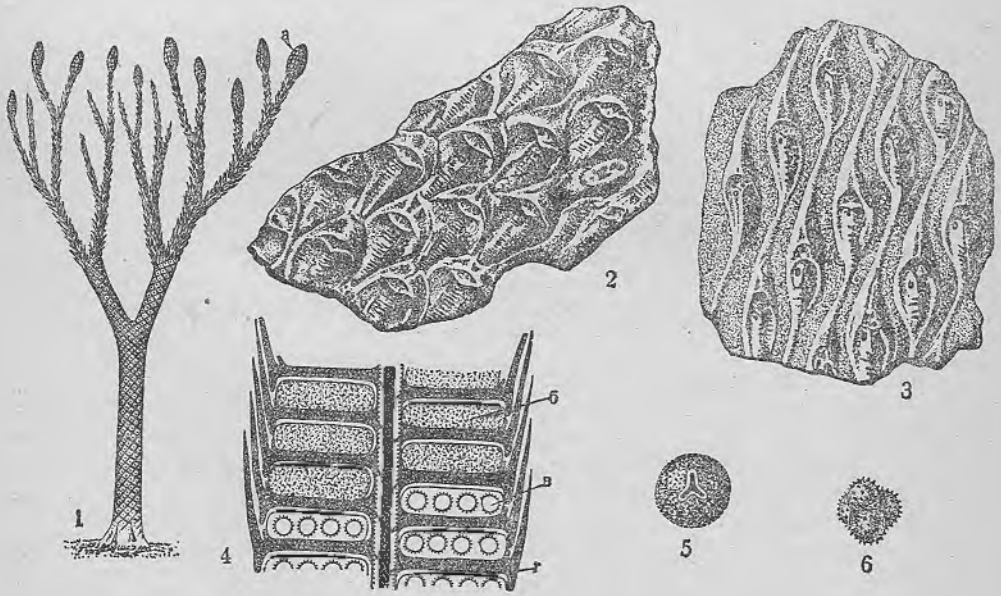


Рис. 291. Лепидодендрон (*Lepidodendron*):
1 — общий вид, а — спорангиеносный колосок; *2 3* — листовые подушечки на стволе; *4* — продольный разрез колоска: *б* — микроспорангий, *в* — макроспорангий, *г* — спорофилл; *5* — макроспора; *6* — микроспоры.

тельность представлена была уже довольно хорошо развитыми сухопутными растениями. Возникает вопрос, когда впервые на земле появились наземные растения? Палеонтологические находки свидетельствуют о существовании наземной растительности в силуре. Замечательно, что все эти наземные растения представлены были уже тогда в большом разнообразии форм, что и даёт повод считать, что появление наземных растений может быть отнесено на ещё более отдалённые времена.

Выход растений на сушу. Водоросли не имеют расчленения тела на корень, стебель и лист. Расчленение тела растений на подземную и наземную части нужно рассматривать как следствие перехода к жизни на суше.

Ясно, однако, что заселение суши и приспособление к воздушному образу жизни могло идти легче у потомков тех типов водорослей, которые уже в водной среде достигли высоких ступеней совершенства. Этого достигли бурые водоросли (см. выше).

В 1917 г. были открыты девонские наземные растения — *риния (Rhynia)*, *хорнеофитон (Horneophyton)* и *астероксилон (Asteroxylon)*. Такое же строение имело и открытое ещё в прошлом столетии ископаемое *псилофитон* (*Psilophyton*), которое не было понято современниками. По имени этого растения вся группа получила название *псилофитов*.

КЛАСС ПСИЛОФИТЫ (PSILOPSIDEA)

С открытием *псилофитов* оказалось, что на земле существовали растения, которые можно рассматривать в качестве «первенцев сухопутной флоры». Ознакомимся со строением некоторых псилофитов.

Риния (Rhynia) и *хорнеофитон (Horneophyton)* представляли собой небольшие растеньица (первое до 50 *см*, второе до 30 *см* высоты); тело их не было расчленено на стебель и листья (рис. 292).

Анатомическое строение было чрезвычайно простым. В центре стебля располагался сосудистый пучок, составленный трахеидами (ксилема занимала центральную часть пучка), флоэма окружала ксилему. К периферии от пучка располагалась мощная кора, состоящая из паренхимных клеток. Снаружи тело было покрыто эпидермисом с настоящими устьицами.

Спорангии располагались на концах дихотомически разветвлённого тела. В строении спорангия у этих растений имелись различия.



Рис. 292. Псилофиты: *1 — Rhynia mayor. 2 — Rhynia Gwyhne — Vaughanii. 3 — Horneophyton Lignieri*

Наряду с типичными псилофитами — *Rhynia* и *Horneophyton*, в девоне встречались растения, осуществлявшие переход к плауновым и хвощевым.

Астероксилон (*Asteroxylon*) имел зачаточные листья в виде мелких щетиновидных выростов (рис. 293, *1*) и по внешнему виду напоминал современные плауны. В анатомическом строении астероксилон также обнаруживал сходство с плаунами. В центральном цилиндре здесь также имелись ленты ксилемы и флоэмы, чередующиеся друг с другом (рис. 293, *2*).

Гиения (*Hyenia*) представляла собой небольшое растеньице с дихотомически разветвлёнными листочками-выростами, которые располагались внизу по спирали, на остальном протяжении тела мутовками. Спорангии

помещались на дихотомически разветвлённых веточках, загнутых вниз. Своим внешним видом гиения напоминала, таким образом, хвощи.

Для псилофитов характерно отсутствие корневой системы, но зато можно отметить наличие расчленения на горизонтальные стелющиеся и вертикально приподнимающиеся и разветвляющиеся участки тела. Горизонтально росшие участки тела, врастая в почву, могли дать начало корню, а также превращаться в места откладывания запасов питательных веществ (клубневидные утолщения у *хорнеофитона*). Ветвящиеся в воздухе участки выполняли функции ассимиляции, могли уплощаться, кладодифицироваться, давая начало возникновению ассимилирующих плоскостей и будущих листовых пластинок.

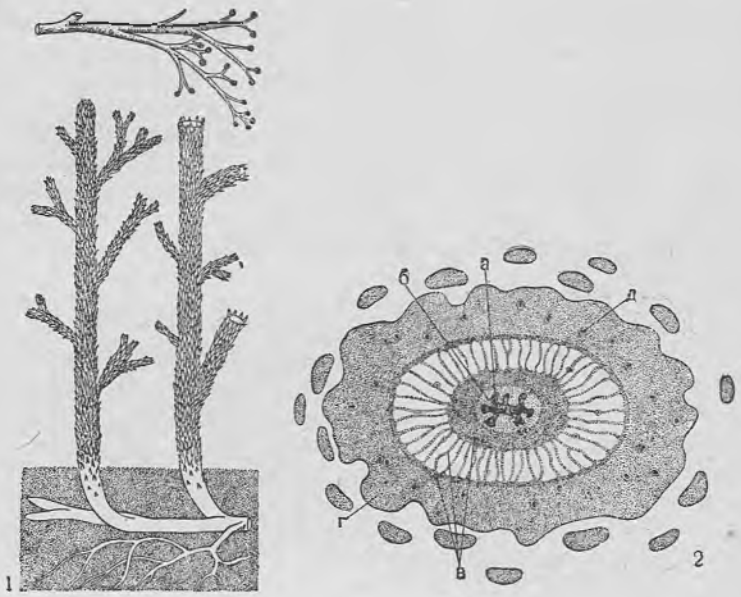


Рис. 293. *Asteroxylon*:

1. Общий вид. Наверху — окончание ветви со спорангиями. *2*. Поперечный разрез стебля: *а* — ксилема, *б* — флоэма, *в* — внутренняя кора, *г* — внешняя кора, *д* — листовые следы.

У *Asteroxylon*, однако, мы встречаем другой путь возникновения листьев. Они возникают как выросты стебля. Мелкие листья — выросты стебля, — постепенно совершенствуясь, дали листья современного характера. Соответственно эта линия развития высших спорофитных растений получила название мелколистной (микрофильной). Сюда относятся *плауны*, *хвощи*, некоторые голосеменные, например, *хвойные*. Крупные листья (например, листья-вайи папоротников) имели иное происхождение. Присматриваясь к развёртывающейся вайе, можно установить, что улиткообразное закручивание пластинки начинается с долек самого последнего порядка, а затем уже последовательно закручиваются дольки высшего порядка, крупные доли и, наконец, вся вайя в целом. Далее оказывается, что каждая долька растёт независимо от других своей верхушкой, как стебель. Поэтому, а также учитывая и особенности вхождения сосудистых пучков из стебля в черешок вайи, ботаники пришли к выводу, что лист-вайя папоротника — стеблевого происхождения, уплощённый стебель (ось). Вайя, метаморфизируясь и упрощаясь в пределах самих папоротников, выработала в процессе эволюционного развития листья, которые мы встречаем у высших растений. Папоротниковая линия развития получила название крупнолистной, макрофильной (макрофиллия—крупнолистность).

ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКИ ТАКИХ ФОРМ, КАК ПСИЛОФИТЫ И СЕЛАГИНЕЛЛА

Открытие «смены поколений» привело к уничтожению пропасти между высшими споровыми и семенными растениями. Особенно ярко значение смены поколений для выяснения эволюции высших растений сказалось, когда исследованиями В. И. Беляева по развитию микро- и макроспор у разноспоровых папоротникообразных, в том числе у *селагинеллы*, а затем голосеменных и покрытосеменных растений, было показано, что эволюция гаметофитов идёт по линии всё большего и большего упрощения (редукции), в результате чего мужской заросток сводится почти только к антеридию, а женский заросток всё больше и больше теряет свою автотрофность, становясь гетеротрофным образованием, всецело зависящим от материнского спорофита (см. ниже семенные растения).

До начала нынешнего столетия, однако, оставался большой загадкой вопрос о происхождении высших растений вообще, т. е. оставалась зияющая пропасть между слоевцовыми и побегоносными растениями. Вопрос о том, каковы были примитивные сухопутные растения, разрешался лишь в порядке гипотез.

Открытие *псилофитов* позволило восстановить пути возникновения различных ветвей «папоротникообразных» и свести к единому источнику разнообразие в строении стелей хвощевидных, плауновидных и папоротниковидных.

Открытие псилофитов пролило свет на вопрос о происхождении корня и листа, а также спорангия.

КЛАСС ГОЛОСЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ (GYMNOSPERMAE)

ВВЕДЕНИЕ

Происхождение семени. Главным отличием между семенными и споровыми растениями является размножение первых с е м е н а м и.

С е м я развилось путём дальнейшего усложнения разноспоровых форм, вроде тех, которые мы встречаем у селагинеллы, у которой микроспоры и макроспоры прорастают в сильно редуцированные заростки.

У семенных растений заростки становятся ещё более редуцированными. Уже у *Selaginella* иногда отмечается, что прорастание женского заростка, оплодотворение и даже первые стадии развития молодого спорофита происходят на материнском растении — внутри макроспорангия. У некоторых видов *Selaginella* окончательное созревание зародыша и развитие самостоятельного спорофита происходят до опадения спорангиев с материнской особи. У семенных растений этот признак оказался закреплённым. В дальнейшей эволюции растительного мира развилось н а с т о я щ е е с е м я. Здесь развитие нового спорофита происходит внутри спорангия в виде з а р о д ы ш а, снабжённого запасной питательной тканью, используемой при его прорастании.

Сильно редуцированный мужской заросток семенных растений сведён к образованию главным образом пыльцевой трубки, которая подводит образующиеся внутри мужские гаметы, потерявшие у большинства семенных растений подвижность, непосредственно к женским гаметам, скрытым внутри макроспорангия. Таким образом, оплодотворение здесь не связано с наличием воды, и это явилось большим преимуществом семенных растений в их борьбе за завоевание суши.

Характерной чертой голосеменных растений является наличие у них незащищённой семяпочки, развивающейся непосредственно на макроспорофилле. Пыльца (микроспора) попадает непосредственно на семяпочку (макроспорангий), проникая через микропиле на вершину нуцеллуса.

По числу видов голосеменные не так многочисленны, как покрытосеменные. Все они — деревья или кустарники. Травянистые формы отсутствуют.

Современная систематика разделяет класс голосеменных на 7 порядков: *семенные папоротники (Pteridospermae), кордаиты (Cordaitales), гинкговые (Ginkgoales), саговниковые (Cycadales), беннеттитовые (Bennettitales), хвойные (Coniferales), хвойниковые (Gnetales).*

Из этих семи порядков семенные папоротники, кордаиты и беннеттиты представлены вымершими формами, жившими в прежние геологические периоды. Остальные 4 порядка — гинкговые, саговниковые, хвойные и хвойниковые — являются ныне живущими. Однако роль их в растительном покрове далеко не одинакова (см. ниже).

ПОРЯДОК СЕМЕННЫХ ПАПОРОТНИКОВ (PTERIDOSPERMAE)

Это вымершие растения, жившие главным образом в каменноугольном периоде.

Семенные папоротники были древовидными растениями, имевшими крупные листья, очень сходные с вайями папоротников, и внешне очень напоминали современные древовидные папоротники (рис. 294).

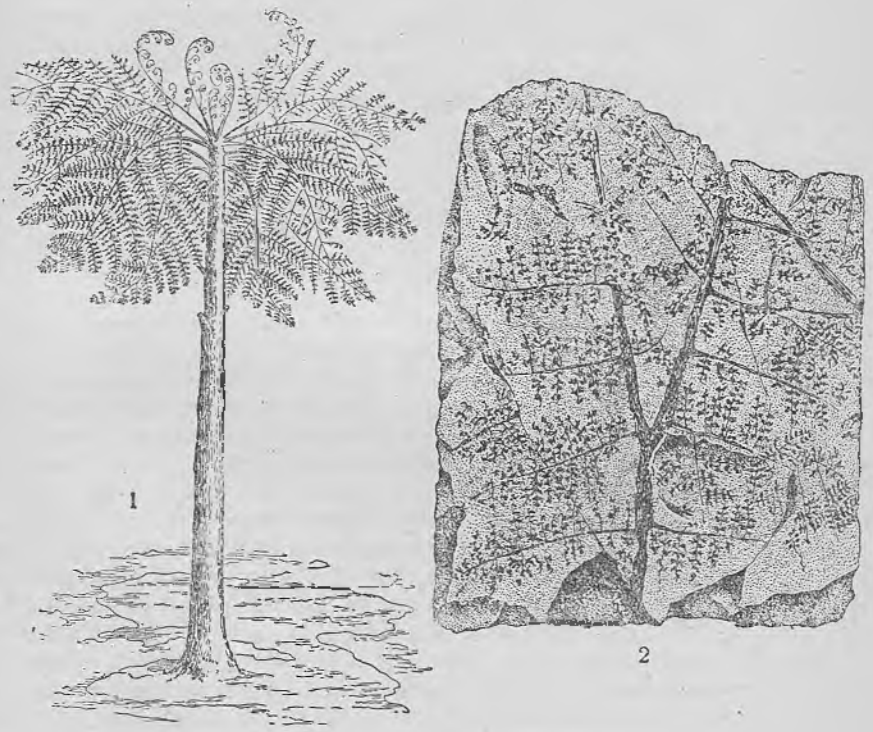


Рис 294

1. Древовидный папоротник *Eospermatopsis textilis*. *2.* Часть растения (вайи) *Lyginopteris Oldhamia*.

Стволы их обычно были колонновидными, неразветвлёнными и на вершине несли пучки сильно перисторассечённых вай (рис. 294).

Анатомическое строение ствола, например, у *лигиноптерис* (*Lyginopteris*) отличалось большой сложностью. Стебель имел сердцевину и небольшое число коллатеральных пучков с действовавшим камбием и вторичной ксилемой. Между пучками располагались широкие сердцевинные лучи. От пучков шли ответвления в листья (листовые следы).

Семенные папоротники имели два рода спор — микроспоры и макроспоры. На конечных разветвлениях мужского спорофилла возникали микроспорангии (рис. 295, *3*).

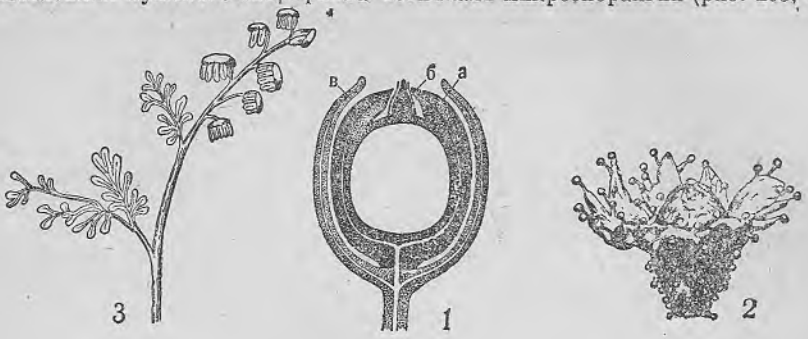


Рис. 295.

1. Семяпочка *Lyginopteris* в продольном разрезе: *а* — интегумент, *б* — пыльцевая камера, *в* — плюска. *2*. Семяпочка, одетая плюской с железистыми волосками. *3*. Мужской спорофилл. Вверху— со спорангиями, внизу—бесплодный.

Макроспоры прорастали внутри макроспорангия (семяпочки) в женский заросток (рис. 295, *1*). После оплодотворения семяпочка превращалась в семя, заключённое в особый вырост — п л ю с к у , которая не обрастала всей семяпочки, а отстояла в верхней её части (рис. 295, *2*). Такая плюска была покрыта характерными железистостебельчатыми волосками (рис. 295, *2*).

ПОРЯДОК САГОВНИКОВЫХ (CYCADALES)

Саговниковые представлены в настоящее время 9 родами и 110 видами, встречающимися в тропических областях Восточной Азии, Африки, Австралии и Америки. Они являются остатком некогда широко распространённой на земле группы растений. Саговниковые известны в ископаемом состоянии с верхнего карбона и особенно обильны в мезозойских отложениях, где они были, пожалуй, даже господствующими среди других групп. В качестве представителя порядка мы рассмотрим род *Cycas* — *саговник*, встречающийся в тропической Азии.

Cycas revoluta — дерево до 8—11 *м* высотой, с мощным колоннообразным стволом, обычно неветвящимся. Снаружи ствол одет толстым панцырем из остатков листовых черешков.

На вершине ствол саговников несёт венец красивых тёмнозелёных, кожистых, перистых листьев. Молодые листья, подобно вайям папоротников, улиткообразно закручены и при распускании ведут себя, как вайи папоротников. Листья достигают 2 и даже 3 *м* в длину.

Центр стебля занят мощно развитой сердцевиной, клетки которой заполнены крахмалом. Сердцевина используется для добывания с а г о — откуда и название растений. За сердцевиной, к периферии расположено кольцо вторичной древесины, затем камбиальное кольцо и, наконец, флоэма. Далее следует мощно развитая кора, пронизанная листовыми следами — пучками, ответвлениями, идущими в листья. В сердцевине и коре имеются с л и з е в ы е х о д ы, характерные также для особой группы папоротников — *маратциевых*.

О размножении *Cycas revoluta* см. стр. 176.

ПОРЯДОК БЕННЕТТИТОВЫХ (BENNETTITALES)

Это—ископаемые растения (рис. 296, *1*); особенно широко были распространены в триасе, юре и в нижнем мелу; по последним данным, *беннеттиты* насчитывали 30—40 тыс. видов. Характерно, что их исчезновение или вымирание совпало с одновременным и внезапным появлением *цветковых*, покрытосеменных растений, с которыми у них есть некоторые точки соприкосновения. Дело в том, что *беннеттиты* — это группа голосеменных растений, обла-

дающих обоеполой шишкой. Макроспорофиллы и микроспорофиллы объединены в образование, напоминающее обоеполый цветок покрытосеменных. Вегетативные листья окружали обоеполую шишку, наподобие околоцветника у цветковых (рис. 296, 2).

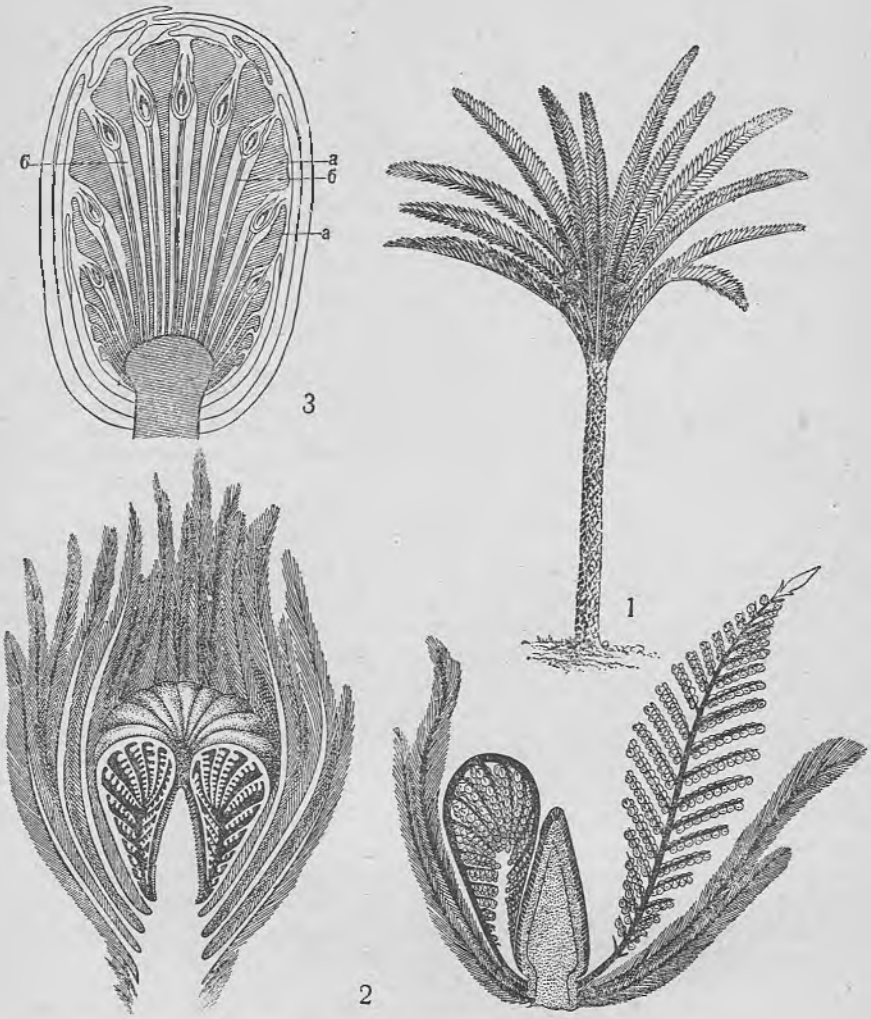


Рис. 296. Беннеттиты:
1 — Williamsonia gigas — общий вид. *2 — Cycadeoidea.* Разрез через шишку (слева — нераспустившуюся, справа — полураспустившуюся). *3 — Bennettites* — женская часть шишки: *а* — бесплодные листья; *б* — семяпочки на длинных ножках (плодущих листьях).

Стебель беннеттитов, как и у саговников, имел мощную сердцевину и кору. Кольцо камбия обеспечивало нарастание их в толщину.

В центре шишки на удлинённой оси располагались макроспорофиллы — плодущие и бесплодные.

Плодущие имели вид длинной тонкой ножки, заканчивающейся макроспорангием — семяпочкой. Чередуясь с ними, располагались бесплодные чешуи, расширявшиеся наверху, прикрывая соседние — справа и слева — семяпочки.

В семяпочках находили зародыш — с двумя семядолями. Вероятно, оплодотворение осуществлялось, как и у саговников, подвижными сперматозоидами.

ПОРЯДОК КОРДАИТОВЫХ (CORDAITALES)

Тоже вымершая группа крупных деревьев, со слабо ветвистой кроной и простыми, длинными, широколинейными и кожистыми листьями. Микроспорофиллы, как и макроспорофиллы, были собраны в серёжчатые соцветия (рис. 297).

Наибольшего развития *кордаиты* достигли в каменноугольный период. В конце пермского периода они уже вымерли.

Кордаиты были крупными деревьями до 30 *м* высотой и до 1 *м* в поперечнике.

Они образовали большие леса. Остатки кордаитов дали начало мощным пластам каменного угля. Семяпочки устроены были, как и у саговников.

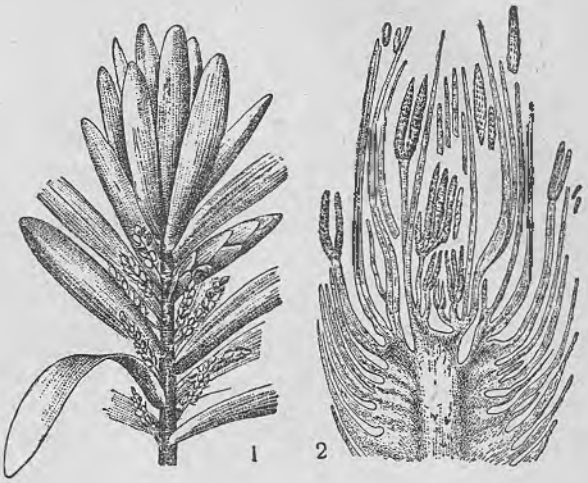


Рис. 297. Кордаиты (*Cordaites*)—ветки с шишками:
1 — ветвь с листьями и со спорангиеносными веточками.
2 — продольный разрез через мужскую шишечку. На длинных ножках расположены микроспорангии.

Интересной особенностью кордаитов является многоклеточный мужской заросток, возникавший при прорастании микроспоры.

Кордаиты — самостоятельная ветвь голосеменных растений, возникшая и развивавшаяся независимо от семенных папоротников. По строению листа кордаиты, как и нижеописанные *гинкговые* и *хвойные*, относятся наравне с плаунообразными к мелколистной группе высших растений.

Гинкговые и хвойные вероятно произошли от кордаитов, как две самостоятельные ветви.

ПОРЯДОК ГИНКГОВЫХ (GINKGOALES)

В настоящее время представлен единственным видом — *Ginkgo biloba*. Это дерево встречается в диком состоянии только в Юго-западном Китае; оно широко культивируется в Китае и Японии как священное дерево. У нас разводится на открытом воздухе на Кавказе, по южному берегу Крыма, а также в ботанических садах.

Имеет опадающие листья с пластинкой вееровидной формы и с дихотомически разветвлённой сетью жилок (рис. 298, *4*). Растение двудомное. Мужские соцветия имеют вид серёжек (рис. 298, *3*). Макроспорофиллы имеют вид дихотомически разветвлённого стебелька, заканчивающегося двумя голыми семяпочками (рис. 298, *1—2*).

Процесс оплодотворения характеризуется тем, что пыльца, прорастая непосредственно на семяпочке, образует пыльцевую трубку, в которой перед самым оплодотворением образуются два крупных подвижных сперматозоида (рис. 298, *8*).

Гинкго представляет по своему половому процессу звено, связующее семенные растения с высшими споровыми растениями, «папоротникообразными».

Расцвет гинкговых падает на мезозойскую эру. В это время они насчитывали свыше 15 родов и были широко распространены по всей земле.

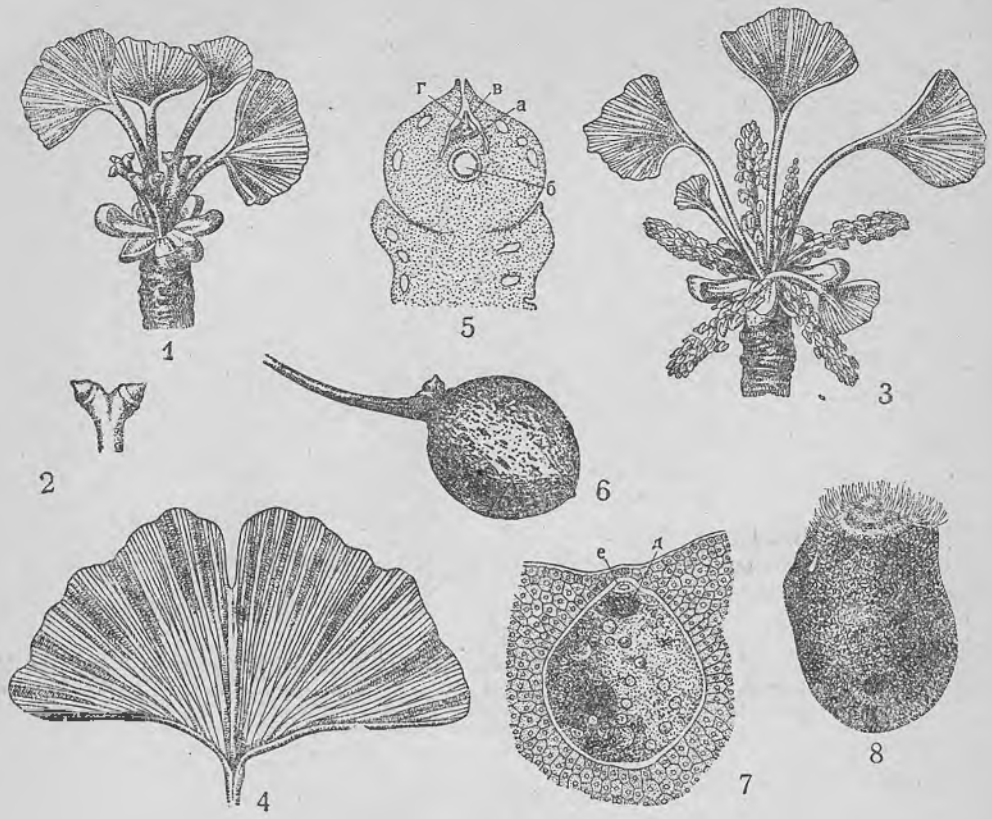


Рис. 298. **Гинкго** (*Ginkgo biloba*):
1 — ветвь с женскими соцветиями; *2* — две семяпочки; *3* — ветвь с мужскими соцветиями (серёжки); *4* — лист; *5* — семяпочка в продольном разрезе: *а* — нуцеллус, *б* — эндосперм, *в* — интегумент, *г* — пыльцевая камера; *6* — зрелое семя; *7* — архегоний: *д* — яйцеклетка, *е* — брюшная канальцевая клетка; *8* — сперматозоид.

ПОРЯДОК ХВОЙНЫХ (CONIFERALES)

Хвойные — наиболее многочисленный по числу родов и видов порядок голосеменных растений. Хвойные — это деревья, реже кустарники. Ветви их чаще всего расположены правильными мутовками, образуя в общем коническую крону.

Листья линейные или ланцетные, чаще же игловидные (хвоя). Как и у всех голосеменных растений, в стебле хвойных отсутствуют настоящие сосуды (трахеи), и ксилема их составлена из трахеид, с характерными окаймлёнными порами (см. строение стебля, стр. 137). Стебель хвойных имеет слабо развитую кору, как и сердцевину; основную часть стебля занимает центральный цилиндр. Органы размножения — ш и ш к и (c o n i f e r o s). Отсюда и название *Coniferales* или *шишконосные*.

Представителем порядка может служить наша *обыкновенная сосна (Pinus silvestris)* (см. стр. 179).

Хвойные (Coniferales) являются наиболее многочисленными представителями голосеменных в современной флоре. Они представлены 40 родами и приблизительно 460 видами, что составляет более чем $^3/_4$ современной флоры голосеменных. Хвойные характерны главным образом для умеренных областей как северного, так и южного полушария.

Хвойные разделяются на семейства: *тиссовые (Taxaceae)*, *таксодиевые (Taxodiaceae)*, *араукариевые (Araucariaceae)*, *кипарисовые (Cupressaceae)*, *сосновые (Pinaceae)*.

СЕМЕЙСТВО ТИССОВЫХ (TAXACEAE)

Женских шишек не образуется. Плодолистики (макроспорофиллы) — в числе 1—2, каждый с одной семяпочкой; микроспорофиллы собраны в мужские шишки; каждый микроспорофилл несёт от 2 до 8 микроспорангиев. Сюда относятся *тисс (Taxus baccata)* или *негной-дерево* (рис. 299).

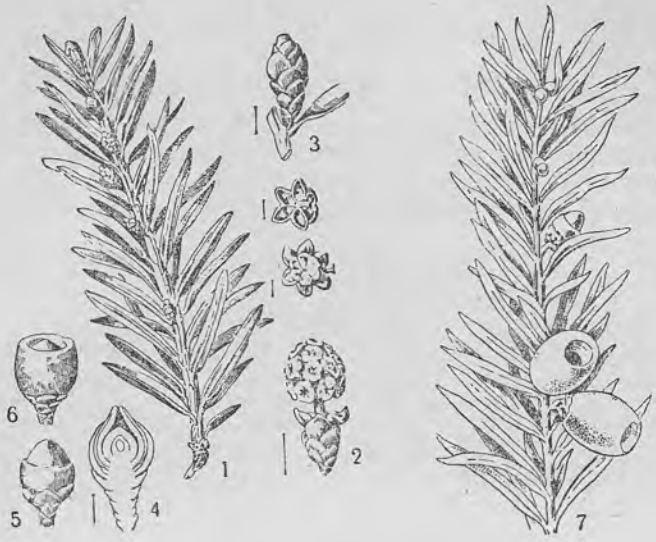


Рис. 299. Тисс (*Taxus baccata*):
1 — женская цветущая ветвь, *2* — мужская серёжка, *3* — женский цветок, *4* — продольный разрез его, *5* — незрелый плод, *6* — зрелый плод, *7* — ветвь с зрелыми плодами.

Тисс — дерево до 20 *м* высоты и до 1 *м* в поперечнике, обладающее очень прочной, плотной красноватой древесиной, употребляющейся для изготовления мебели, на отделку рукояток инструментов. Древесина не повреждается насекомыми, очень тяжёлая. В СССР *тисс* (*Taxus baccata*) встречается дико на Кавказе и в Крыму — отдельными экземплярами или отдельными группами. На Дальнем Востоке растёт другой вид — *T. cuspidata*, также имеющий прочную красноватую древесину.

Тисс — растение двудомное. Семя окружено кольцевидным валиком, так называемой кровелькой, при созревании приобретающим мясистую консистенцию и окрашивающимся в красный цвет (рис. 299). Листья и семена ядовиты.

СЕМЕЙСТВО ТАКСОДИЕВЫХ (TAXODIACEAE)

Сюда относится 2 рода: *секвойя (Sequoia)* и *болотный кипарис (Taxodium)*.

Секвойя произрастает в настоящее время в двух видах: *Sequoia gigantea*, или *мамонтово дерево*, и *секвойя вечнозелёная*, *S. sempervirens*, в западной части Северной Америки (по тихоокеанскому побережью), в Калифорнии и в горах Сиерры-Невады. *Секвойя гигантская* достигает свыше 100 *м* высоты и 12 *м* в поперечнике и доживает до 3 000-летнего возраста.

Taxodium — болотный кипарис — представлен также двумя видами. *T. distichum* встречается в болотах, по берегам рек и морей во Флориде и по берегу Мексиканского залива в Северной Америке. У нас разводится в Крыму и на Кавказе. Это дерево до 40 *м* высотой и до 3—4 *м* толщиной, с широкой раскидистой кроной. Интересны у него мощные дыхательные корни, возвышающиеся над поверхностью почвы и снабжающие растение кислородом.

СЕМЕЙСТВО АРАУКАРИЕВЫХ (ARAUCARIACEAE)

Араукария (*Araucaria*) представлена четырьмя древесными видами, произрастающими в Южной Америке и Австралии. Мужские и женские шишки образуются на одном и том же растении. Женские шишки после оплодотворения сильно разрастаются, чешуи их одеревеневают. Семена у некоторых видов достигают больших размеров и употребляются в пищу, как кедровые орешки. Встречаются в южном полушарии.

СЕМЕЙСТВО СОСНОВЫХ (PINACEAE).

Шишки имеют чешуи, расположенные спирально; в женской шишке семенные и кроющие чешуи обособлены и хорошо выражены; пылинки с воздушными пузырьками; листья игловидные.

Это семейство наиболее богато представителями. Сюда относятся следующие роды:

1. *Сосна (Pinus)*, число видов 75.
2. *Пихта (Abies)* » » 20.
3. *Ель (Picea)* » » 12.
4. *Лиственница (Larix)* » 8.
5. *Кедр (Cedrus)* » » 3.

Виды этого семейства образуют хвойные леса северного полушария и совсем не представлены в южном полушарии; некоторые из них встречаются под тропиками — лишь высоко в горах.

Для лучшего ознакомления с хвойными рассмотрим в дополнение к ранее рассмотренной сосне *ель*, *пихту* и *лиственницу* — наиболее распространённые у нас хвойные растения.

Сосновые могут быть разделены на две группы. К одной группе принадлежат роды, имеющие только удлинённые побеги и листья-хвои, расположенные всегда поодиночке; сюда относятся *ель* и *пихта*. Ко второй группе относятся роды, у которых кроме обыкновенных побегов есть ещё и укороченные, а хвоинки помещаются по одиночке, попарно или пучками на укороченных ветвях. Сюда относятся *сосна*, *лиственница* и *настоящий кедр (Cedrus)*.

Ель (Picea excelsa). Как большинство хвойных, ель имеет корневую систему, очень сильно распространяющуюся в горизонтальном направлении под верхним слоем почвы.

Ствол взрослой ели имеет красноватокоричневую чешуйчатую кору. Крона имеет форму удлинённой пирамиды и всё более и более заостряется к вершине.

Одиночные хвои ели имеют форму прямой 4-сторонней с тупыми рёбрами иглы, внезапно заостряющейся.

Ель цветёт в мае. Шишки у неё раздельнополые. Ель — растение однодомное (рис. 300). На верхних ветвях вблизи верхушки подымаются вертикально вверх пурпуровые, иногда зеленоватые женские шишки (рис. 300, *1*). После оплодотворения, к моменту образования семян, они изгибаются и свешиваются вниз (рис. 300, *4*). Мужские шишки ели (рис. 300, *1*) меньших размеров, желтоватобурые и собраны в большом количестве на нижней стороне ветвей, расположенных ниже женских, вследствие чего облака пыльцы должны подыматься движениями воздуха снизу вверх, к женским цветкам.

Мужская шишка состоит из отдельных микроспорофиллов, расположенных спирально на оси; каждый микроспорофилл, или тычинка, состоит из чешуйки, на нижней стороне которой находятся 2 пыльцевых мешка (микроспорангия); в них развиваются пыльцевые зёрна. Никаких кроющих листьев здесь нет (рис. 300, *2*).

После оплодотворения, протекающего здесь в общем, как и у сосны (см. выше), у семяпочек на их верхнем конце образуются тонкие кожистые кры-

лышки, которые способствуют рассеиванию семян ветром. Когда семя попадает в почву, находящийся внутри семени зародыш развивает 8—9 игловидных листочков; последние отличаются от семядолей большинства растений ещё и тем, что, находясь внутри семени, следовательно, в абсолютной темноте, содержат зелёный пигмент.

В СССР встречается несколько видов ели (см. ниже раздел „География").

Ель имеет огромное практическое значение. Древесина её дает строевой, поделочный материал, а также используется на дрова. Кора содержит дубильные вещества и используется при дублении кож (обычно в смеси с дубовой и ивовой корой). При перегонке из древесины получают смолу, канифоль, вар и скипидар.

Пихта (Abies). Пихты имеют плоскую мягкую хвою с двумя белыми от воска продольными полосками — углублениями, в которых расположены устьица. Пихта — растение однодомное. Пыльниковые (мужские) шишки овальные или цилиндрические, продолговатые, с жёлтыми или красными пыльниками; плодущие (женские) шишки овальные или продолговатые, торчащие вертикально. Кроющая чешуя длиннее семенной.

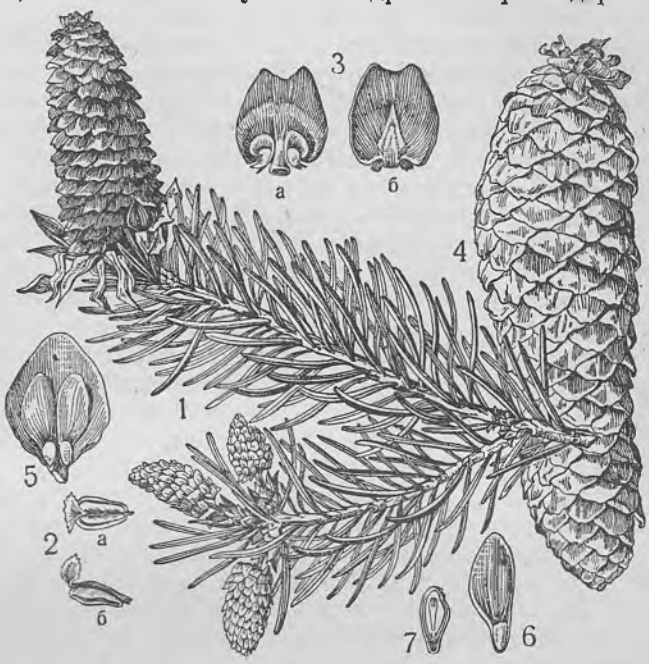


Рис. 300. Ель (*Picea excelsa*):
1 — ветвь с мужскими и молодой женской шишками; *2* — микроспорофилл снаружи (*а*) и сбоку (*б*); *3* — плодущая (семенная) чешуя: *а*—с внутренней стороны, *б* — с наружной стороны, видна кроющая чешуйка; *4* — зрелая женская шишка; *5* — зрелая чешуйка с двумя семенами; *6* — зрелое семя с крылаткой; *7* — семя в разрезе, виден зародыш.

При созревании семена опадают вместе с несущими их чешуйками, а стержень шишки остаётся на дереве. Семядолей у проростка 4—10.

В СССР произрастает 7 видов пихт. Из них наибольшее распространение имеет *пихта сибирская (Abies sibirica)*, образующая обширные леса в Западной Сибири и далее на Восток до Камчатки. Пихта, как и ель, очень теневынослива. Пихтовые леса очень сумрачны. Нижние ветви часто укореняются, свешиваясь до земли, и дают начало новым деревьям. Вследствие этого сибирская тайга труднопроходима.

Пихта имеет большое народнохозяйственное значение. Древесина её ровная, без смоляных ходов, ценится как строительный и поделочный материал (для токарных и резных работ), широко используется при изготовлении резонансовых досок для роялей, скрипок и т. д.

Смола даёт так называемый канадский бальзам (называется так потому, что добывался главным образом из смолы бальзамической пихты, *Abies balsamea*, произрастающей в Канаде).

Канадский бальзам находит широкое применение при микроскопических исследованиях — при изготовлении препаратов.

Древесина пихты, как и ели, идёт на изготовление бумаги.

Другие виды пихты не имеют большого распространения. На Кавказе встречается *кавказская пихта* (*A. Nordmanniana*), которая часто разводится в садах как декоративное дерево.

Лиственница (*Larix*). Лиственница — дерево, с опадающей на зиму листвой (откуда её родовое название). Это очень светолюбивое дерево.

Лиственница имеет укороченные и удлинённые побеги. На удлинённых, нежных, светлозелёных побегах иглы расположены рыхло, тогда как на укороченных побегах эти иглы сидят пучками в кольцевидных мутовках.

Остающиеся после опадения игол листовые рубцы позволяют определить возраст укороченных побегов. Мужские шишки образуются на однолетних или более старых укороченных побегах; они обычно сидят по одиночке; женские шишки залагаются на облиственных коротких побегах; кроющие их чешуи длиннее округлых плодущих семенных чешуй. Лиственницы, как и остальные наши сосновые растения, однодомны.

В СССР встречается несколько видов лиственниц: в восточных районах Европейской части СССР и в Западной Сибири — *лиственница сибирская* (*Larix sibirica*), на Дальнем Востоке — *даурская* (*L. dahurica*) (см. подробнее раздел «География растений»).

Древесина лиственницы красноватая, очень богата смолой и более прочна, чем у сосны. Используется широко: даёт материал для железнодорожных шпал, идёт на дрова, изготовление бумаги. Стойкость в воде позволяет широко использовать лиственницу в кораблестроении и шахтах.

Сосна (*Pinus*). Кроме *сосны обыкновенной* (*Pinus silvestris*), описанной выше, большое значение имеют: *сибирская сосна*, или, иначе, *сибирский кедр* (*P. sibirica*), *и кедровый стланик* (*P. pumila*).

Сибирская кедровая сосна широко распространена в Западной Сибири, образуя леса — к е д р о в н и к и, или к е д р а ч и.

Название её «с и б и р с к и й к е д р» неправильно. Настоящий *кедр*— род *Cedrus*, насчитывающий 3 вида, у нас не встречается.

Кедровая сосна — мощное дерево. В отличие от обыкновенной сосны, имеющей в пучке (укороченный побег) 2 хвоинки, у неё по 5 хвоинок в пучке, значительно более длинных. Женские шишки, достигающие величины с кулак, содержат бескрылые семена, так называемые к е д р о в ы е о р е ш к и. Твёрдая оболочка «орешка» является и н т е г у м е н т о м, тонкая тёмная плёнка, окружающая семя, — о с т а т о к н у ц е л л у с а, а сам орешек — светлая маслянистая часть семени — э н д о с п е р м, в котором расположен зародыш.

Семена кедровой сосны употребляются в пищу как лакомство, а также для добывания масла, имеющего пищевое и техническое значение. Древесина кедровой сосны лёгкая, плотная, смолистая и употребляется на различные нужды (оконные рамы, дверные косяки и т. д.). Смола (терпентин, или живица) при перегонке даёт скипидар и канифоль.

В горных областях Сибири, а также вблизи полярной границы леса широко распространён близкий вид — *P. pumila*, растущий в виде кустарника и называющийся *кедровым стлаником*. Он образует большие заросли, дающие приют и пищу белкам и соболям. Его семена — кедровые орешки — более мелки, чем у кедровой сосны.

В горах Крыма встречается *чёрная сосна* (*Pinus Pallassiana*), образующая довольно крупные леса. У неё кора чёрная. На Кавказе имеется ещё несколько видов сосны, имеющих небольшое распространение.

СЕМЕЙСТВО КИПАРИСОВЫХ (CUPRESSACEAE)

Кипарисовые отличаются от всех остальных семейств хвойных тем, что чешуи шишек здесь расположены мутовками, причём шишки могут быть даже мясистыми; семяпочки прямые, в большом неопределённом числе располо-

жены у основания семенных чешуй. Микроспорофиллы несут на нижнем крае свободные микроспорангии в количестве 2—3—6. Первые листья на молодых экземплярах имеют вид игловидных хвой. В дальнейшем развиваются чешуевидные листья, низбегающие по стеблю; листорасположение мутовчатое.

К этому семейству принадлежат следующие роды: *можжевельник (Juniperus)*, *кипарис (Cupressus)*, *туйя (Thuja)* и еще 7 родов.

Из кипарисовых в нашей стране распространён род *можжевельник* (*Juniperus*). Особенно широко распространён *можжевельник обыкновенный — J. communis* (рис. 301).

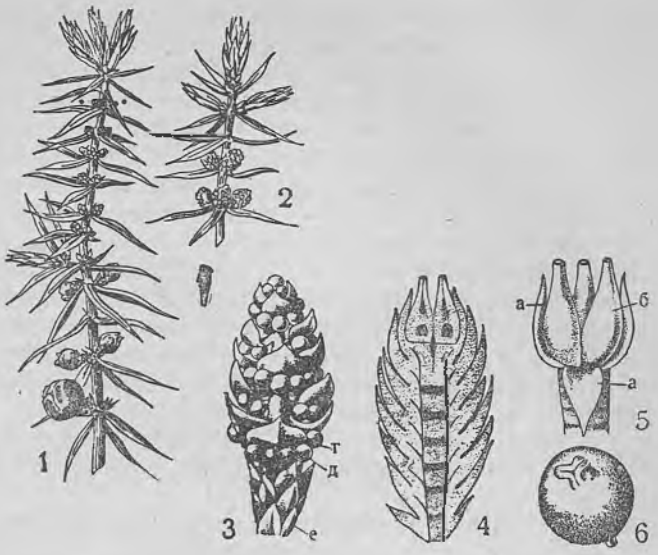


Рис. 301. Можжевельник (*Juniperus communis*):
1 — ветвь с женскими шишками; *2* — ветвь с мужскими шишками; *3* — мужская шишка: *з* — микроспорофилл, *д* — микроспорангий; *е* — вегетативные листья; *4* — женская шишка; *5* — верхушка женской шишки: *а*—спорофилл, *б* — семяпочка; *6*—ягода.

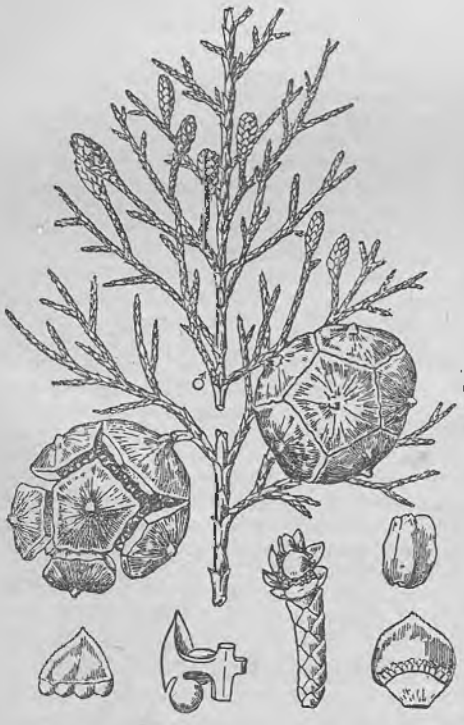


Рис. 302. Кипарис (*Cupressus*).

Это кустарники или деревца с прямым стволом, до 12 *м* вышины, гораздо чаще 1—3 *м*, с серобурой шелушащейся корой; ветви то прижатые кверху, то отстоящие, почему форма кроны весьма различна; листья-хвои линейнозаострённые, сверху неглубокожелобчатые, с широкой белой полоской вдоль средней жилки, снизу с тупым килем. Листья сидят мутовками, по три. Мужские и женские шишки находятся на разных экземплярах (растение двудомное) (рис. 301, *1*). Женские шишки расположены в пазухах листьев и заканчиваются мутовкой из трёх макроспорофиллов. Ниже спорофиллов на оси шишки расположены чешуйчатые листья (рис. 301, *4*). На макроспорофиллах помещается по одной семяпочке. После оплодотворения макроспорофиллы становятся мясистыми и срастаются над семяпочками, образуя ягодообразный плод.

Мужские шишки состоят из микроспорофиллов (рис. 301, *2*, *3*), несущих на нижней поверхности по 2—4 микроспорангия (рис. 301, *3*, *д*), ниже спорофиллов расположены чешуевидные листья (рис. 301, *е*).

Древесина можжевельника довольно прочная, обладает приятным запахом, употребляется на различные мелкие поделки, а также для оболочки ка-

рандашей. «Ягоды» можжевельника имеют значение как лекарственное средство, а также при изготовлении пива.

В Крыму встречается *древовидный можжевельник (J. oxycedrus)*. У него красные ягоды. У *казацкого можжевельника (J. sabina)* — кустарника, встречающегося на юге и юго-востоке Европейской части СССР, а также в Средней Азии, листья чешуевидные. В Средней Азии встречается несколько видов *Juniperus*, образующих заросли (а р ч е в н и к и).

Кипарис (Cupressus) — высокое дерево с чешуйчатыми листочками. Женские шишки с кроющими чешуйками, расположенными на оси мутовчато. Макроспорофиллы несут большое число семяпочек. По созревании шишки сильно разрастаются и чешуйки их деревенеют (рис. 302).

У нас на юге — в Крыму и на Кавказе — разводится *Cupressus sempervirens*, чаще всего его разновидность, имеющая пирамидальную форму (п и р а м и д а л ь н ы й к и п а р и с). Родина его Сирия и Иран. У нас в культуре — с отдалённых времен.

К этому же семейству относится садовая *туйя западная (Thuja occidentalis)* — кустарник или небольшое деревцо с чешуйчатыми листочками.

ПОРЯДОК ХВОЙНИКОВЫХ ИЛИ ГНЕТОВЫХ (GNETALES)

К этому порядку относятся 3 семейства, каждое из которых представлено одним только родом. Так, семейство *Gnetaceae* представлено родом *гнетум (Gnetum)*. Это лиана с супротивными кожистыми листьями, напоминающими по жилкованию листья двудольных покрытосеменных. Всего 3—4 вида, распространённых в тропических областях Африки, Ю. Америки и Юго-восточной Азии. Второе семейство *Welwitschiaceae* представлено родом *вельвичия (тумбоа)*, из Южной Африки. В настоящее время этот род представлен единственным видом — *W. mirabilis*. Вельвичия имеет реповидный стебель, сидящий в почве, а над землёй несущий только два широких кожистых листа до 2 *м* длины, всё время нарастающих у своего основания и постепенно разрушающихся на другом конце (рис. 303). Третье семейство — *Ephedraceae*, представители которого распространены в сухих, засушливых районах умеренных стран северного полушария в лице видов рода *эфедра (Ephedra)* (рис. 304). Один из видов этого рода встречается у нас на юго-востоке СССР и известен под названием *кузьмичевой травы (E. vulgaris)*. Это кустарник с зелёными членистыми прутьевидными стеблями и небольшими супротивными листьями. У некоторых хвойниковых, как у *Ephedra*, в семяпочке имеются (рис. 304, *5*) морфологически выраженные архегонии, у других же, как у *Gnetum*, архегониев нет, как не образуется и тканевого заростка. Макроспора, прорастая, образует некоторое количество ядер, одно из которых оплодотворяется спермием. Таким образом, некоторые хвойниковые не имеют архегониев и в этом отношении приближаются к покрытосеменным растениям.

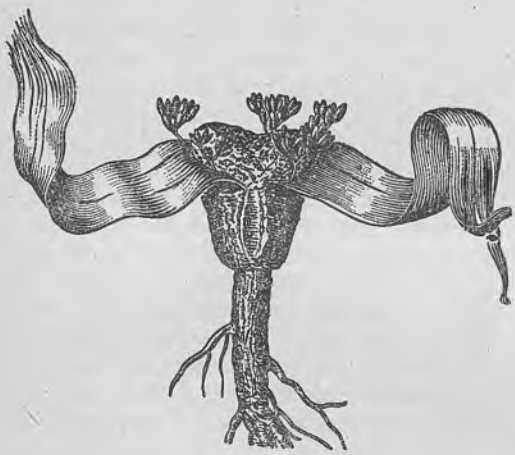


Рис. 303. *Welwitschia mirabilis* (вельвичия).

Однако они не имеют двойного оплодотворения, что является характерной особенностью покрытосеменных.

ТИП ПЕСТИЧНЫЕ (GYNOECIATAE)

Отличительные признаки типа. Растения, сюда относящиеся, характеризуются наличием особого органа — п е с т и к а, полого внутри, замкнутого со всех сторон вместилища, образованного одним или несколькими сросшимися м а к р о с п о р о ф и л л а м и (п л о д о л и с т и к а м и). В связи с этим данная группа растений, в отличие от голосеменных, у которых семяпочки лежат открыто, называется *покрытосеменные (Angiospermae)*.

Семяпочки, таким образом, здесь оказываются замкнутыми и защищёнными от воздействия внешних условий. Надёжная защита семян внутри пестика явилась одним из преимуществ пестичных растений.

Чтобы подчеркнуть отличие этой группы от других, их часто называют *цветковыми растениями*.

В женском заростке не образуется архегониев, и он представлен так называемым зародышевым мешком. В связи с этим процесс оплодотворения здесь отличается рядом особенностей (двойное оплодотворение, см. выше раздел «Морфология», стр. 206).

Покрытосеменные растения охватывают около 200 000 видов, которые сгруппированы приблизительно в 300 семействах. Покрытосеменные — настолько обширная и разнообразная группа, что для того чтобы ознакомиться хотя бы с обычными их видами, надо затратить значительное количество времени и труда. Однако с ними можно легко познакомиться, изучив одного или двух представителей семейств покрытосеменных местной флоры; после этого можно легко распознавать другие виды того же семейства.

Изучение руководящих семейств цветковых или покрытосеменных растений важно также и в том отношении, что оно может иллюстрировать нам главные направления в эволюционном развитии покрытосеменных в целом.

Вместе с тем покрытосеменные являются и наиболее важными в практическом отношении растениями.

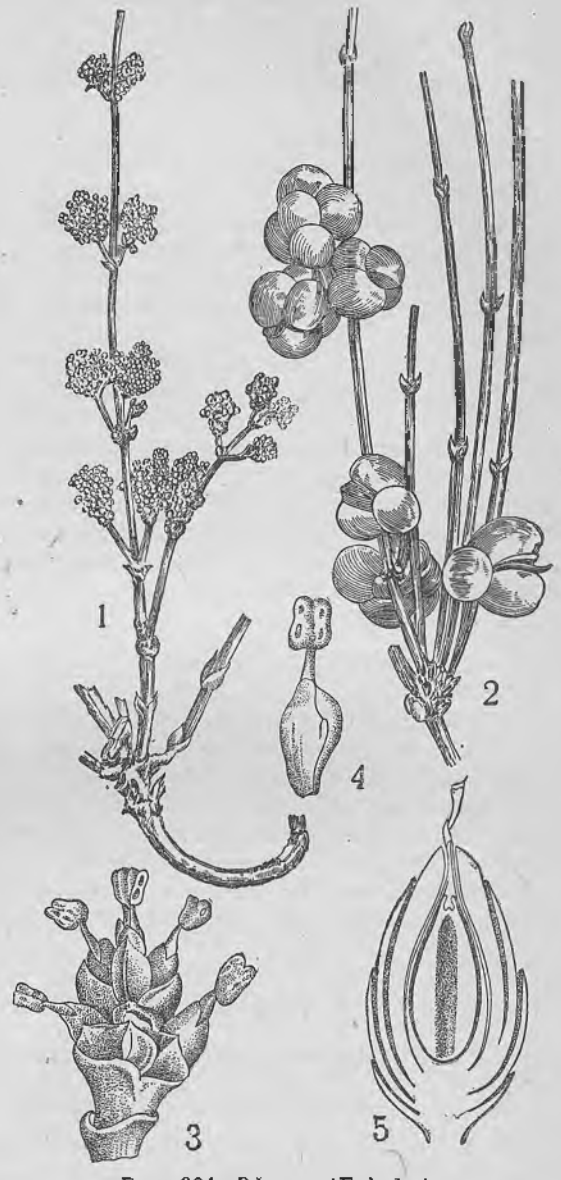


Рис. 304. Эфедра (*Ephedra*):
1 — ветвь с мужскими соцветиями; *2* — ветвь с плодами; *3* — мужское соцветие; *4* — мужской цветок; *5* — семяпочка в разрезе.

Морфологическое разнообразие и высота анатомической дифференцировки. Приступая к изучению систематики покрытосеменных, или цветковых, растений, мы не должны забывать прежде всего необычайного морфологического разнообразия их тела.

По существу морфология растений выросла на изучении цветковых растений. Такие понятия, как корень, стебель, лист, цветок, семя, плод и т. д., создались в результате изучения этих образований у цветковых растений.

Так же велико разнообразие внутренней анатомической структуры и клеточного строения покрытосеменных.

Деление на классы и подклассы. Тип *пестичных* или *цветковых растений* разделяется на два класса: класс *двудольных растений (Dicotyledones)* и класс *однодольных растений (Monocotyledones)*.

Класс *двудольных растений* характеризуется следующими признаками:

1. Зародыш их имеет две семядоли. 2. Имеется обычно хорошо развитый главный корень. 3. Стебель способен ко вторичному утолщению, благодаря наличию камбия. Таким образом, сосудистые пучки являются открытыми. 4. Листья, разнообразные по форме и рассечению, имеют сетчатое жилкование. 5. Цветки в типе пятерные (пять чашелистиков и лепестков, пять или десять тычинок, пять плодолистиков). 6. Околоцветник чаще двойной.

Класс *однодольных растений* имеет характерными признаками следующие:

1. Зародыш имеет одну семядолю, возникшую или в результате срастания первоначально двух семядолей, или атрофии одной из них. 2. Стебель не способен ко вторичному утолщению, вследствие отсутствия камбия и, следовательно, однодольные растения имеют закрытые сосудистые пучки. 3. Главный корень обычно не развивается и заменяется системой боковых и главным образом придаточных корней. 4. Жилкование листьев параллельное или дуговое. 5. Околоцветник чаще простой (венчиковидный) или чашечковидный. 6. Цветки в типе трёхчленные (3 или 6 долей околоцветника, 3 или 6 тычинок, 3 плодолистика).

КЛАСС ДВУДОЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ (DICOTYLEDONES)

Это обширный класс цветковых растений (свыше 150 000 видов, объединяемых приблизительно в 270 семейств), обычно подразделяется на подклассы: а) *раздельнолепестные (Choripetalae)*, цветок у которых состоит из свободных, не сросшихся лепестков, опадающих при завядании цветка по одиночке, или цветок с простым околоцветником, или цветки без околоцветника и б) *спайнолепестные (Sympetalae)*, у которых все лепестки цветка в той или иной степени сращены между собой, и по завядании цветка венчик опадает целиком; околоцветник всегда двойной.

ПОДКЛАСС РАЗДЕЛЬНОЛЕПЕСТНЫЕ (CHORIPETALAE)

ПОРЯДОК МНОГОПЛОДНИКОВЫХ (POLYCARPICAE)

СЕМЕЙСТВО ЛЮТИКОВЫХ (RANUNCULACEAE)

Все лютиковые, за исключением кустарниковых из рода *ломонос (Clematis)*, травянистые растения. Листья с сетчатым жилкованием, пластинки без прилистников. Строение цветка очень различно у различных представителей. Околоцветник простой или двойной. Завязь верхняя, цветки обычно с сильно выпуклым или удлинённым цветоложем. Расположение членов цветка или спиральное, или круговое, циклическое (реже). Встречаются и гемициклические цветки, когда одни члены, например, лепестки и чашелистики, расположены по кругу, а тычинки и пестики — по спирали (*лютик*, рис. 305). Тычинок много, чаще всего неопределённое количество, расположенных по спирали, реже тычинок немного. Пестиков обычно много и также неопределённое число. Гинецей — апокарпный — из свободных, не сросшихся плодолистиков. Семяпочка в завязи одна или их несколько. Плод разнообразного

строения, чаще всего состоящий из отдельных плодиков — орешков или листовок, редко ягода или коробочка.

Как видно уже из этого краткого обзора, семейство лютиковых очень разнообразно.

Центральным родом семейства является лютик *(Ranunculus)*. Формула цветка $K_5C_5A\ \infty G\infty$. Лютик имеет большей частью правильные цветки,

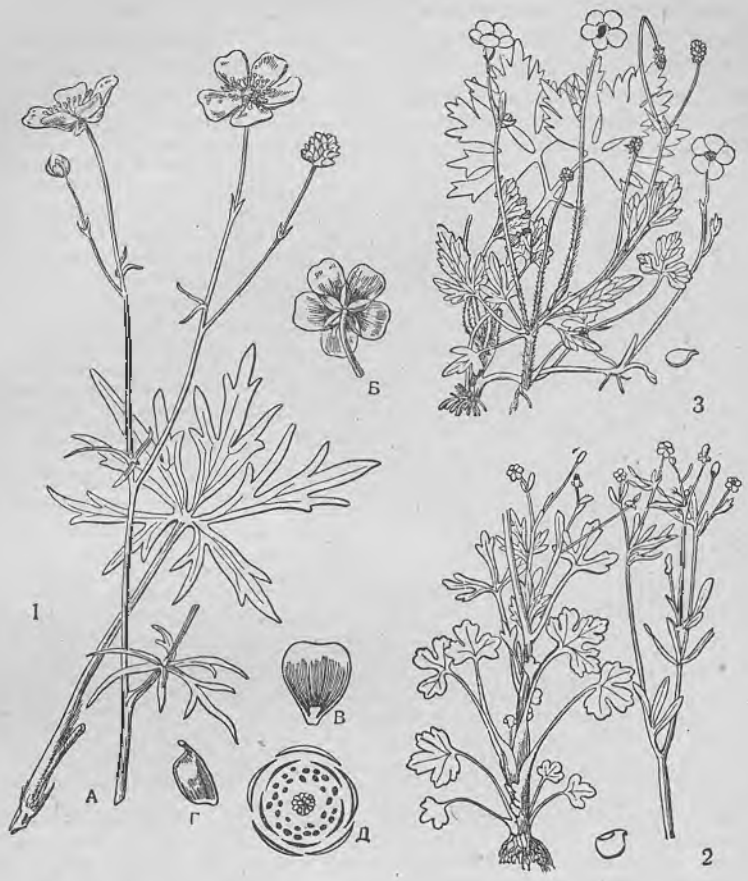


Рис. 305.

1. Лютик едкий (*Ranunculus acer*): *А* — общий вид; *Б* — цветок снизу; *В* — лепесток с медовой чешуйкой; *Г* — плодик; *Д* — диаграмма цветка (гемициклический цветок). *2.* Лютик ядовитый (*Ranunculus sceleratus*). *3.* Лютик ползучий (*Ranunculus repens*).

с околоцветником, разделённым на чашечку и венчик. Венчик о 5 лепестках большей частью жёлтого цвета, но имеются также и лютики с белыми цветками, например, *водяной лютик*. Чашечка о 5 зелёных или желтоватых чашелистиках. Лепестки плоские, обратнояйцевидные, у некоторых видов у основания с медовой ямкой, прикрытой чешуйкой. Цветоложе сильно выпуклое. Тычинок много, пестиков много, чашелистики и лепестки расположены по кругу, тычинки и пестики — по спирали (гемициклические цветки). Плод из большого числа орешков.

Лютик в нашей флоре представлен большим числом видов. *Лютик едкий* (*R. acer*) произрастает на лугах, на полях (рис. 305, *1*). Нередко является сорняком, размножаясь семенами, почему должен скашиваться до плодоношения. Стебель прямостоящий, листья черешковые с пластинкой, рассечённой

почти до основания. Всё растение ядовито, особенно при цветении. При высушивании, в сене, ядовитые свойства теряются.

Лютик ползучий (R. repens) — с тройчаторассечёнными листьями и с ползучим стеблем, укореняющимся в узлах, вследствие чего хорошо размножается вегетативно. Произрастает по сырым лугам, по канавам, вдоль ручьёв, рек, нередко как сорняк на пашнях. Ядовит. Развиваясь на пастбищах, иногда является причиной массовых отравлений скота (рис. 305, *3*).

Лютик ядовитый (R. sceleratus) (рис. 305, *2*)—с 3—5-раздельными листьями. Верхние листья рассечены на линейноланцетовидные доли. Встречается по берегам речек, ручьёв, в канавах. Цветки мелкие, жёлтые. Очень ядовит.

Близки к лютику *ветреница (Anemone)* и *калужница (Caltha)*.

Род *ветреница (Anemone)* представлен в нашей флоре несколькими видами. Наиболее распространёнными являются *ветреница лютичная (A. ranunculoides)* с жёлтыми цветками и *ветреница дубравная (A. nemorosa)* с белыми или слегка розовыми цветками, встречающиеся по смешанным и широколиственным (дубовые, липовые) лесам в Европейской части СССР. Это небольшие растеньица с довольно утолщённым корневищем. Околоцветник пяти- или шестилистный простой, венчиковидный; тычинок и пестиков много, неопределённое количество. Все части цветка расположены по спирали. Близкий к *Anemone* род *Pulsatilla*, один из видов которого, *P. patens*, или *сон-трава*, встречается у нас по сосновым лесам. Как и *Anemone*, *сон-трава* цветет ранней весной и также под цветком имеет 3 мутовчато расположенных листа.

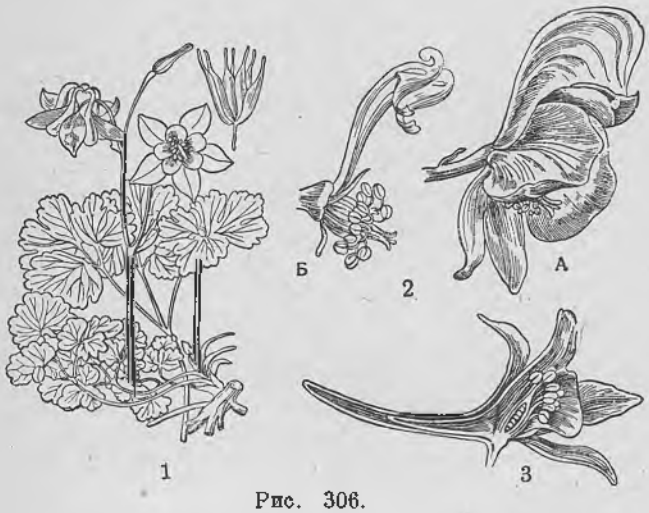


Рис. 306.
1 — водосбор (*Aquilegia*); *2* — аконит (*Aconitum*), *А* и *Б*; *3* — дельфиниум (цветок в разрезе).

Калужница (Caltha palustris) произрастает у нас по болотам, зацветает ранней весной. Цветки её крупные, устроены сходно с цветками лютика.

Поздней весной в наших сырых лесах в большом количестве цветёт *купальница* — *Trollius europaeus*.

Из других родов семейства лютиковых упомянем *чистяк* (*Ficaria ranunculoides*), цветущий ранней весной в наших лесах.

В степях ранней весной зацветает яркожёлтый *горицвет* (*Adonis vernalis*). Формула цветка его $P_{\infty}A_{\infty}G_{\infty}$. Цветок вполне ациклический, все части его расположены по спирали.

В садах часто разводится *пеон* (*Paeonia*).

Из всех упомянутых выше форм более примитивными являются роды, обладающие ациклическими цветками (например, *горицвет*, *купальница*), с большим и неопределённым числом частей цветка. Гемициклические цветки имеет *лютик*; имеются также растения с круговым расположением частей, например, *водосбор* (*Aquilegia*) (рис. 306,*1*).

Среди лютиковых имеется несколько родов с неправильными (зигоморфными) цветками.

Род *борец, аконит* (*Aconitum*) имеет 5 ярко окрашенных листочков околоцветника наружного круга (условно чашечка). Один из них (задний) имеет вид шлема, прикрывающего тычинки и пестики. Листочки внутреннего круга (условно венчика) большей частью в числе 8 (иногда 5). Два задних лепестка превращены в причудливой формы крупные нектарники (рис. 306, *2*). Передние лепестки недоразвиты, а иногда и совсем не развиваются. Как нектарники, так и недоразвитые лепестки являются с т а м и н о д и я м и — недоразвитыми тычинками. Лепестки, таким образом, как и у многих лютиковых, здесь тычиночного происхождения. Тычинок (спирально расположенных) много. Пестиков обычно 3 (до 7).

Неправильный цветок *Aconitum* хорошо приспособлен к опылению определёнными насекомыми.

Неправильные цветки имеет также *Delphinium consolida — живокость посевная (сокирки)* (рис. 306).

Лютиковые — обширное семейство (около 1400 видов), представители которого распространены главным образом в умеренных и холодных странах северного полушария. У большинства видов крупные цветки, мало специализированы в отношении опыления. У некоторых форм нектарники лежат открыто и доступны различным насекомым. В связи с этим развивается большое количество тычинок, производящих огромное количество пыльцы, часть которой собирается насекомыми в пищу.

Практическое значение. Большинство лютиковых — ядовитые растения. Ядовитость их обусловлена наличием во всех частях растения алкалоидов. Многие имеют медицинское значение. *Adonis* даёт сердечные капли адонилен, аконит (клубневидные корни *A. Napellus*) содержит алкалоид аконитин.

Многие лютиковые являются распространёнными декоративными растениями (*пионы*, *акониты*, *дельфиниумы*, *водосборы*, *анемоны* и др.).

ПОРЯДОК МАКОЦВЕТНЫХ (RHOEADALES)

Сюда относятся почти исключительно травянистые растения, с очередными листьями, без прилистников. Цветки с круговым расположением частей по 2 или по 4 члена в круге; чашечка (как и венчик) рано опадающая, тычинки в числе кратном двум, или в бóльшем количестве. Пестик один, завязь верхняя. Мы рассмотрим 2 семейства, относящихся к этому порядку.

СЕМЕЙСТВО МАКОВЫХ (PAPAVERACEAE)

В качестве представителей семейства рассмотрим *мак-самосейку* и *чистотел. Мак (Papaver rhoeas)* является широко распространённым у нас сорняком. Это однолетнее растение (рис. 307). Листья и стебли голубоватые от воскового налёта. В тканях стебля и листьев содержатся клетки, в которых скопляется белый млечный сок (латекс).



Рис. 307.

Слева — мак (*Papaver Rhoeas*): *А* — цветущая ветвь, *Б* — коробочка, *В* — коробочка в поперечном разрезе, *Г* — диаграмма цветка. Справа — чистотел (*Chelidonium majus*): *А* — цветущая ветвь, *Б* — плод, *В* — семя с придатком, *Г* — диаграмма.

Цветки крупные, чашелистики в числе 2, опадающие при распускании цветка. Лепестки в числе 4, тычинок много. Пестик образован большим числом плодолистиков (до 15), сросшихся так, что они образуют одну одногнёздную завязь с неполными перегородками. Завязь верхняя.

Плод — коробочка, открывающаяся дырочками под звёздчатым рыльцем. Формула цветка мака * $К_2С_4А_\infty G_{(2-15)}$.

Из других видов укажем *мак снотворный (P. somniferum)*, культивирующийся ради масла, добываемого из семян (содержит до 55% масла). Масло это употребляется в пищу, а также для изготовления высокосортных масляных красок. Из незрелых коробочек мака получают млечный сок, содержащий опиум, в котором содержится ряд сильнодействующих алкалоидов, в том числе морфин (из него получают морфий — болеутоляющее средство).

При добыче опиума коробочка мака надрезается с вечера, утром же застывший в виде комков млечный сок собирается и пускается в дальнейшую обработку.

Известно много сортов мака с различным содержанием опиума; имеются и безопийные сорта.

У нас мак культивируется в Казахстане, в Киргизии и в южных районах Европейской части СССР.

Чистотел (Chelidonium majus) — широко распространённое у нас сорное растение. Растёт вдоль заборов, на мусорных кучах, в лесах по тенистым местам. Это многолетнее растение с оранжевым млечным соком (рис. 307).

СЕМЕЙСТВО КРЕСТОЦВЕТНЫХ (CRUCIFERAE).

Исключительно однородное семейство; представлено травянистыми, однолетними, двулетними, реже многолетними растениями. Листья очередные, большей частью перисторассечённые, реже простые. Цветки у различных родов построены одинаково. Околоцветник двойной. Чашечка из 4 рано опадающих чашелистиков, у основания с мешковидными выростами, где скопляется нектар (308, *1*). Венчик правильный — из 4 белых, жёлтых, розовых, фиолетовых лепестков, расположенных крест-накрест (откуда и русское название семейства). Тычинок 6, две из них короткие, 4 длинные. Установлено, что 4 длинные тычинки произошли путём расщепления первоначально двух. Завязь верхняя образована двумя плодолистиками и разделена ложной продольной перегородкой на два гнезда (рис. 308, *3*).

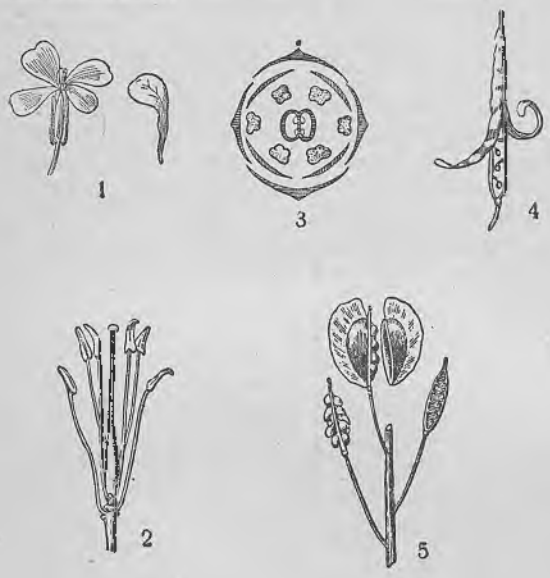


Рис. 308.

1 — цветок *Raphanus*; *2* — тычинки и пестик (околоцветник удалён); *3* — диаграмма цветка крестоцветных; *4* — стручок (*Cardamine*); *5* — стручочек (ярутка — *Thlaspi*).

Формула цветка крестоцветных * $К_4С_4А_{2+4}G_2$. Плод — стручок или стручочек, иногда орешек, реже дробный плод. Вскрывается он двумя створками снизу вверх (рис. 308, *4—5*) и обнажает перегородку, к которой прикреплены семена. Плод различных крестоцветных сильно варьирует по форме и величине и является важнейшим систематическим признаком.

Рассмотрим ряд представителей этого семейства.

А. Плод — стручок

Репа (Brassica rapa). Известна в нескольких разновидностях. Наибольшее значение из них имеет *B. rapa v. rapifera* — культурная репа, двулетнее растение. В первый год образует утолщённый подземный орган, на второй год, за счёт питательных веществ, накопленных в корне, развивается цветочный побег. Цветки лимонножёлтые.

Сорта с удлинённым корнем называют **турнепсом**. Разновидность *B. rapa v. campestris (полевая репа)* засоряет яровые — овёс, ячмень, лён. *Брюква (B. Napus)* — также двулетнее растение, разводится ради мясистых корней.

Горчица (Sinapis). Культурная горчица (S. alba) — однолетник, до 1 *м* высотой. Культивируется ради масла, содержащегося в семенах (до 35%).

Другой вид — *полевая горчица (Sinapis arvensis)* является широко распространённым у нас сорняком (рисунок 309, *1*).

Дикая редька (Raphanus Raphanistrum) — один из наиболее распространённых у нас сорняков. Стебли жестковолосистые. Плод — дробный стручок, распадающийся на односеменные орешки (рисунок 309, *2*). Хороший медонос.

Дикая редька является родоначальной формой *культурной редьки (Raphanus sativus)*. Редька — двулетнее растение. Цветки белые или лиловые, собраны в редкие кисти. Разновидностью редьки (подвид *radicula*) является *редис* — однолетник, зацветающий в первый же год (к осени).



Рис. 309.

1 — полевая горчица (*Sinapis arvensis*); *2* — дикая редька (*Raphanus Raphanistrum*).

Сюда же относятся такие ценные огородные растения, как *капуста (Brassica oleracea)* — двулетнее растение, разводимое в большом числе разновидностей.

Кочанная капуста. В первый год развивается так называемый **кочан**, представляющий собой верхушечную почку, в листьях которой откладываются питательные вещества. Известно много сортов кочанной капусты.

Цветная капуста (var. botrytis). На стебле развивается большое количество мясистых соцветий с недоразвитыми цветками.

Родоначальником культурных сортов капусты является *дикая капуста — Brassica oleracea*. Это многолетнее растение, встречающееся по побережью Средиземного моря; кочанов не образует.

Из декоративных растений упомянем *левкой (Matthiola)*.

Б. Плод — стручочек

Икотник серовелёный (Berteroa incana). Сорное растение, широко распространённое на паровых полях, по пескам, на пустырях. Двулетник. Стебли до 50 *см*. Листья цельные, как и стебель, густо покрыты звёздчатыми волосками. Цветки белые. Плод — сплюснутый эллиптический стручочек.

Пастушья сумка (Capsella bursa pastoris). Злостный сорняк (рис. 310, *1*). Цветки белые. Плод — стручочек обратно-треугольной формы. Двулетнее растение, зимует в виде розетки перисторазделённых листьев.

Ярутка полевая (Thlaspi arvense). Листья цельные, со стреловидным основанием, зубчатые. Цветки белые. Очень характерный плод — округлый стручочек со сплющенными в виде крыла створками (рис. 310, *2*). Широко распространённый сорняк.

Рыжик посевной (Camelina sativa). Озимое растение с ланцетными листьями. Верхние листья линейные. Цветки золотистожёлтые. Стручочек обратнояйцевидный (рис. 310, *3*). Культивируется ради масла (**рыжиковое масло**), содержащегося в семенах.

Льняной рыжик (Camelina linicola), описанный русским ботаником Н. В. Цингером, очень близок к посевному рыжику. Злостный сорняк льняных посевов. Растение очень хорошо приспособлено к существованию в льняных посевах. Внешним обликом несколько напоминает лён, сходны с льняными также и семена. Несомненно, что эта форма, приспособившаяся к жизни в посевах льна, выработалась под воздействием человека. Семена посевного рыжика случайно высевались вместе со льном. Особи со стручками, не раскрывшимися до обмолота, с семенами, по облику сходными с семенами льна, со стеблем, равным по размерам льну, постепенно отбирались человеком (бессознательно), благодаря чему и возникла новая форма — *linicola* (льняная).

Из других растений укажем *хрен (Cochlearia armoracia)* — растение с толстым деревянеющим корнем. Цветки белые, крупные. Стручочек шаровидный.



Рис. 310.

1 — пастушья сумка (*Capsella bursa pastoris*); *2* — ярутка полевая (*Thlaspi arvense*); *3* — рыжик посевной (*Camelina sativa*).

Крестоцветные — обширная группа растений, насчитывающая около 1500 видов.

Рассмотренные выше два семейства порядка маковоцветных обнаруживают тесную связь с порядком многоплодниковых. Из них семейство маковых является более примитивным (много тычинок).

ПОРЯДОК МАЛЬВОЦВЕТНЫХ (MALVALES)

СЕМЕЙСТВО МАЛЬВОВЫХ (MALVACEAE)

Большинство растений этого семейства — т р а в я н и с т ы е. В тропических областях имеется ряд древесных представителей. Семейство это очень естественное. Цветки крупные. Чашелистиков 5, лепестков 5, большей частью сросшихся у основания, с трубкой, образованной многочисленными тычинками. Плодолистиков 3 (иногда много), сросшихся в один пестик с большим количеством рылец на вершине (рис. 311, *4*). Плод — коробочка, раскрывающаяся по створкам *(хлопчатник)* или распадающаяся на многочисленные почковидные плодики *(Malva)*.

Наибольшее значение имеет *хлопчатник (Gossypium herbaceum)* (рис. 311).

Хлопчатник — кустарник, дико растущий в тропических странах. Кустарниковые формы хлопчатника (до 5 *м* высотой) культивируются в тропиках, у нас же они становятся травянистыми (около 1 *м* высотой). Однако и в этом случае стебли их у основания деревянеют.

Листья очередные, 3—5-лопастные. Цветки одиночные, крупные, с пятизубчатой сростнолистной чашечкой. Под чашечкой развивается так называемая в н е ш н я я ч а ш е ч к а — из трёх зелёных крупных прицветников (рис. 311, *3*). Лепестки жёлтые, по отцветании красноватые. Плод большей частью пятигнёздная коробочка с большим количеством семян, вся поверхность которых покрыта длинными (до 5 *см*) мягкими одноклеточными волосками (рис. 311, *3 в*). По составу волоски представляют почти чистую клетчатку.

Длинные волоски дают так называемый х л о п о к (в а т у), продуктом переработки которого являются н и т к и и т к а н и (хлопчатобумажные).

Семена содержат до 20% масла, употребляющегося в технике.

В СССР хлопчатник культивируется в Закавказье, в среднеазиатских республиках, отчасти на юге Украины.

Другой представитель — *мальва обыкновенная*, или *просвирник* (*Malva silvestris*) — является широко распространённым сорным растением, встречающимся по паровым полям, на огородах (рис. 311, *1—2*).

Это однолетнее растение с округлосерддевидными листьями. Цветки в числе 2—5 развиваются в пазухах листьев, беловаторозовые; типичного устройства. Плод распадается на 8—10 морщинистых плодиков.

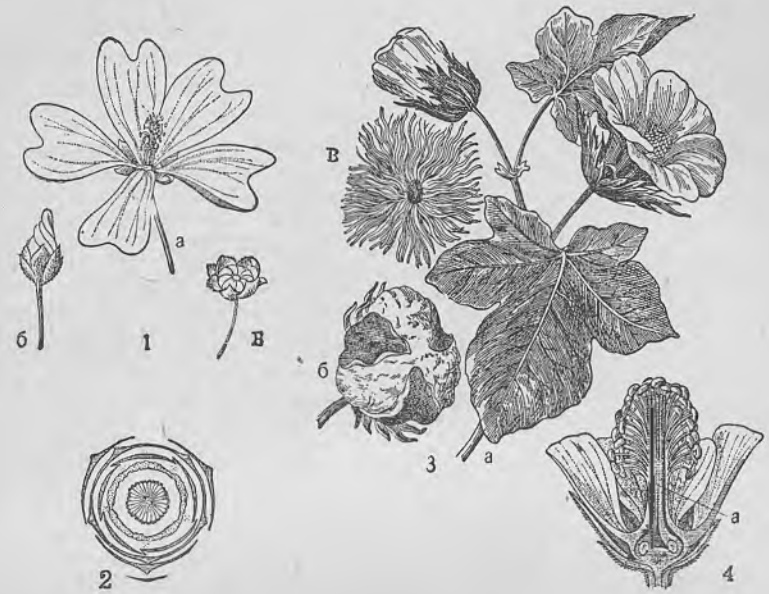


Рис. 311.

1 — мальва (*Malva silvestris*); *а* — цветок, *б* — нераскрывшийся цветок, *в* — плод; *2* — диаграмма цветка *Malva*; *3* — хлопчатник (*Gossypium herbaceum*): *а* — цветущая ветвь, *б* — плод (коробочка), *в* — семя; *4* — шток-роза (*Althaea*); *а* — андроцей.

Кенаф (*Hibiscus cannabinus*). Однолетнее растение, родом из Индии. Стебли высокие (до 5 *м*), с очередными, простыми внизу и трёх-семираздельными вверху листьями. Плод — коробочка. Семена содержат масло. Культивируется ради лубяных волокон (стебель), по качеству сходных с льняными. Волокно кенафа очень прочное, но грубоватое и идёт на изготовление канатов, мешковины, верёвок. У нас разводится на юге.

Канатник (*Abutilon Avicennae*). Родом из Индии. Стебли его покрыты густым волосяным покровом. Шелковистое лубяное волокно канатника похоже на волокна кенафа. Текстильное растение. Семена содержат до 20% масла, и иногда канатник культивируется как масличное растение.

Шток-роза (вид рода *Althaea*) (рис. 311, *4*) — декоративное растение. Другой вид — *A. officinalis* — имеет лекарственное значение (а л т е й н ы й к о р е н ь).

Всего мальвовых насчитывают около 900 видов.

ПОРЯДОК ГЕРАНИЕЦВЕТНЫХ (GERANIALES)

СЕМЕЙСТВО ЛЕНОВЫХ (*LINACEAE*)

Сюда принадлежат исключительно травянистые растения с довольно разнообразным устройством цветка.

Ознакомимся с характерными признаками семейства на примере *льна* (*Linum*).

Однолетний лён (*Linum usitatissimum*) — культурное растение, от 15 до 150 *см* высотой. Листья очередные, ланцетные, сизоватозелёные (рис. 312, *1*). Цветки собраны в редкую верхушечную метёлку. Чашечка состоит из 5 чашелистиков, остаётся при плоде. Венчик из 5 лепестков небесноголу-

бого цвета. Встречаются, однако, цветки с розовыми, фиолетовыми и даже белыми лепестками. Развиты тычинки лишь наружного круга, числом 5. Тычинки внутреннего круга недоразвиты и представлены в виде небольших бугорков на вершине кольца, образованного сросшимися тычинками наружного круга (рисунок 312, *1*). Плод — обычно пятигнёздная коробочка. Каждое гнездо неполной перегородкой ещё раз разделено на 2 половины, в каждой из которых развивается по одному семени (всего 10).



Рис. 312. Лён (*Linum usitatissimum*):
1 — цветущая ветвь, *2* — плод, *3* — диаграмма цветка, *4* — лён-долгунец, *5* — лён-кудряш.

Лён разводится ради лубяных волокон. Пучки луба расположены в перицикле стебля. Лубяные волокна употребляются на пряжу. Семена льна содержат до 35% масла, употребляемого в пищу, а также в технике. Льняное масло быстро высыхает на воздухе и поэтому особенно ценится при изготовлении лаков, олифы и т. д.

Масличные льны носят название льнов-кудряшей. Лён-кудряш — низкорослое, сильно ветвящееся растение, развивающее большое количество коробочек (рис. 312, *5*).

Прядильный лён *(лён-долгунец)* — растение с небольшим числом коробочек и с длинным стеблем (рис. 312, *4*). Лён культивируется с очень отдалённых времён. Так, он культивировался ещё в Египте, за 3000 лет до нашей эры. В свайных постройках Швейцарии найдены семена и волокна льна, что свидетельствует о культуре льна ещё в начале каменного века.

Родина культурного льна с достоверностью неизвестна. Вероятнее всего — Средиземноморье.

Род *Linum* насчитывает около 100 видов, распространённых в умеренной и субтропической зонах северного полушария. В диком виде у нас встречается несколько видов льна, кое-где в Европейской части СССР, а также в Сибири и на Алтае. Введённые в культуру, они дают грубое волокно. Из них упомянем *многолетний лён (L. perenne)*.

ПОРЯДОК СУМАХОЦВЕТНЫХ (ANACARDIALES)

СЕМЕЙСТВО РУТОВЫХ (RUTACEAE)

К этому семейству относится чрезвычайно важный в хозяйственном отношении род *цитрус (Citrus)*, большинство видов которого издавна культивируются человеком.

Род *Citrus* имеет около 20 видов. Различные виды его дают сочные плоды (ягоды): апельсины, лимоны, мандарины и т. д.

Типично устроен цветок у *лимона (C. limon)*. Чашечка из 5 чашелистиков, венчик из 5 белых лепестков. Тычинок 10. Пестик из 2—5 плодолистиков. Плод — многосеменная ягода. Снаружи плод покрыт толстой оболочкой (внеплодник). В ткани его, в особых вместилищах, накапливаются в большом

количестве эфирные масла. За этой оболочкой идёт рыхлая белая ткань (межплодник), за которой следует мякоть плода (внутриплодник). Она образована сочными выростами внутренних стенок завязи, постепенно заполняющими все гнёзда плода (рис. 313). Перегородки между гнёздами плёнчатые. Семена содержат по нескольку зародышей. У культурных сортов нередко семена не образуются, и образование плода идёт без опыления и оплодотворения.

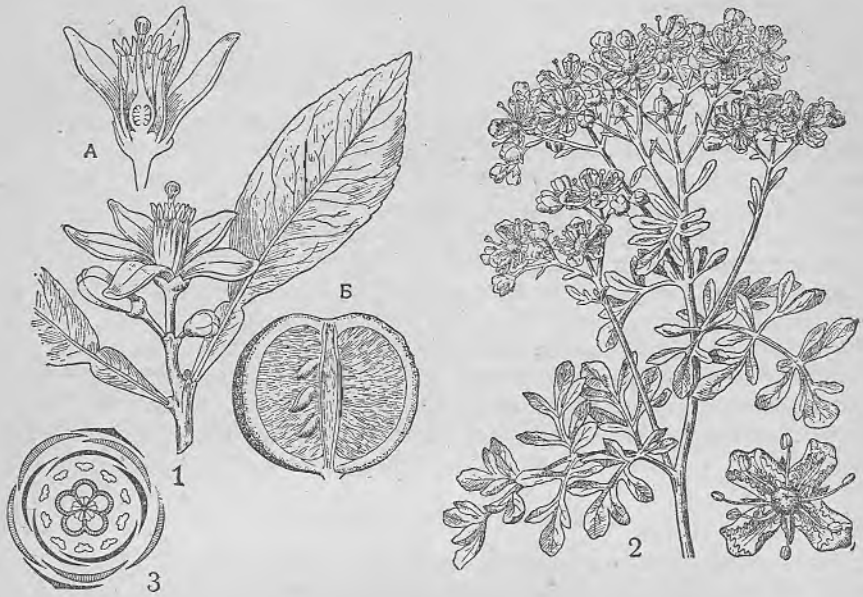


Рис. 313.
1 — апельсин (*Citrus sinense*): *А* — цветок, *Б* — плод; *2* — рута (*Ruta graveolens*); *3* — диаграмма цветка руты.

Систематика цитрусов очень запутана, так как родственные отношения здесь утеряны вследствие давней культуры. Из цитрусовых наиболее распространены в культуре:

Лимон (C. limon) — небольшое дерево с розовыми цветками. Плод — л и м о н, с кислой мякотью.

Апельсин (C. sinense) — дерево с белыми цветками. Шаровидный плод — а п е л ь с и н со сладкой мякотью (рис. 313, *1*).

Мандарин (C. nobilis) — небольшое деревцо. Разводится в нескольких разновидностях, особенно в разновидности *уншиу* (*var. Unschiu*), с бессемянными округлыми сладкими плодами. Известен также *грейпфрут* (*C. paradisi*).

Родом цитрусовые из Юго-восточной Азии, откуда они проникли сначала в Китай, Индию, затем в Иран. В Европу цитрусовые попали, вероятно, в I в. нашей эры. Однако разведение их в Европе началось значительно позднее. Вначале их выращивали как декоративные растения, а со 2-й половины XVIII в. в Южной Европе они стали давать и товарную продукцию. В странах, окружающих Средиземное море, цитрусовые широко культивируются. В СССР культура цитрусовых распространена в субтропической полосе Кавказа (главным образом Сочи, Сухуми, Батуми).

К этому же семейству относится род *рута* (*Ruta graveolens*)—травянистое растение, с сильнопахучими, дважды перистыми листьями и жёлтыми цветками. Листья используются в качестве пряности и в народной медицине. Цветки ч е т ы р ё х ч л е н н ы е ($K_4C_4A_8G_{(4)}$), но верхний в соцветии цветок — пятичленный (рис. 313, *2—3*). Распространено в Южной Европе.

ПОРЯДОК РОЗОЦВЕТНЫХ (ROSALES)

В этот порядок объединяются чрезвычайно разнообразные как в отношении строения цветка, так и в отношении вегетативных органов растения. Здесь имеются и правильные, и неправильные цветки, с циклическим и спиральным (реже) расположением частей цветка, с большим неопределённым и с точно фиксированным небольшим числом тычинок и пестиков.

В состав порядка входят как древесные, так и травянистые формы. Однако филогенетически все входящие в состав порядка семейства представляют естественную группу, в пределах которой можно наметить примитивные формы, сближающиеся с *многоплодниковыми (Polycarpicae)*, и вывести из них более совершенные, которые обнаруживают ряд признаков, предваряющих признаки, свойственные выше организованным порядкам.

Мы рассмотрим два семейства из этого порядка — семейство *розанных (Rosaceae)* и семейство *бобовых (Leguminosae)*.

СЕМЕЙСТВО РОЗАННЫХ (ROSACEAE)

Широко распространённое в нашей флоре семейство, в состав которого входят многие весьма важные культурные растения. Здесь имеются и древесные, и кустарниковые, и травянистые растения. Листья очередные, с прилистниками, сложные, реже простые.

Цветки обоеполые, одиночные или собраны в различные соцветия, с двойным околоцветником.

Чашечка из 5 чашелистиков, венчик о 5 лепестках. Тычинок много, пестиков обычно много, но иногда один.

По строению цветка простейшие формы тесно связываются с *лютиковыми*, но отличаются расширенным цветоложем; тычинки прикрепляются к его краю и цветок становится околопестичным; иногда цветоложе срастается с завязью, почему она становится нижней. Обширное семейство *Rosaceae* разделяется на 4 подсемейства.

Подсемейство спирейных

Более примитивным, обнаруживающим связи с лютиковыми, является подсемейство *спирейных*. Представителем может служить *таволга вязолистная (Filipendula Ulmaria)*, встречающаяся у нас по сырым лугам и кустарникам.



Рис. 314. Шиповник (*Rosa canina*).
1 — цветущая ветвь, *2* — цветок в разрезе, *3* — плод, *4* — семя, *5* — семя в разрезе, *6* — диаграмма.

Это травянистое растение (до 1,5 *м* высотой), с крупными перисторазделыными листьями. Белые или кремовые цветки собраны на вершине стебля в плотную кисть, состоящую из небольших щитков; цветки обладают сильным, приятным запахом. Цветок имеет 5 чашелистиков (без подчашия), 5 лепестков, тычинок много (20—40), пестиков 5. Плод сборный, из 5 листовок.

Сюда же относятся многочисленные виды рода *спиреи (Spiraea)*. Это кустарники, широко культивирующиеся в качестве декоративных растений (например, *Spiraea media*).

Подсемейство розовых (шиповниковых)

Плодолистики (от 1 до большого числа) расположены на плоском, вогнутом или выпуклом цветоложе. Плодики односеменные, нераскрывающиеся.

Род *роза (Rosa)*. Кустарники с непарноперистосложными листьями. Стебли с шипами. Цветоложе бокальчатое (рис. 314), к созреванию плодов мясистое, заключает внутри плодики-семянки (плод — ложная ягода). Чашелистиков 5, лепестков 5, тычинок много, пестиков много.

Род *Rosa* содержит более 100 видов с многочисленными декоративными сортами.

Различают немахровые и махровые розы, у которых тычинки (часто все) превращены в лепестковидные staminodии.

Немахровые розы называют обычно *шиповниками*. У нас широко распространён в лесах, по кустарникам *шиповник (Rosa cinnamomea)*. В плодах шиповника (разросшееся цветоложе) содержится много витамина С. Шиповник у нас часто употребляется в качестве подвоя для культурных сортов роз.

Некоторые виды роз *(R. centifolia, R. damascaena)* культивируются главным образом из-за ароматического масла, получаемого при перегонке настоя из лепестков (так называемое розовое масло). Из 2000 *кг* лепестков получают 1 *л* масла, имеющего большое значение в парфюмерии.

Род *лапчатки (Potentilla)*. Широко распространена у нас *лапчатка-гусиная лапка (Potentilla anserina)* — растение с перистыми листьями и с надземными побегами — усами, укореняющимися в узлах. Гусиная лапка встречается у нас повсюду — на пастбищах, вдоль дорог и т. д.

По формуле — $*K_5C_5A_{\infty}G_{\infty}$ — гусиная лапка очень напоминает *лютиковые*, от которых, однако, сразу может быть отличена по наличию подчашия (нижней чашечки) из 5 зелёных листочков и по цикличности тычинок.

Род *земляники (Fragaria)*. Растение с тройчатыми листьями и длинными побегами (усами). Плоды — семянки, расположенные на разросшемся мясистом цветоложе (ложный плод).

Кроме *дикой земляники (Fragaria vesca)*, имеется много культурных сортов, известных под названием *«виктория», клубники*.

Дикая клубника относится к другим видам — *F. elatior, F. collina*.

Род *малины (Rubus)*. Кустарники, кустарнички, реже травянистые растения. Тычинок много, пестиков много. Наружной чашечки (подчашия) нет. Плод — сборная костянка.

Сюда относится *малина*; наиболее известна *обыкновенная малина (Rubus idaeus)* с красными и жёлтыми плодами. Цветки белые (рис. 315, *1*).

Морошка (Rubus chamaemorus) растёт по торфяным болотам на Севере. Листья сердцевидно-почковидные, тройчатые. Плоды сначала красные, затем жёлтые (рис. 315, *2*); идут на варенье, наливки и употребляются в мочёном виде.

Подсемейство яблоневых

Деревья и кустарники. Цветки одиночные, крупные, о 5 чашелистиках, 5 лепестках; тычинок много, завязь сросшаяся из 2—6 плодолистиков,



Рис. 315. *1* — малина (*Rubus idaeus*). *2*. Морошка (*Rubus chamaemorus*).

нижняя. Плод — ложный, образованный разросшимся цветоложем дающим мякоть плода. Находящееся же внутри яблока «сердечко» (из плотных плёнок) образовано стенками завязи.

Яблоня (Malus communis) — дерево с яйцевидными, короткочерешковыми листьями. Пыльники жёлтые. Разводится во множестве сортов. Много сортов путём вегетативного

сближения и скрещивания выведено И. В. Мичуриным (43 сорта для средней полосы Европейской части СССР).

Дикая яблоня относится к подвиду *silvestris*; встречается в лесах средней полосы СССР. Подвид *pumila (карликовая яблоня)* растёт кустом или небольшим деревом, даёт ценный подвой — так называемую *парадизку*. В садах разводится также *райская*, или *сибирская, яблоня (Malus baccata)* и *китайская яблоня (Malus prunifolia)*. У этих видов плоды мелкие, величиной с крупную вишню.

Груша (Pirus communis) — дерево с широко эллиптическими мелкозубчатыми листьями, с длинными черешками, 5 чашелистиков, 5 белых лепестков, много тычинок с красными пыльниками. Плод, как и у яблони,— ложный (груша). И. В. Мичурин создал около 25 сортов груш.

Рябина (Sorbus Aucuparia) — дерево со сложноперистыми листьями. Мелкие белые цветки собраны в соцветия — щитки. Тычинок много, пестиков 3. Ложный плод — шаровидный, красный. И. В. Мичуриным выведены новые сорта, сладкие и морозостойкие.

Боярышник (Crataegus) — кустарники или деревца с колючками (метаморфизированные побеги). Плод — ложный, с 1—5 косточками.

Айва (Cydonia vulgaris) — небольшое деревцо с яблоковидными волосистыми плодами. Мякоть плодов плотная, вяжущая.

Подсемейство миндальных

Деревья или кустарники с простыми цельными листьями. Чашечка из 5 чашелистиков, венчик из 5 лепестков. Тычинок много. Плодолистик один, расположенный в бокальчатом вогнутом цветоложе. Плод — костянка.

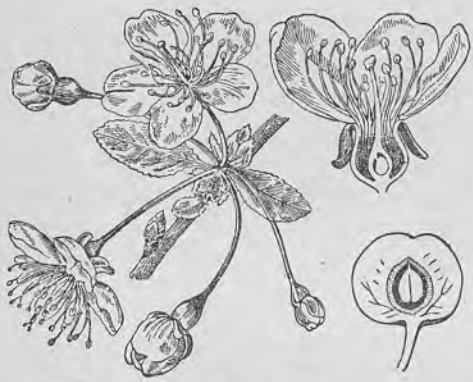


Рис. 316. Вишня (*Cerasus vulgaris*).

Вишня (Cerasus vulgaris) — деревце (или чаще кустарник) с блестящими, тёмнозелёными, цельными, эллиптическими, мелкозубчатыми листьями. Плод — односеменная костянка.

Дикая вишня (Cerasus fruticosa) — кустарник с мелкими плодами. Широко распространена в Европейской части СССР и в Западной Сибири. Рекомендована для полезащитных лесонасаждений.

Обычно размножается вегетативно, корневыми отпрысками. Имеется много сортов, отличающихся различной формой и цветом плодов, содержанием в них сахара и т. д. (рис. 316).

Черешня (Cerasus avium). Дерево до 25 *м* высоты. У культурных сортов плоды (костянки) крупные, шаровидные, очень сладкие, розовые или желтоватые. Дико растёт в горных лесах Кавказа и в Молдавии. И. В. Мичуриным выведено 28 сортов вишни, черешни и гибридов между ними, а также гибриды между вишней, черешней и черёмухой (церападусы).

Черёмуха (Padus racemosa) — дерево с чёрными вяжущими на вкус костянками. Всюду в лесах, по берегам рек.

Слива (Cerasus domestica) — дерево до 10 *м* высотой. Цветки зеленоватые. Плоды вытянутые, сине-чёрные, с сизым восковым налётом. Плоды используют в свежем, сушёном и консервированном виде. И. В. Мичурин создал 13 сортов сливы для средней полосы Европейской части СССР (широко введены в культуру).

Абрикос (курага, жердели) (Armeniaca vulgaris) — дерево с белыми цветками. Цветёт до появления листьев. Оранжевые плоды (костянка) со сладкой мякотью. Сушёные абрикосы известны под названием урюка. И. В. Мичурин вывел и описал 8 сортов абрикоса для средней полосы Европейской части СССР. Абрикосы рекомендованы для полезащитных лесонасаждений на юге.

Персик (Persica vulgaris) — дерево, сходное с абрикосом, но с розовыми или красными цветками. Плод крупный, шаровидный, с сильно развитым пушком. Косточки срастаются с мякотью, поверхность косточки сильно морщинистая. Родина — Китай. Возделывается на юге Европейской части СССР, особенно же в Средней Азии и на Кавказе.

Миндаль (Amygdalus communis). Плоды волосистые, с сухим околоплодником. Семена употребляются в пищу, а также дают миндальное масло, употребляющееся в медицине и косметике.

Древесные розоцветные обнаруживают замечательное различие в почках: одни из них — цветочные почки — имеют округлую форму и образуют

при распускании укороченный побег с несколькими листьями и многочисленными цветками («плодушки»), другие почки — вегетативные — продолговатые и развивают удлинённые ветви, несущие только листья. Подрезка плодовых деревьев состоит в срезывании веток таким образом, чтобы цветочные почки могли лучше развиваться.

К розоцветным относится большинство наших плодовых и ягодных растений. На этом материале И. В. Мичурин разработал свои методы активного вмешательства в жизнь растений, методы управления растительным организмом, методы сознательного (направленного) изменения природы растений (см. I часть книги). Работы свои И. В. Мичурин проводил главным образом с косточковыми и семечковыми плодовыми. И. В. Мичуриным было выведено огромное количество новых сортов растений, а также созданы новые растительные формы, полученные методами отдалённой гибридизации, вегетативного сближения, методом ментора и др.

СЕМЕЙСТВО БОБОВЫХ (LEGUMINOSAE)

Семейство бобовых (травы, кустарники и деревья) — одно из наиболее важных среди двудольных растений по большому количеству видов (свыше 7500), имеющих большое практическое значение. В состав семейства входят многочисленные пищевые, кормовые, технические, лекарственные растения.

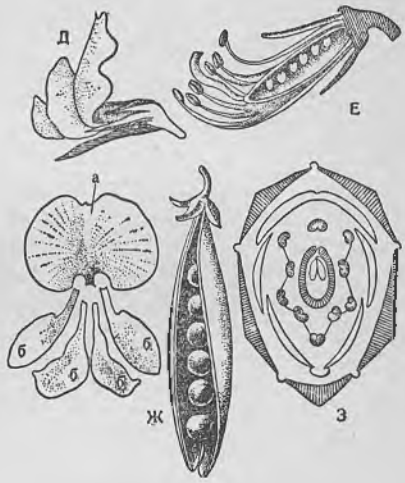


Рис. 317. Семейство бобовых (*Leguminosae*).

Наиболее характерной особенностью семейства является устройство плода. Плод здесь—боб. Завязь всегда верхняя. Боб — это сухой плод, состоящий из одного плодолистика, одногнёздный. Вскрывается двумя створками по обоим швам, реже по одному шву (клевер). У некоторых форм (*донник — Melilotus*) боб ореховидный, не вскрывающийся.

Цветок неправильный. Чашечка большей частью сростнолистная, из 5 чашелистиков. Венчик о 5 лепестках. У большинства представителей (рис. 317) один лепесток (задний) значительно больших размеров, чем остальные, и носит название флага или паруса; два боковых, одинаковой формы и размера — крылья или вёсла, и два нижних, сросшихся между собой, называются лодочкой.

Тычинок 10, расположенных в 2 круга (5+5), сросшихся; пестик один. Плод — боб. Семя без эндосперма. Запасные вещества откладываются в семядолях. Тычинки срослись в трубку, внутри которой помещается пестик. У одних видов, например, у *гороха*, 9 тычинок срастаются в трубку, одна остаётся свободной (рис. 317). Такие тычинки называются двубратственными. У других бобовых все 10 тычинок срастаются (однобратственные тычинки), например, у *дрока* (*Genista*). У некоторых представителей этой группы все 10 тычинок свободны (например, у *софоры — Sophora*).

Сюда относятся также:

Фасоль (Phaseolus vulgaris), соя (Glycine hispida).

У нас соя возделывается на юго-западе Украины, в Средней Азии, на Дальнем Востоке. Граница культуры сои в Европейской части СССР идёт по линии Минск — Орёл — Бугуруслан. Соя — растение короткого дня (см. раздел «Физиология», стр. 262).

Вика (Vicia). Особенно большое значение имеет *вика посевная (V. sativa)* культивирующаяся для получения зелёной массы (силоса) и сена, часто в смеси с овсом. Очень неприхотлива к почве.

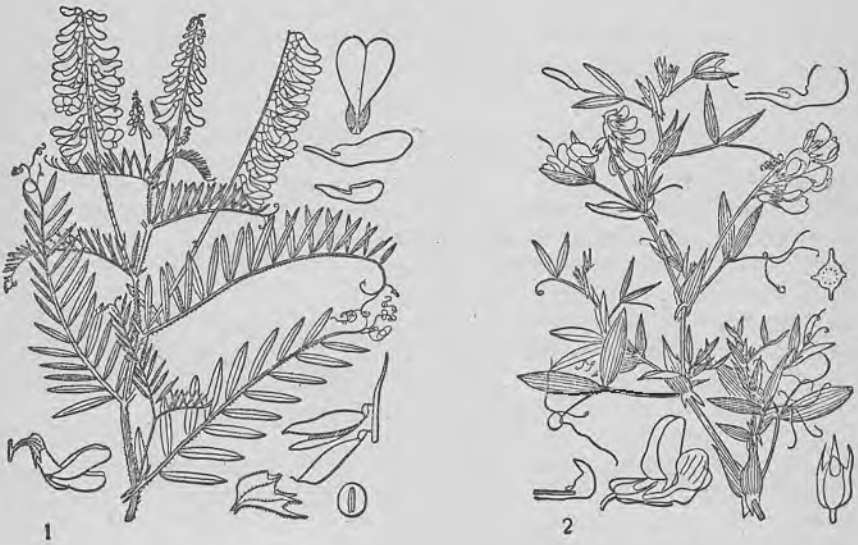
В диком состоянии широко распространена у нас на лугах, по полям, кустарникам *вика—мышиный горошек (V. cracca)* (рис. 318, *1*).

Чина луговая (Lathyrus pratensis) встречается по сыроватым лугам (рис. 318,*2*).

Один из видов *Lathyrus* — *L. odoratus* разводится как декоративное под названием *душистый горошек*.

Чечевица (Ervum lens) — однолетнее растение с ветвистым, тонким стеблем, с перистыми листьями, оканчивающимися усиками. Возделывается чечевица в средней и южной части СССР.

Люцерна (Medicago) — растение с тройчатыми листьями. Тычинки двубратственные. Боб спирально закрученный, улиткообразный или серпообразный.



1 2

Рис. 318. *1*. Мышиный горошек (*Vicia cracca*). *2*. Чина луговая (*Lathyrus pratensis*).

Культивируется *люцерна посевная (M. sativa)* — многолетнее растение с сине-фиолетовыми цветками, очень ценная кормовая трава, одно из важнейших растений для травопольной системы земледелия. Широко распространена в диком виде на лугах, выгонах *серповидная люцерна, буркун (M. falcata)* (чаще в степях и на юге), и *хмелевидная люцерна (M. lupulina)* (рис. 319, *1*). Широко распространён у нас донник (*Melilotus*), *донник белый (M. albus)* — с белыми цветками и *донник жёлтый (M. officinalis)* — с жёлтыми цветками, последние содержат кумарин — горькое, с приятным запахом вещество (рис. 319, *2*).

Клевер (Trifolium). Цветки с вполне сростнолепестным венчиком, с довольно длинной трубкой, собраны в головчатые соцветия. Боб очень мелкий, не раскрывающийся, с одним (реже 2—4) семенем. Листья тройчатые.

Широко распространены у нас: *клевер красный (T. pratense)* — часто культивируется и даёт высоких кормовых качеств сено; *клевер ползучий, белый (T. repens)* — по лугам, вдоль дорог, на выгонах; *клевер полевой — котики (T. arvense)* — однолетнее пушистое растение; чашечки сильно опушённые, головки мохнатые; широко распространённый сорняк. Виды клевера — важнейшие кормовые растения, имеют огромное значение в травопольной системе (накопители азота).

Эспарцет (Onobrychis) — многолетнее растение с непарноперистыми листьями.

Посевной эспарцет (O. sativa) — ценнейшее кормовое растение.

Из древесных растений нашей флоры укажем следующие.

Карагана — жёлтая акация (Caragana arborescens), разводимая в садах и в качестве живых изгородей (родом из Сибири). Очень неприхотливый кустарник. Широко рекомендуется для полезащитных лесонасаждений в качестве подгоночной породы.

Белая акация — робиния (Robinia pseudacacia) — деревцо или высокий кустарник с душистыми цветками. Прекрасный медонос. Широко распространена на юге. В северных районах вымерзает зимой. Родом из Северной Америки. Принята в полезащитных насаждениях.

Белая и жёлтая акация ботанически не являются акациями. *Настоящая акация (Acacia)* — родом из южного полушария и относится к подсемейству *мимозовых*.

Земляной орех — арахис (Arachis hypogaea) — однолетнее растение с парноперистыми листьями. Цветки пазушные, одиночные, клейстогамные. Цветоножка после цветения разрастается и зарывает завязь в почву, где и происходит созревание плодов. Плод—двусемянный коконообразный боб. Семена содержат до 60% масла. Родина земляного ореха — Бразилия. У нас разводится в Средней Азии и в Закавказье.

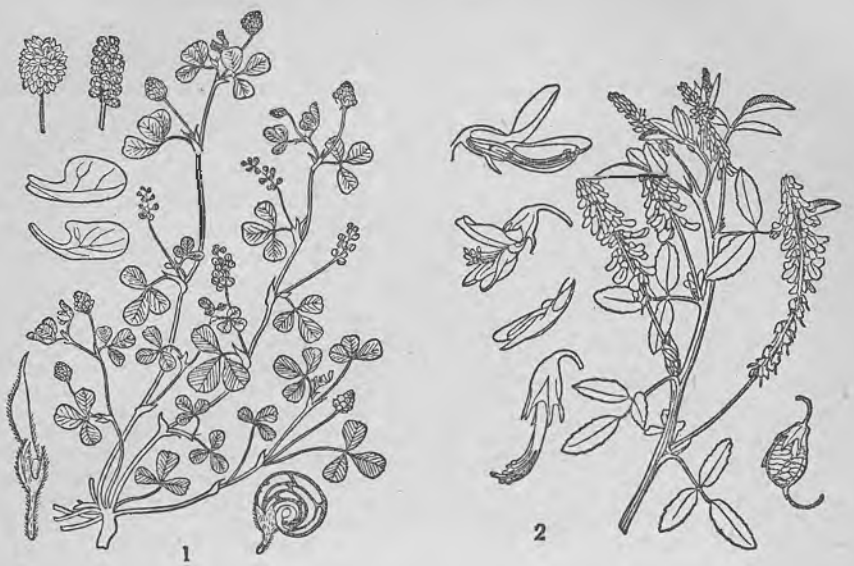


Рис. 319. *1.* Люцерна хмелевая (*Medicago lupulina*). *2.* Донник жёлтый (*Melilotus officinalis*).

Бобовые сожительствуют с бактериями, которые, проникая внутрь корня через корневые волоски, вызывают образование клубеньков (клубеньковые бактерии). Эти бактерии способны к фиксации атмосферного азота, благодаря чему бобовые обогащают почву азотом (см. выше, стр. 80).

ПОРЯДОК ЗОНТИКОЦВЕТНЫХ (UMBELLIFLORAE)

СЕМЕЙСТВО ЗОНТИЧНЫХ (UMBELLIFERAE)

Очень естественное семейство, представители которого весьма сходны между собой как по внешнему облику, так и по устройству цветка. Характерным признаком является соцветие — сложный зонтик, по которому семейство и получило название. Реже соцветие головчатое. В связи с однородностью внешнего облика, как и у крестоцветных, в систематике семейства имеют большое значение анатомические особенности, главным образом плодов (расположение масляных ходов, скульптура их и т. д.).

Семейство насчитывает свыше 3500 видов.

Зонтичные — травянистые растения со стеблем, разделённым на полые междоузлия. Листья очередные, крупные, большею частью с большим вздутым влагалищем и перисторассечённой пластинкой, реже цельные.

Цветок устроен очень однообразно. Чашечка из 5 едва заметных чашелистиков, венчик из 5 свободных, белых, розовых, зеленоватых, жёлтых лепестков. Тычинок 5. Пестик один, из двух сросшихся плодолистиков. Плод — двураздельная семянка. Завязь нижняя. Формула цветка $K_5C_5A_5\underline{G_2}$ (рис. 320, *А—Д*). При созревании два плодика долго удерживаются на длинных нитях, обыкновенно двураздельных, являющихся продолжением цветоножки (вислоплодник) (рис. 320, *В*).

В стенках плода находятся масляные каналы, заполненные эфирным маслом.

Цветок обыкновенно правильный, но в соцветиях часто краевые цветки становятся неправильными, благодаря чему соцветие лучше заметно для насекомых, производящих опыление. Нектар выделяется особым выростом — диском, расположенным вокруг основания столбика.

Среди зонтичных много хозяйственно ценных растений, широко распространённых в культуре. Многие из них — двулетники. В первый год в утолщённом корне у них накапливаются запасные питательные вещества.

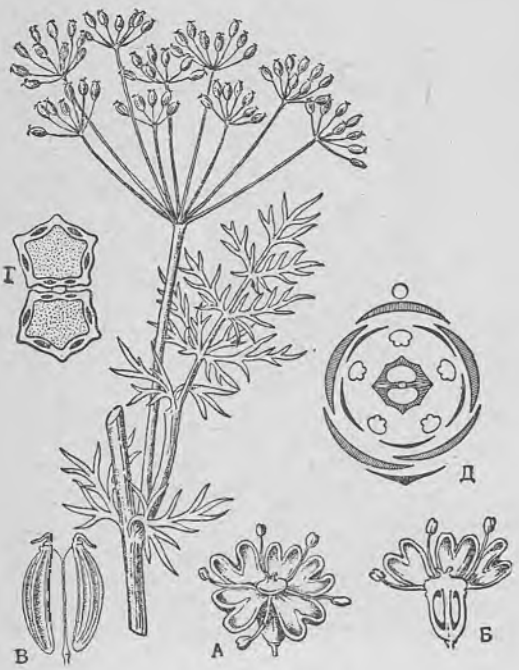


Рис. 320. Тмин (*Carum carvi*):

А — цветок, Б — он же в разрезе, В — зрелый плод, Г — плод в разрезе, Д — диаграмма цветка зонтичных.

Цветение происходит на второй год, когда из почек (у основания стебля) вырастают цветочные побеги.

Другие представители семейства — однолетние и многолетние растения.

Морковь (*Daucus carota*). Двулетнее растение, в первый год дающее «корнеплод». Листья дважды-трижды перисторассечённые. Стебель до 1,5 *м* высотой. Зонтик с общими и частными обвёртками. Цветки белые. Плод на рёбрышках с шипиками, способствующими прикреплению их к животным, разносящим семена.

Морковь — наиболее питательный из корнеплодов. Содержит до 10% сахара и крахмала, много витаминов А, В и С (особенно много провитамина — каротина).

Родина моркови — Средиземноморье. *Дикая морковь* — растение с длинным, тонким, очень твёрдым корнем.

Петрушка (*Petroselinum sativum*) и *сельдерей* (*Apium graveolens*) употребляются в пищу в качестве приправы.

Тмин (*Carum carvi*). Двулетник, с многократно перисторассечёнными на нитевидные доли листьями. Зонтики без общих и частных обвёрток. Цветки белые или розовые. Семянки удлинённые, бурые. Употребляется при печении хлеба для придания ему своеобразного аромата. Широко распространён на лугах, холмах в северной и средней части СССР (рис. 320).

Укроп (*Anethum graveolens*). Однолетнее растение с многократно перисторассечёнными на нитевидные доли листьями; цветки зеленовато-жёлтые. Всё растение содержит эфирные масла. Употребляется как пряность.

Из дикорастущих форм укажем *сныть* (*Aegopodium podagraria*), растущую у нас по тенистым смешанным и широколиственным лесам в средней полосе СССР. Быстро распространяется благодаря развитию отпрысков.

Синеголовник (*Eryngium planum*). Соцветие — головка, окружённая колючими листочками обвёртки, окрашенными в яркосиний цвет (рис. 321, *1*).

Среди зонтичных много ядовитых растений. Особенно распространёнными из них являются:

Цикута, вех ядовитый (*Cicuta virosa*), растущая по берегам рек, ручьёв, канав и т. д. Растение имеет короткое корневище, разделённое на полые камеры (рис. 321, *2*). Стебель голый, сильно ветвящийся. Белые цветки собраны в зонтики без общей обвёртки. Частные обвёртки 8—12-листные. Семянки шаровидные.

Цикута—одно из наиболее ядовитых растений. В корне и стебле содержит ядовитый алкалоид цикутин, действующий на центры продолговатого мозга. Отравление сопровождается потерей сознания, судорогами, затем наступает паралич дыхания и смерть. Растение сохраняет ядовитые свойства и при высыхании (опасно и в сене).

Болиголов (*Conium maculatum*). Двулетнее растение с противным мышиным запахом. Распространён в качестве сорняка на огородах, в садах — всюду в СССР, кроме Дальнего Востока и Восточной Сибири. Стебель до 2 *м* высотой, слабо бороздчатый, у основания

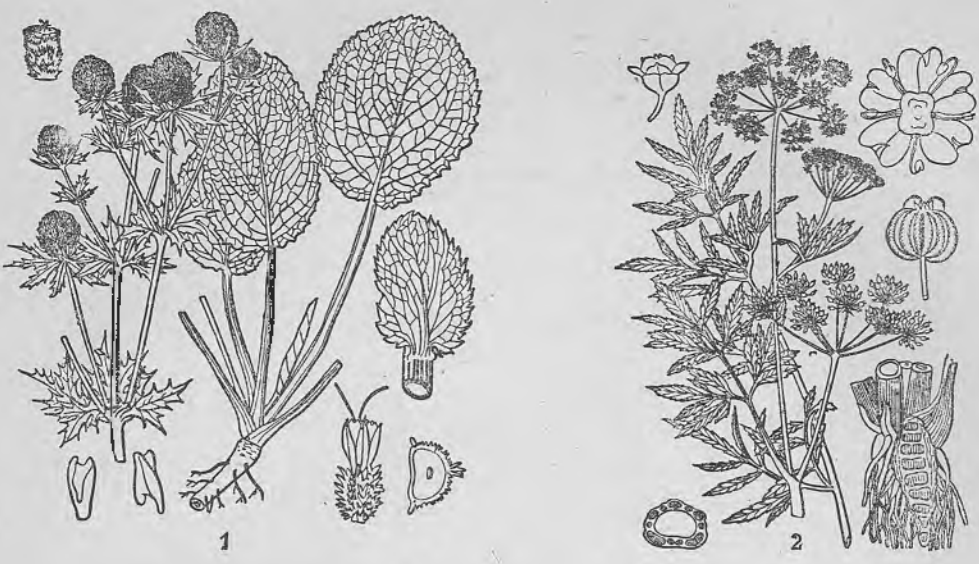


Рис. 321. *1.* Синеголовник (*Eryngium planum*). *2.* Цикута *(Cicuta virosa).*

покрыт крупными пурпурными пятнами. Ветви тоже пятнистые (пятна красноватого цвета). Все части растения (особенно плоды) очень ядовиты. Чаще всего отравляются весной дети, собирающие корни с молодыми листочками, принимая растение за *сныть*, *морковь* и т. д. Корень ядовит только весной. Ядовитое начало — алкалоид коницин, действующий парализующе на центральную нервную систему. Отравление сопровождается судорогами и оканчивается смертью. По преданию, Сократ был отравлен болиголовом.

ПОРЯДОК ЦЕНТРОСЕМЕННЫХ (CENTROSPERMAE)

Порядок характеризуется согнутыми семяпочками. Семена почковидные, с согнутым зародышем. Семена содержат эндосперм, иногда перисперм (нуцеллус). Мы рассмотрим два семейства: *маревых (Chenopodiaceae)* и *гвоздичных (Caryophyllaceae).*

СЕМЕЙСТВО МАРЕВЫХ (CHENOPODIACEAE)

Это травянистые растения с очередными, часто мясистыми листьями. Представителем их может служить широко распространённая у нас *марь белая, лебеда (Chenopodium album).* Стебель ветвистый, с очередными, цельными или надрезными листьями (рис. 322, *1*). Цветки собраны в клубочки. Околоцветник зелёный, простой, 5-листный. Тычинок 5, рылец 2. Плодики мелкие, 1—2 *мм* в диаметре; содержат одно чёрное блестящее семя, внутри которого находится согнутый зародыш, окружающий довольно мощный эндосперм. Тычинки здесь противостоят долям околоцветника, что рассматривается как примитивный признак (см. ниже).

К этому семейству относятся многие огородные растения. *Свёкла (Beta vulgaris)* — двулетнее растение, в первый год образующее корнеплод и розетку крупных черешковых прикорневых листьев, обычно красноватого цвета. Развивающийся на второй год стебель сильно ветвистый и заканчивается длинным соцветием. Отдельные цветки в клубочках (1—8) мелкие, с зеленоватым простым околоцветником о 5 долях. Тычинок 5, противостоящих долям околоцветника. Завязь из 3 плодолистиков, одногнёздная, полунижняя, с трёхлопастным на верхушке рыльцем. Плодик — орешек, срастающийся с околоцветником, в общежитии неправильно называется семенем (рис. 322, *2*).

Свёкла возделывается во многих сортах и разделяется на 4 разновидности: 1) *сахарная* — с продолговатогрушевидным или удлинённым корнем; содержание сахара в некоторых сортах доходит до 22%; 2) *кормовая* — с более крупными корнями, с меньшим со-

держанием сахара; 3) *столовая* — с корнями различной формы (особенно египетская, красная свёкла); 4) *листовая (мангольд)* — листья которой употребляются в пищу. Родина свёклы — Средиземноморье.

Среди маревых много солончаковых растений, солянок (галофитов — см. ниже, стр. 514), распространённых в полупустынях и пустынях и по берегам морей.

Многие виды солянок *(Salsola soda)* накапливают так много соды, что используются для добывания её (после сжигания). Другие виды *(S. kali)* содержат поташ.

Имеются и древесные формы, например, *саксаул*.



Рис. 322. *1*. Лебеда — марь *(Chenopodium album)*. *2*. Свёкла *(Beta vulgaris)*.

СЕМЕЙСТВО ГВОЗДИЧНЫХ (CARYOPHYLLACEAE)

Травянистые растения и кустарники, с супротивным листорасположением. Листья цельные. Цветки правильные, пятерного типа. Чашечка из 5 свободных или сросшихся листочков, венчик о 5 свободных лепестках, ярко окрашенный. Тычинок 10, расположенных в 2 круга, или их 5. Плодолистиков обычно 5. Пестик один с 5 столбиками или с 5(3)-раздельным рыльцем (рис. 323). Плод — большей частью коробочка, вскрывающаяся на верхушке зубчиками, 5(3)-гнёздная, реже ягода. Семяносец (плацента) обычно центральный. Завязь всегда верхняя. Обширное семейство, содержащее около 2000 видов, распространённых во всей умеренной полосе северного полушария. Семя, как и у маревых, с согнутым зародышем.

Чашечку спайнолистную имеют:

Куколь (Agrostemma githago). Чашечка из 5 сросшихся чашелистиков, с удлинёнными зубцами, превышающими венчики. Венчик розовый. Лепестки гладкие, без коронки (рис. 323, *1*). Тычинки в числе 10. Широко распространённый сорняк. В семенах содержится ядовитый глюкозид гитагин (до 6.5%), действующий на сердце. Попавший в хлеб гитагин вызывает отравление. Меры борьбы — очистка зерна.

Гвоздика (Dianthus) — травянистые растения, многие из которых являются декоративными. Широко распространена у нас по холмам, откосам *гвоздика-травянка (Dianthus deltoides)*, с цельными, зубчатыми красными лепестками.

По сырым лугам часто встречается *кукушкин цвет-дрёма (Coronaria flos cuculi)* (рис. 323, *2*). Венчик бледнорозовый или белый. Каждый лепесток рассечён на 4 нитевидные доли.

Смолёвка (Silene). Цветки белые. Пестик обычно с 3 столбиками. Коробочка вскрывается 6 зубцами.

Хлопушка (S. venosa), имеет вздутую чашечку. Сорное растение.

Чашечку из свободных чашелистиков имеют:

Звездчатка (Stellaria). В смешанных и широколиственных лесах распространена *звездчатка дубравная (S. holostea)*. Цветёт весной. Цветки довольно крупные, с белым венчиком.

Мокрица (S. media) — растение со слабым, сильно ветвистым стеблем. Цветки белые, лепестки мелкие, не выступают из чашечки; тычинок 5. Цветёт от ранней весны до поздней осени, зимует с зелёными листьями под снегом. Очень распространённый огородный сорняк.

Торица (Spergula) — однолетнее растение со стержневым корнем. Листья расположены мутовками по 8—10, линейные. Венчик белый, тычинок 5 или 10, пестик 1 с 5 столбяками. Виды торицы — сорные растения.

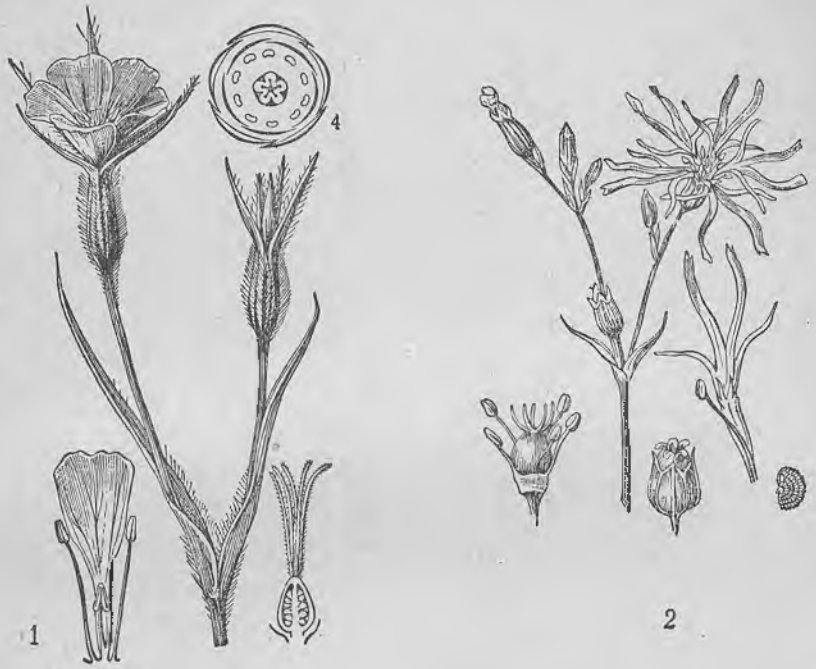


Рис. 323. *1.* Куколь *(Agrostemma githago)*. *2.* Дрёма *(Coronaria flos cuculi)*.

Среди гвоздичных имеются упрощённые формы с маленькими, собранными в клубочки цветками, часто без венчиков. Опыление ветром или самоопыление.

Дивала (Scleranthus annuus) — озимый сорняк (во ржи) 5—20 *см* высоты, с сильно ветвистым стеблем.

Цветки мелкие, зеленоватые, околоцветник простой о 5 листочках. Плод односемянный, не раскрывающийся.

ПОРЯДОК ИВОВЫХ (SALICALES)

Состоит из единственного семейства — *ивовых (Salicaceae)*. Древесные и кустарниковые растения, с очередными листьями. Цветки раздельнополые, собраны в простые соцветия — с е р ё ж к и, опадающие по отцветании целиком. Околоцветника нет *(ива — Salix)* или он чашевидный *(тополь.)*

Ива (Salix). Кустарники и деревья. Очень большое количество видов (около 170), легко скрещивающихся между собой. Поэтому, принимая во внимание ещё разнодомность растения, ивы очень трудны для определения.

У разных видов в мужских цветках от 2 до 5 тычинок. Вместо околоцветника развиты 2 медовые желёзки. Семена очень быстро теряют всхожесть (рис. 324). Легко размножаются черенками. Древесина мягкая и малоценная. Большое значение имеют гибкие ветви, идущие на плетение корзин, мебели, для изготовления обручей. В коре содержится т а н н и н — дубильное вещество, почему корьё ивы собирается в большом количестве и идёт для дубления кож. Все ивы — прекрасные медоносы раннего взятка (цветут до распускания листьев).



Рис. 324. Ива (*Salix fragilis*):
1 — ветвь с мужской серёжкой, *2* — ветвь с женской серёжкой, *3* — мужской цветок, *4* — женский цветок, *5* — он же в разрезе, *6* — зрелый плод, *7* — семя.



Рис. 325. Осина (*Populus tremula*):
1 — мужское соцветие, *2* — женское соцветие, *3* — мужской цветок, *4* — женский цветок, *5* — он же в разрезе, *6* — плод, *7* — вскрывшийся плод, *8* — семя, *9* — диаграмма мужского цветка, *10* — лист.

У нас широко распространена всюду по лесам *козья ива (Salix caprea)* — дерево или высокий куст (мужские цветки с 2 тычинками). Часто разводится в деревнях около домов *ива ломкая (S. fragilis)* (рис. 324).

Корзиночная ива (S. viminalis). Ветви идут на плетение корзин, мебели. Обычно растёт вдоль берегов рек.

Ветла (Salix alba). Высокое дерево; ветви также употребляются на плетение, для чего срезают верхушку дерева. После этого из ствола образуется в большом количестве поросль.

Тополь (Populus). У основания цветка имеется бокаловидное образование, напоминающее околоцветник. По мнению одних — это редуцированный околоцветник, другие ботаники считают его за разросшееся цветоложе. Деревья. Опыляются ветром.

Осокорь (*Populus nigra*). Голые, зелёные длинночерешковые листья. Почки клейкие. Легко даёт поросль. Мужские цветки с 8—30 тычинками собраны в длинные толстые серёжки. Распространён всюду в средней и южной части СССР.

Часто разводится *серебристый тополь* (*P. alba*). Высокое дерево, ветви которого, а также черешки и листья покрыты густым белым войлоком.

Осина (Populus tremula) (рис. 325) — широко распространённое дерево, образует леса, обычно временные, после сведения коренных — хвойных и широколиственных (дубовых).

Все тополи цветут весной, до появления листьев. Опыляются ветром.

ПОРЯДОК БУКОЦВЕТНЫХ (FAGALES)

Деревья и кустарники с мелкими однополыми цветками, без околоцветника или с невзрачным, едва заметным околоцветником. Мужские цветки большею частью собраны в сложные серёжчатые соцветия. Женские цветки или одиночные, или также в соцветиях — простых или сложных колосьях. Растения однодомные. Тычинки, если их число одинаково с долями простого околоцветника, расположены супротивно.

К этому порядку относится большинство наших деревьев. Порядок *Fagales* разделяют на 3 семейства.

1. Цветки снабжены околоцветником — семейство *буковых — Fagaceae (Quercus — дуб, Fagus — бук).*

2. Мужские цветки без околоцветника — семейство *лещиновых — Corylaceae (Corylus — лещина, Carpinus — граб).*

3. Женские цветки без околоцветника — семейство *берёзовых — Betulaceae (Betula — берёза, Alnus — ольха).*



Рис. 326. Дуб (*Quercus Robur*):

1 — цветущая ветвь с мужскими (*а*, *б*) и женскими (*в*) соцветиями, *2* — мужской цветок, *3* — женский цветок, *4* — то же, продольный разрез, *5* — плод (жолудь), *п* — плюска.

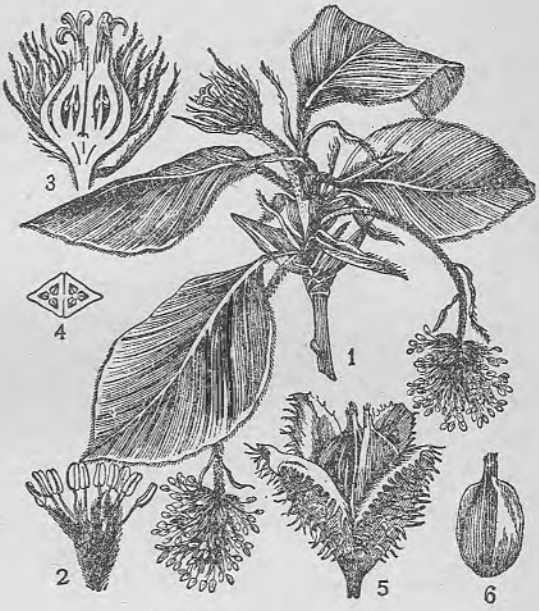


Рис. 327. Бук (*Fagus silvatica*):

1 — ветвь с соцветиями, *2* — мужской цветок, *3* — женский цветок, в разрезе, *4* — разрез через завязи, *5* — зрелый плод с плюской, *6* — орешек (семя).

СЕМЕЙСТВО БУКОВЫХ (FAGACEAE)

Рассмотрим сначала *дуб* (*Quercus robur*). Дуб — мощное дерево. Листья очередные, простые, неправильнолопастные, на зиму спадающие. Мужские серёжки тонкие, длинные, повислые. Околоцветник — 4 —6-листный. Тычинок от 4 до 12 (рис. 326). Женские цветки одиночные или собраны в соцветия — дихазии, в которых развит лишь один (срединный) цветок. Пестик состоит из 3 сросшихся плодолистиков, с трёхгнёздной завязью и с 3 красноватыми рыльцами. В каждом гнезде находится по 2 семяпочки; однако из имеющихся 6 семяпочек развивается только одна (рис. 326, *3*). После оплодотворения развивается односемянный плод —

жолудь, окружённый плюской. У дуба плюска образована срастающимися кроющими листьями соцветия — дихазия.

Северная граница распространения дуба идёт по линии Ленинград — Вологда — Киров. На восток дуб идёт до Урала. Цветёт дуб одновременно с распусканием листьев. Древесина, благодаря твёрдости и стойкости против гниения, имеет огромную ценность как поделочный материал. Дубовая кора содержит большое количество таннина и употребляется при дублении кож. Жолуди идут на откорм свиней и для приготовления кофе. Дуб является основной породой для полезащитных лесонасаждений. Жолуди собирают для последующего посева с земли до выпадения снега. Хранят их в подвалах, овощехранилищах слоями, пересыпаемыми песком (слой песка — 10 *см*).

В культуре, на Кавказе и в Крыму, разводится *пробковый дуб (Q. suber)* — вечнозелёное дерево, родом из Средиземноморья. На стволах пробкового дуба развивается мощная пробка.

Бук (Fagus). Крупные деревья с цельными листьями, расположенными на побегах двурядно (рис. 327).

Мужские серёжки висячие, головчатые. Околоцветник 5-дольный, колокольчатый. В каждом цветке 8—10 тычинок (рис. 327, 2).

Женские цветки — в прямостоящих дихазиях, в которых развивается лишь 2 цветка. Цветок состоит из 5-дольного околоцветника и одного пестика, составленного тремя плодолистиками; завязь нижняя. Каждые два цветка окружены общим покровом, срастающимся в плюску. По созревании плюска растрескивается двумя створками, обнажая внутри два орешка.



Рис. 328. Орешник (*Corylus avellana*):
1 — цветущая ветвь: *а* — женские цветки, *б* — мужские серёжки, *2* — мужской цветок, *3* — тычинка, *4* — женский цветок в продольном разрезе, *5* — плод (орех), окружённый плюской, *6* — орех без плюски, *7а* — диаграмма мужского цветка, *7б* — диаграмма женского дихазия, *е* — кроющий лист, *г* — *д* — прицветники.

Бук (Fagus silvatica) — широко распространённое в Западной Европе дерево. У нас бук встречается лишь на юго-западе.

На Кавказе и в Крыму встречается *восточный бук (Fagus orientalis)*, где образует обширные буковые леса.

Древесина бука обладает высокими техническими качествами. Древесина имеет широкое применение в мебельном производстве. Буковые орешки содержат ценное масло.

СЕМЕЙСТВО ЛЕЩИНОВЫХ (CORYLACEAE)

Кустарники или деревья. Однодомные раздельнополые растения. Мужские цветки не имеют околоцветника. Тычинок 8 (орешник) или много (граб). Женские цветки — в дихазиях, развивающихся в пазухе одной кроющей чешуи. Средний цветок дихазия не развивается. Пестик один, столбик с двумя длинными красноватыми рыльцами. Завязь двухгнёздная. Каждый плод окружён плюской.

Орешник — лещина (Corylus avellana) (рис. 328). Широко распространённый в наших лесах кустарник. В своем распространении сопутствует у нас распространению дуба (идёт до Урала), являясь его «спутником». Цветёт до распускания листьев, ранней весной. Мужские серёжки перезимовывают голые, свисая на ветвях по 2—3. Женские соцветия зимуют в почках. Весной из почки высовываются красноватые рыльца. Плоды орешника собираются как лакомство. Содержат масло. Рекомендован к посадке в лесных полосах.

Граб (Carpinus betulus) встречается у нас в западных районах, в Крыму и на Кавказе (от Карпат до Днепра и Миуса). Высокие деревья. Мужские и женские цветки собраны в длинные серёжки. Цветёт граб с появлением листьев. Плюска трёхлопастная. Рекомендован к посадке в лесных полезащитных полосах.

СЕМЕЙСТВО БЕРЁЗОВЫХ (BETULACEAE)

От рассмотренных двух семейств порядка буковых *берёзовые* отличаются о т с у т с т в и е м п л ю с к и.

Сюда относятся роды — *ольха (Alnus)* и *берёза (Betula)*.

Ольха (Alnus) встречается у нас в нескольких видах. Особенно широко распространена *ольха клейкая (A. glutinosa)* (рис. 329) — дерево, образующее иногда целые рощи в поймах рек и по берегам их. *Ольха серая (A. incana)* — тоже дерево или кустарник, с мягко волосистыми эллиптическими листьями. Широко распространена на сырой почве в лесах и по берегам рек, не идёт так далеко на юг, как ольха клейкая, которая широко распространена и в черноземной области.

Мужские цветки имеют 4 тычинки, противостоящие долям околоцветника (рис. 329, *2*). Женские цветки без околоцветника, собраны в дихазии, в которых средний цветок не развивается (рис. 329, *7 В*, обозначен звёздочкой). Кроющая чешуя и 4 прицветника (2 прицветника — по одному у боковых цветков — не развиваются) срастаются вместе и сидят в виде деревянеющей чешуйки на оси шишковатого соцветия. Пестик с двухгнёздной у основания завязью, с двумя столбиками. Плод — орех, без плюски.

Берёза (Betula) (рис. 330). Деревья и кустарники с белой корой. Все три цветка в дихазии развиты. Околоцветник двулистный (два других листочка околоцветника не развиваются). Мужской цветок у берёзы устроен проще, чем у ольхи, где развиты все 4 доли околоцветника (рис. 330, *13 А*). Тычинок 2, с глубоко двураздельными пыльниками. Цветок сидит в пазухе кроющей чешуи. Два боковых цветка имеют прицветнички, средний же их не имеет.

Женские серёжки появляются в год цветения. Они составлены из дихазиев, все три цветка в которых развиты нормально (рис. 330, *7*).

Как в мужских дихазиях, прицветники у среднего цветка не развиваются, а кроющая чешуя срастается с прицветником в трёхлопастное образование (рис. 330, *11*).

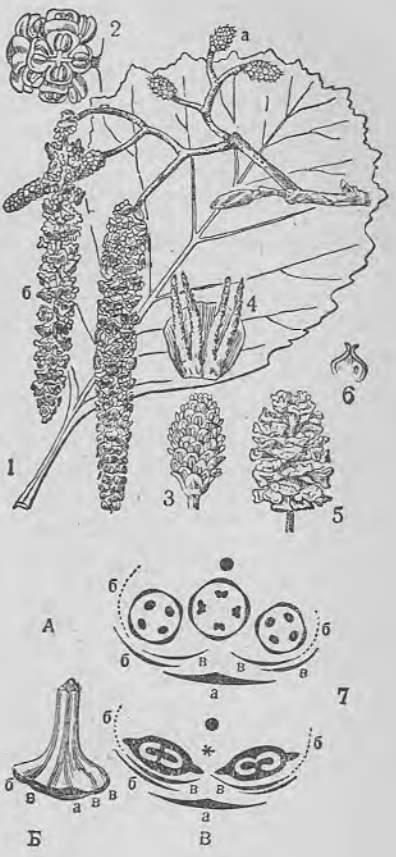


Рис. 329. Ольха клейкая (*Alnus glutinosa*):

1 — ветвь с мужскими *(б)* и женскими *(а)* соцветиями; *2* — мужской дихазий; *3* — женская серёжка; *4* — два женских цветка; *5* — зрелая шишечка; *6* — плодик; *7А* — диаграмма мужского дихазия; *7Б* — чешуйка женской серёжки; *7В* — диаграмма женского дихазия: *а* — кроющий лист, *б*, *в* — прицветники.

В СССР насчитывается около 40 видов берёз. Укажем наиболее распространённые.

Берёза бородавчатая (Betula verrucosa) (рис. 330). Дерево с белой корой. Молодые ветви усеяны бородавочками. Листья треугольно-ромбические. Важнейшая порода в полезащитных лесонасаждениях в Поволжье.

Берёза пушистая (B. pubescens) отличается от предыдущей пушистыми листьями (в молодом состоянии) и отсутствием бородавок. Листья яйцевидные. Более северный вид, у нас широко распространён на болотах.

Карликовая берёза (B. nana). Кустарник до 1 *м* высотой, с округлыми городчатыми мелкими листьями. Распространена в тундре и по крупным торфяным болотам.

Приземистая берёзка (B. humilis). Кустарник до 2,5 *м* высотой с более крупными, чем у предыдущей, листьями.

Берёза даёт топливо. Из берёзовой коры путём сухой перегонки добывают дёготь. Ранней весной до появления листьев, у берёз наблюдается сильное движение пасоки. Берёзовый сок содержит до 1% сахара. Наплывы древесины на стволах берёз используются в мебельном деле (карельская берёза).



Рис. 330. Берёза (*Betula verrucosa*):

1 — цветущий побег; *2* — ветвь с плодами; *3—6* — мужские цветки; *7* — группа женских цветков снаружи (дихазий); *8* — то же внутри; *9* — то же, кроющая чешуя и прицветники; *10—11* — кроющие чешуи с плодами; *12* — плод; *13 А* — диаграмма мужского дихазия; *13 Б* — диаграмма женского дихазия: *а* — кроющий лист, *б—в* — прицветники.

ПОДКЛАСС СПАЙНОЛЕПЕСТНЫЕ (SYMPETALAE)

ПОРЯДОК ТРУБКОЦВЕТНЫХ (TUBIFLORAE)

В порядок трубкоцветных объединяется ряд семейств, обладающих многими признаками сходства и в то же время обнаруживающих ясное направление развития — по линии усложнения цветка, в связи с опылением насекомыми.

В простейшем случае мы имеем здесь дело с цветками правильными, но громадное большинство представителей обладает неправильными цвет-

ками. В последнем случае наблюдается утрата части тычинок, так как неправильные цветки, лучше приспособленные к опылению определёнными насекомыми, имеют гарантию опыления и при меньшем количестве вырабатываемой ими пыльцы.

То же наблюдается и в отношении плодолистиков. У более просто организованных семейств и родов пестик образован 5 плодолистиками, в дальнейшем же наблюдается редукция их до 2. Завязь всегда верхняя. Семяпочки с одним (внутренним) покровом (интегументом).

В простейших представителях порядок обнаруживает связи с розоцветными (погружение пестиков в расширенное цветоложе, образование диска). Из более примитивных форм порядка мы рассмотрим семейство *паслёновых*; из более сложных — семейства *губоцветных* и *норичниковых*.

СЕМЕЙСТВО ПАСЛЁНОВЫХ (SOLANACEAE)

Травянистые или деревянистые растения. Листья очередные, без прилистников. Пластинка листа различной формы. Цветки собраны в определённые соцветия — чаще всего в завиток. У громадного большинства цветки правильные (неправильный цветок только у *белены*). Чашелистиков 5, лепестков — 5, спаянных между собой; тычинок 5. Пестик один, с двухгнёздной завязью. Плод — коробочка или ягода.

Многие паслёновые ядовиты от присутствия алкалоидов (атропин и др.) или глюкозидов (соланин и др.). Паслёновые насчитывают около 1700 видов, более многочисленных под тропиками (там они нередко древовидны); по мере движения к северу становятся более редкими.

Паслён чёрный (Solanum nigrum). Это однолетнее растение, широко у нас распространённое в качестве сорняка — на огородах, в садах, особенно же в бахчевых культурах. Растение со стержневым корнем и сильно ветвистым стеблем, густо покрытым яйцевидными или яйцевидно-ромбическими листьями. Цветки собраны в соцветия (ложный зонтик). Чашечка сростнолистная, о 5 зубцах; венчик белый, длиннее чашечки. Тычинок 5, со сложенными конусовидно пыльниками (рис. 331). Плод — чёрная многосеменная ягода.

Из культурных растений того же рода *(Solanum)* особенно большое значение имеет *картофель (S. tuberosum)* (стр. 140).

Стебель картофеля ребристый, с непарноперисторазделыными очередными листьями. Цветки собраны в двойные завитки.

Чашечка 5-зубчатая, из сросшихся чашелистиков. Венчик о 5 сросшихся белых, светлофиолетовых или желтоватобелых лепестках. 5 тычинок с пыльниками вокруг столбика. Пестик один. Завязь двухгнёздная, верхняя. Плод—зелёная ягода со многими семенами.

У очень многих сортов картофеля цветки рано отваливаются и плодов не образуется.

Растение, выросшее из семян в первый год, образует мелкие (с грецкий орех) клубни, которые после высадки их в почву дают нормально развитое растение.

Размножение семенами в практике не экономично, и картофель размножают вегетативным путём — клубнями, которые возникают на подземных бесцветных побегах (столонах), концы которых при остановке роста побега в длину превращаются в клубни. Клубни есть, следовательно, измененные побеги. На зрелом клубне можно наблюдать спирально расположенные почки (глазки), сидящие в углублениях, получающихся вследствие опадения листьев (листовой след).

Картофель родом из Чили (Южная Америка), где культивировался ещё в доисторические времена. На родине это высокогорное растение. В Европу картофель был завезён в середине XVI в. В России впервые появился в XVIII в. В начале XIX в. культура картофеля прививалась насильно, и население нередко устраивало «картофельные бунты».

Большая селекционная работа, проводимая нашими институтами (например, картофельным институтом под Москвой), дала много новых сортов (путём скрещивания).

Разработанный академиком Т. Д. Лысенко приём яровизации применительно к картофелю, дал возможность резко увеличить урожайность последнего. Им же разработан способ борьбы с вырождением картофеля на юге, что достигается летними посадками картофеля. Клубни растения тогда развиваются в более прохладное осеннее время. Молодые клубни такого урожая не портятся в лёжке, глазки не трогаются в рост во время хранения и высокая температура поэтому не вызывает в сорте вредных изменений (см. первую часть книги).

Помидор, томат (S. lycopersicum) культивируется ради плодов, представленных многосеменными ягодами. Размножается семенами. Форма красных или жёлтых плодов очень разнообразна. Томаты — самоопыляющиеся растения. Известно свыше 200 сортов.

Баклажан (S. melongena). У нас разводится на юге (особенно в Закавказье и в Средней Азии).

В диком виде у нас встречается *паслён сладкогорький (S. Dulcamara)*, растущий по сырым кустарникам. Это многолетнее растение с деревянистым стеблем. Ягоды красные.

Белладонна (Atropa belladonna) — многолетник до 1,5 *м* высотой, с трубчатым цветком и плодом в виде чёрной ягоды. Разводится как лекарственное растение. Содержит сильно действующий яд — алкалоид а т р о п и н, парализующий центральную нервную систему.

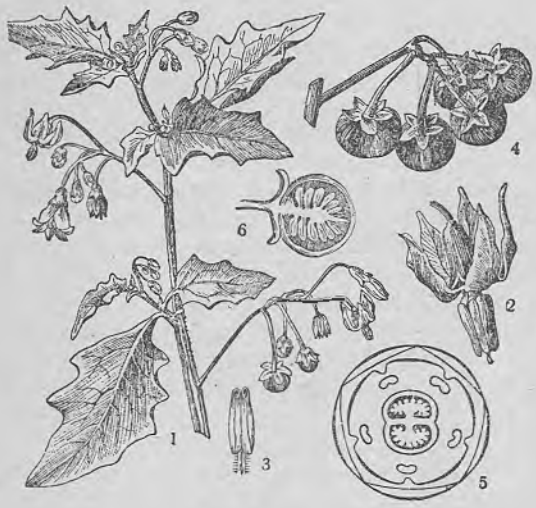


Рис. 331. Паслён чёрный (*Solanum nigrum*):
1 — стебель с цветками; *2* — цветок; *3* — тычинки; *4* — веточка с плодами; *5* — диаграмма; *6* — плод в разрезе (ягода).

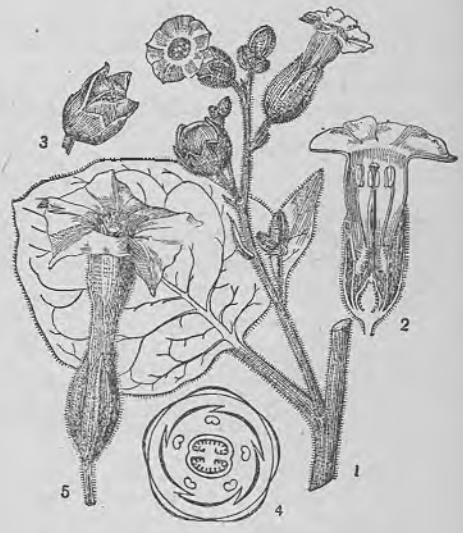


Рис. 332. Махорка (*Nicotiana rustica*):
1 — цветущая ветвь; *2* — цветок в продольном разрезе; *3* — зрелый плод (коробочка); *4* — диаграмма; *5* — цветок табака (*Nicotiana tabacum*).

Табак (Nicotiana) — представлен свыше чем 40 видами и больше чем 500 сортами. Однолетнее растение, с прямым стеблем и цельными, часто очень крупными листьями. Есть виды многолетние и даже кустарниковые. Цветки в двойных завитках, которые обычно на вершине стебля собраны в свою очередь в метельчатые соцветия. Цветок правильный. Чашечка о 5 листочках, венчик трубчатый о 5 зубцах; тычинок 5, приросших к лепесткам. Пестик один, из 2 плодолистиков. Завязь верхняя, двухгнёздная. Плод — двухгнёздная коробочка, с большим количеством чрезвычайно мелких семян (рис. 332). В растении (особенно в листьях) содержится алкалоид н и к о т и н — сильно действующий яд (от 1,5 до 9%).

Родина табака — тропическая Америка; в Европу ввезён в середине XVI в. Разводится в двух видах. *Настоящий табак (Nicotiana tabacum).* Однолетнее растение с крылатыми, низбегающими на стебель листьями. Венчик розовый (рис. 332, *5*). *Махорка (N. rustica).* Однолетник с длинночерешковыми листьями. Венчик зеленоватый (рис. 332, *1*). Каждый вид табака представлен большим числом сортов. В культуре сначала снимаются нижние листья табака, затем средние и верхние. Снятые листья подсушивают, затем в определённых условиях они подвергаются брожению, в результате чего листья буреют.

Лучшие сорта табака у нас произрастают в Грузии и в Крыму.

Декоративным растением является *садовый табак (Nicotiana affinis)* — с пахучими (особенно вечером) цветками.

Дурман (Datura stramonium) однолетнее растение с ветвистым стеблем и крупными яйцевидными, по краю выемчатыми листьями; цветки крупные, белые, пахучие. Плод — четырёхгнёздная коробочка с колючими шипами. Встречается по пустырям, вдоль заборов, у жилья. Всё растение сильно ядовито (содержит ряд алкалоидов). Из семян добывается алкалоид а т р о п и н (см. ниже). В медицине употребляются главным образом листья.

Белена (Hyoscyamus niger) — двулетнее растение с перистолопастными листьями; всё растение клейкопушистое. Цветки крупные, в многоцветковых завитках. Плод—очень

своеобразная двухгнёздная коробочка, с крышечкой, сбрасывающейся по созревании. Семян много. Лекарственное растение (листья и семена содержат атропин, гиосциамин и другие ядовитые вещества). Растёт всюду на огородах, в садах, на пустырях.

При посредстве белены, имеющей слегка неправильные цветки, легко осуществляется переход к следующим семействам.

СЕМЕЙСТВО НОРИЧНИКОВЫХ (SCROPHULARIACEAE)

Здесь мы имеем растения и с почти правильными, и с сильно неправильными (часто двугубыми) цветками. Здесь же наблюдается редукция тычинок. Их 5, 4 или даже 2. Число лепестков также часто уменьшается (5, 4); пестик из 2 плодолистиков; завязь цельная, верхняя, плод — коробочка. Норичниковые в нашей флоре — травянистые растения, с супротивным расположением листьев. Среди норичниковых имеется ряд паразитных растений. Всего насчитывается 2200 видов, распространённых преимущественно в умеренных областях.

В качестве примера растений с слабо зигоморфными цветками возьмём *коровяк (Verbascum)*, представленный у нас несколькими видами, из которых нередко встречается коровяк *«медвежье ухо» (V. thapsus)*. Это обычно высокое растение (до 2 *м* высотой) с прямым стеблем и обычно крупными листьями (рис. 333). Как стебли, так и листья покрыты светлым войлоком из звёздчатых волосков. Цветки собраны в верхней части стебля, пучками по 3—4, в длинную колосообразную кисть. Чашечка 5-раздельная, венчик слегка неправильный, колесовидный, из 5 жёлтых сросшихся лепестков. Тычинки в числе 5. Пестик один с цельной завязью. Плод — двухгнёздная коробочка, вскрывающаяся двумя створками. Распространён всюду по кустарникам, песчаным холмам.

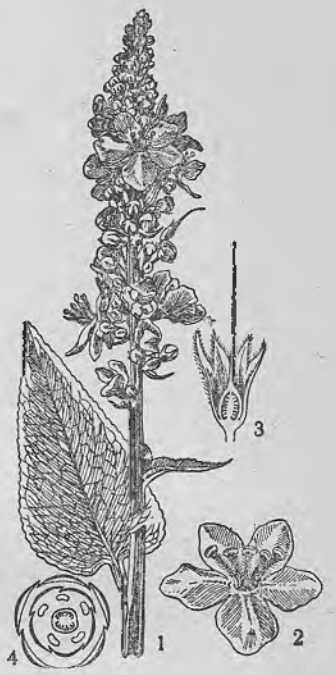


Рис. 333. Коровяк (*Verbascum nigrum*):
1 — цветущий стебель; *2*—цветок; *3* — завязь в продольном разрезе; *4* — диаграмма.

Из представителей растений с сильно неправильными цветками (с редукцией членов) рассмотрим *веронику (Veronica)*.

Этот род в нашей флоре представлен большим числом видов, из которых наиболее распространённым является *вероника дубровка (Veronica chamaedrys)*.

Это травянистое многолетнее растение с ползучим корневищем; стебли 10—30 *см* высоты, приподнимающиеся и прямостоящие, с двумя супротивными рядами густо расположенных белых волосков. Листья яйцевидно-ланцетные, расположены на стебле попарно — накрест супротивно. Соцветие — пазушная кисть. Цветки неправильные. Чашечка из 4 долей, несколько неправильная. Венчик о 4 долях, яркоголубой, реже розовый, колесовидный, с очень короткой трубкой; верхняя его доля шире боковых, нижняя доля самая маленькая. Тычинок 2, прикреплённых к венчику. Пестик один. Завязь верхняя, цельная.

Из других растений упомянем *лекарственную наперстянку (Digitalis purpurea)* — двулетнее растение с высоким стеблем и продолговатыми листьями. Цветки крупные, в верхушечных кистях пурпуровые, неправильные, с 4 тычинками. В листьях содержится ядовитый глюкозид дигиталин (употребляется при сердечных заболеваниях).

Льнянка (Linaria vulgaris) — сорное растение с двугубыми цветками.

Погремок (Alectrolophus) — однолетнее полупаразитное растение. Главный корень слабо развит. На боковых корнях находятся присоски, внедряющиеся в корни злаков на глубине 3—4 *см*. Листья супротивные. Двугубые цветки с верхней шлемовидной гу-

бой. Тычинок 4. Плод окружён сильно разросшейся чашечкой. Всё растение желтоватого цвета. Семена крылатые. Особый подвид *погремка большого (A. major)* — с бескрылыми семенами (подвид *apterus* — бескрылый) — засоряет посевы ржи. Кроме этого вида на лугах встречается *погремок малый (A. minor)*.

Марьянник, Иван-да-Марья (Melampyrum nemorosum). Широко распространённое по кустарникам и лесам растение с верхушечными листьями, окрашенными в синий цвет. Цветки жёлтые. Из садовых растений семейства укажем львиный зев *(Antirrhinum)*.

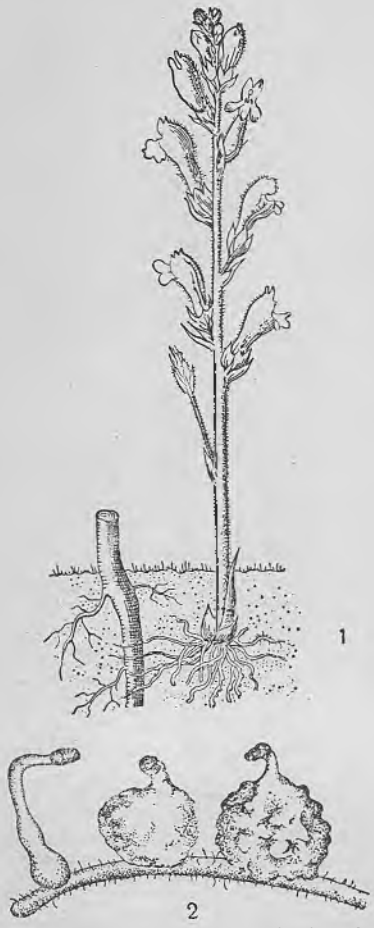


Рис. 334. *1*. Заразиха (*Orobanche ramosa*), паразитирующая на конопле. *2*. Прорастание семян заразихи и присасывание проростков к корню растения-хозяина.

СЕМЕЙСТВО ЗАРАЗИХОВЫХ (OROBANCHACEAE)

Очень близким к норичниковым является семейство *заразиховых*, отличающееся от них пестиками с одногнёздной завязью. Большое значение имеет род *заразиха* (*Orobanche*), все виды которого (свыше 130) являются паразитами, живущими на корнях растений. Стебли их лишены хлорофилла, листья сильно редуцированы — в виде бесцветных чешуек. Цветки в кистях, 5-членные, большей частью краснобурые. Тычинок 4, пестик 1. Коробочка одногнёздная, с многочисленными мельчайшими семенами.

Особенно большое значение имеет: *заразиха подсолнечная* (*O. cumana*) — паразитирует на подсолнухе, на помидорах, табаке; *заразиха ветвистая* (*O. ramosa*) паразитирует на капусте, картофеле, конопле и т. д. (рис. 334,*1*). Корней у заразихи нет. Вместо них развиваются присоски, прикрепляющиеся к корням хозяина. Семя очень мелкое, пылевидное, со слабо развитым зародышем. Прорастание семени происходит под влиянием корневых выделений хозяина. Образуется тонкая нить, которая растущим концом достигает корня хозяина. Здесь проросток заразихи вздувается (рис. 334, *2*) и затем ко времени цветения даёт высокий стебель желтоватого или бурого цвета.

СЕМЕЙСТВО ГУБОЦВЕТНЫХ (LABIATAE)

Наиболее организованным из порядка является семейство *губоцветных*. У них всегда сильно неправильные цветки (двугубые), чашечка тоже неправильная. Число членов цветка претерпевает редукцию. При пятичленном строении имеется, однако, всего 4 тычинки (задняя недоразвивается), а иногда (у шалфея) их всего 2.

Губоцветные — травянистые растения или кустарники с четырёхгранным стеблем, с супротивными (накрест) листьями. Цветки в завитках, собранных в «мутовки»— в пазухах верхушечных листьев. Пестик один, сросшийся из 2 плодолистиков, но каждый из них разделён ещё на две части ложной перегородкой, так что завязь четырёхраздельная. При созревании образуются 4 орешка (сравни с норичниковыми, у которых цельная завязь).

Все губоцветные содержат большое количество эфирных масел, выделяемых головчатыми волосками. Ядовитых веществ не содержат. Семейство губоцветных насчитывает около 3000 видов.

Глухая крапива, или яснотка (*Lamium album*). Венчик двугубый, белый; чашечка пятизубчатая. Верхняя губа венчика шлемовидная, образованная 2 лепестками; нижняя губа плоская, из 3 лепестков. Все 5 лепестков сросшиеся, образующие внизу трубку. Тычинок 4, прижатых к верхней губе (рис. 335, *3—4*). Они расположены в 2 пары и прикреплены к спинке венчика; две верхние длиннее двух нижних. Пестик один, с нитевидным столбиком и двураздельным рыльцем, спрятанный, как и пыльники, под шлемовидной верхней губой (защита от дождя) (рис. 335, *5*). Плод распадающийся на 4 орешка. Сорное растение; встречается всюду — близ жилья, у заборов, в садах.

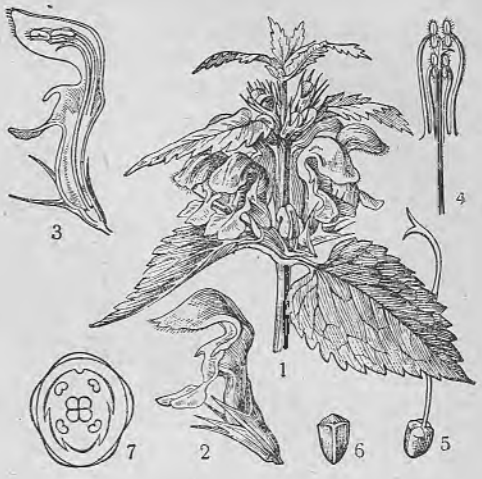


Рис. 335. Глухая крапива или яснотка белая (*Lamium album*):

1 — цветущая ветвь; *2* — цветок; *3* — цветок в разрезе; *4* — тычинки и столбик; *5* — пестик; *6* — орешек; *7* — диаграмма.

Сорняками являются также виды рода *пикульника* (*Galeopsis*). Этот род очень сходен с яснотой, но отличается присутствием у основания нижней губы двух полых рожков. У нас встречаются три вида пикульника: *зябра* (*Galeopsis speciosa*), *жабрей* (*G. ladanum*) и *пикульник волосистый* (*G. tetrahit*).

Шалфей (*Salvia*). Здесь всего 2 очень своеобразно устроенных тычинки (рис. 164). Цветок исключительно хорошо приспособлен к опылению крупными насекомыми (шмелями). У нас встречается несколько видов шалфея, например, *луговой шалфей* (*Salvia pratensis*) — степное растение, *клейкий шалфей* (*S. glutinosa*) — по лесам и опушкам.

Опыление у губоцветных производится крупными насекомыми, обычно пчелиными. Нектар выделяется под пестичным диском и накопляется в трубке венчика. Мелкие насекомые, которые не могут произвести опыления, не допускаются к нектару благодаря наличию в трубке венчика волосистого кольца (например, у *Lamium*, см. выше).

ПОРЯДОК СПАЙНОТЫЧИНКОВЫХ (SYNANDRAE)

Цветки правильные или неправильные; тычинок столько, сколько лепестков, более или менее сросшихся, чаще всего пыльниками. Завязь всегда нижняя, одно- и многогнёздная. Листорасположение чаще всего спиральное. Мы рассмотрим два семейства из этого порядка — семейство *тыквенных* (*Cucurbitaceae*) и семейство *сложноцветных* (*Compositae*).

Первое семейство — *тыквенных* — более примитивное. Так, оно содержит ряд представителей с совершенно или почти раздельнолепестным венчиком, обнаруживая связи с подклассом раздельнолепестных растений. Семяпочки с двумя покровами (интегументами), в то время как большинству спайнолепестных свойственны однопокровные семяпочки.

Другое семейство — *сложноцветных* — является наиболее совершенным среди двудольных растений, венчающим этот ствол развития покрытосеменных.

Два рассматриваемых нами семейства являются начальным и конечным этапами развития порядка.

СЕМЕЙСТВО ТЫКВЕННЫХ (CUCURBITACEAE)

Тыквенные — травянистые, реже деревянистые растения, однолетние и многолетние, с жёсткими волосками. Листья очередные, на длинных черешках. В пазухе листа развивается усик, укрепляющий ростки вокруг опоры, так как стебель слабый, стелющийся (рис. 336, *1*). Таким образом, усик у тыквы по происхождению является побегом, а не листом, как у гороха, вики и др. При соприкосновении с опорой усик на верхушке развивает небольшие вздутия в эпидермисе и растёт медленнее на стороне, обращённой к опоре, и быстрее на свободной стороне; благодаря этому усик закручивается

вокруг опоры. В анатомическом строении тыквенные отличаются наличием биколлатеральных пучков (см. стр. 56). В пазухе листа помещаются цветки. Цветки у тыквенных раздельнополые, крупные, ярко окрашенные. Мужские цветки с пятилистной чашечкой и 5 сросшимися лепестками. Венчик воронковидный, широколокольчатый; тычинок 5, срастающихся в одну колонку (у *тыквы* — рис. 336, *2—4*) или попарно, и тогда одна тычинка свободная (например, у *бешеного огурца — Ecballium*). Женские цветки — с околоцветником того же устройства, что и у

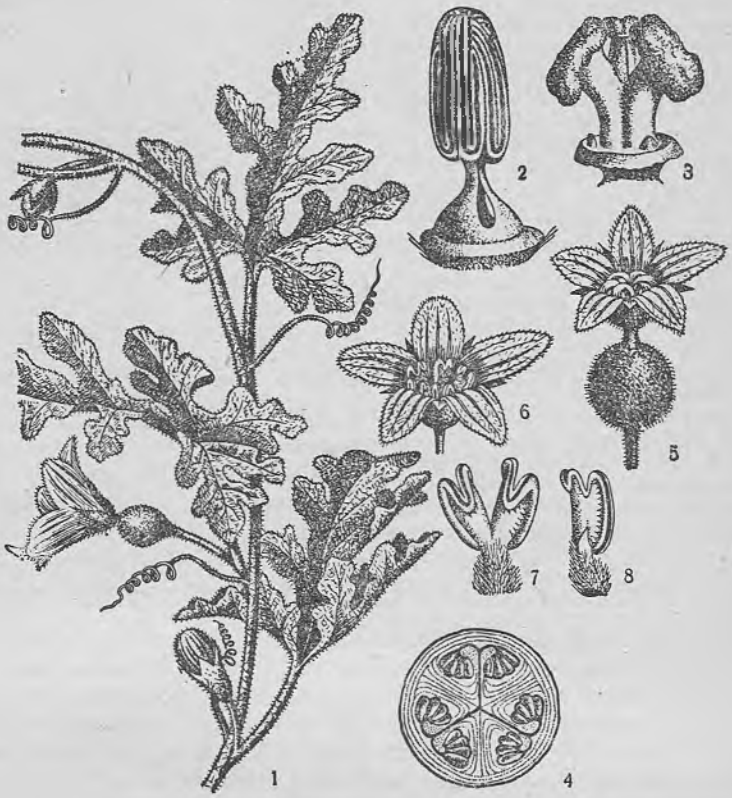


Рис. 336. Тыквенные (*Cucurbitaceae*):

1—цветущий побег дикого арбуза (*Citrullus colocynthis*). *2—4*—тыквы (*Cucurbita pepo*): *2* —тычинки со спаянными пыльниками. *3* — столбик с тремя рыльцами. *4* — поперечный разрез полузрелого плода. *5—8*— переступень (*Bryonia alba*): *5* — женский цветок, *6* — мужской цветок, *7* — двойная тычинка, *8* — одиночная тычинка.

мужских цветков (рис. 336, *6*). Пестик один, из 3 плодолистиков (рис. 336, *3*), реже их 4—5; столбик короткий, с 3(5)-раздельным рыльцем, завязь нижняя. Плод — тыквина. Цветки выделяют большое количество нектара. Хорошие медоносы. Пчёлы собирают также пыльцу.

Со времён глубокой древности тыквенные были объектом бахчевой и огородной культуры. Укажем наиболее распространённые в культуре.

Огурец (*Cucumis sativa*). Плети лежачего стебля укореняются в узлах. Листья пятилопастные. Усики у всех видов рода *Cucumis* цельные. Мужские цветки появляются пучками в пазухах листьев. Тычинки — сросшиеся по 2 пятая свободна. Пестичные цветки — одиночные. Завязь трёхгнёздная (реже пятигнёздная). Плод с 3 полными и 3 неполными перегородками. Однолетнее, однодомное, реже двудомное растение.

Разводится в большом количестве сортов. Питательность огурцов невысокая, они содержат до 97% воды, но имеют витамины B и C.

Дыня (*Cucumis melo*). Однолетнее растение. Цветки однополые (редко обоеполые). Как и у огурца, мужские цветки собраны пучками; женские — одиночные, очень крупные.

Плод душистый, сочный. Разводится во многих сортах. Некоторые из них змеевидной формы, достигают в длину 1 *м*. Больше всего культивируется у нас в Средней Азии, в Закавказье и на Нижней Волге. В последние годы путем прививки дыни на тыкву получены вегетативные гибриды, которые могут приносить плоды даже в Московской области и севернее.

Дикая дыня встречается по низинам Аму-Дарьи и Сыр-Дарьи и имеет плоды разнообразной формы и величины, размером от вишни до огурца.

Тыква (*Cucurbita pepo*). Однолетнее растение. Мужские цветки одиночные. Тычиночные нити и пыльники срослись в одну колонку. Женские цветки одиночные, чаще всего с 3 бесплодными тычинками (стаминодиями). Завязь 3—5-гнёздная, рыльца 3—5-лопастные. Плод очень крупный, многосеменной. Стебли пятиребристые, с длинночерешковыми 5—7-лопастными листьями. Усики 3—5-раздельные. Разводится в большом числе сортов. Некоторые из сортов образуют плоды весом до 90 *кг* (у другого вида тыквы — *C. maxima*). Кустовые тыквы называются обычно кабачками. Они плетей не образуют. Родом тыква, вероятно, из Мексики. В Европу была завезена в XVI в.

Арбуз (*Citrullus vulgaris*) — растение с лежачими плетями и глубоко перисторассечёнными листьями. Усики трёхраздельные. Мужские цветки с 4 сросшимися попарно и 1 свободной тычинкой. Женские цветки обычно с недоразвитыми тычинками. Мякоть плода кровавокрасная, сладкая. В соке плодов содержится до 3—5% сахара.

Родина арбуза — Африка, где встречается и теперь *дикий арбуз-колоквинт* (*C. colocynthis*) (рис. 336, *1*), с мелкими (с грецкий орех) плодами и с жёсткой мякотью.

Люффа (*Luffa cylindrica*) — растение ползучее, с 5—7-лопастными листьями и 2—7-раздельными усиками. Плод — крупный, длинный. Сеть сосудистых волокон из мякоти плода употребляется вместо губки. У нас разводится в Средней Азии и на Кавказе.

Переступень (*Bryonia*). Чаще всего разводится *переступень белый* (*B. alba*) (рис. 336, *5—8*).

СЕМЕЙСТВО СЛОЖНОЦВЕТНЫХ (COMPOSITAE)

Громадное большинство представителей этого семейства — травы. Небольшое количество древовидных форм встречается в тропических странах. Это самое обширное среди двудольных растений семейство, насчитывающее свыше 12 000 видов, встречающихся преимущественно в умеренном поясе и составляющих нередко основной фон в различных растительных сообществах. Вместе с тем оно является одним из наиболее совершенных. В семействе нет примитивных признаков, все признаки высшей организации.

Листорасположение почти всегда очередное, реже супротивное. Цветки обычно очень мелкие, собраны в соцветие корзинку, окружённую обвёрткой, составленной обычно скученными верхушечными, зелёными листьями (рис. 337, *1*). На образование цветка затрачивается ничтожно малое количество материала. Соцветие-корзинка чаще всего состоит из цветков различной формы, величины, окраски. Краевые цветки обычно ярко окрашены, бесплодные или однополые, выполняют функцию венчика (рис. 337, *3*) в то время как срединные цветки плодущие, обоеполые (рис. 337, *7*). Часто корзинки в свою очередь собраны в соцветия метёлки, щитки и т. д. У многих видов и родов сложноцветных корзинки состоят из однородных цветков.

Устройство цветка у сложноцветных довольно однообразно у различных представителей. Различие обнаруживается главным образом в строении краевых и центральных цветков. Центральные цветки, как сказано выше, плодущие, обоеполые. Они имеют (как и все цветки у сложноцветных) редуцированную чашечку (в типе 5-листную), превращённую или в пучок волосков (рис. 337, *8а*), или в небольшую закраинку на вершине пестика (лучше заметна у плода). Разрастающаяся при плоде чашечка является прекрасным парашютиком, способствующим поддержанию плодика в воздухе. Венчик о пяти сросшихся 5-зубчатых лепестках, различной окраски, вытянут в длинную трубку, откуда название цветка — трубчатый. Тычинок 5, со свободными нитями, прикрепляющими тычинки к трубке венчика, и со спаянными в трубку пыльниками (рис. 338, *1*), внутри которой проходит столбик, заканчивающийся двураздельным рыльцем (рис. 338, *2*). Вокруг основания столбика расположено медовыделительное кольцо. Завязь нижняя, одногнёздная с одной семяпочкой. Плод — орешек, семянка. Семя без эндосперма. Инте-

ресно опыление у сложноцветных. Цветки протерандричны: сначала развиваются пыльники. В это время столбик со сложенными, неспособными к восприятию пыльцы рыльцами удлиняется и продвигается вверх в трубке, образованной сросшимися пыльниками. Пыльники вскрываются с внутренней стороны, и пыльца, таким образом, выметается наружу столбиком, где и подхватывается насекомыми. Выметанию пыльцы способствует развивающееся у основания рылец волосистое кольцо. Только после удаления пыльцы развёртываются созревающие к этому времени рыльца, готовые к восприятию пыльцы.

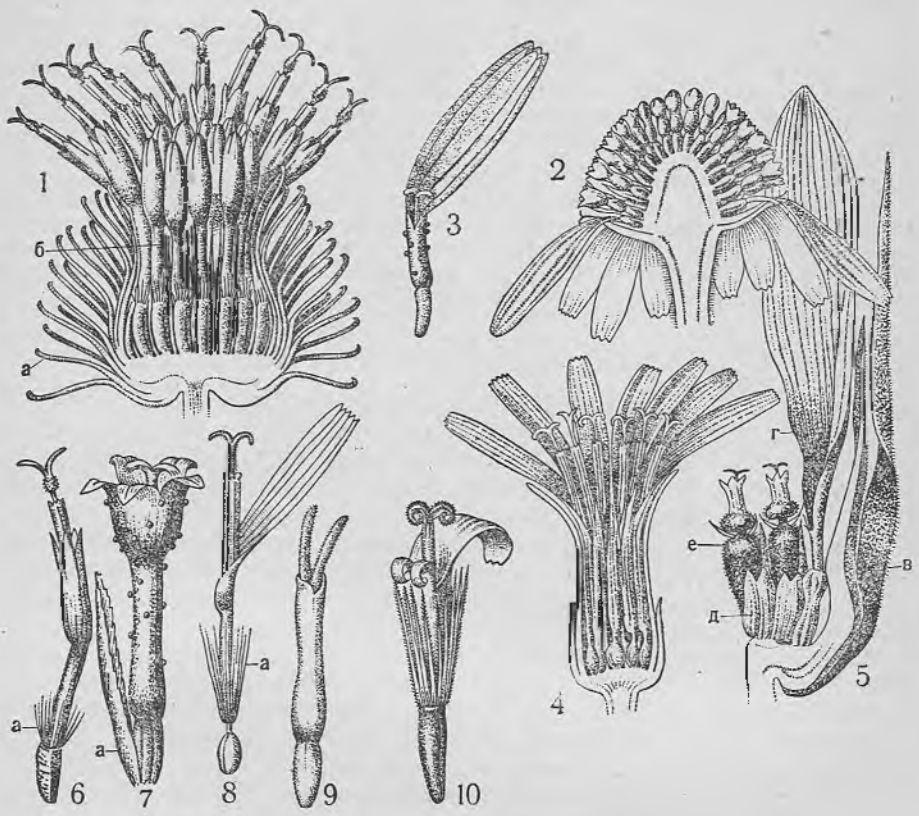


Рис. 337. Сложноцветные (*Compositae*):

1 — соцветие лопуха (*Arctium lappa*) в продольном разрезе: *а* — листочки обвёртки, *б* — прицветники на цветоложе (плоском); *2* — соцветие с выпуклым цветоложем; *3* — краевой цветок; *4* — соцветие *Lactuca* в продольном разрезе; *5* — краевая часть корзинки подсолнечника (*Helianthus annuus*): *в* — листочек обвёртки, *г* — краевой цветок (язычковый), *д* — прицветники (плёнчатые), *е* — центральные (обоеполые) цветки; *6* — цветок *Arctium lappa*: *а* — чашечка; *7* — центральный цветок пупавки (*Anthemis*): *а* — прицветник; *8* — цветок *Lactuca*, *а* — чашечка; *9* — краевой цветок полыни (*Artemisia*); *10* — двугубый цветок (одна губа из трёх лепестков, другая из двух).

У некоторых форм (например, у *василька* — *Centaurea*) (рис. 341,*2*) краевые цветки бывают воронковидными; у них венчик воронковидно расширен. У растений, в соцветии которых есть срединные (трубчатые) и краевые (язычковые) цветки (*ромашка*), последние имеют венчик из 3 зубчиков. В этом случае правильнее их рассматривать как двугубые цветки, у которых верхняя губа (из 2 лепестков) недоразвита. У растений с одними язычковыми цветками *(одуванчик, кульбаба)* венчик имеет 5 зубчиков, образовавшихся вследствие одностороннего расщепления (рис. 342, *2*).

Краевые цветки обычно однополые, чаще всего женские, или бесполые (например, у *подсолнуха*). Расположение цветков в корзинке очень разнообразно.

1. Все цветки в соцветии трубчатые (например, у *лопуха* — *Arctium* —рис. 337, *1*). 2. Центральные цветки трубчатые, обоеполые, краевые — язычковые (например, *латук* — *Lactuca* — рис. 337,*4*). 3. Все цветки в корзинке язычковые (например, у *одуванчика* — *Taraxacum*).

Форма цветоложа также очень различна: оно бывает плоское (рис. 337,*1*), выпуклое (рис. 337,*2*), вогнутое.

В анатомическом строении сложноцветных важно отметить наличие схизогенных смоляных ходов, членистых млечных сосудов, в которых часто накапливается каучук, и кроме того нахождение инулина в качестве запасного питательного вещества.

Обычно сложноцветные делят на два подсемейства: *трубкоцветные* (*Tubiflorae*) и *язычкоцветные* (*Liguliflorae*).

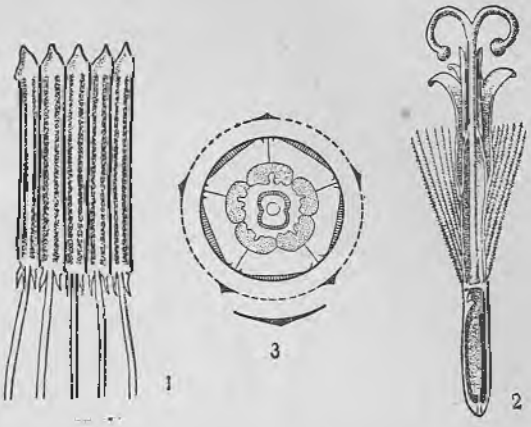


Рис. 338. *1* — тычинки сложноцветных, спаянные пыльниками; нити тычинок свободные; *2* — продольный разрез цветка; *3* — диаграмма цветка сложноцветных.

Подсемейство трубкоцветных (*Tubiflorae*)

Цветки в корзинках или все трубчатые или разнородные: центральные — трубчатые, а краевые язычковые. В тканях растения имеются схизогенные ходы.

Подсолнечник (*Helianthus annuus*). Это высокое растение (до 2—5 *м*) с простыми листьями, с очень крупными корзинками. Срединные цветки обоеполые, трубчатые, краевые язычковые, жёлтые, бесполые (рис. 337, *5*).

Разводится во многих сортах. Различают: грызовые подсолнухи, с крупными тонкостенными семянками, и масличные — с более мелкими семянками, из них добывают (подсолнечное) масло, содержание которого доходит иногда до 55%. Жмыхи богаты белком. Нередко подсолнечник сеют на силос (идут главным образом грызовые сорта).

Земляная груша относится к тому же роду *Helianthus* (*H. tuberosus*). Это—высокое, как и подсолнечник, растение, образующее под землёй корневые клубни, содержащие инулин (величиной с картофельные). Корзинки значительно мельче, чем у подсолнечника и содержат всего 12—15 жёлтых язычковых цветков.

Георгина (*Dahlia variabilis*) — известное всем декоративное растение с мясистыми корнеклубнями. Разводится в огромном числе сортов. Корзинки обычно крупные до 20 *см* в поперечнике. Внутренние цветки трубчатые, краевые язычковые, различной окраски.

Нивяник (*Chrysanthemum leucanthemum*) — многолетнее растение с цельными листьями, надрезанными у основания, и жёстким стеблем. Краевые цветки — язычковые, белые, женские, центральные—трубчатые, жёлтые, обоеполые (рис. 339, *1*). Всюду широко распространён на лугах, а также в качестве сорняка. Волосистой чашечки нет, семянка с небольшой коронкой.

Ромашка (*Matricaria*) — растение с перисторассечёнными на нитевидные доли листьями (этим легко отличается от нивяника, который часто неверно называют ромашкой). У нас встречается несколько видов: *ромашка непахучая* (*M. inodora*), *ромашка лекарственная* (*M. chamomilla*) (рис. 339, *2*) и *ромашка пахучая* (*M. suaveolens*).

Далматская ромашка (*Chrysanthemum cinerariifolium*). Многолетнее растение родом с Балкан. Листья перистые. Краевые цветки язычковые, беловатожёлтые. Высушенные и размолотые корзинки дают ценный инсектисид, так называемый пиретрум.

Тысячелистник (*Achillea millefolium*) — широко распространённый сорняк с ползучим, сильноветвистым корневищем. Стебли с очередными, сильно рассечёнными на многочисленные нитевидные доли листьями (откуда и название). Мелкие корзинки собраны в щитковидные соцветия. Язычковые краевые цветки белые или розоватые, в небольшом числе (обычно 5), срединные трубчатые, обоеполые, жёлтые. Всюду по пастбищам, по лугам, холмам (рис. 340, *1*).

Полынь (*Artemisia*) — многолетние растения с деревянистым стеблем (полукустарники). Корзинки мелкие, собраны в кисти. Краевые цветки или отсутствуют или они

тонкотрубчатые. Центральные — трубчатые. Наибольшее число видов встречается в полупустынях и пустынях, часто на солончаковых почвах, являясь там ландшафтными растениями.

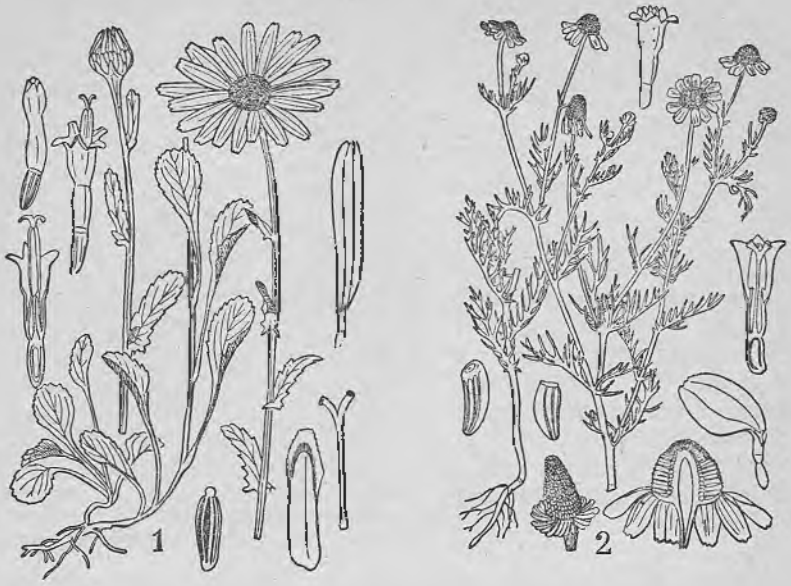


Рис. 339. *1.* Нивяник (*Chrysanthemum leucanthemum*). *2.* Ромашка лекарственная (*Matricaria chamomilla*).

Из практически ценных видов укажем *полынь цитварную* (*Artemisia cina*) — корневищное растение с дважды перисторассечёнными листьями. Корзинки мелкие, продолговатые. В корзинках содержится ядовитый с а н т о н и н (глистогонное средство). Под названием «цитварное семя» идут высушенные и размолотые корзинки.

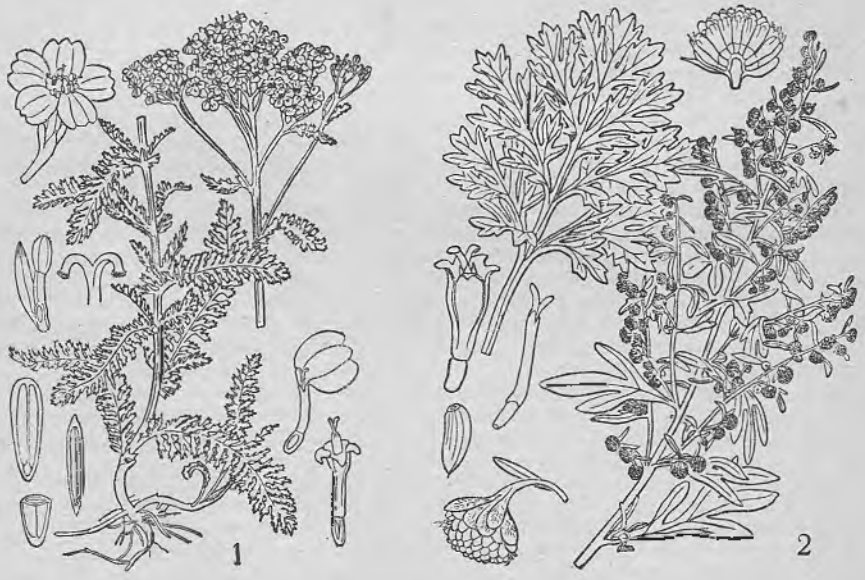


Рис. 340. *1.* Тысячелистник (*Achillea millefolia*). *2.* Полынь (*Artemisia absinthium*).

В качестве сорняков у нас широко распространены ч е р н о б ы л ь н и к (*A. vulgaris*) и *горькая полынь* (*A. absinthium*) с большим содержанием эфирного масла. Растение содержит горькое вещество — а б с и н т и н. У нас растёт вдоль дорог, по пустырям, на межах (рис. 340, *2*).

Ранней весной по откосам, холмам, у ручьёв у нас зацветает *мать-мачеха* (*Tussilago farfara*), после цветения выбрасывающая из корневища широкие, треугольного очертания листья. Верхняя сторона листа холодная, гладкая, темнозелёная («мачеха»), нижняя — тёплая, серебристая от густо расположенных волосков («мать»). В корзинках центральные цветки — язычковые плодущие.

Бодяк (*Cirsium arvense*) — злостный сорняк наших полей. Растение с колючими стеблями и листьями. Главный корень идёт на глубину 5—7 *см* и на разных уровнях даёт ответвления (отпрыски) в разные стороны, достигающие в длину нескольких метров: отпрыски часто коленчато изгибаются. Почки, возникающие на боковых корнях прорастают на поверхности поля в виде розеток (рис. 341, *1*). Корзинки 1—2 *см* в диаметре мужские и женские. В корзинках все цветки трубчатые, лиловорозовые.

Сюда же относятся такие декоративные растения, как *бархатцы* (*Tagetes*), *маргаритки* (*Bellis perennis*), *астры* (род *Aster* и *Callystephus*) и др.

Василек (*Centaurea*) — одно, дву- и многолетние растения. Род с большим количеством видов. Корзинки с краевыми ворончатыми, слегка двугубыми и трубчатыми обоеполыми центральными цветками



Рис. 341. *1.* Бодяк (*Cirsium arvense*). *2.* Василёк синий (*Centaurea cyanus*):
А — общий вид, *Б* — краевой ворончатый цветок, *Г* — центральный обоеполый цветок.

У нас в качестве сорняка широко распространён *василёк синий* (*C. cyanus*) — озимый и яровой однолетник с яркосиними цветками (рис. 341, *2*).

На лугах — васильки с розовыми цветами — *василёк луговой* (*C. Jacea*) и *василёк полевой* (*C. phrygia*).

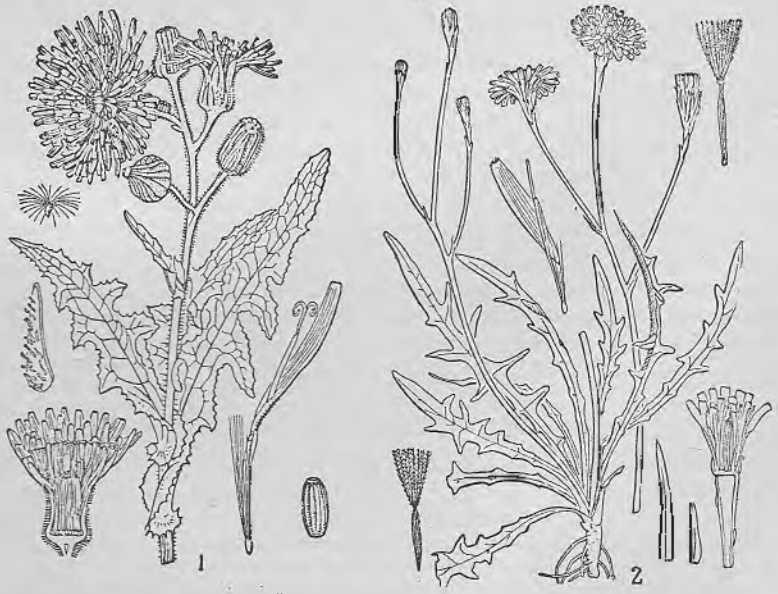


Рис. 342. *1.* Осот полевой (*Sonchus arvensis*). *2.* Кульбаба осенняя (*Leontodon autumnalis*).

Подсемейство язычкоцветных (Liguliflorae)

Все цветки в корзинке язычковые, неправильные, обоеполые. В тканях растения исключительно млечные трубки.

Одуванчик (*Taraxacum vulgare*). Многолетний сорняк, с длинным стержневым корнем и розеткой листьев. Растение с белым млечным соком. Цветущий стебель безлистный, полый, с одиночной корзинкой. Листочки обёртки отогнуты вниз. Все цветки язычковые, жёлтые. Семянки с волосистым хохолком.

Для предупреждения распространения одуванчика его нужно скашивать до созревания семян.

Другие виды одуванчика являются каучуконосами. *Крым-сагыз* (*T. megalorrhizon*) и *кок-сагыз* (*T. kok-saghyz*) — содержат в стержневых корнях, за слоем пробки, свернувшийся в млечниках, в виде нитей, каучук.

Осот (*Sonchus arvensis*) — сорное растение. Многолетник, с длинным (до 50 *см*) главным корнем, от которого отходят боковые, способные давать отпрыски. Корзинки крупные, жёлтые, обоеполые. Корни даже размером в 3 *см* способны дать ряд новых растений. Поэтому борьба с осотом очень затруднена и заключается в неоднократном пропахивании почвы (рис. 342, *1*).

Кульбаба (*Leontodon*) — луговое растение, с ветвистым стелющимся стеблем, оканчивающимся несколькими корзинками (рис. 342, *2*).

Тау-сагыз — каучуконосное растение — относится к роду *Scorzonera* (*S. tausaghyz*). Это полукустарник с жёлтыми корзинками. В корнях содержится до 35% каучука.

КЛАСС ОДНОДОЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ (MONOCOTYLEDONES)

Характеристику класса см. выше, на стр. 131.

Однодольные — обширный класс цветковых растений, разделяющийся на большое количество порядков и семейств.

Центральным порядком класса является порядок *лилиецветных* (*Liliiflorae*), в котором ясно и отчётливо выражены все признаки однодольных растений.

Эволюция внутри класса шла от типа лилиецветных в двух направлениях: 1) по линии усложнения цветка, в связи с опылением насекомыми; 2) по линии упрощения цветка, что связано с переходом к ветроопылению.

Мы рассмотрим ряд порядков обеих линий развития.

ПОРЯДОК ЛИЛИЕЦВЕТНЫХ (LILIIFLORAE)

СЕМЕЙСТВО ЛИЛЕЙНЫХ (LILIACEAE)

Очень большое и разнообразное семейство. Это большей частью травянистые растения, обычно с луковицей (но имеются и древесные формы). Листья очередные. Цветки правильные, большей частью обоеполые, с простым венчиковидным или реже чашечковидным околоцветником, большей частью из свободных листочков, иногда сросшихся, трёхчленные (реже 2—4-членные). Тычинок обычно 6, расположенных в 2 круга. Если число долей околоцветника больше или меньше, то тычинки всегда в том же числе, что и доли околоцветника (рис. 343, *1*). Пестик один, из трёх плодолистиков, завязь верхняя. Плод — коробочка (трёхгнёздная) или ягода. Опыление осуществляется большей частью насекомыми. Нектарники расположены или на долях околоцветника, или, чаще, на стенках завязи.

Семейство подразделяется на ряд подсемейств.

Подсемейство лилейных (Lilioideae)

Большинство форм — луковичные растения. Плод — коробочка, раскрывающаяся по створкам.

Сюда относятся несколько родов.

Лилия (*Lilium*). Строение цветка лилии отвечает описанию, данному для семейства. Околоцветник — раздельнолистный, из 2 кругов, венчиковидный, простой. Плод коробочка. Луковица черепитчатая. В СССР встречается 15 видов *Lilium*, большинство из которых являются декоративными растениями.

В Европейской части СССР встречается *лилия-мартагон, саранка* (*L. martagon*). Цветки собраны в кисть (рис. 343, *2*). Луковица жёлтая, с черепитчато расположенными чешуями. Стебель до 80 *см*. Листья — нижние в мутовках из 5—8, верхние очередные, более мелкие.

Тюльпан (*Tulipa*) — растение с плёнчатой луковицей (не черепитчатой). В Европе и Азии около 70 видов. В СССР 63 вида, особенно в Средней Азии, в Крыму и на Кавказе. В степях Европейской части СССР широко распространён *тюльпан шренков* (*T. Schrenkii*) с красными или жёлтыми крупными цветами. Севернее заходит *тюльпан лесной* (*T. silvestris*). Это—небольшое растение 14—40 *см* высоты; луковица маленькая, цветочный стебель обычно с 2 листьями. Околоцветник из жёлтых долей. Цветёт в середине мая и встречается по опушкам лесов (редко).

Голубой подснежник (*Scilla*) Стебель с 2—4 широколинейными листьями и 1—4 цветковыми стрелками. Плод — трёхгнёздная коробочка. Околоцветник лазоревый. Цветёт ранней весной.

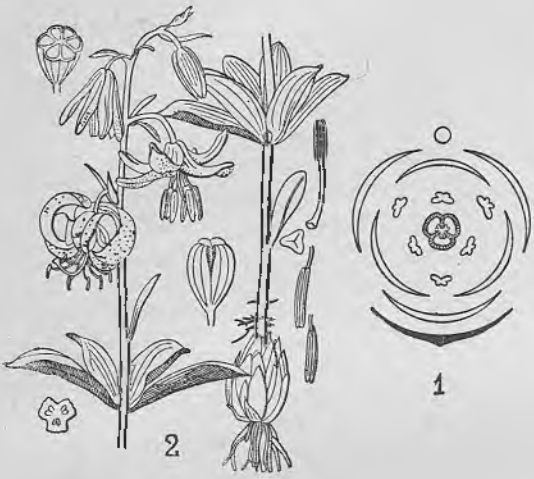


Рис. 343. *1* — Диаграмма цветка *Liliiflorae*. *2*. Лилия саранка (*Lilium martagon*).

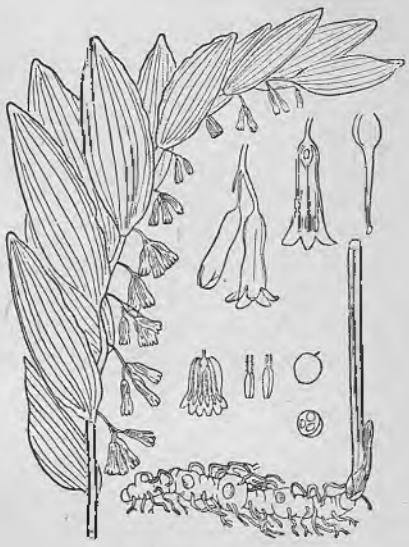


Рис. 344. Купена мутовчатая (*Polygonatum multiflorum*).

Подсемейство спаржевых (*Asparagoideae*)

Плод — ягода. Околоцветник часто срастается. Луковиц нет, а имеется корневище. У некоторых форм (например, у *спаржи*) наблюдается редукция листьев и в пазухе листьев тогда находятся листовидные к л а д о д и и (уплощенные побеги).

Ландыш (*Convallaria majalis*). Корневище ползучее. Цветочный стебель с 2 широкими листьями, с дуговидным жилкованием. Цветки в однобоких кистях. Околоцветник 6-листный, белый; тычинки в числе 6, прикреплены к основанию околоцветника. Плод — красная ягода Лекарственное растение (сердечное). Душистые цветки имеют большое значение в парфюмерии (духи, одеколон). Всюду в лиственных и смешанных лесах.

Купена (*Polygonatum*). Растение с толстым, ползучим корневищем, околоцветник белый, простой, 6-листный, тычинок 6, приросших к сростнолистному околоцветнику в средней его части. Плод—чёрная ягода. Цветки по 2—4 в пазухах листьев. Цветёт ранней весной. Всюду в лесах.

У нас встречаются два вида купены—*К. лекарственная* (*P. officinalis*) и *К. мутовчатая* (*P. multiflorum*) — с цветками, выходящими из пазухи листьев в числе 2—5 (рис. 344).

Спаржа (*Asparagus officinalis*). Высокое растение (выше 1,5 *м*). Корневище с одним или с несколькими сильно ветвистыми стеблями и мелкими чешуевидными листьями, в пазухе которых сидят кладодии — пучками по 6—9. Цветы колокольчатые, глубоко 6-раздельные, раздельнополые. Плод — красная шаровидная ягода (рис. 345, *1—5*) По заливным лугам. Введено в культуру ради образующихся весной толстых, сочных побегов, отходящих от корневища и возвышающихся над землей. Они покрыты чешуевидными

листьями (рис. 345, 6). В них много аспарагина (белковое вещество), крахмала. Употребляется в пищу как овощ.

Вороний глаз (*Paris quadrifolia*) — корневищное растение со стеблем, в верхней части несущим мутовку из 4 листьев. Цветок одиночный, верхушечный, с простым зеленовато-жёлтым околоцветником о 8 долях (4+4) Тычинок 8 (иногда 6—10) Пестик с 4 столбиками Плод — чёрная ягода, ядовитая, как и всё растение. Здесь таким образом мы имеем уклонение от тройного типа цветка.

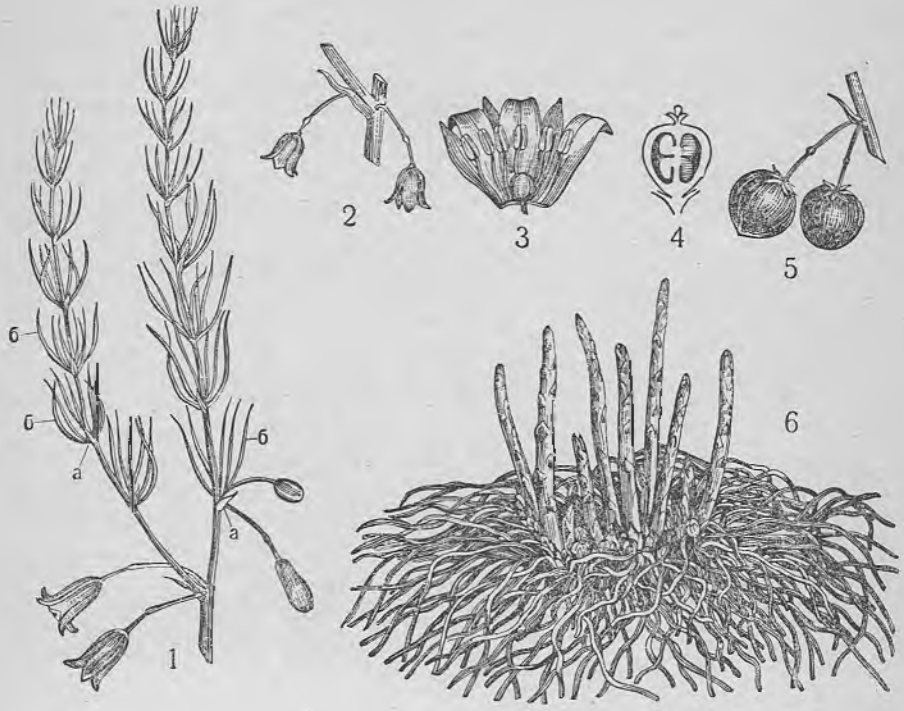


Рис. 345. Спаржа (*Asparagus officinalis*):

1 — цветущая ветвь; из пазухи листа (*а*) выходят кладодии (*б*); *2* — женские цветки; *3*—мужской цветок; *4*—пестик в разрезе; *5* — ягоды; *6*—побеги, отходящие от корневища.

Подсемейство луковых (*Allioideae*)

Имеют луковицы или корневища, соцветия — зонтиковидные, с двумя кроющими листьями.

Лук (*Allium*). Растения с луковицами или с корневищами. Стебель с очередными листьями; околоцветник венчиковидный о 6 долях, тычинок 6. Плод — трёхгнёздная коробочка. Цветки разнообразной окраски (белой, розовой, красной, голубой) собраны в зонтиковидные соцветия, окружённые двумя листьями. Растение со специфическим запахом. В клетках луков содержатся губительные для микроорганизмов вещества, называемые фитонцидами. Они используются как могущественное средство против различных инфекционных болезней. Виды луков разводят как ценные овощные растения и медоносы.

Лук репчатый, огородный (*A. cepa*). От мясистого донца вниз отходят многочисленные придаточные корни. Чешуи луковицы мясистые, сочные; в пазухе их часто можно видеть молодые побеги — луковички (детки).

Лук-чеснок (*A sativum*). Луковица сложная. Из цветочных почек часто развиваются в соцветиях луковички.

Лук резанец (*A. schoenoprasum*), дикорастущее растение. По заливным лугам. Луковицы собраны пучком, продолговатые Цветки лилово розовые Иногда разводится. В качестве сорного, в посевах, часто встречается *круглый лук* (*A rotundum*). Растение с почти шаровидным, крупным соцветием из красных цветков (рис. 346, *1*).

Гусиный лук (*Gagea*) — небольшое ранневесеннее растение. Околоцветник жёлтый, 6-листный. Плод — коробочка.

У нас три вида: *G. lutea* — с более широкими листьями, *G. erubescens*, *G. minima* (рис. 346, *2*).

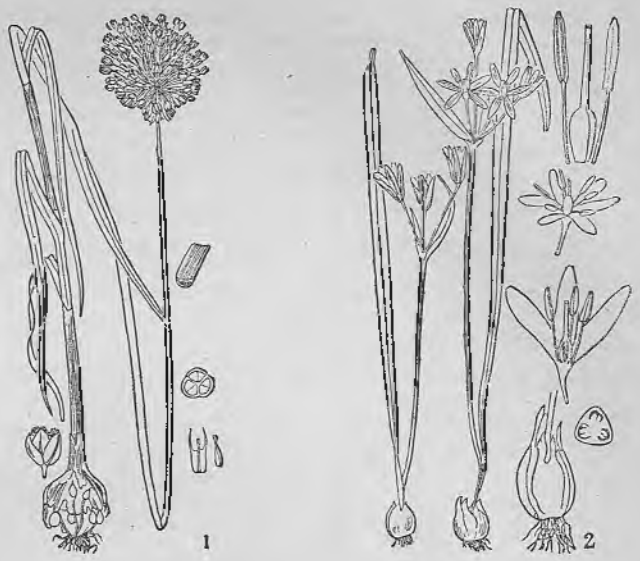
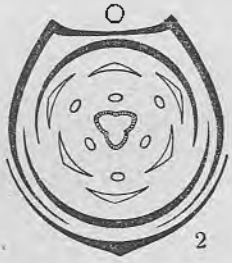


Рис. 346. *1.* Лук круглый (*Allium rotundum*) *2.* Гусиный лук (*Gagea lutea*).

СЕМЕЙСТВО СИТНИКОВЫХ (JUNCACEAE)

Это небольшое семейство порядка лилиецветных имеет большое филогенетическое значение. Представители его — ветроопыляемые растения и являются переходными к ряду семейств с сильно редуцированными цветками. В нашей флоре это семейство представлено двумя родами — *ожикой* (*Luzula*) и *ситником* (*Juncus*).

Ожика волосистая (Luzula pilosa). Растение по внешнему облику напоминает осоки или злаки. Это небольшое растеньице с корневищем и стеблями, несущими линейные



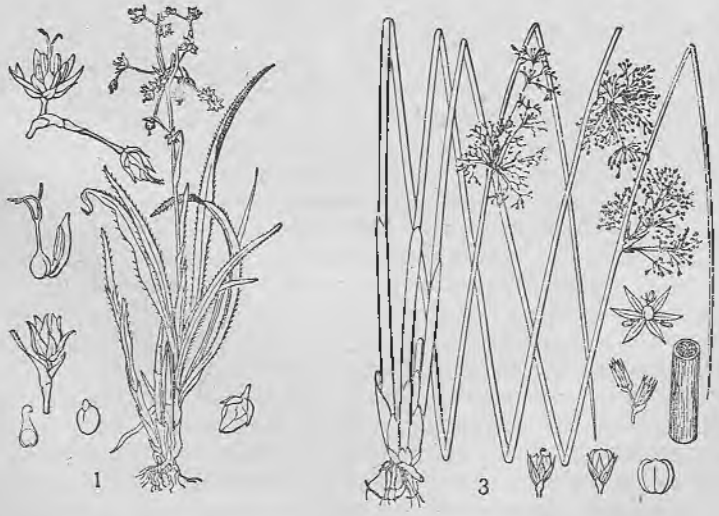


Рис 347 *1* Ожика волосистая (*Luzula pilosa*). *2.* Диаграмма (*Luzula campestris*). *3.* Ситник (*Juncus effusus*).

листья, волосистые по краю. Цветки невзрачные, собраны в полузонтики, на вершине стебля (рис. 347, *1—2*). Цветок—с 6-листным (3+3) чашечковидным околоцветником. Тычинок 6 (3+3); пестик 1. Завязь верхняя, плод коробочка. Опыление ветровое. В лесах.

Ситник (Juncus) — представлен у нас рядом видов: *J. filiformis — ситник нитевидный, J. effusus—ситник развесистый* и др. (рис. 347, *3*).

ПОРЯДОК ОРХИДНЫХ (ORCHIDALES)

СЕМЕЙСТВО ОРХИДНЫХ (ORCHIDACEAE)

Семейство орхидных является наиболее организованным среди однодольных растений, занимая среди них такое же положение, как семейство сложноцветных среди двудольных растений.

Семейство насчитывает свыше 15 000 видов травянистых растений самого различного внешнего вида и образа жизни. Очень большое количество орхидных — э п и ф и т ы, много наземных растений, есть и с а п р о ф и т ы. У многих орхидей у основания стеблей под землёй образуются клубни разнообразной величины и формы. Обычно имеется один старый, морщинистый клубень, из почки которого развился стебель данного года, и молодой, светлый, плотный клубень, из почки которого



Рис. 348. *1.* Кукушкины слёзки (*Orchis maculata*).
2. Клубни *Orchis latifolia*:
а — старый, *б* — молодой клубень, *в* — стебель, *к* — почка.
3. Любка двулистная (*Platanthera bifolia*).

разовьётся на следующий год новый побег (рис. 348, *2*). У многих же развивается корневище (*Listera, Cypripedium* и др.).

Цветки в высшей степени приспособлены к опылению насекомыми. Они неправильные, собраны в кисти или колосья.

Орхидные наиболее широко распространены под тропиками, где участвуют в составе растительности нередко в огромном количестве, особенно в качестве эпифитов, а также на почве. В умеренных странах орхидей значительно меньше, причём здесь отсутствуют эпифитные формы.

У нас встречается *ятрышник (Orchis)*, из видов которого особенно широко распространён *ятрышник пятнистый*, или *кукушкины слёзки (O. maculata)*. Распространён всюду по лесам и кустарникам (рис. 348, *1—2*). Растение с пальчатым клубнем и высоким (до 60 *см*) стеблем, несущим 3—10 очередных листьев, с характерными краснобурыми пятнами. Подземные клубни дают лекарственный препарат (салеп).

Любка двулистная (Platanthera bifolia) (рис. 348, *3*) — растение со стеблем, несущим 2 яйцевидно-ланцетных листа. Белые цветки собраны в редкий колос и обладают очень сильным и приятным запахом, особенно вечером. Растение часто называют «ночной фиалкой». По лесам и кустарникам, всюду. Цветёт весной.

Из сапрофитных форм укажем *гнездовку (Neottia nidus avis)* (рис. 349, *1*). Растение — с горизонтальным корневищем, несущим пучок корней. Всё растение желтовато-бурое. Листья в виде чешуек. Цветки собраны в кисть. Часто по лесам, на богатой гнию-щими органическими остатками почве.

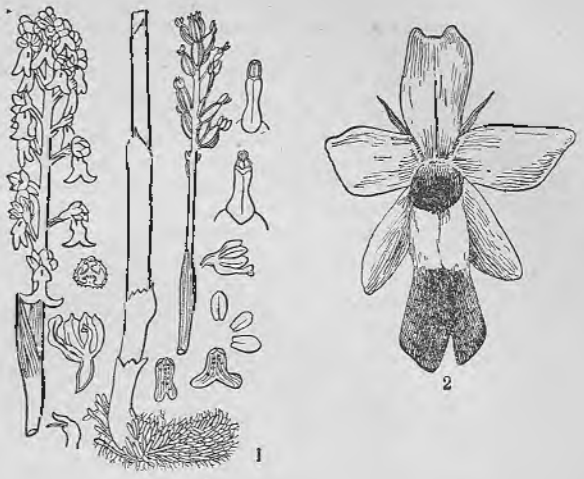


Рис. 349. *1*. Гнездовка (*Neottia nidus avis*). *2*. Цветок *Ophris muscifera*, подражающий насекомым.

Замечательна своими цветками *офрис (Ophrys muscifera)*, у которой цветки поразительно сходны с насекомыми (мухами) (рис. 349, *2*). По современным данным такое сходство отпугивает нежелательных насекомых (у офрис нектара не выделяется и имеет место самоопыление).

Несмотря на очень уклоняющееся от типа устройство цветка у орхидей, каждый вид которых связан с опылением определёнными насекомыми, установить связь их с лилиецветными нетрудно.

ПОРЯДОК ЧЕШУЕЦВЕТНЫХ (GLUMIFLORAE)

Этот порядок представлен семействами злаков и осоковых. Семейство осоковые (*Cyperaceae*) обнаруживает очень тесные взаимоотношения с семейством *ситниковых* и дальнейшее упрощение в строении цветка, в связи с ветроопыляемостью. Здесь имеет место и внешнее сходство (например, *Juncus*) с осоковыми, сходство имеется и во внутреннем строении. Точно также и по строению семян и семяпочек осоковые близки к лилиецветным.

Осоковые — травянистые растения, с трёхгранными стеблями и трёхрядно расположенными листьями, образующими замкнутое вокруг стебля влагалище (этими признаками осоковые легко отличаются от злаков, у которых листья имеют двухрядное расположение и влагалища часто открытые). Осоковые обычно корневищные растения. Цветки обоеполые или однополые, собраны в колоски, в свою очередь собирающиеся в различные, большей частью метельчатые, соцветия. Простой околоцветник изредка состоит из 6 листочков (3+3), у большинства же форм он сильно редуцирован, или нацело отсутствует. Часто вместо околоцветника развивается пучок волосков. Тычинок 3, свободных, принадлежащих наружному кругу, редко 6 или больше. Пестик — один. Завязь из 2—3 плодолистиков, с 1 столбиком и 2—3 рыльцами. Семяпочка — одна. Плод — орешек. Осоковые широко распространены в умеренных и холодных странах северного полушария. Произрастают обычно большими скоплениями, чем облегчается имеющее здесь место ветроопыление. Осоковые насчитывают свыше 3000 видов. Это растения большей частью сырых болотистых мест, лугов, лесов, тундр. Есть и сухолюбивые формы (некоторые степные и пустынные осоки — см. ниже).

В нашей флоре широко распространены роды *камыш* (*Scirpus*) и *осока* (*Carex*), нередки также *пушица* (*Eriophorum*).

Камыш (Scirpus). У нас по канавкам, в лесу, в кустарниках широко распространённым растением является *камыш лесной* (*S. silvaticus*) (рис. 350, *1*). Цветки собраны в колоски, которые в свою очередь собраны пучками на разветвлениях осей соцветия.

Цветок имеет 6-листный околоцветник из щетинковых долей (у изображённого на том же рисунке другого вида — *S. litoralis* — околоцветник листовидный). Тычинок 3 (внутреннего круга); пестик один из 3 плодолистиков (рис. 350, *2*).

Пушица (*Eriophorum*) — болотные растения. По верховым торфяным болотам, на сфагновом ковре часто встречается *пушица влагалищная* (*E. vaginatum*). Тычинки в числе 3. Пестик один с нитевидным столбиком и 3 рыльцами. Плод — орешек.

Осока (Carex). Это — наиболее многочисленный по числу видов род осоковых. В СССР насчитывается свыше 400 видов. Всего же видов около 1500.

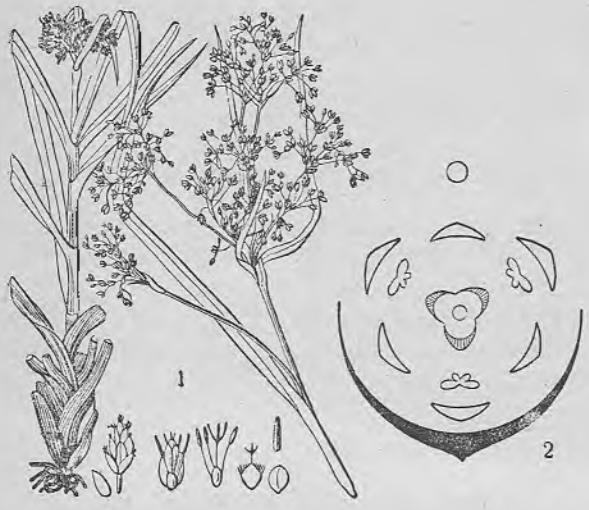


Рис. 350. *1* — *Scirpus silvaticus* — камыш лесной; *2* — диаграмма цветка.

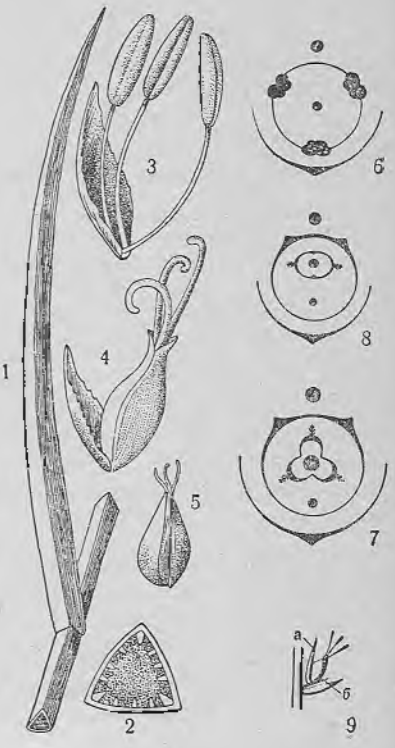


Рис. 351. Осока (*Carex*):

1 — отрезок стебля с листом; *2* — поперечный разрез стебля; *3* — мужской цветок; *4* — женский цветок (завязь в мешочке, образованном прицветником); *5* — плод; *6* — диаграмма мужского цветка; *7* — диаграмма женского цветка; пестик с 3 рыльцами; *8* — то же, но пестик с двумя рыльцами; *9* — схема женского цветка: *а* — мешочек, *б* — короткая ветвь (побег), находящаяся в пазухе кроющего листа, на которой развивается пестик с прицветником (мешочком).

Большей частью осоки представляют собой корневищные растения с трёхгранным стеблем и трёхрядным расположением очередных, линейных или шиловидных листьев. Цветки однополые. Мужские цветки состоят из прицветника (кроющий лист) и трёх тычинок (рис. 351, *3*, *6*). Женский «цветок» состоит из одного пестика образованного сросшимися двумя или тремя плодолистиками. Завязь верхняя, со столбиком, или без него. Рылец два или три. Пестик окружен так называемым м е ш о ч к о м — прицветником, сросшимся своими краями. Женский цветок развивается на короткой ветви (побег), расположенной в свою очередь в пазухе кроющего листа (рис. 351, *7*—*9*). Мужские цветки, как и женские, собраны в колоски.

Опыление ветровое. Мешочки сильно разрастаются после оплодотворения цветка и имеют большое значение при распознавании осок, так как имеют различную величину, форму.

Мешочек играет большую роль при распространении осок. Осоки—по преимуществу в о д н о - б о л о т н ы е растения. Между плодом и оболочкой мешочка находится воздух, облегчающий вес всего образования. Поэтому, попадая в воду, мешочки не тонут и могут переноситься водой на значительные расстояния, пока не будут выброшены на берег.

По берегам рек, по канавам, у прудов и т. д. произрастает *осока пузырчатая* (*Carex vesicaria*) (рис. 352, *1*). Вздутый мешочек вытянут в длинный носик. Рыльца — 3. В соцве-

тии мужские колоски верхушечные, нижние—женские. Каждый колосок расположен в пазухе листа Растение ярко-зелёное.

В таких же местообитаниях и на сырых лугах часта *О. бутыльчатая* (*C. rostrata*). Растение сизо-зелёного цвета (рис. 352, *2*).

Листья осок имеют пропитанный кремнезёмом эпидермис, что сильно снижает их кормовое качество. Однако скошенные в молодом состоянии осоки входят важной составной частью в сено.



Рис. 352. *1*. Осока пузырчатая (*Carex vesicaria*). *2*. Осока бутыльчатая (*Carex rostrata*).

СЕМЕЙСТВО ЗЛАКОВЫХ (GRAMINEAE)

Семейство злаковых—одно из крупнейших среди однодольных и вообще среди покрытосеменных растений.

Оно насчитывает 6000 видов, распространённых по преимуществу в умеренных и холодных областях, но имеется довольно большое число форм, свойственных и тропической зоне. Здесь встречаются даже древовидные злаки с широкой пластинкой листа. Громадное же большинство злаков — растения травянистые, произрастающие большими скоплениями, придавая своеобразный внешний вид различным территориям.

Стебель злаков представлен соломиной (рис. 353, *1*). Это цилиндрический, полый внутри стебель, несколько вздутый в узлах, где прикрепляются очередные листья, двухрядно расположенные. Лист — линейный, большей частью длинный, с параллельным жилкованием. На большем или меньшем протяжении лист охватывает стебель в виде влагалища (рис. 353, *1*, *в*). Влагалище у большинства злаков расщеплённое до основания, только у некоторых форм более или менее сросшееся (*костры*). На границе пластинки листа и влагалища, являясь как бы продолжением последнего, образуется плёнчатый вырост разнообразной величины, формы и строения, называемый язычком (*ligula*) (рис. 353, *1*, *д*). Язычок имеет большое значение при распознавании злаков. Стебли очень редко ветвятся в верхней части (например, у *бамбука*), но зато обычно сильно ветвистым является корневище, имеющееся у многих злаков. Иногда стебель обильно разветвляется в нижней части, образуя боковые побеги, которые растут или внутри основания кроющего листа (внутривлагалищные злаки) или пробивают кроющий лист и выходят наружу (невлагалищные злаки) (рис. 353, *4—5*).

В нижней части растения, обычно под землей на некоторой глубине, узлы стебля сильно сближены в так называемый у з е л к у щ е н и я. В узле кущения находятся наиболее деятельные ткани, клетки которых богаты протоплазмой. Здесь, в этих узлах обычно наблюдается и к у щ е н и е, — образование новых почек и побегов.

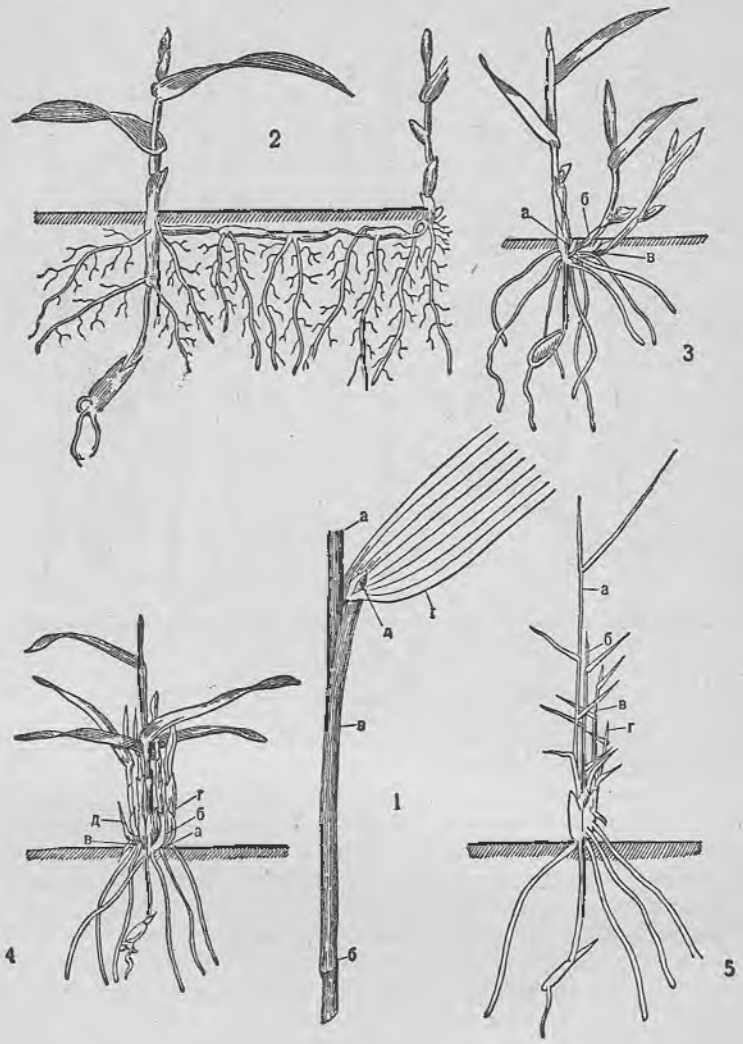


Рис. 353.

1 — Отрезок побега злака:
а — стебель, *б* — узел, *в* — влагалище, *г* — пластинка листа, *д* — язычок;
2 — корневищный злак с придаточными корнями и надземными побегами;
3 — схема кущения рыхлокустового злака:
а — узел первого, *б* — узел второго, *в* — узел третьего порядка;
4 — схема кущения плотнокустового злака с вневлагалищными побегами:
а, б, в, г, д — последовательные узлы кущения;
5 — схема кущения плотнокустового злака с внутривлагалищными побегами:
узлы 1, 2, 3, 4 порядков;
а, б, в, г — побеги.

Различают три типа злаков:

1. К о р н е в и щ н ы е з л а к и (рис. 353,*2*). В узле кущения развиваются один — три побега, растущих перпендикулярно к главному стеблю и располагающихся на глубине 3—5 *см* под поверхностью почвы.

Чем больше узлов на стебле в узле кущения, тем больше число боковых побегов. Боковые побеги образуют несколько междоузлий, которые остаются под землёй (корневище) или, загибаясь вверх, выходят на поверхность, развивая надземный побег, или же прекращают своё развитие. Каждый надземный побег у основания, под землёй развивает новые побеги, которые развиваются по тому же типу. В узлах кущения и в каждом узле корневища развиваются по несколько придаточных корней. Примером корневищных злаков может служить *пырей ползучий*.

2. Рыхлокустовые (рис. 353,*3*) сходны с корневищными, но у них боковые побеги, которые развиваются в узле кущения, расположенного также под поверхностью почвы, отходят по одному, под острым углом к главному, вертикальному побегу. Боковой побег образует только одно подземное междоузлие со своим узлом кущения, в котором возникает новый, боковой побег и т. д. В результате образуется рыхлый куст. Примером рыхлокустовых злаков могут служить *тимофеевка*, *лисохвост*.

Плотнокустовые злаки (*щучка*, *белоус*, рис. 353,*4—5*). Узел кущения у них, в отличие от корневищных и рыхлокустовых злаков, расположен выше поверхности почвы. Этим обеспечивается лучшая аэрация и, вместе с тем, постоянная влажность в области узла кущения благодаря накоплению в кусте отмерших остатков стеблей, листьев, обладающих большой влагоёмкостью.

У них в каждом узле кущения образуются по два побега с очень короткими междоузлиями. Каждый побег образует свой узел кущения. В нём по тому же типу возникают новые боковые побеги. Боковые побеги или сразу направляются вверх или образуют короткие коленца, вскоре изгибающиеся вверх. В результате образуется плотный куст, дерновина.

Произрастание злаков описанными способами тесно связано с почвенными условиями. Корневищные злаки растут на почвах рыхлых, песчанистых, плотнокустовые — на почвах мелкоземистых, плотных, часто заболоченных, рыхлокустовые — в промежуточных условиях (см. «Растительность заливных лугов», стр. 503).

Акад. В. Р. Вильямс установил важную роль этих типов злаков в почвообразовательном процессе. В дерновом периоде от леса к болоту происходит смена корневищных, затем рыхлокустовых и плотнокустовых злаков, в связи с изменением условий существования.

У некоторых злаков (у *кукурузы*) стебли сплошные.

В клетках эпидермиса стебля накапливается иногда в значительном количестве кремнезём. Анатомическое строение стебля злаков описано выше (стр. 152).

При прорастании злаков образуется один или несколько первичных корешков; они обеспечивают на первых порах развития растения снабжение его водой и минеральными веществами. У ячменя их 5—8, у пшеницы 3, у ржи — 4, у овса — 3, у кукурузы и проса по одному. У некоторых злаков первичные корешки сохраняются долгое время, но у громадного большинства злаков они вскоре отмирают и заменяются вторичной корневой системой, образованной придаточными корнями, возникающими на узлах стебля (рис. 354). Здесь же, в этих узлах обычно наблюдается и кущение, образование новых побегов.

Цветки злаков сильно регулированы, обоеполые или однополые, собраны в простые соцветия — колоски, являющиеся основной единицей при определении злаков (рис. 353 *1*). Колоски в свою очередь собраны в сложные соцветия — колос или метёлку.

Колоски у основания обычно одеты двумя так называемыми колосковыми чешуями. Их может быть одна или несколько. Чешуйки эти бесплодные, в пазухе их цветков нет. Выше на оси колоска расположены

цветки. В колоске может быть один цветок, чаще же — 2—8, редко больше. Иногда (*у перловника*) верхние цветки в колоске бывают недоразвитыми и имеют булавовидную форму.

Цветок сидит в пазухе кроющего листа (рис. 355, *3*, *д*), называемого нижней цветочной чешуёй; несколько выше её, на оси цветка, расположена двухкилевая верхняя цветочная чешуя (рис. 355 *3*, $д_2$); еще выше расположены две (у некоторых злаков бывает три) бесцветных плёночки — так называемые цветочные плёнки (*Lodiculae*), разбухающие ко времени созревания цветка и способствующие его раскрыванию. Далее

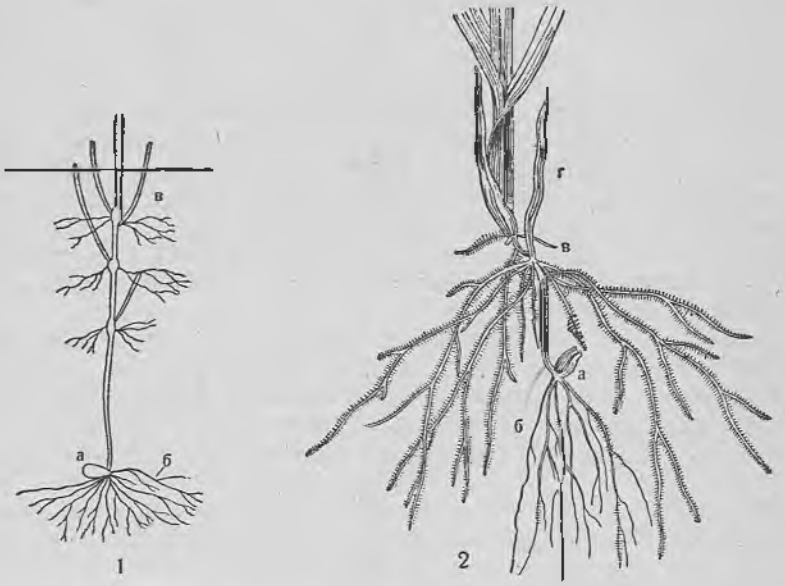


Рис. 354. *1* — схема образования вторичных корешков у ржи:
а — зерно, *б* — первичные корешки, *в* — узел кущения;
2 — корневая система пшеницы, первичная и вторичная:
а — проросшее зерно, *б* — первичные корешки, *в* — узел кущения, *з* — колеоптиле.

следуют тычинки, — у большинства злаков числом 3. Пыльники прикрепляются к нити в средней части его (качающиеся пыльники). Ось цветка заканчивается пестиком. Завязь верхняя, образованная двумя плодолистиками; столбик очень короткий, рыльца (большей частью 2) сидячие. Расположение рылец у разных злаков различно. Они или расположены на верхушке завязи или отходят от боков её.

Плод — зерновка. Единственное семя здесь плотно срастается с оболочкой плода. Довольно крупный зародыш лежит у основания семени, прилегая к крахмалистому эндосперму и отделён от него так называемым щитком (см. стр. 224).

Нижняя цветочная чешуя часто имеет ость, которая может отходить или от основания чешуи, или от середины её, или из верхушки. Иногда ость сильно развита. Например, у *ковыля* (*Stipa*) она достигает 40—50 и больше сантиметров длины и коленчато изогнута (рис. 183).

Различают три основных типа соцветий злаков:

1) сложный колос (*рожь, пшеница, ячмень, пырей*),
2) метёлка (*овёс, мятлик, костёр* и др.),
3) ложный колос (султан) (*тимофеевка, лисохвост*).

В качестве примеров мы опишем по нескольку растений каждой группы. Цветки всех перечисленных ниже групп с 3 тычинками. Отклоняющиеся типы выделены в отдельную группу.

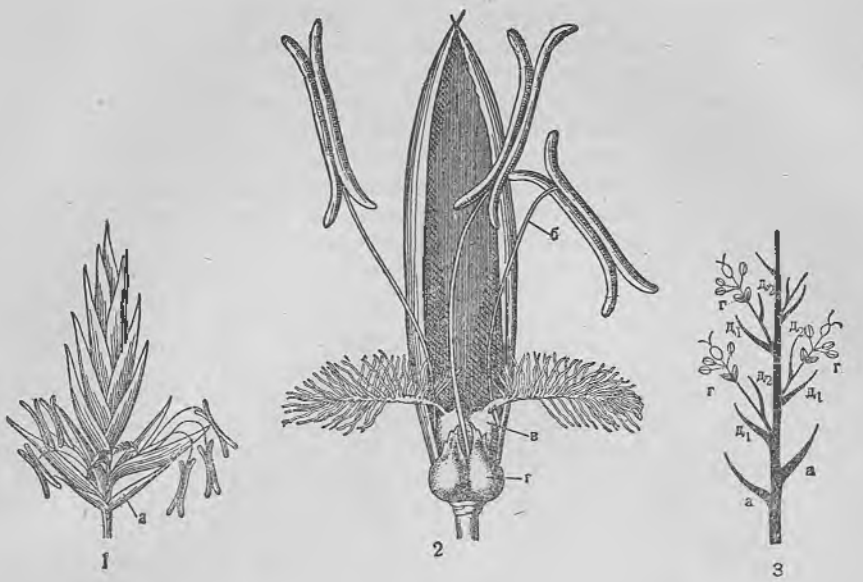


Рис. 355.

1 — колосок овсяницы (*Festuca pratensis*) с двумя распустившимися цветками: у основания колоска (*а*) две колосковые чешуи (стерильные);

2 — то же — отдельный цветок:

б — тычинки, *в* — завязь с рыльцем, *г* — околоцветные плёнки (*Lodiculae*);

3 — схема колоска злаков:

а — колосковые чешуи, *д* — нижняя цветочная чешуя, $д_2$ — верхняя цветочная чешуя, *г* — околоцветные плёнки.

1. Злаки со сложным колосом

Рожь (*Secale cereale*). Широко распространённое в культуре растение, являющееся основным хлебным злаком в северных и средних районах СССР, там, где не разводится пшеница. Растение с пучком стеблей (кущение) 50—200 *см* высотой. Всё растение сизовато-зелёное от выделяющегося на клетках эпидермиса воска; листья плоские, острошершавые. Язычок короткий с маленькими ушками (рис. 356, *1*).

Сложный колос — сначала серозелёный, затем жёлтый, поникающий. Колоски двух-, реже трёхцветковые. Колосковые чешуи ланцетные или шиловидные, узкие, много короче цветочных чешуй (рис. 356). Нижняя цветочная чешуя — длинная, по краю с ресничками, вытянутая в длинную ость, верхняя цветочная чешуя килеватая. Тычинок 3, на длинных нитях. Пестик с двумя перистыми рыльцами. Цветочные плёнки реснитчатые. Зерновка удлинённая, снизу суживающаяся и заострённая, сжатая с боков, на верхушке пушистая.

Рожь культивируется в небольшом числе сортов, так как она является перекрёстноопыляющимся растением. Разводится в виде озимых и яровых сортов (значительно реже).

Наиболее распространённым сортом ржи у нас является сорт Вятка.

Всего видов ржи — 8 (7 в северном полушарии, 1 в южном). Родина культурной ржи — юго-запад Азии.

Культурная рожь произошла от *дикой ржи* (*Secale silvestre*). Это — однолетнее растение, с длинноостной колосковой чешуёй (на песках на Сев. Кавказе, в Западной Сибири и Средней Азии).

Пшеница (*Triticum*) (рис. 356, *2*) — растение с небольшим корневищем и одним или несколькими стеблями до 60—150 *см* высотой. Листья

широкие, тёмнозелёные. Язычок тупой, короткий, с ушками. Сложный колос 4-гранный, плотный, черепитчатый. Колоски — о 2—7 цветках, сидят по одному на выступе стержня и обращены к нему широкой стороной. Ко времени созревания обычно развивается 2—3 зерновки, верхние же цветки колоска остаются бесплодными. Колосковые чешуи сходны с цветочными. Нижняя цветочная чешуя ланцетная, большей частью с длинной остью. Цветочные плёнки реснитчатые. Тычинок 3. Пестик с 2 перистыми рыльцами. Зерновка голая или плотно заключённая в цветочные и колосковые чешуи (полбы — см. ниже), продолговатая, сравнительно толстая.



Рис. 356. *1.* Рожь (*Secale cereale*). *2.* Пшеница (*Triticum vulgare*).

Всходы пшеницы — изумрудно-зелёные, у озимых (двулетних) сортов голые, у яровых опушённые. Первичных корешков — три. Язычок почти не развит. Растение самоопыляющееся.

Пшеница возделывается во всех уголках земного шара и является основным хлебным растением человечества. Больше всего разводится (по объёму) в СССР.

Пшеницы разводятся в большом количестве сортов и в числе нескольких видов. Особенно широко культивируется *твёрдая пшеница* (*Triticum durum*) — растение, с крупной, удлинённой зерновкой. Даёт лучшую муку (крупчатку), манную крупу. Культивируются только яровые формы. Разводится в степных областях, на чернозёме. Родина твёрдой пшеницы — Северная Африка, Абиссиния, Алжир.

Пшеница мягкая (*T. vulgare*). Растение с зерновкой более короткой, чем у твёрдых пшениц. Культивируется огромное число форм — с остями, без остей. Родина *мягких пшениц* — Юго-западная Азия. Разводится значительно шире, чем твёрдая. Имеются как яровые, так и озимые формы.

Полба настоящая (*T. spelta*). Полбами называют пшеницы, у которых колос распадается при созревании на отдельные колоски. Зерновки полб плотно срастаются с цветочными плёнками (приходится их обдирать). Возделывается изредка в Западной Европе. Отличается морозостойкостью, нетребовательностью к почве и используется в селекционной работе для скрещивания.

Дикие предки пшеницы неизвестны. Пшеница — древнейший культурный злак, разводившийся человеком ещё в каменном веке.

Акад. Т. Д. Лысенко работает сейчас над введением в культуру *ветвистой пшеницы* (*T. turgidum*), обладающей высокой урожайностью.

Ячмень (*Hordeum*). Стебли с широкими, по краям шероховатыми листьями. Язычок очень короткий, с длинными ушками, охватывающими весь стебель.

Колоски сидят обычно по 3 на выступах стержня колоса и расположены на нём 2—4—6-рядно. Колоски одноцветковые. Колосковые чешуи с небольшой остью. Нижняя чешуя с очень длинной остью. Зерновка сросшаяся с цветочными чешуями или голая, сдавленная со спинки и более или менее заострённая к обоим концам. При прорастании зерна образуется 5—8 первичных корешков. Ячмень — самоопыляющееся растение. Опыление происходит ещё до выхода колоса из трубки (до колошения).

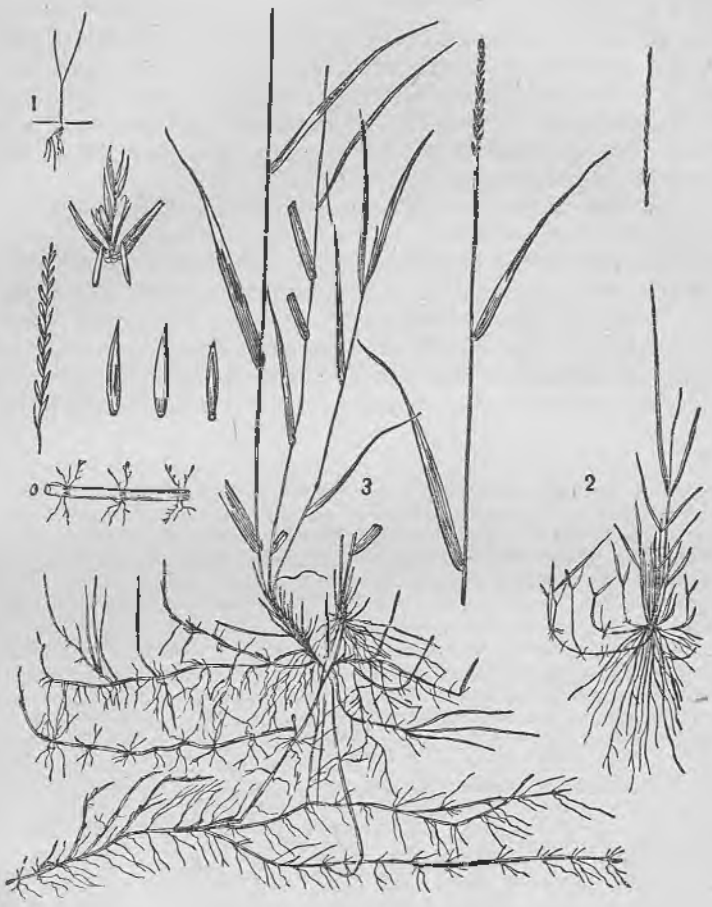


Рис. 357. Пырей ползучий (*Agropyrum repens*):
1 — молодой проросток; *2* — он же осенью в возрасте около 3 месяцев; *3* — вполне развитое растение.

Всходы ячменя легко отличить по находящимся у основания листа крючкообразным ушкам.

Культура ячменя известна в двух видах: *ячмень многорядный* (*Hordeum vulgare*), *ячмень двухрядный* (*Hordeum distichum*).

Ячмень очень древнее культурное растение. Имеется 2 центра разнообразия сортов ячменя — Абиссиния и Восточная Азия (Гималаи, Китай). Зерновка ячменя идёт на изготовление перловой и ячневой крупы, ячменного кофе. На севере из ячменной муки пекут хлеб. Много ячменя идёт на пивоварение.

Пырей ползучий (Agropyrum repens). Многолетнее растение с сильно ползучим корневищем, дающим длинные побеги. Стебли прямостоящие или от основания приподымающиеся. Листья плоские, большей частью с верхней стороны острошершавые. Язычок очень короткий. Колос до 20 *см* длиной. Колоски 2—5—10-цветковые.

Пырей — злостный сорняк, обычно размножающийся вегетативно (корневищами). Очень трудна борьба с пыреем, которая сводится к извлечению его корневищ из почвы (рис. 357).

2. Злаки с соцветием в виде метёлки

Это — очень большая группа злаков. Колоски одноцветковые или многоцветковые, с разнообразным устройством чешуй.

А. Колоски одноцветковые

Просо (Panicum miliaceum). Высокое, очень засухоустойчивое растение с крупной развесистой метёлкой. Листья жёсткие. Колоски имеют 3 колосковых чешуйки. Чешуйки широкие, блестящие, различной окраски — от белой до чёрной — у различных сортов. В колоске один цветок. Цветки обоеполые, самоопыляющиеся. Зерновка шаровидная жёлтая или белая, при прорастании образует один корешок.

После обмолота просо «обрушивают», освобождая семя от оболочек, и получают крупу — пшено.

Известно большое число сортов проса, различающихся по форме метёлки, плотности колосковых чешуй, их цвету, высоте растения и т. д.

В СССР возделывается свыше 40 сортов. Культура проса распространена главным образом в южных районах. Просо возделывается с глубокой древности. Зёрна его находят в большом количестве в свайных постройках. Культура проса к нам пришла из Азии. Родоначальник проса неизвестен.

Полевица (Agrostis). Дикорастущие, невысокие, большей частью многолетние злаки. Колоски одноцветковые, мелкие. Колосковые чешуи длиннее цветочных. У нас широко распространены *полевица обыкновенная (A. vulgaris)*. *п. белая (A. alba)*.

Вейник (Calamagrostis) — высокие многолетние дикорастущие травы. В колоске иногда имеется зачаток второго цветка. У основания прицветных чешуек сидит пучок тонких, иногда очень длинных волосков.

Широко распространён *вейник наземный (C. epigeios)* — всюду на лесных вырубках, по кустарникам, по сухим торфяным болотам.

Ковыль (Stipa). Характерное степное растение, образующее плотные дерновины. Листья узкие, с завёрнутыми краями, хорошо приспособленные к жизни в засушливых условиях. Колоски одноцветковые, собраны в малоцветковую метёлку. Наибольшее значение для районирования степей имеют три вида ковыля. *Ковыль Иоанна (St. Joannis)* растёт в северных степях. Дернины рыхлые. *Ковыль Лессинга (St. Lessingiana)* свойственен южным степям Европейской части СССР и Средней Азии. *Тырса (Stipa capillata)* — наиболее ксерофитный ковыль, с голыми остями.

Кукуруза (Zea) — широко культивируемое у нас на юге растение, родом из Америки.

Соцветие — початок с мясистой остью. Початок окружён обвёрткой — из изменённых влагалищ листьев. Цветки — раздельнополые. В верхней части растения развивается метёлка мужских цветков, ниже расположен початок женских цветков. Колоски с одним вполне развитым цветком. Иногда имеется второй — недоразвитый цветок. Столбики цветков в женском початке развиты неравномерно — нижние цветки с более длинным столбиком, верхние с более короткими. К началу цветения столбики общим пучком выставляются из початка. Стебли кукурузы сплошные.

Кукуруза — один из хлебных злаков мирового значения. Разводится главным образом на зерно, а также в качестве кормового растения и как техническое (идёт на приготовление сахара, спирта, фибры, масла, бумаги, резины и т. д.).

У нас кукуруза разводится главным образом на юге (Украина, Северный Кавказ, Закавказье).

Б. Колоски двух- и многоцветковые

Овёс посевной (*Avena Sativa*). Широко известное культурное растение. Колоски 2—3-цветковые. Нижняя цветочная чешуя с коленчатой остью (есть много безостных сортов). Плод — зерновка — одет плотно прилегающими к её оболочке цветочными плёнками или голый (голозёрные овсы). Метёлка раскидистая. Овёс является основным зернофуражным растением. Из зёрен приготовляют муку и крупу (овсянка). Ценным пищевым продуктом является также толокно.

Овсюг (*Avena fatua*) однолетнее сорное растение. Нижняя цветковая чешуя с коленчатой, спирально закрученной остью. Под каждым цветком колоска ямочка — след от места прикрепления к оси (подковка). Зерновка большею частью мохнатая. (Рис. 358, *1*).

Овсяницы (*Festuca*) — многолетние луговые травы. Листья с открытыми влагалищами. Колоски многоцветковые. Рыльца отходят от верхушки завязи (рис. 358). В СССР до 50 видов. Наиболее распространённой на лугах является *овсяница луговая* (*F. pratensis*) (рис. 358, *Б*). Ценная кормовая трава.

Костёр (*Bromus*). По внешнему виду растение несколько сходно с овсяницей. Отличается замкнутыми влагалищами и рыльцами, отходящими с боков завязи. В СССР встречается 21 вид *Bromus*.

На лугах, по кустарникам, а также у жилья, в качестве сорного на полях широко распространён *костёр безостый* (*B. inermis*). Это — корневищное растение. Колоски 3—10-цветковые, с фиолетовым оттенком. Нижние цветочные чешуи без ости или с короткой остью. Костры входят в состав травосмеси.

Как сорняк широко распространён *костёр ржаной* (*B. secalinus*) (рис. 359, *1*).



Рис. 358. *А*. Колоски овсов:
1 — овсюга (*Avena fatua*); *2* — овсюга (*Avena ludoviciana*); *3* — овса (*Avena sativa*);
Б. Овсяница луговая (*Festuca pratensis*).

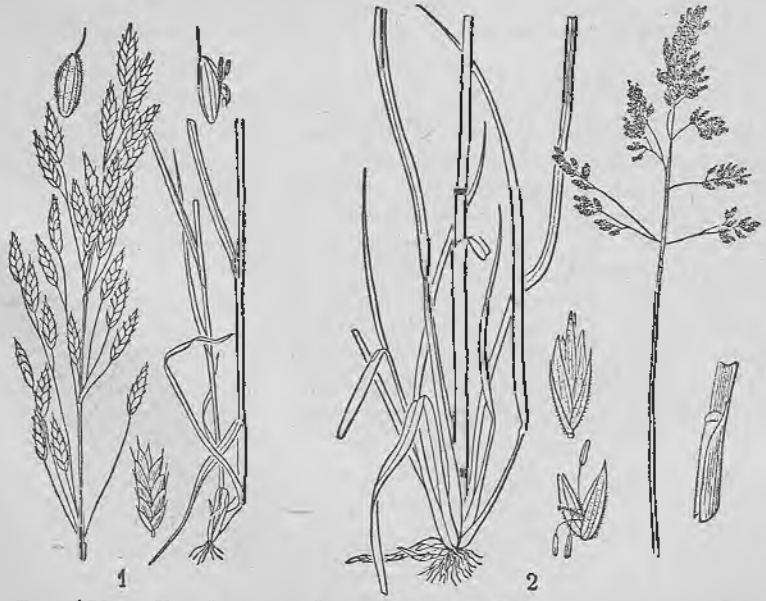


Рис. 359. *1*. Костёр ржаной (*Bromus secalinus*). *2*. Мятлик луговой (*Poa pratensis*).

Мятлик (*Poa*). Луговые растения, имеющие кормовое значение. Колоски мелкие, 2—10-цветковые с килеватыми колосковыми чешуйками Очень широко распространён *М. луговой* (*P. pratensis*) — растение с длинными побегами. Всюду по лугам, кустарникам (рис. 359, *2*).

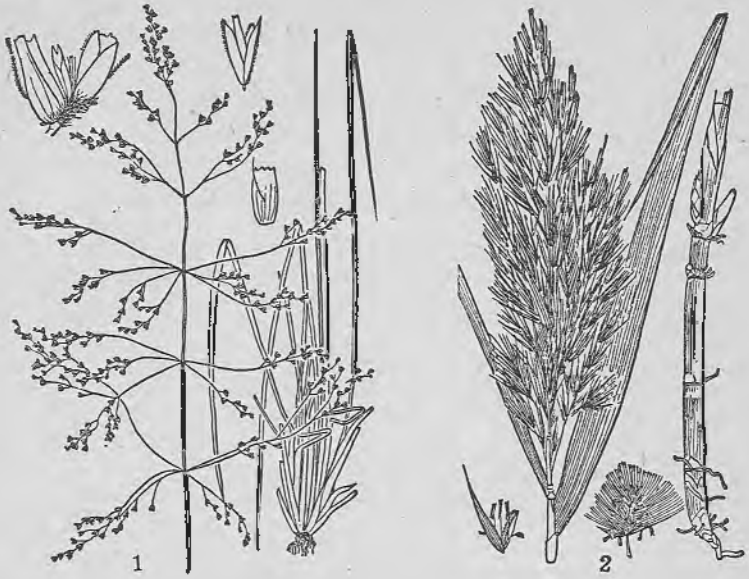


Рис. 360. *1*. Щучка (*Deschampsia caespitosa*). *2*. Тростник (*Phragmites communis*).

Щучка (*Deschampsia caespitosa*) — характернейшее луговое растение. Это — плотнокустовой злак, произрастающий на плотных почвах. Малоценный в кормовом отношении злак с жесткими листьями поедается лишь в молодом состоянии. Колоски мелкие, двухцветковые, собраны до цветения в узкую продолговатую метёлку, которая во время цветения становится сильно раскидистой (рис. 360, *1*).

Тростник (*Phragmites communis*) — всюду у нас распространённое растение По берегам рек, озёр, ручьёв, на болотах и плавнях. Многолетнее корневищное растение, с высоким стеблем (до 4 *м*), с сильно раскидистой метёлкой Образует зону зарастания водоёмов (см. стр. 485). Колоски 3—7-цветковые с длинными волосками у основания (рис. 360, 2). Высушенные стебли идут на изготовление мат, на застилание крыш. Молодые стебли идут на сено.

3. Злаки с ложным колосом (султаном)

Тимофеевка (*Phleum*). Колоски (одноцветковые), собраны в цилиндрический султан, соцветие, производящее впечатление колоса. Кроющие чешуйки одинаковые, заканчивающиеся колючкой.

Тимофеевка луговая (*Phleum pratense*) — хороший кормовой злак. Всюду на лугах (рис. 361, *1*). Основной злаковый компонент для травосмесей в травопольном севообороте более северных областей.

Лисохвост (*Alopecurus*). Колоски одноцветковые, со сросшимися колосковыми чешуйками. Нижняя цветочная чешуя, сросшаяся основанием вокруг завязи, с длинной остью на спинке. Верхней цветочной чешуи и цветочных плёнок нет. Прекрасные кормовые травы. В СССР 29 видов.

Наиболее распространённым является *л. луговой* (*A. pratensis*) (рис. 361, *2*).

4. Злаки со строением цветка, уклоняющимся от типа

Рис (*Oryza sativa*) — однолетнее растение. Колоски плоские, одноцветковые, собраны в метельчатые соцветия. Колосковые чешуи мелкие, цветковые чешуи крупные, плотно прилегающие к зерновке. Тычинок в цветке 6, расположенных в два круга.

Зрелая зерновка риса окружена цветочными плёнками и чешуйками, которые при обработке удаляются.

Вместе с ними удаляется и часть эндосперма, содержащая большое количество витаминов Употребление в пищу такого ободранного риса вызывает заболевание, известное под названием бери-бери — распространённое в Китае и Японии. Витамины и их значение для организма были впервые изучены при выяснении причины этого заболевания.

Рис является одной из важнейших для человечества культур — вторым по значению хлебным растением (после пшеницы). В диком виде встречается в тропической Азии, Африке. В СССР разводится на Дальнем Востоке, в Средней Азии, на Кавказе.

Душистый колосок (*Anthoxanthum odoratum*). Многолетнее дерновинное растение, широко распространённое у нас на материковых лугах. Всё растение обладает приятным запахом благодаря содержанию кумарина. Малоценная кормовая трава.

Бамбуковые (*Bambuseae*). Бамбуковые — многолетние деревянистые растения, часто вверху ветвящиеся, высотой до 40 метров. Стебель — соломина — до 16 *см* в поперечнике. Листья широкие. Цветки с 6 тычинками (иногда 3). Цветочных плёнок 3 или 2. Плод ягодообразный.

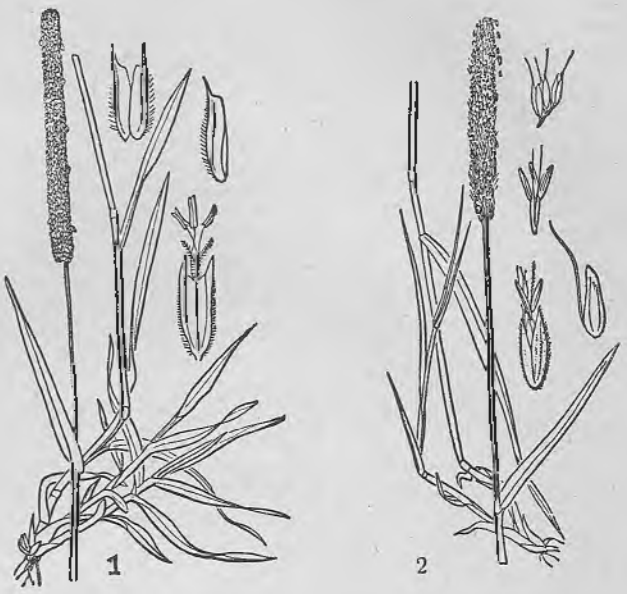


Рис. 361. *1.* Тимофеевка луговая (*Phleum pratense*). *2.* Лисохвост (*Alopecurus pratensis*).

Бамбуковые — тропические и субтропические растения. Всего их свыше 200 видов, многие из которых имеют громадное практическое значение.

Стебли бамбуков идут на изготовление вёдер, кружек, водопроводных труб, мебели. Волокна из стеблей — на плетение ковров, верёвок, циновок. Молодые побеги употребляются в пищу.

В СССР бамбуки разводятся во влажно-субтропических районах — особенно в Батумском районе.

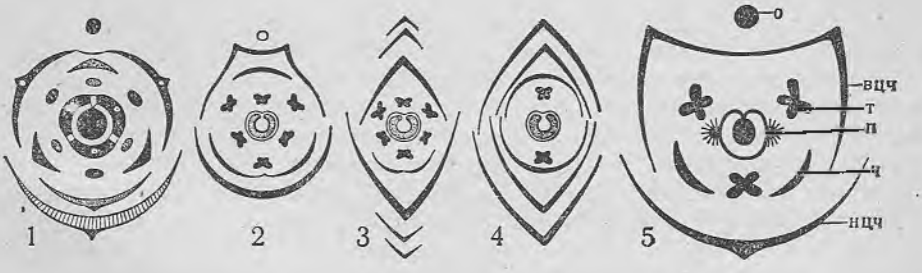


Рис. 362. Диаграмма цветков различных злаков:

1 — бразильского злака стрептохеты (*Streptochaeta*) с шестью тычинками и тремя околоцветными плёнками (теоретическая диаграмма злаков); *2* — бамбука (6 тычинок и 3 плёнки); *3* — риса (6 тычинок); *4* — душистого колоска (2 тычинки); *5* — диаграмма типичного цветка злаков; *вцч* — верхняя цветочная чешуя, *т*— тычинка, *п* — пестик с двумя рыльцами *ч*— околоцветные плёнки (*Lodiculae*), *нцч* — нижняя цветочная чешуя.

Связь злаков с другими группами однодольных растений. Как мы видели, строение цветка злаков сильно отклоняется от типичного устройства однодольных. Сильная редукция околоцветника в связи с ветроопылением затрудняет установление родственных отношений злаков. Выше мы видели, что у большинства злаков имеется 3 тычинки, пестик с двумя рыльцами, 2 околоцветных плёнки и 2 цветочных чешуи (нижняя и верхняя) (рис. 362, *5*).

Однако у некоторых злаков имеется 6 тычинок (*рис*, *бамбук*), 3 цветочных плёнки (*бамбук*). У одного из злаков (*стрептохеты*, растущей в Бразилии) имеется 6 тычинок (3+3), 3 цветочных плёнки и завязь, сросшаяся из 3 плодолистиков (рис. 362, *1*).

В настоящее время большинство ботаников так расценивает составные части цветка злаков. Нижняя цветочная чешуя является кроющим листом цветка. Верхняя цветочная чешуя — это 2 доли наружного круга околоцветника, сросшиеся между собой (киль!). Третий листок наружного круга атрофирован. Цветочные плёнки (*Lodiculae*) (их например, у бамбука 3) — являются внутренним кругом околоцветника. У большинства злаков сохранилось 2 плёнки, третья атрофируется. В типе 3 тычинки, но у *бамбука*, *риса* их 6 — 3+3, расположенных в 2 круга.

Пестик у *стрептохеты* — из 3 плодолистиков, у остальных злаков — завязь образована 2 плодолистиками — третий в процессе эволюции выпал.

Таким образом, если мы примем во внимание устройство цветка различных злаков, мы можем довольно легко связать злаки с типичным цветком однодольных (например, лилейных). Сказанное хорошо иллюстрируется таблицей диаграмм цветков различных злаков (рис. 362). Существует и иное толкование частей цветка злаков. Часто нижняя и верхняя цветочные чешуи рассматриваются как наружный круг околоцветника (верхняя образована двумя сросшимися долями). Внутренний круг представлен околоцветными плёнками. Колосковые чешуи тогда рассматриваются как верхушечные (прицветные) листья.

ПОРЯДОК ПОЧАТКОЦВЕТНЫХ (PALMALES)

Порядок характеризуется цветками, собранными группами в соцветия, в которых каждый отдельный цветок устроен сравнительно просто. Соцветие окружено одним или несколькими прицветниками, в виде так наз. п о к р ы в а л а, защищающего молодое соцветие. Иногда покрывало имеет яркую окраску, выполняя функцию венчика.

Из семейства этого порядка рассмотрим *пальмовые*.

СЕМЕЙСТВО ПАЛЬМОВЫХ (PALMACEAE)

Большинство пальм — деревья с могучим колоннообразным стволом, обыкновенно не ветвящимся.

Крона листьев имеется всегда лишь на верхушке ствола.

Высота пальм достигает 40—50 *м*. Пластинка листа может достигать огромных размеров — до 4 $м^2$.

Корни пальм, как и у всех однодольных, только придаточные, они отходят обычно от утолщённого в виде луковицы основания ствола пальм.

Соцветие — п о ч а т о к, обыкновенно очень большой и сильно ветвистый. На разветвлениях его, на мясистой оси, расположены в большом количестве цветки, иногда даже погружённые в его ткань. Всё соцветие окружено одним или несколькими, часто деревянистыми, прицветниками, так называемым покрывалом (рис. 363, *Б*). Цветки большей частью раздельнополые, с невзрачным 3—4-дольным околоцветником (рис. 363, *2*, *3*).

Тычинок 6 или 3. Пестик один, с 3 сросшимися плодолистиками. Интересно отметить, что у многих пальм плодолистики не срослиеся. Завязь — трёхгнёздная, верхняя, с одной семяпочкой в каждом гнезде. Плод — ягода, орех или костянка. Семя с эндоспермом и очень маленьким зародышем (рис. 363, *4*).

При прорастании семени семядоля остаётся внутри семени и служит для всасывания эндосперма (аналогично щитку злаков) (рис. 363, *3*).

Пальмы имеют огромное практическое значение. Стволы пальм отличаются большой прочностью. У некоторых пальм имеется богатая крахмалистыми веществами сердцевина (идёт для изготовления с а г о). Листья многих пальм используются для получения волокна. Особенно ценны плоды пальм — съедобные, доставляющие масло, растительную слоновую кость, пальмовое вино и т. д.

Пальмы широко культивируются как декоративные растения. Рассмотрим несколько представителей семейства.

Кокосовая пальма (*Cocos nucifera*). Кокосовая пальма распространена в культуре всюду по берегам тропических морей. Это крупная (до 20 *м*) пальма с перистыми листьями. После разложения мякоти листа остаётся целая сетка плотных лубяных волокон. Плод костянка с волокнистым внеплодником (кокосовые орехи) — величиной с детскую голову и содержит внутри питательное ядро (эндосперм)

Оболочка плода — снаружи деревянистая, средняя часть, так называемое «мясо» плода, составлено прочными коричневатыми волокнами, внутренняя часть — кожистая (косточка). Из волокон изготовляют рогожи, мочалки, канаты мётлы. внутренний слой — очень твёрдый идёт на изготовление чашек и другой домашней посуды.

Семя, защищённое описанными выше тремя оболочками не страдает при перенесении плодов морскими течениями. Плоды кокосовой пальмы переносятся морской водой по всему свету. Выброшенные на берег, они прорастают.

Финиковая пальма (*Phoenix dactylifera*) (рис. 363) достигает 40 *м* высоты. Культивируется особенно в Африке

Для произрастания требует годовой температуры 21—20° С. На шестой год деревце приносит плоды. с двенадцатилетнего возраста отдельные деревца пальмы приносят свыше 200 килограмм плодов. Листья перистые. Плод — односеменная ягода со сладкой мякотью. так наз финики (рис. 363, *А*, *1*) Ежегодно добывается огромное количество фиников

Финиковая пальма — растение двудомное. Для опыления необходимо ветви с мужского дерева перенести на ветви женской особи. На целую рощу женских экземпляров достаточно иметь лишь несколько мужских деревьев. Разводится в Южной Европе, но зрелых плодов не даёт.

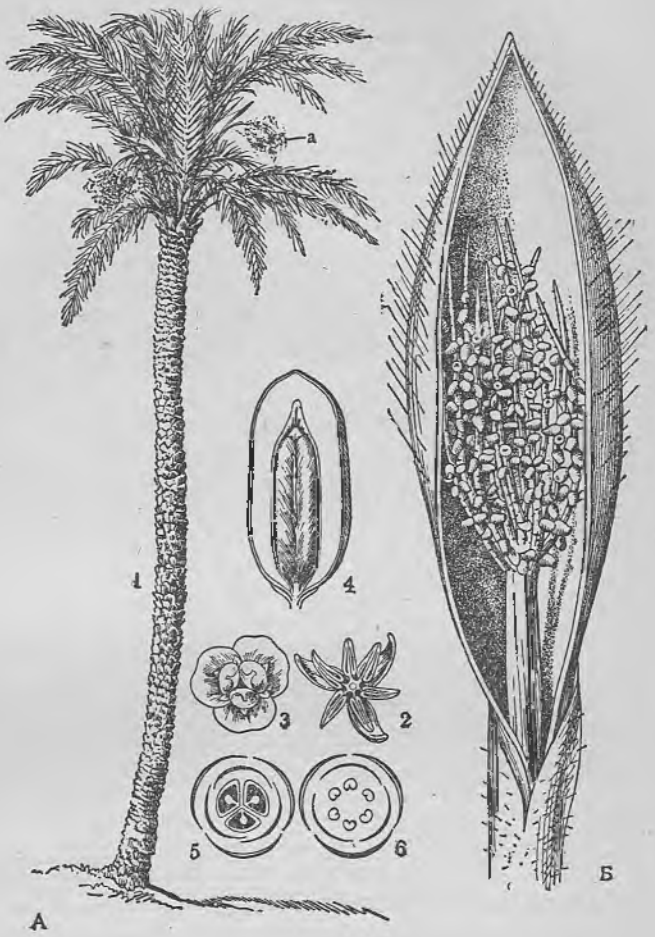


Рис. 363.

А. *1*. Финиковая пальма (*Phoenix dactylifera*): *а* — цветки; *2* — мужской, *3* — женский цветок; *4* — плод; *5* — диаграмма женского цветка; *6* — то же мужского цветка; *Б*. Соцветие — початок с покрывалом (прицветным листом) пальмы (*Bactrys*).

В СССР в диком виде пальмы не встречаются, но широко культивируются как декоративные — на Черноморском побережье Кавказа и на Южном берегу Крыма. Здесь культивируется около 25 видов. Многие из них плодоносят.

ПОРЯДОК ВОДОЛЮБОВ (HELOBIAE)

Это небольшой порядок, представленный водными и болотными растениями. По целому ряду признаков, особенно в строении цветка порядок этот является как бы промежуточным между *лютикоцветными* (двудольные) и однодольными растениями, т. е. является как бы связующим звеном между двумя этими классами цветковых растений.

Сюда принадлежит *сусак зонтичный* (*Butomus umbellatus*) (рис. 364). Это болотное растение с корневищем и прикорневыми линейными листьями. Цветочные стрелки безлистные. Цветки в зонтиковидных соцветиях, обоеполые, 3-членные. Околоцветник (3+3) из розово-белых долей, тычинок 9, пестиков 6. Плод из 6 многосеменных листовок,

расположенных по кругу. В корневище содержится крахмал. В неурожайные годы употребляется в пищу (суррогат хлеба).

Болотное растение *частуха-подорожник* (*Alisma plantago*) широко распространено у нас по канавам, берегам рек, ручьёв и т. д.

Цветок с простым, розоватым околоцветником (3+3). Тычинок 6 (3+3), пестиков много. Завязь верхняя ($P_{3+3}A_{3+3}G_{\infty}$) (рис. 365).

Стрелолист (*Sagittaria sagittifolia*). Широко распространённое по берегам рек, прудов, озёр растение, с характерными стреловидными листьями.

Цветки в мутовчатых кистях, однополые. Околоцветник с белыми, у основания тёмнопурпурными долями. Тычинок в мужском цветке много. Пестиков в женских цветках также много, расположены они спирально.

Таким образом, в этом порядке, при типичном трёхчленном (однодольном) строении, имеются формы с большим числом пестиков или тычинок, иногда расположенных по спирали (свойство многоплодниковых).



Рис. 364. Сусак (*Butomus umbellatus*):
1 — соцветие; *2* — лист; *3* — сборный плод; *4* — диаграмма цветка.



Рис. 365. Частуха (*Alisma plantago*):
1 — цветущий стебель и лист; *2* — цветок; *3* — диаграмма цветка; *4* — сборный плод; *5* — плодик в разрезе.

РОДСТВЕННЫЕ ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ОДНОДОЛЬНЫМИ И ДВУДОЛЬНЫМИ РАСТЕНИЯМИ

Покрытосеменные являются в настоящее время господствующими на земле растениями и насчитывают около 200000 видов, превышая в этом отношении все остальные подразделения растительного мира, вместе взятые.

Покрытосеменные разделяются на 2 класса — *однодольные* и *двудольные* растения. Признаки отличия между этими классами могут быть сведены в следующую таблицу.

Таблица признаков однодольных и двудольных растений

Признаки	Однодольные	Двудольные
1. Число семядолей	Одна семядоля	Две семядоли
2. Обычное число членов в цветочных кругах	$P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$	$K_5C_5A_{5+5}G_{(5)}$
3. Жилкование	Параллельное	Перистое (сетчатое)
4. Строение листа	Без прилистников	С прилистниками
5. Расположение сосудистых пучков	Разбросанное на поперечном разрезе стебля.	Циклическое на поперечном разрезе стебля
6. Сосудистый пучок	Замкнутый	Открытый

Громадное большинство однодольных и двудольных растений легко могут быть отграничены друг от друга по этим признакам. Но у отдельных представителей имеет место совмещение признаков однодольных и двудольных растений.

Анализ отличительных признаков однодольных и двудольных. Рассмотрим перечисленные выше отличия.

1. Число семядолей. У многих типично двудольных растений имеется одна семядоля, например, у *лютиковых*. Так у *чистяка* (*Ficaria*), во всех признаках являющегося двудольным растением, всего одна семядоля.

У некоторых семейств того же порядка *многоплодниковых*, например, у семейства *нимфейных* (*Nymphaeaceae*), к которому принадлежат, например, наши белые «водяные лилии» — *кувшинки*, этот признак — односемядольность — так постоянен, что некоторые систематики относили их к однодольным растениям. Одна семядоля встречается и у многих других, более организованных семейств двудольных растений (среди зонтичных, маковых, дымянковых, примуловых и т. д.).

Таким образом на основании только одного признака — числа семядолей — мы не можем относить растение к однодольным или двудольным растениям.

2. Число членов в цветочных кругах. Однодольным свойственны цветки тройного типа, двудольным — цветки пятерного (иногда четверного) типа.

У многих двудольных растений цветки имеют большое и неопределённое число членов (см. семейства *лютиковых, буковых* и *берёзовых*). Тройной тип цветка тоже часто встречается среди двудольных растений — например, у того же *чистяка* (*Ficaria ranunculoides*), но и среди однодольных есть формы с 4-членными цветками — например, у *вороньего глаза* — растения из семейства *лилейных*. в семействе *рдестовых* из порядка водолюбов и т. п.

Таким образом, и этот признак, взятый в отдельности, не может быть решающим при выяснении вопроса о принадлежности растения к однодольным или двудольным.

3. Жилкование. Сетчатое жилкование, типичное для двудольных, имеет место у многих однодольных — например, в семействе *лилейных*, у *вороньего глаза*.

4. Расположение сосудистых пучков. Сосудистые пучки разбросаны у однодольных (на поперечном срезе стебля у двудольных они расположены кругами).

Однако у *Ficaria* — *чистяка* и у многих других *лютиковых*, у *нимфейных*, *гвоздичных* и других семейств двудольных — пучки разбросанные.

Следовательно, и этот признак не имеет абсолютного значения.

5. Строение сосудистого пучка. Исследованиями ботаников доказано, что у многих однодольных растений, имеющих во взрослом состоянии закрытые пучки (без камбия), на молодых стадиях развития имеется в пучках первичный камбий. Это заставляет нас считать, что однодольные утеряли камбий в процессе их филогенетического развития.

Каждый из перечисленных признаков, взятый в отдельности, таким образом, не даёт нам возможности во многих случаях отнести растения к однодольным или к двудольным растениям.

Для решения вопроса мы должны принимать во внимание совокупность признаков. Следовательно, отношения между однодольными не таковы, чтобы их можно было считать самостоятельными, независимыми по происхождению. Между ними имеется определённая генетическая связь.

Какие же из них мы можем признать родоначальной группой — однодольные или двудольные?

Решения вопроса прежде всего можно было бы ожидать от палеонтологии. Однако изучение ископаемых остатков цветковых растений не даёт ответа на этот вопрос. Ископаемые остатки однодольных и двудольных появились на земле одновременно (см. ниже). Изучение индивидуального развития растений (онтогенеза) показало, что у большинства однодольных растений закладываются на ранних стадиях развития две семядоли, но одна из них либо атрофируется, либо превращается в первый надземный лист. С другой стороны, одна семядоля многих лютиковых — результат срастания первоначально двух семядолей.

Выше мы указали, что у однодольных на ранних стадиях развития пучки имеют первичный камбий.

Всё сказанное заставляет нас считать, что двудольные являются первичным типом, из которого затем развились однодольные. По сути дела однодольные есть те же двудольные, утерявшие ряд признаков и выработавшие совокупность новых, которые встречаются, взятые в отдельности, и у двудольных растений. Следовательно, с филогенетической точки зрения 1) разделение покрытосеменных на два класса — однодольных и двудольных растений — искусственно, 2) двудольные являются первоначальной группой, от которой произошли однодольные.

Возможность происхождения однодольных от многоплодниковых. Какие же группы двудольных растений могли быть родоначальниками однодольных?

Вполне понятно, что такой группой не могли быть двудольные со сложным устройством цветка, приспособленного к опылению определёнными насекомыми (с неправильными цветками, с редукцией числа членов и др.), так как они несомненно являются вторичными, развившимися из более простых. Такими растениями могли быть лишь более просто устроенные, примитивные формы. По современным воззрениям группой двудольных, которая могла дать начало однодольным, являются *многоплодниковые*.

Группа многоплодниковых, общая их характеристика и признаки примитивности в организации цветка. Рассмотренное выше семейство *лютиковых* (стр. 390) может служить в качестве типичного для порядка *многоплодниковых*.

В порядке *многоплодниковых* мы встречаем растения с необычайным разнообразием в строении как цветка и плода, так и вегетативных органов.

Это заставляет нас предположить, что в лице *многоплодниковых* (в частности и семейства *лютиковых*) мы имеем представителей когда-то единой, цельной группы растений, подразделения которой в процессе эволюции развивались в разных направлениях.

Многоплодниковые по строению цветка должны рассматриваться, как группа примитивных покрытосеменных растений.

Каким же образом можно вывести однодольные растения из многоплодниковых? В этом отношении чрезвычайно важным является порядок *водолюбов* (*Helobiae*) (см. выше стр. 445). Представители этого порядка однодольных растений, при наличии типичного трёхчленного цветка, обладают рядом признаков, свойственных многоплодниковым (спиральное расположение частей цветка, много тычинок, много пестиков).

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

Несомненно, покрытосеменные являются дальнейшим развитием голосеменных растений. Они появились на земле значительно позднее голосеменных. Как свидетельствует палеонтология — впервые покрытосеменные начинают встречаться в меловой период мезозойской эры, в то время как голосеменные появились значительно ранее — в палеозое и достигли господства в мезозое.

Покрытосеменные появляются сразу в огромном числе видов, родов, семейств, часто неотличимых от ныне живущих, быстро сменив господствовавшие до их появления голосеменные растения. Со времени своего появления на земле, покрытосеменные бурно развиваются, вплоть до наших дней, заняв господствующее на земле положение и оттеснив на задний план голосеменные и споровые растения.

Многоплодниковые, как предки покрытосеменных растений. Основания стробилярной теории цветка. Характернейшей особенностью покрытосеменных (пестичных) растений является наличие у них цветка — органа размножения, развившегося как побег, листья которого являются изменёнными и приспособленными для размножения (чашелистики, лепестки, тычинки, плодолистики).

Посмотрим, нет ли среди голосеменных таких форм, которые обладали бы сходными с цветком образованиями?

Среди голосеменных имелась группа ныне вымерших растений *беннеттитов* (пор. *Bennettitales*), господствовавших наряду с саговниками в мезозое, перед появлением цветковых растений (см. выше, стр. 379).

У беннеттитов также имелись шишки, причём шишки обоеполые. Такая обоеполая шишка, в которой внизу располагались «тычинки», а в верхней части — на удлинённом цветоложе — располагались своеобразные макроспорангии (семяпочки), у основания была окружена покровом верхушечных вегетативных листьев, очень напоминающих околоцветник покрытосеменных.

У громадного большинства голосеменных мы имеем: 1) спиральное расположение листьев, в том числе спорофиллов в шишке, 2) большое и неопределённое их число, 3) свободные, не сросшиеся плодолистики.

И среди многоплодниковых мы находим ряд форм, чрезвычайно напоминающих строение шишки голосеменных растений.

1) У *лютиковых*, например, большое и неопределённое число частей цветка ($P\infty A\infty G\infty$).

2) Спиральное расположение частей цветка.

3) Крупные листовидные тычинки, например, у *магнолии*, растения из того же порядка многоплодниковых.

4) Удлинённое цветоложе, на котором расположены совершенно свободные пестики. Особенно это хорошо заметно у той же *магнолии*.

Магнолии (сем. *Magnoliaceae*) — растения, в настоящее время распространённые в Юго-восточной Азии (субтропическая и тропическая часть) и в Северной Америке, по восточному её побережью,— отсутствуют на остальном пространстве Европы и С. Америки. Такой разорванный ареал (площадь распространения растения) свидетельствует о большой древности семейства. У нас магнолии разводятся в Крыму и на Кавказе.

По современным воззрениям, многоплодниковые являются наиболее примитивными покрытосеменными растениями.

Предки современных покрытосеменных произошли от предков современных голосеменных растений. Были ли это действительно *беннеттиты*? Вряд ли. Несмотря на очень большое сходство обоеполой шишки беннеттитов с цветком простейших многоплодниковых, мы находим здесь и много различий.

Укажем, что «тычинки» беннеттитов располагались по кругу, а не по спирали, в то время как у *магнолии* и у многих *лютиковых* — все части цветка расположены спирально.

Строение макроспорофиллов и их расположение у беннеттитов иное, чем у многоплодниковых.

Вероятнее всего, беннеттиты и покрытосеменные произошли от общего предка. Таковыми могли быть фор-

мы, промежуточные между *семенными папоротниками* и *саговниками*. Таким образом, цветок покрытосеменных есть изменение шишки голосеменных растений.

Поэтому теория, обосновывающая этот взгляд на происхождение цветка из шишки голосеменных, получила название с т р о б и л я р н о й (стробил — шишка).

Кроме перечисленных признаков примитивности в строении цветка, нужно прибавить следующие признаки общего строения:

1) В е т р о о п ы л е н и е. У голосеменных опыление насекомыми почти не встречается. Они являются ветроопыляемыми.

2) П р а в и л ь н ы й ц в е т о к, несомненно примитивнее неправильного.

3) К с и л е м а, состоящая только из т р а х е и д. Почти у всех голосеменных [1] имеются трахеиды. Сосудов нет.

РАЗНООБРАЗИЕ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ В СВЯЗИ С СПЕЦИАЛИЗАЦИЕЙ ЦВЕТКА И СОЦВЕТИЙ

Цветок в процессе эволюционного развития покрытосеменных растений подвергался различным изменениям, и современные покрытосеменные характеризуются чрезвычайным разнообразием устройства цветка.

Первые цветковые очевидно обладали крайне несовершенными в отношении опыления цветками. Интересно отметить в этой связи, что появление цветковых растений совпадает с появлением на земле насекомых, являющихся в настоящее время опылителями цветковых (бабочки, пчёлы, двукрылые). Это были растения с крупными одиночными цветками, с большим количеством тычинок и пестиков, без нектарников, производившие большие количества пыльцы, часть которой поедалась насекомыми, случайно и ненадёжно производившими опыление.

Дальнейшая эволюция цветка должна была идти по линии приспособления к опылению насекомыми. Цветок должен был пройти следующие этапы: 1) Появление яркоокрашенного околоцветника, привлекавшего насекомых-опылителей. 2) Развитие нектарников. 3) Разделение на чашечку и венчик. 4) Срастание частей цветка, что лучше обеспечивало касание насекомыми тычинок и пестиков. 5) Появление неправильных цветков, по форме и строению приспособленных к опылению определёнными группами насекомых. 6) В результате появления этих признаков опыление цветков становится гарантированным. 7) Последнее повлекло за собой редукцию и утрату частей цветка (уменьшение числа тычинок, пестиков). В результате растение стало затрачивать значительно меньшее количество материала на образование отдельного цветка. 8) Собрание отдельных мелких цветков в соцветия, которые лучше заметны издали. 9) Дифференцировка цветков в соцветии — разделение функций, например, у *сложноцветных*, между краевыми, часто бесплодными цветками, привлекающими насекомых, и центральными — плодущими. 10) В конечном итоге мы имеем образование сложного соцветия — к о р з и н к и с обвёрткой, напоминающей чашечку, например, у сложноцветных.

Отношение между раздельнолепестными и спайнолепестными. *Раздельнолепестные* являются более примитивными формами. Срастание частей цветка предполагает наличие материала, который срастается. В эволюционном развитии цветковых растений, таким образом, спайнолепестность — явление *в т о р и ч н о е*, вызванное к жизни приспособлением цветков к опылению насекомыми.

---

[1] У *Gnetales* имеются настоящие сосуды.

Спайнолепестность появилась в различных рядах развития цветковых растений.

Поэтому, с филогенетической точки зрения, разделение, например, двудольных на раздельнолепестные и спайнолепестные искусственно. Так, среди семейств спайнолепестных имеется большое количество родов с раздельнолепестными венчиками.

Сохраняющееся и доныне разделение на спайнолепестные и раздельнолепестные, как и разделение покрытосеменных на двудольные и однодольные, употребляется в целях чисто практического удобства. Большинство двудольных по этому признаку хорошо отличимы друг от друга, но наличие переходных форм ясно свидетельствует о развитии по линии раздельнолепестность — спайнолепестность — независимо в различных группах цветковых растений.

Энтомофильные и анемофильные ряды. Нужно иметь в виду, что хотя, как правило, ветроопыляемость является первичным примитивным признаком, однако, она могла возникнуть и вторично. Насекомоопыляемые формы могли перейти снова к опылению ветром.

Замечательную иллюстрацию этого положения мы находим среди однодольных растений. В связи с переходом к ветроопылению мы здесь имеем в семействах злаковых, осоковых и других сильную редукцию цветка (см. выше).

С другой стороны, у однодольных имеется линия развития по пути усложнения цветка — в связи с приспособлением к опылению определёнными насекомыми. Как двудольные на этом пути достигли высших ступеней совершенства в лице сложноцветных (*Compositae*), так и однодольные, в лице орхидных (*Orchidaceae*), выработали сложнейшие и удивительные приспособления. Как уже говорилось выше, эти наиболее совершенные группы покрытосеменных — сложноцветные и орхидные — являются сейчас самыми крупными семействами на земном шаре.

Положение однопокровных в системе. Нам осталось рассмотреть ещё своеобразную группу *однопокровных* среди раздельнолепестных двудольных растений, из которых мы в курсе описали семейства *буковых, берёзовых, ивовых*. Они называются *однопокровными* (*Monochlamydeae*) потому, что цветки их имеют простой чашечковидный околоцветник («один покров»), или же он совсем отсутствует.

Это по преимуществу древесные растения, опыляемые ветром. Цветки в них большей частью однополые. Тычинки или в большом количестве, или в числе, равном числу долей околоцветника, и тогда большей частью противостоят им (см. стр. 413). У многих из них имеет место халазогамия (например, у берёзы)[1].

Некоторые ботаники считают однопокровные первично-примитивными формами. Они принимают происхождение покрытосеменных от голосеменных типа хвойниковых (*Gnetales*). Известно, что у некоторых из них (*гнетум, вельвичия*) нет архегониев, нет явно выраженного тканевого заростка — эндосперма, что приближает их к покрытосеменным растениям. По утверждению этих авторов цветок покрытосеменных произошёл из раздельнополых соцветий хвойниковых, у которых кроющие листья цветков превратились в доли околоцветника. Поэтому цветок покрытосеменных, с их точки зрения, есть ложный цветок — изменённое соцветие. Однако, большинство ботаников считают однопокровные вторично-упрощённой группой, выводят их несколькими ветвями от основного ствола двудольных, от многоплодниковых; они развивались по линии приспособления к опылению ветром.

[1] При халазогамии пыльцевая трубка прорастает через ткани стенки завязи в ножку семяпочки, затем в халазу и уже снизу добирается до зародышевого мешка.

СОСТОЯНИЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКИ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ В НАШЕ ВРЕМЯ

В наши дни нет единства во взглядах на взаимоотношение между порядками цветковых растений. Существует большое число филогенетических систем.

Объясняется это в первую очередь тем, что цветковые растения далеко ещё не полно изучены. Достаточно сказать, что из 200 000 видов изучено в

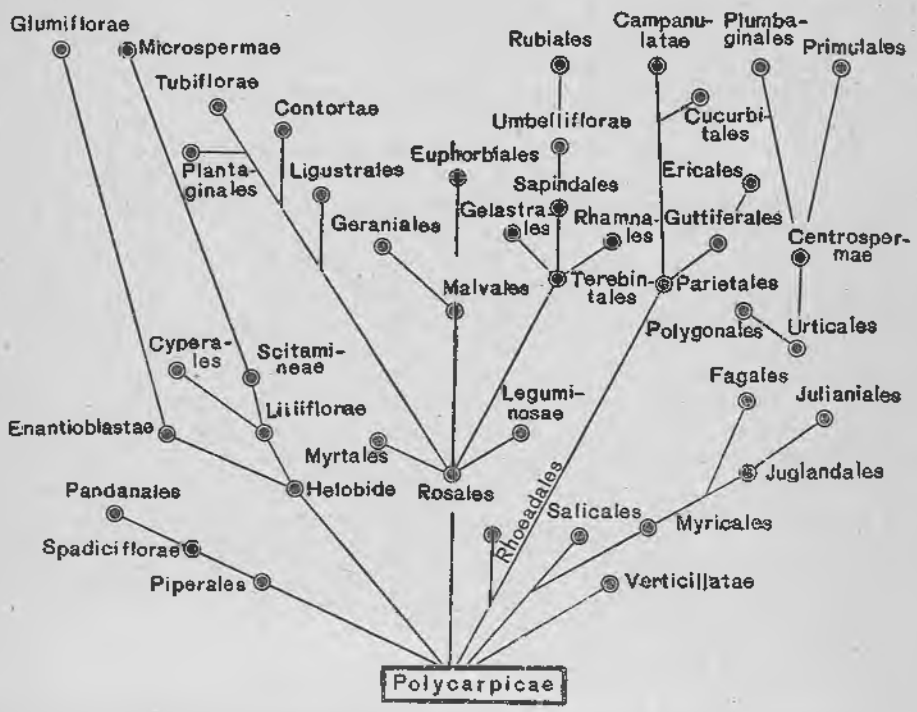


Рис. 366. Схема филогенетической системы покрытосеменных по Н. А. Бушу.

полной мере едва лишь 50—60 000. Особенно слабо изученными являются тропические семейства, о представителях которых мы часто имеем лишь сведения в отношении морфологического устройства их цветков. Взаимоотношения между порядками цветковых растений иллюстрируются системой Н. А. Буша (рис. 366). Система Н. А. Буша (в книге «Систематика высших растений», 1944) филогенетична. Буш отбрасывает деление на однодольные и двудольные, раздельно- и спайнолепестные. В основу полагаются многоплодниковые.

В последнее время наш советский систематик акад. А. А. Гроссгейм опубликовал краткий очерк своей системы цветковых растений (1945). Здесь Гроссгейм даёт сжатый очерк существующих систем, стоит на позициях стробилярной теории, основывается на происхождении цветковых из типа многоплодниковых. Гроссгейм предлагает изображать систему не в виде продольного разреза ствола филогенетического дерева, а в виде поперечного разреза кроны, спроектированной на плоскость. Это дает возможность наглядно изобразить большое число признаков (рис. 367).

На схеме очерчиваются три последовательно сменяющих друг друга окружности, соответствующие трём ступеням развития цветковых растений. Порядки и семейства изображаются соответственно ступени, на которой они находятся. Порядки объединены в ветви, которые

в свою очередь объединены в с т в о л ы р а з в и т и я. Всего выделяется 11 стволов. Кроме того, на схеме находят отражение: видовой объём (число видов, порядков), способы питания, характер опыления, преимущественное распространение.

С т у п е н и р а з в и т и я ц в е т к о в ы х. Гроссгейм различает 3 ступени развития цветковых.

1-я с т у п е н ь. Исходные формы, со слабо специализированными цветками. Цветок — с неопределённо большим числом членов. Гинецей апокарпный. Околоцветник первично-простой.

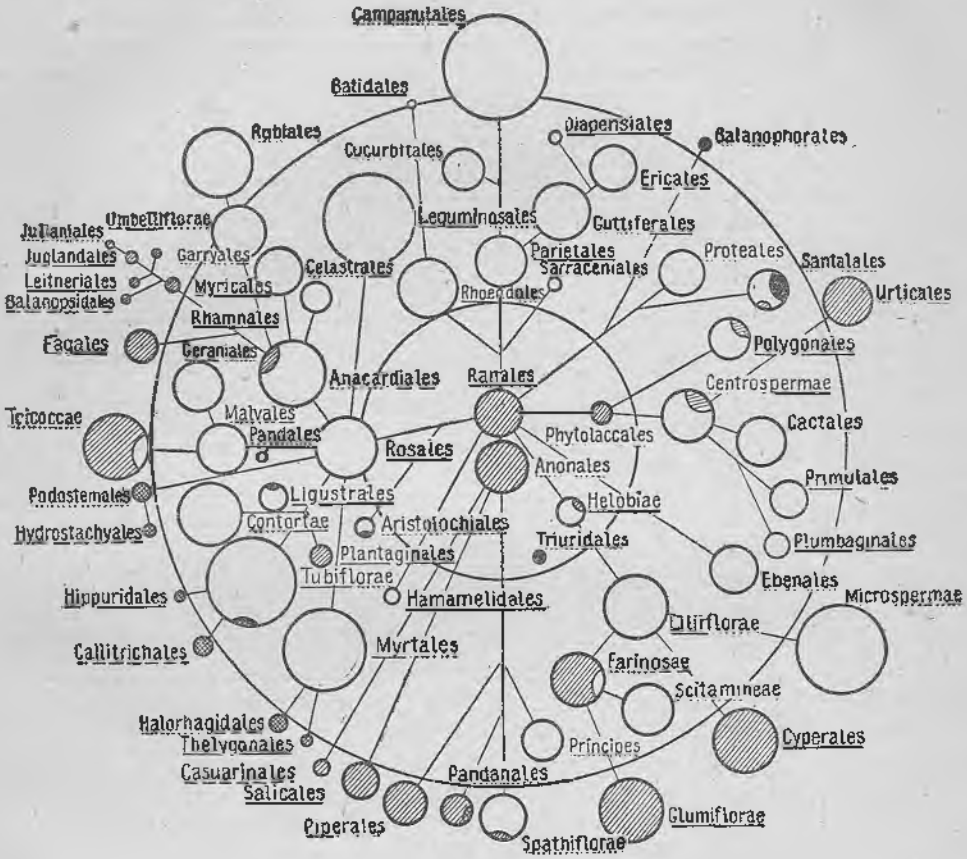


Рис. 367. Схема филогенетической системы по А. А. Гроссгейму.

2-я с т у п е н ь. Вторичные формы с большой специализацией цветка в отношении среды. Цветок — с определённым, но ещё большим числом членов. Число кругов большое (чаще всего 5), гинецей сросшийся, завязь, как правило, верхняя, обычно двойной, чаще свободнолепестный околоцветник.

3-я с т у п е н ь (специализированно-упрощённая). Вторичные формы с высокой специализацией цветка и всех его органов. Цветок со строго определённым и уменьшенным числом кругов (обычно 4) и членов круга, гинецей всегда сросшийся, завязь, как правило, нижняя, околоцветник, вследствие специализации, часто из одного круга или вовсе отсутствует.

В качестве исходных форм Гроссгейм рассматривает многоплодниковые.

Система Гроссгейма является наиболее отвечающей современному состоянию филогенетической систематики. Однако она представляет собой лишь первоначальный набросок. Отсутствует детальное описание и обоснование стволов и ветвей покрытосеменных растений.

Советские систематики, в частности мощный коллектив Ботанического Института Академии наук СССР, вооружённые передовой философией — диалектическим материализмом, на основе огромного фактического материала, собранного в настоящее время, должны дать в ближайшее время филогенетическую систему, максимально удовлетворяющую современному состоянию ботанических знаний.

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

Общая схема эволюции растительного мира и её основные этапы. Большинство современных учёных сходятся на том мнении, что жизнь зародилась в воде. Первичной средой является океан. Только после длительной эволюции в этой первичной водной среде растения достигли столь

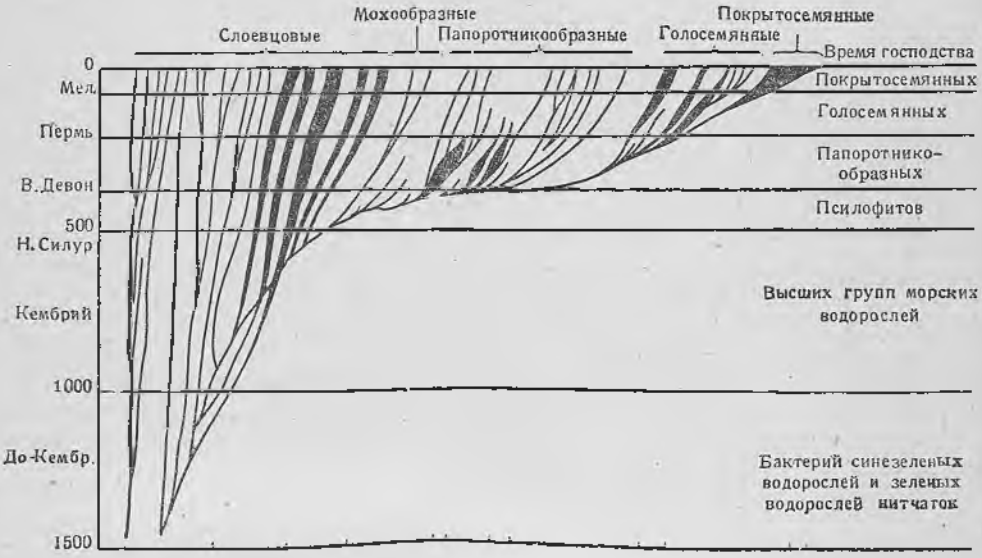


Рис. 368. Родословное дерево растительного мира (цифры слева указывают возраст слоёв в миллионах лет).

сложной организации, что смогли выйти на сушу. Выйдя на сушу, растения оказались в совершенно новой обстановке, освоить которую они смогли не сразу. Рассмотрение последовательного развития растительных форм позволяет установить ряд этапов. Наиболее надёжные данные для этого даёт палеонтология — изучение ископаемых растений.

В геологической истории можно различить несколько этапов, характеризующихся господством определённой группы растений.

1. Эпоха низших, просто устроенных слоевцовых (талломных) растений — бактерий, низших водорослей.

2. Эпоха высших водорослей, водных организмов, достигших большой сложности внешнего и внутреннего строения (бурые, красные водоросли и т. д.).

3. Эпоха первенцев сухопутной флоры. Это время выхода растений из воды на сушу (псилофиты с их простой организацией).

4. Эпоха «папоротникообразных»— хвощей, плаунов, папоротников, достигших сложного внутреннего и внешнего строения как вегетативных органов, так и органов размножения.

5. Эпоха голосеменных растений, оттеснивших на задний план «папоротникообразные», выработавших семя — сложный орган, лучше обеспечивающий размножение в наземных условиях.

6. Эпоха покрытосеменных растений (пестичных, цветковых). Здесь растения достигли наиболее высокого уровня приспособления к сухопутной жизни, почти полностью освободившись в своём размножении от воды. Покрытосеменные, как мы знаем, являются ныне господствующими на земле растениями.

Последовательность развития этих групп растений может быть иллюстрирована следующей схемой (рис. 368).

Геологи разделяют историю Земли на ряд геологических эр. Каждая из них характеризуется определённым составом пород. Всего выделяют 5 эр: *архейская, протерозойская, палеозойская, мезозойская, кайнозойская.* Каждая эра разделяется на ряд периодов (рис. 369).

Особенно большое значение в развитии современной флоры и растительности имело появление цветковых растений в конце *мезозоя в меловом периоде.* Покрытосеменные появились сразу в середине мелового периода в большом количестве видов, сходных с современными, и быстро заселили всю сушу, оттеснив голосеменные растения на задний план. Архаические голосеменные — гинкговые, беннеттитовые, саговниковые — сильно уменьшаются в количестве, или же совсем исчезают. Развиваются современные голосеменные — *хвойные* (*сосны, ели, пихты, секвойи* и т. д.).

С мелового периода начинается время *покрытосеменных растений*, продолжающееся и доныне.

Третичный период кайнозойской эры. Является периодом наиболее пышного развития цветковых растений. На протяжении третичного периода имеет место ухудшение климата — похолодание, что сказывается в исчезновении теплолюбивых форм и в выработке более холодостойких типов. Появляются листопадные деревья, мощно развиваются травянистые формы.

Эры общепринятой шкалы	Периоды
Кайнозойская	Четвертичный
	Третичный
Мезозойская	Меловой
	Юрский
	Триасовый
Палеозойская	Пермский
	Каменноугольный
	Девонский
	Силурийский
	Кембрийский
Протерозойская	
Архейская	

Рис. 369. Таблица эр и периодов развития Земли.

Четвертичный период. К концу третичного периода похолодание стало настолько сильным, что в Европе, Сибири и Северной Америке произошло в северных областях скопление материкового льда, который, спустившись с гор, в виде ледникового покрова распространился далеко к югу, уничтожая на пути растительность.

Наступил ледниковый период. Под действием ледника выработалась холодостойкая флора, населяющая в настоящее время арктические области (карликовые кустарники, осоки, злаки, мхи, лишайники. Теплолюбивая растительность, оттеснённая к югу, вымерла в большей своей части, сохранившись лишь в очень немногих местах — например, у нас в Закавказье, в Восточной Азии, на западе Северной Америки.

После стаивания ледника, освободившаяся ото льда территория заселялась различными растительными формами, сохранившимися и выработавшимися в областях, не подвергавшихся оледенению. Теплолюбивые формы или вымерли, или не могли занять прежней территории, благодаря изменившейся климатической обстановке. В послеледниковое время ясно обозначилось зональное распределение растительности (тундра, лес, степь, пустыня).

Значение выхода растений на сушу. Наиболее важным моментом в истории растительного мира было переселение растений на сушу. За то, что именно водоросли дали начало первым сухопутным растениям, говорит прежде всего процесс оплодотворения, осуществляющийся в капельножидкой среде у всех архегониальных растений. Вопрос только в том, какие это были водоросли? Это могли быть зелёные или бурые водоросли.

Необходимость обеспечения находящихся в воздухе частей водой привела к образованию корней для восприятия воды, которые одновременно стали выполнять и функции механические — прикрепления к почве. Далее —

необходимость ограничить процесс потери воды в результате испарения должна была вызвать образование кутикуляризированных покровных тканей (эпидермиса), а регулировка транспирации и обеспечение поступления CO_2 — образование устьиц в эпидермисе. В дальнейшем должно было начаться развитие механических тканей, и, наконец, в теле растения должны были развиться проводящие ткани, способные поднимать к ассимилирующим поверхностям воду и минеральные соли и одновременно проводить во все органы растения органические вещества, получающиеся в результате фотосинтеза. Конечно, первые такие наземные (сухопутные) растения были ограничены в своём произрастании влажными, сырыми местообитаниями. Открытие псилофитов заставляет предполагать, что сухопутная флора возникла из *бурых водорослей*, обычно обитающих в зоне прилива и отлива, у которых мы встречаем много общих черт с псилофитами в отношении анатомического и морфологического устройства.

Образование вторичной древесины было следующим важным этапом развития сухопутных растений. Оно подразумевает способность к росту в высоту и к ветвлению, и таким образом, к более сильному развёртыванию ассимиляционной поверхности, т. е. листвы, что объясняет большие изменения в общем облике и сильно увеличивает рабочую силу растения.

Возникновение разноспоровости повело к образованию семени. Это обеспечило семенным растениям завоевание суши.

Роль человека в изменении растительного мира. С появлением в ледниковый период человека роль его в общей жизни природы непрерывно возрастает. В настоящее время деятельность человека является наиболее мощным фактором, воздействующим на растительный мир. Человек коренным образом изменяет внешний облик ландшафтов, нарушает отношения в растительном покрове, сложившиеся в результате многотысячелетнего его развития.

Человек, ещё в доисторические времена собиравший дикорастущие растения для употребления в пищу, с медицинскими и техническими целями, с переходом к земледелию стал культивировать растения.

КУЛЬТУРНЫЕ РАСТЕНИЯ

Культурные растения отличаются одной особенностью в сравнении с дикими. Они имеют сильно увеличенными те части (корни, стебли, листья, цветки, плоды или семена), которые имеют значение для человека. Так, в корне сахарной свёклы, по сравнению с дикой, содержится большее количество сахара, зерновка пшеницы или ржи содержит большое количество питательных веществ. В то же время другие части этих растений, например, соломина хлебных злаков или листья культурной моркови, мало чем отличаются от дикорастущих форм.

Культурные растения — это растения, сильно изменённые человеком для удовлетворения его потребностей.

В современных культурах можно различить две группы растений. Одни растения, весьма немногочисленные, взятые человеком из природы, в культуре не подверглись особенно большим изменениям. Это растения, как бы прирученные человеком (например, *каучуконосы*, *чай*, *кофе* и др.). Огромное же большинство культурных растений (*кукуруза*, *пшеница*, *ячмень*) изменены настолько, что все попытки отыскать их предков в природе кончились неудачей. Этих растений в природе вовсе нет и никогда не бывало — они целиком созданы культурой человека.

Большие достижения в выяснении происхождения культурных растений имеют советские учёные.

Дарвин теоретически обобщил достижения современных ему селекционеров. Селекционеры времён Дарвина умели накапливать полезные изменения растений в ряде поколений, но они были бессильны в создании первоначальных изменений организма.

Учение Дарвина остановилось перед этой проблемой.

Дарвин указывал, что изменчивость управляется неизвестными законами. Таким образом, подбор по Дарвину не созидает, а лишь отбирает. Ограниченность дарвинизма была преодолена И. В. Мичуриным. Им были открыты пути создания определённых первичных уклонений организма, которые дальше уже можно накапливать, усиливать систематически из поколения в поколение.

Работы И. В. Мичурина и Т. Д. Лысенко в этом направлении были освещены выше (часть 1-я).

Каждое культурное растение предъявляет определённые требования к климату и почве. Поэтому культура тех или иных растений ограничена определёнными районами возделывания.

Для расширения области культуры необходимо выводить новые, местные сорта растений, приспособленные к местным условиям.

Сознательное изменение свойств растений, путём целенаправленного их воспитания, позволяет далеко продвинуть культуры растений. Методы такой перестройки растений разработаны И. В. Мичуриным, акад. Т. Д. Лысенко и широко внедряются в практику нашего сельского хозяйства. И. В. Мичурин вывел сорта винограда, произрастающие в Московской области и дающие обильные урожаи, создал сорта персиков, плодоносящие в Мичуринске, вывел огромное количество сортов плодовых и ягодных растений. Акад. Т. Д. Лысенко и его сотрудники вывели сорта пшеницы, выносящие суровые условия Сибири, вводят в культуру ветвистую пшеницу.

Громадное значение для получения высоких урожаев имеет высокая агротехника. Только применяя комплекс агротехнических мероприятий — по улучшению почвы, её свойств, увеличивая запасы в ней питательных веществ, правильно обрабатывая почву, организуя во время посев, прополку, подкормку растений, обеспечивая увлажнение почвы и т. д., возможно получить высокие урожаи.

Знание биологических особенностей растений, требований, предъявляемых ими к условиям существования, должно быть положено в основу агротехники. У нас в СССР — при плановом социалистическом сельском хозяйстве, при высокой механизации и агротехнике — имеются все условия для получения высоких урожаев культурных растений.

Применяя высокую агротехнику, отдельные передовики сельского хозяйства выращивают огромные урожаи. При среднем урожае пшеницы в 12 центнеров с га — рекордным урожаем является 111 центнеров с гектара! По сахарной свёкле соответственно 190—1410 центнеров. По хлопку — до 100 центнеров с гектара.

Грандиозное наступление на засуху в степных и лесостепных районах Европейской части СССР путём создания полезащитных лесонасаждений и введения комплекса агротехнических мероприятий — внедрения травопольных севооборотов, строительства водоёмов, уже начавшее осуществляться согласно постановлению Совета Министров СССР и ЦК ВКП(б) от 20/X 1948 г., обеспечит получение устойчивых и обильных урожаев.

ЧАСТЬ ТРЕТЬЯ

ГЕОГРАФИЯ РАСТЕНИЙ С ОСНОВАМИ ЭКОЛОГИИ

ВВЕДЕНИЕ

Растения, как организмы, не обладающие активной подвижностью, тесно связаны в своей жизни со средой, в которой они произрастают. Среда же определяется целым рядом условий, влияющих на растение. Из них особенно большое значение имеют климатические условия — в первую очередь тепло, влага. Большое влияние на растение оказывает свет, ветер, рельеф, почва. Виды растений произрастают обычно группами — сообществами (лес, луг, болото), находясь в постоянном взаимодействии между собой и средой. Тесно связаны растения и с животным миром (перенос семян, плодов, поедание и т. д.). Наконец, человек своей сельскохозяйственной деятельностью коренным образом изменяет условия существования растений. Вводя новые культуры, продвигая земледелие на север, в пустыни, он создаёт новые растительные группировки, способствуя уничтожению одних, сохранению и мощному развитию других форм.

Жизненные формы растений. Условия, с которыми растения находятся в тесном и постоянном взаимодействии, не однородны на земном шаре. Сообразно изменениям их изменяются и растительные формы, соотношения между ними. Длительное воздействие внешних условий на растения в процессе их исторического развития приводит к выработке растений определённой внешней формы, внутреннего строения, определённых физиологических свойств, наиболее отвечающих внешней обстановке. Каждой области, каждой обстановке соответствуют свои, как говорят, жизненные формы.

Однако не только среда оказывает мощное влияние на растения, но и растения сильно воздействуют на среду. Достаточно указать на значение лесов, которые повышают влажность почвы, защищают её от смывания и высыхания. При обязательном участии растений образуются почвы. Растения образуют перегной, который создаёт структуру почвы и обусловливает её плодородие. Особенно повышает плодородие почвы посев смесей многолетних рыхлокустовых злаков и бобовых растений, что широко используется в травопольной системе земледелия. Мощные торфяники северной и средней части СССР созданы растениями — *торфяными и зелёными мхами*, различными цветковыми растениями. Всем известно сильное влияние болот и торфяников на климат страны.

Определение экологии растений. Отдел ботаники, изучающий взаимоотношения растений и среды, называется экологией растений (ойкос — дом, логос — наука, знание). Экология растений тесно связана с пространственным размещением растений.

Определение и содержание науки географии растений. Изучением закономерностей распространения растений занимается география растений. Распределение растений и их сочетаний на земле определяется условиями среды. Тундры, леса, степи, пустыни отличаются определённым

набором растений, определёнными их сочетаниями, которые возникли в результате многотысячелетнего естественного отбора. Вследствие этого в каждой зоне растительности мы имеем определённые, приспособленные к данным условиям формы. В СССР география растений целеустремлённа и призвана активно участвовать в грандиозной работе по перестройке природы человеком.

Большое значение в народном хозяйстве играет районирование. Возделывание тех или иных растений или разведение животных на нашей обширной территории тесно увязано с условиями среды.

Олени разводятся в условиях тундр и лесотундр, верблюды — в условиях пустынь и полупустынь. Хлопчатник культивируют не на севере, а в южных районах.

Человек в своей хозяйственной деятельности, проводя искусственный отбор растений и животных, руководствуется условиями среды, в которых он работает. Только изучение характера взаимосвязи растений и среды в естественной обстановке помогает правильно организовать и работу по искусственному отбору.

В дикой флоре имеется много ценнейших хозяйственных растений — пищевых, кормовых, плодовых, масличных, лекарственных, декоративных и т. д. Введение их в культуру, с последующим улучшением, является важной задачей. Это возможно лишь при изучении взаимоотношений растений и среды — различных в разных частях территории нашей страны.

Прекрасной иллюстрацией использования территории, при глубоком изучении и понимании комплекса условий среды, является грандиозный 15-летний план перестройки природы степных и лесостепных территорий Европейской части СССР. Обширный комплекс мероприятий — посадка лесных полос, травопольная система земледелия, создание прудов и водоёмов, подбор растительных форм, конкретных для различных районов юга Европейской части СССР, мероприятия по заселению лесных полос животными и птицами и т. д., осуществляется на основе многолетнего опыта изучения флоры и растительности в различных географических зонах. Выше было указано, что растения образуют закономерные сочетания (сообщества), тесно связанные с внешними условиями (лес, луг, болото и пр.). Подбор растений в сообществах определяется в значительной мере их экологией. Поэтому экология тесно связана с геоботаникой — наукой о растительном покрове, представленном сообществами растений; она изучает их возникновение, строение, развитие, распространение и т. д. Только на основе изучения закономерностей сложения растительных сообществ можно создавать нужные для хозяйства сочетания растений, эффективные травосмеси для животноводства, растительные ковры для аэродромов, пастбищные травостои и пр.

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Соответствие внешней и внутренней структуры растения условиям обитания является результатом длительного естественного отбора, протекающего в определённых климатических условиях среды, при постоянном взаимодействии между растениями. Мельчайшие отклонения от нормы, оказавшиеся полезными видам растений в их жизни, закреплялись наследственно естественным отбором в данной обстановке. Вредные отклонения отметались им на протяжении многих веков и тысячелетий. Это единственное правильное объяснение явлений «целесообразности» в природе, установленное и изложенное впервые Ч. Дарвином, прекрасно может быть иллюстрировано экологией растений. Нужно иметь в виду, что изумительное соответствие строения растений внешним условиям не является застывшим состоянием. Изменение внешней обстановки сразу обнаруживает

относительность «целесообразности» в строении растений. Если бы, например, сразу исчезли длиннохоботные насекомые—куда бы годились сложнейшие приспособления к перекрёстному опылению у орхидных! Они были бы не в состоянии давать жизнеспособные семена. Экология растений даёт на каждом шагу примеры относительности явлений «целесообразности» в природе.

Огромное значение для экологии растений имеет теория стадийного развития, созданная акад. Т. Д. Лысенко.

Познание закономерностей развития растительного организма на основе этой теории позволяет человеку активно вмешиваться в ход его развития, направляя его по нужному нам руслу, произвольно изменяя его в нужном нам направлении.

И в дикой природе, при тесном единстве растений со средой в их современном и прошлом развитии, действуют те же законы. Изменение внешних условий определённым образом сказывалось на развитии и формировании растений.

Изучение взаимоотношений растения и среды в их единстве — единственно правильный путь в экологии растений.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ

Для удобства изучения в дальнейшем изложении рассматривается изолированное от других воздействие на растений различных условий, объединяющихся в группы:

1. Климатические — свет, тепло, вода, воздух.
2. Орографические — рельеф.
3. Эдафические — почва.
4. Биотические — растения, животные, человек.
5. Исторические.

После этого рассматривается совокупное их влияние.

Климатические условия

Свет

Все зелёные растения в своей жизнедеятельности связаны с наличием достаточного освещения. Прежде всего свет имеет важнейшее физиологическое значение. Только на свету возможен фотосинтез — построение крахмала и сахара из неорганических соединений — воды и углекислого газа в хлорофилловом зерне (см. раздел «Лист»).

Свет является также фактором, оказывающим влияние на внешний вид растения. Выросшие при недостаточном освещении растения имеют сильно удлинённые междоузлия, листья их мелки.

В природе этиолированные в той или иной степени растения часто встречаются при совместном произрастании — в лесу, на лугах. *Сосна*, выросшая на свободе, имеет совершенно иной облик по сравнению с сосной, выросшей в лесу. В последнем случае она имеет цилиндрический ствол, почти до верху лишённый ветвей. В затенении (сосна — дерево светолюбивое) происходит, как говорят лесоводы, естественное очищение от сучьев. Наоборот, выросшая на свободе сосна имеет мощную крону, ветви её отходят почти от основания, ствол корявый, ветвистый.

У *клевера*, выросшего в густом травостое, заметны более удлинённые междоузлия, более узкие листья, по сравнению с растениями, выросшими отдельно.

Помимо влияния на внешнюю форму, свет оказывает воздействие и на внутреннюю структуру растения. У растений, выросших в затенении, наблюдается:

1. Слабая дифференцировка мезофилла листа на столбчатую и губчатую ткань.

2. Слабое развитие механических элементов, вследствие чего стебли и листья более мягкие, слабые. При излишне густом посеве — при наличии внутри поля недостатка света — наблюдается полегание хлебов.

3. Более крупные и в меньшем числе, более интенсивной зелёной окраски хлорофилловые зёрна.

4. Более крупные, тонкостенные клетки эпидермиса, содержащие хлорофилловые зёрна.

Влияние интенсивности света и продолжительности освещения. Различные растения предъявляют неодинаковые требования к освещению. Одни из них, как, например, травянистые растения наших еловых лесов, произрастают в условиях сильного затенения (папоротники, грушанки и др.). При сведении леса эти растения, оказавшись на ярком, солнечном свете, быстро отмирают. Листья их приобретают желтоватую окраску вследствие разрушения хлорофилла. Происходит, как говорят, ожог растений. Другие, наоборот, нормально развиваются только при ярком солнечном освещении и отмирают в условиях затенения. Лесоводы давно заметили неодинаковое отношение деревьев к затенению и составили шкалу теневыносливости (по мере увеличения затенения): *лиственница*, *осина*, *берёза*, *дуб*, *клён*, *ель*, *граб*, *бук*.

Однако, нужно заметить, что растения в естественных сообществах нередко страдают от лишнего затенения и если их перенести в условия несколько лучшего освещения, то они чувствуют себя лучше. Различают растения светолюбивые и теневыносливые.

Интенсивность света, а также продолжительность освещения в течение года изменяются соответственно широте, по мере движения от экватора к полюсу.

На экваторе день всегда равен ночи. Во всех остальных областях, к северу и к югу от экватора, день бывает равен ночи только 2 раза в год — в дни весеннего и осеннего равноденствия. Соотношение между продолжительностью дня и ночи оказывает огромное влияние на развитие растений. Чем выше широта местности, тем продолжительнее день. Это позволяет растениям северных областей проходить цикл развития в более короткие сроки, по сравнению с южными. Так, для развития *ячменя* от посева до жатвы требуется: в Северной Германии 100 дней, в Северной Норвегии 89 дней, в Якутске 80 дней.

Недостаток тепла на севере компенсируется более продолжительным освещением. Различают растения короткого дня (тропические и субтропические растения) и растения длинного дня (растения северных широт).

Культурными растениями короткого дня являются: *соя*, *бобы*, *рис*, *табак*, *хлопчатник;* растения длинного дня *рожь*, *ячмень*, *овёс*, *мак*, *редис*.

Растения короткого дня, будучи перенесены в северные широты, имеют ненормальное развитие. Они развивают мощную вегетативную массу, сильно вытягиваются, но поздно приступают к цветению, или даже вовсе не зацветают. При искусственном затенении на несколько часов в день наблюдается нормальное их развитие.

Значение продолжительности освещения расшифровано теорией стадийного развития акад. Т. Д. Лысенко. Явление влияния соотношения продолжительности дня и ночи получило название фотопериодизма (см. стр. 262).

Интенсивность света подвержена сильным изменениям в течение года, так как изменяется угол падения солнечных лучей, в зависимости от стояния солнца над горизонтом. С высотой местности интенсивность света увеличивается (в горах). Интенсивность света тесно связана с погодными условиями. В облачную погоду она сильно падает.

Кроме света, падающего непосредственно на растение, большое значение имеет также отражённый свет. Значение его особенно велико для растений, растущих по побережьям рек, озёр, морей, где он достигает $^1/_6$ нормального.

Является ли свет условием, определяющим распространение растений? На этот вопрос приходится ответить отрицательно. Во всех пунктах земной поверхности имеется достаточное количество света для развития тех или иных растений. Даже в морях и океанах мы находим растения, идущие на значительную глубину (до 100 и более метров).

Тепло

Одним из основных условий, определяющих распространение растений на земной поверхности является тепло. Температура понижается в направлении от экватора к полюсу. Можно разделить земной шар на ряд климатических зон, поясов. Обычно выделяют 6 таких зон: полярная зона — круглый год температура ниже —10°С; холодная зона — от 1 до 4 месяцев умеренная температура, остальные месяцы — холодные; умеренно-холодная зона — лето умеренное, зима холодная; умеренно-тёплая зона — с жарким летом; субтропическая зона — с продолжительным жарким летним периодом; тропическая зона — круглый год температура высокая, выше +20°.

Соответственно этим климатическим зонам распределяется и растительность. Различают растительные зоны: тундровую, лесную, степную, субтропическую и тропическую. Внешний облик растительности отдельных зон резко различен и хорошо улавливается при следовании от зоны к зоне. Точно так же и при подъёме в горы, в связи с уменьшением тепла, наблюдается поясное распределение растительности, причём смена поясов происходит в таком же направлении, как и от экватора к полюсу (вертикальная зональность).

Температурные пределы существования растений чрезвычайно широки. Развитие растений может осуществляться в пределах от 0 до 100° С. Ниже 0° и выше 100° происходит переход воды в твёрдое и газообразное состояние; жизненные же процессы тесно связаны с жидкой водой. Для большинства растений активная жизнь возможна в пределах от 0° до 45—50°С. Выше 50° происходит коагуляция (свёртывание) белков, входящих в состав протоплазмы; вследствие необратимости процесса, коагулированный белок теряет жизненные свойства.

Влияние низких температур. Однако большое число растений способно переносить значительные понижения температуры. Так, в Арктике на снежных полях иногда наблюдается сильное развитие водоросли — сфереллы (*Sphaerella nivalis*), образующей налёты кроваво-красного цвета. Развитие её идёт при очень низких температурах. Рост продолжается даже при—34° С, но наиболее энергично протекает при +4°, что наблюдается весной, при подтаивании поверхностного слоя снега.

В Арктике *арктический хрен* (*Cochlearia arctica*), заложивший с осени бутоны, выдерживает зимой температуры до—46° и, после стаивания снега, весной продолжает нормально развиваться. Ещё более поразительно развитие растений высокогорных областей — так называемых альпийских растений. При сильном охлаждении ночью лепестки цветущих особей замерзают, превращаясь в хрупкие ледяные образования, а днём, при нагревании, оттаивают и продолжают цветение. Замечено, что в этом случае важно постепенное замерзание и оттаивание. При внезапном и резком замораживании наблюдается гибель растения. Большое значение имеет количество воды в растении. При большом содержании воды растение страдает от понижения

температуры, части же растений, содержащие небольшое количество воды, способны без вреда переносить очень низкие температуры. Так, с п о р ы г р и б о в, подвергавшиеся охлаждению до 190° в течение 3-х недель, а затем в течение 3-х суток охлаждавшиеся до 253°, прорастали в жизнеспособное, нормальное растение. С е м е н а многих наших растений способны без вреда для дальнейшего развития переносить понижения температуры до —80°.

Чем же объясняется эта особенность растений? Точка замерзания соков в растении несколько ниже 0°, причём соки живого растения замерзают при более низких температурах, чем у убитых растений.

Точки замерзания

	мёртвой ткани	живой ткани
Черешки листьев *мать-мачехи*	—1,1°	—3,1°
Черешки листьев *Primula acaulis*	—1,8°	—5,5°
Черешки листьев *Helleborus niger*	—2,1°	—5,9°

Жизненные процессы протекают даже при значительно более низких температурах. *Лишайники* продолжают дышать при —10,6°, а хвоя *сосны* при —20°. Однако при этом наблюдается с н и ж е н и е э н е р г и и д ы х а н и я. Так у сосны при —12° энергия дыхания составляет около 25% (считая 100% дыхание при 0°).

Многие растения наших широт также способны переносить в зимнее время значительные понижения температуры. *Мокрица* (*Stellaria media*), *анютины глазки* (*Viola tricolor*), *зеленчук* (*Galeobdolon luteum*, рис. 370), захваченные с осени морозами, весной продолжают нормально развиваться и ассимилируют. Способность некоторых растений переносить низкие температуры связана с о р г а н и з а ц и е й и х п р о т о п л а з м ы. Замечено, что с о д е р ж а н и е с а х а р о в сильно понижает точку замерзания. О причинах отмирания клеток при понижении температуры см. в 1-й части книги.

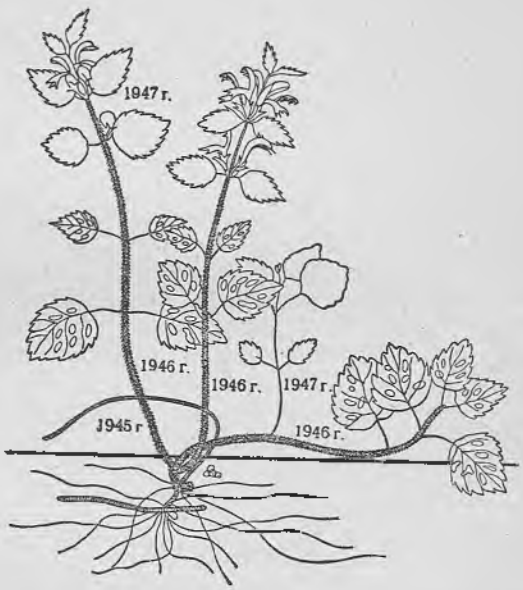


Рис. 370. Зеленчук (*Galeobdolon luteum*). Перезимовавшие листья обозначены с жилками и белыми пятнами. Новые листья изображены без жилок.

Подснежное развитие. Развитие многих в е с е н н и х э ф е м е р о в начинается очень рано — в зимнее время, под снегом. А. В. К о ж е в н и к о в показал, что если раскопать снег в лесу в начале апреля (под Москвой), можно заметить наличие бутонов и молодых листьев на стеблях *пролески*, *чистяка*, *медуницы*. Эти растения обладают п о д с н е ж н ы м р а з в и т и е м. Такой же особенностью обладают высокогорные альпийские растения. Под мощной листовой подстилкой в лесу температура зимой, вероятно, несколько выше 0°. Кроме того, благодаря накоплению углеводов в подземных частях, ранней весной переходящих в сахара, растения эти обладают повышенной зимостойкостью.

Периодичность роста и покоя растений. Ритмы развития. Огромное большинство растений идут по иным путям приспособления к низким температурам — по пути временной приостановки роста. Это приспособление

тесно связано с периодичностью смен холодных и тёплых периодов года в умеренных и холодных поясах земного шара. Развитие растений здесь идёт лишь в теплое время, в холодное же время оно прекращается. Продолжительность периода покоя часто является наследственно закреплённой. Растения обладают своим особым ритмом развития, отвечающим тем климатическим условиям, в которых шло их формирование. При несоответствии ритма развития окружающим условиям (например, весенние эфемеры) можно предполагать, что растения сформировались при других климатических условиях.

Влияние высоких температур. Высокие температуры, аналогично низким, вызывают коагуляцию белков. В этом случае также стойкость протоплазмы повышается с уменьшением воды в клетке. Сухие семена растений выдерживают кратковременное нагревание до +120°С. То же можно отметить и для спор грибов и бактерий. Во влажной атмосфере отмирание растений происходит при температуре около+50°, а мхи, например, отмирают даже при температуре +40°. Однако, существуют растения, выдерживающие значительно более высокие температуры. Некоторые *синезелёные водоросли* в горячих источниках развиваются при температуре +55° и даже +69°. Причины такой стойкости этих растений до сих пор неясны. Несомненно, однако, что это их свойство связано со своеобразной организацией их протоплазмы. Приспособления растений к температуре не отражаются на их внешнем виде. Достаточно указать на бактерии, среди которых развивающиеся при высоких температурах (термофильные) морфологически совершенно неотличимы от развивающихся в нормальных условиях.

В условиях умеренной зоны, при холодных зимах, многолетние кустарники и деревья сбрасывают листву, предохраняясь этим от иссушения, которому подверглись бы при наличии листвы, так как корни зимой не в состоянии подавать достаточного количества воды. Как мы видели выше, невозможно указать средней температуры для растения, которая определяла бы условия наиболее благоприятные для его жизни. Но для каждого растения можно указать предельные температурные точки, ниже и выше которых развитие прекращается. Кроме того, можно указать температуру, при которой развитие идет наиболее эффективно.

В связи с этим различают три точки: минимальную (минимум), максимальную (максимум), оптимальную (оптимум). Эти точки могут быть определены не только для температуры, но и для других условий (свет, вода и пр.). Кроме того, отдельные функции (рост, дыхание, цветение и т. д.) могут иметь различные выражения у одного и того же растения. По мере движения к северу повышается число многолетних растений и уменьшается число однолетников, а в арктической тундре имеется всего 2 вида однолетних растений. То же наблюдается и при поднятии в горы. Явление это станет понятным, если мы вспомним, что при коротком бесснежном периоде в северных широтах и на высоких горах растения нередко не успевают пройти цикл развития от семени до семени и, застигнутые зимой, продолжают развитие весной. Однолетние растения, перенесённые с юга на север, а также из предгорий в горы, становятся многолетними. Подвергающиеся воздействию низких температур растения вынуждены защищать почки возобновления, из которых весной должны развиться новые побеги. Почки в этом случае покрыты плотными чешуями, пропитанными нередко клейкими веществами и т. д. (деревья и кустарники). Травянистые растения теряют свои надземные части, и почки у них сохраняются, скрытые на зиму слоем снега.

Жизненные формы Раункиера. В связи с приспособленностью к перезимовыванию растения можно разделить на ряд групп. Датский ботаник Раункиер, пользуясь этими признаками, устанавливает систему жизненных форм. Он различает 5 основных типов (рис. 371).

1. Фанерофиты (Ph) (от фанерос — открытый). Почки возобновления расположены высоко над поверхностью почвы. Деревья, кустарники. Особенно характерны для тропической зоны.

2. Хамефиты (Ch) (от хамай — над землёй). Почки возобновления — невысоко над поверхностью почвы. Широко представлены в холодных зонах. У нас, например, *черника*, *брусника* и другие кустарнички.

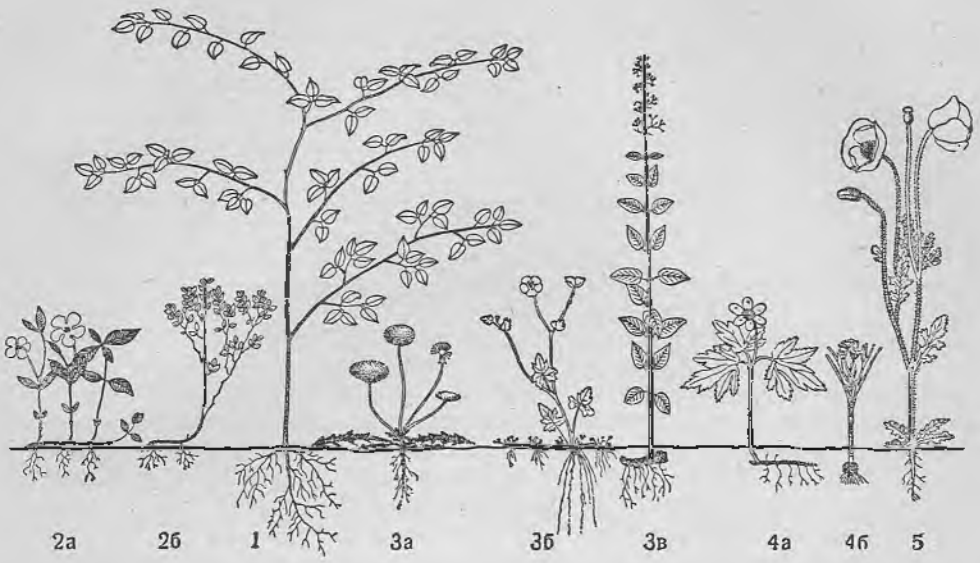


Рис. 371. Жизненные формы Раункиера. Зачерченные части растений отмирают на зиму:

1 — фанерофит; *2а и 2б* — хамефиты; *3а, б, в* — различные типы гемикриптофитов; *4а и б* — геофиты; *5* — терофит.

3. Гемикриптофиты (НК) (геми—полу, крипто — скрываю). Почки возобновления лежат на поверхности почвы. Вся надземная часть на зиму отмирает. Большинство растений умеренной зоны.

4. Криптофиты (К) (крипто — скрываю). Почки возобновления под землёй; на зиму отмирает не только вся надземная часть растений, но и часть подземной. Многие растения степей, пустынь, водные растения.

5. Терофиты (Т) (терос—лето). Однолетние растения. Перезимовывают лишь семена. Характерны для пустынь.

Если сопоставить для различных географических широт соотношение различных жизненных форм, то заметим, что каждая климатическая зона имеет свой характерный спектр жизненных форм[1].

	Число видов	Р	Ch	НК	К	Т
Тропическая область (Сейшельские о-ва)	258	61	6	12	5	16
Пустынная область (Ливийская пустыня)	194	12	21	20	5	42
Средиземноморье (Италия)	866	12	6	29	11	42
Умеренная область (Дания) . . .	1084	7	3	50	22	18
Арктическая область (Шпицберген)	110	1	22	60	15	2

Эта таблица показывает, что климаты можно классифицировать, основываясь на жизненных формах (климат фанерофитов, климат криптофитов и т. д.). Такие же данные (биологические спектры) можно построить и для горных областей.

[1] Цифры выражают % от общего числа видов.

Огромная роль тепла в развитии растения показана в теории стадийного развития растений (см. выше часть 1, стр. 257).

Несомненно и в дикой природе, вследствие колебания в ходе метеорологических элементов по годам, и в течение длительного времени исторического развития организма прохождение стадии яровизации тесно связано с комплексом внешних условий, сопутствующих яровизации. В этом свете особенно резко выявляется значение теории стадийного развития для уяснения исторического развития растений.

Слишком высокие температуры в известной стадии развития растений могут быть вредными и даже губительными для растений, особенно на начальных стадиях развития. Во время цветения растения излишне высокая температура может вызвать опадение завязей.

Академиком Т. Д. Лысенко установлено, что причиной вырождения картофеля на юге являются высокие температуры при посадке. Высокая температура почвы ускоряет прохождение стадийных изменений, что приводит к израстанию и вырождению клубней и их одряхлению.

Вода

Вода является наиболее существенным условием, определяющим жизнедеятельность растений, оказывающим огромное влияние на распределение растений, как в широком географическом масштабе, так и в пределах небольших территорий, расположенных в одинаковых климатических условиях (пониженные места, склоны и верхние части понижений).

Физиологическое значение воды рассмотрено было в разделе физиологии. Вода оказывает огромное влияние на форму растения, определяя его внешний вид. По внешнему виду можно сразу сказать, выросло ли данное растение в условиях избытка влаги, или при недостатке ее.

По отношению к воде растения разделяют на следующие группы:

Гигрофиты — водные растения и растения избыточно-увлажнённых мест.

Мезофиты — растения средних условий увлажнения.

Ксерофиты — растения засушливых мест.

Гигрофиты. Различают погруженные в воду растения — гидрофиты и растения влажных мест с избыточным увлажнением (влажные луга, леса, побережья рек, болота) — гигрофиты. Гигрофиты обладают крупным ростом, широкими листовыми пластинками, слабой и неглубокой корневой системой. В связи с недостатком кислорода в воде эти растения, периодически (весной, осенью) заливаемые до некоторой высоты водой, в стеблях, листьях, корневищах имеют: 1) Сильно развитую сеть межклетников — воздухоносную ткань. У гидрофитов воздухоносные полости могут занимать до 70% всего их объёма (*Myriophyllum*, *Elodea*). 2) Большое количество устьиц на листе. Так у *жёлтой кубышки* на 1 *мм*^{2} — 460 шт.; у *белой кувшинки* на 1 *мм*^{2} — 648 шт. У этих водных растений, с плавающими листьями, на нижней стороне листа устьица отсутствуют. Отсутствуют они и у подводных (листьев. 3) Гигрофиты имеют слабое развитие проводящих воду элементов сосудистые пучки) и сильную редукцию механической ткани (до полной у водных растений). Осмотическое давление внутри клеток низкое.

Мезофиты. Являются переходной от гигрофитов к ксерофитам группой. Это будут растения, растущие в местах с достаточным, но не избыточным увлажнением. Встречаются в различных растительных зонах, как умеренной, так и полярной, и тропической. В наших широтах примерами мезофитной растительности могут служить луга, леса. В зависимости от увлажнения растения этой группы могут приближаться или к гигрофитам или к ксерофитам, почему возможно выделение промежуточных групп — гигромезофиты, ксеромезофиты.

Подземные части у мезофитов развиты сильнее, чем у гигрофитов. Часто это многолетние, корневищные и дернистые растения, например, различные луговые злаки. Листья мезофитов тонкие, плоские, большей частью лишённые волосков, гладкие; механические ткани развиты в растении умеренно, сосудистых пучков немного, эпидермис тонкий. Осмотическое давление невысокое, но выше, чем у гигрофитов. Величина его колеблется в сравнительно узких пределах — от 9 до 14,5 атмосфер. Примером лесных мезофитов может служить *кислица* (*Oxalis acetosella*), *бор* (*Milium effusum*).

Ксерофиты — растения, выросшие при недостатке влаги. Это — растения степей, пустынь, а в лесной и полярных зонах — выросшие на повышенных местах (верхних частях склонов и т. д.). Произрастая длительное время в засушливых условиях, ксерофиты в процессе исторического развития выработали ряд признаков, обеспечивающих им нормальную жизнедеятельность в этих условиях, и эти признаки являются наследственно закреплёнными. Часто корни ксерофитных растений достигают подпочвенных вод —например, у *верблюжьей колючки*. Нередко корни ксерофитов обильно ветвятся, благодаря чему растения собирают влагу с большой поверхности. Мощная горизонтальная корневая система свойственна кактусам. У пустынных *полыней* (*Artemisia*) корни обильно ветвятся на глубине 2—3 метров. Таким образом, ксерофиты — чрезвычайно разнообразная и неоднородная группа растений. Среди них имеются:

а) Ксерофиты со слабой транспирацией, вследствие развития приспособлений к уменьшению испарения,

б) Ксерофиты с повышенной транспирацией, характеризующиеся мощной корневой системой, наличием ряда физиологических приспособлений.

Приспособления к засушливым условиям у растений чрезвычайно разнообразны:

1. Уменьшение (редукция) листовой пластинки. Листья становятся узкими, мелкими. У многих растений они становятся толстыми, цилиндрическими (*Sedum — очиток*). Часто листья превращаются в колючки (*кактусы, молочаи*). При этом функция листа переходит к стеблю. Листья иногда превращаются в мелкие чешуйки, являясь примером рудиментарных органов. У *испанского дрока* (*Spartium junceum*) они быстро отваливаются, и функции ассимиляции переходят к стеблю.

2. Ориентировка листовой пластинки по отношению к солнечным лучам, например, у компасных растений, листья которых ориентируются параллельно передвижению солнца, чем достигается меньшее нагревание пластинки, а следовательно, и испарение. У нас к компасным растениям относится, например, *латук* (*Lactuca scariola*).

3. Складывание листовых пластинок вдоль. При расположении устьиц на верхней поверхности свёрнутый лист испаряет значительно меньше (различные *ковыли — Stipa, белоус, Nardus stricta* и др.).

4. Развитие на листьях, стеблях густого покрова из волосков, вследствие чего растения имеют характерный серебристый цвет (рис. 372). Вокруг листа между волосиками создаётся как бы своя атмосфера, неподвижная воздушная оболочка.

5. Мощное развитие воскового налёта на поверхности растения. Растения имеют сизоватый оттенок.

6. Развитие толстого слоя кутикулы.

7. Глубокое размещение устьиц в ткани листа. Нередко устьица имеют форму опрокинутых воронок, между замыкающими клетками образуется длинный извилистый канал. Всё это способствует замедлению испарения.

8. Развитие водоносной ткани, вследствие чего растения становятся сочными, мясистыми, и называются суккулентами. Можно различать стеблевые суккуленты (*кактусы, молочаи* — рис. 372,*2*) и листовые (*алоэ, агава, молодило* — рис. 382,*3*). Уменьшение испаряющей поверхности может, однако, идти лишь до известного предела, так как вместе с испарением плоские органы растений выполняют важнейшую функцию фотосинтеза.

Физиологические признаки ксерофитов. Помимо анатомо-морфологических приспособлений к уменьшению испарения большое значение имеют физиологические особенности ксерофитов. Из них большое значение имеют:

1. Повышенное осмотическое давление, что увеличивает сосущую силу и позволяет брать из почвы воду, недоступную мезофитам, обладающим мень-

шим напряжением осмоса (*ковыль, Stipa capillata* — 22,6 атм., *типчак, Festuca sulcata* — 39,1 атм.)

2. Способность протоплазмы выносить длительное обезвоживание.

3. Более высокая способность к ассимиляции.

Нужно иметь в виду, что перечисленные выше ксероморфные признаки позволяют испарять в периоды недостатка влаги ничтожное её количество. Откуда же ксерофиты берут воду? Для многих ксерофитов установлено, что значительной мощности достигает их корневая система, добывающая влагу из глубоких слоёв почвы. У некоторых пустынных растений, продолжающих развитие в период наибольшей сухости, корни достигают 18—20 *м* в длину.

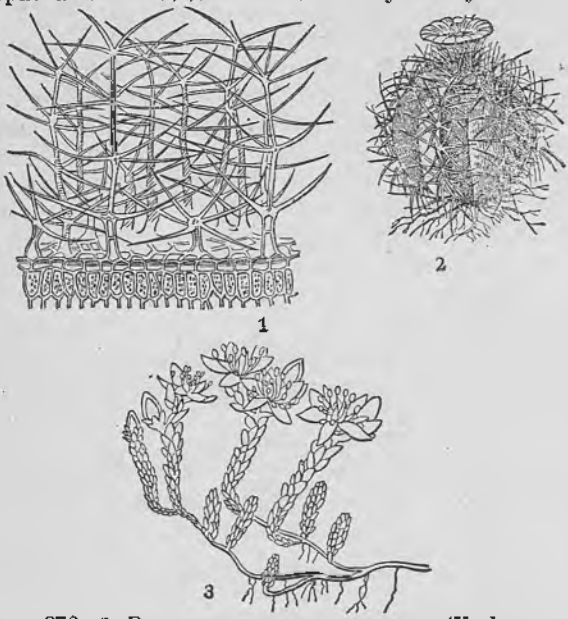


Рис. 372. *1.* Волоски на листе коровяка (*Verbascum thapsiforme*). *2.* Кактус (*Echinocactus horizontalis*) (стеблевой суккулент). *3.* Очиток (*Sedum sexangulare*) (листовой суккулент).

Недостаток влаги является одним из наиболее опасных, вредно действующих на растение факторов, особенно в засушливых районах. Засуха резко нарушает водный режим растений, что влечёт за собой расстройство и других физиологических функций растения и может повести к его гибели.

Ксерофитизм и засухоустойчивость растений. Ксерофитизм тесно связан с проблемой засухоустойчивости, имеющей огромное практическое значение для сельскохозяйственного освоения громадных засушливых территорий СССР. Вводимые здесь в культуру растения должны быть засухоустойчивыми — переносить засуху и оправляться после завядания.

Возможны разные пути подбора ассортимента — отыскание в природе засухоустойчивых рас культурных растений или специальное их выведение путём скрещивания и отбора. Возможен и ещё другой путь освоения засушливых территорий — выведение специальных скороспелых рас, которые, обладая коротким циклом развития, могут использовать довольно обильную влагу, имеющуюся здесь с весны.

Однако нужно иметь в виду, что засухоустойчивость есть процесс, развивающийся в онтогенезе растения в тесной связи с общей экологической обстановкой. Борьба с засухой не может быть ограничена учётом ксероморфности структуры растения. Активное воздействие человека на природу в его борьбе с засухой предусматривает широкое применение различных мероприятий. Только на основании учёта всех экологических факторов, только с применением комплекса мер возможна в широких масштабах успешная борьба с засухой. Грандиозный план переустройства природы засушливых степных и лесостепных районов Европейской части СССР, посадка полезащитных насаждений в комплексе с введением травопольной системы на основе учения Докучаева — Костычева — Вильямса, с облесением песков, созданием прудов и водоёмов, является выражением глубоко-научного и практикой доказанного преобразующего воздействия на природу.

Наряду с сухостью физической (в степях, пустынях) различают сухость физиологическую (болота, тундры, солон-

чаки), когда при наличии достаточного или даже избыточного увлажнения, произрастающие здесь растения имеют ксероморфную структуру.

Общая оценка влияния водного режима на распределение растений. Распределение влаги на земном шаре не подчинено такой правильности, как распределение тепла. Наряду с обильно увлажняемыми территориями, как например, влажные тропические леса, расположенные в тропической зоне, имеющие 1,5—3 *м* осадков в год, имеются в той же тропической зоне засушливые территории, вплоть до пустынь, с ничтожным выпадением осадков, измеряемом несколькими сантиметрами. И если влажные тропические леса имеют роскошную, богатую видами и формами растительность, то пустыни нередко совершенно лишены растений.

То же самое нужно сказать и о других климатических зонах. В зависимости от рельефа, распределение влаги также подвержено резким колебаниям, и на протяжении незначительной территории мы можем встретить различные типы растений от болотных гидрофитных растений в понижении, до ксерофитных растений на вершине склона.

Громадное значение для распределения растений имеет характер распределения осадков в году.

Равномерное распределение в году осадков ведёт к равномерному и обильному развитию растений (при достаточно высокой температуре), и наоборот, чередование сухих и влажных периодов приводит к резко различному типу и облику растительности в разное время года, что определяет также и границы распространения растений.

Воздух

Питание растений осуществляется добыванием из почвы минеральных веществ (корневое питание) и усвоением углерода из углекислоты воздуха (воздушное питание).

Главными составными частями воздуха являются: газообразный азот (около $^4/_5$) и кислород (около $^1/_5$). Другие газы (углекислый газ, аргон, гелий) содержатся в воздухе в количестве меньше 1%. Из них особенно большое значение имеет углекислота (см. выше раздел «Фотосинтез»).

Большое значение, как экологический фактор, имеет движение воздуха (ветер). На ветру растения испаряют большое количество влаги. При сухих ветрах (суховеях) в растении нарушается баланс влаги. Корни не успевают подать из почвы достаточного количества воды, вследствие чего на стороне, обращённой к ветру, происходит завядание листьев, а затем и отмирание ветвей растения. Такое же явление имеет место в лесотундре и в горных областях. В результате одностороннего отмирания ветвей образуются своеобразные — флагообразные кроны деревьев.

При большой силе ветра (ураган) ветер производит большие разрушения в растительных сообществах. Всем известны так называемые ветровалы в наших лесах — вывороченные ветром с корнем деревья, сломанные на известной высоте и т. д. Больше всего при этом страдают деревья с поверхностной корневой системой, особенно *ель*.

Особенно сильно проявляется действие ветра в пустынях, где создаются особые формы земной поверхности — дюны, барханы. Однако необходимо отметить и положительное значение ветра, как условия, производящего опыление многих растений.

В степях и пустынях образуется характерная жизненная форма — перекати-поле. Кроме того, ветер разносит споры, семена, плоды и другие зачатки растений, содействуя их распространению. Распространяемые ветром плоды и семена имеют ряд замечательных приспособлений,

облегчающих перенос, — летучки, парашютики и др. (см. раздел «Морфология»).

Значение вредных примесей в воздухе для распространения растений. В больших городах, в районах с сильно развитой промышленностью, при наличии фабрик и заводов, воздух засоряется различными ядовитыми примесями. Для растения губительными оказываются ничтожные примеси этих соединений (главным образом сернистой кислоты), вызывающих нарушение фотосинтеза, расстройство дыхания, передвижение веществ и в конечном итоге гибель растений. Наиболее чувствительными к этим примесям являются *лишайники*, отсутствующие в крупных городах. Сильно страдают также *хвойные* растения. У них отмирают верхушки побегов, отваливается хвоя. Особенно чувствительна *пихта*. Менее страдают *сосна* и *лиственница* (последняя ежегодно сбрасывает на зиму хвою).

Орографические условия — рельеф

Рельеф оказывает большое влияние на растение. Воздействие рельефа сказывается в перемещении почв и грунтов под действием силы тяжести, что наиболее резко выражено в горных областях. Степень воздействия рельефа определяется мощностью его развития. Различают:

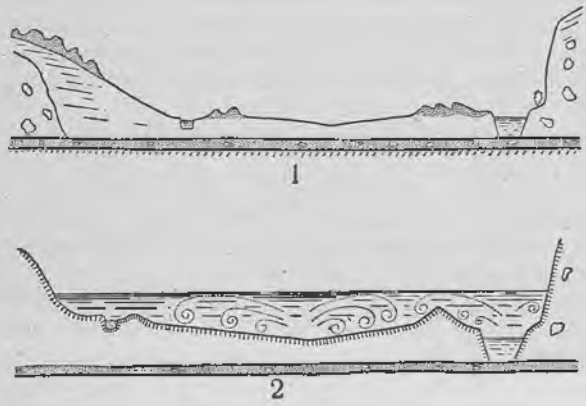


Рис. 373. *1.* Профиль через пойму. *2.* Пойма в период половодья.

1. Макрорельеф: высокие горы. При подъёме в горы имеет место понижение температуры на 1° на каждые 100 *м*. В связи с этим наблюдается смена растительных поясов, подобная смене их в направлении экватор — полюс. Обычно в горах выделяют 3 высотных пояса: а) нижний пояс — имеет растительность, сходную с растительностью окружающих горы долин, б) горный пояс — более холодный и влажный, с более гигрофитной, чем в нижнем поясе, растительностью, сходной с растительностью низин, расположенных севернее, в) альпийский пояс — холодный, с растительностью, резко отличающейся по облику от низинной. Растения этого пояса имеют своеобразный внешний облик, сходный с арктическими полярными растениями. Высота отдельных поясов и набор растительных видов в них зависит от широты, на которой расположены горы.

2. Мезорельеф: например, различные части поймы наших рек. Воздействием мезорельефа определяется, главным образом, распределение влаги, а также и питательных веществ в почве.

3. Микрорельеф — незначительные повышения, например, западины в степи, кочки на сфагновом болоте, несущие более ксерофитную растительность по сравнению с понижениями, холмики, образующиеся в степи действием роющих животных (*сурки*, *суслики*) и т. д.

Строение поймы. Хорошим примером влияния мезорельефа и микрорельефа на растительность может служить пойма. Строение поймы и её генезис были разработаны акад. В. Р. Вильямсом (рис. 373).

Благодаря ежегодному разливу рек, в весеннее время на огромных пространствах вдоль их берегов осаждается большое количество почвенных частиц, взвешенных в воде. Наиболее быстрое течение весной имеет место в русле реки; чем дальше от реки, тем медленнее течение. Этим определяется характер распределения и осаждения несо-

мых водой частиц. Ближе к руслу осаждаются более крупные, тяжёлые (песчаные) частицы. Здесь образуется так называемый береговой вал. Далее к коренному берегу осаждаются более мелкие частицы, здесь имеется некоторое понижение, так называемая центральная пойма. Наконец, у коренного берега речной долины осаждаются мельчайшие почвенные частицы (глинистые). Эта наиболее пониженная часть речной долины называется притеррасной поймой. Часто здесь выходят на поверхность грунтовые воды и даже образуется небольшая речка, ниже по течению впадающая в основное русло (рис. 373).

Эти три части поймы являются элементами мезорельефа. Однако в пределах этих частей, в свою очередь, имеют место небольшие возвышения и понижения — кочки, западинки. Эти незначительные колебания рельефа (микрорельеф) оказывают влияние на распределение влаги, имеют отличный от ровных пространств почвенный покров и т. д.

Распределение растительности на пойме тесно связано с указанными элементами рельефа.

В прирусловой части поймы, на рыхлых песчанистых почвах развиваются заросли кустарников — главным образом *ив* (*Salix*). Из злаков здесь развиваются корневищные злаки (*пырей — Agropyrum repens, костёр безостый — Bromus inermis*).

В центральной части поймы, сообразно более мелкозернистому составу почв, развиваются рыхлокустовые злаки — *лисохвост (Alopecurus pratensis), тимофеевка (Phleum pratense)* и большое количество двудольных растений. Здесь растения развиты наиболее роскошно, вследствие наибольшего богатства почвы.

В притеррасной части, при наличии уплотнённого мелкоземистого почвенного покрова, развиваются плотнокустовые злаки (*щучка, Deschampsia caespitosa, осоки, Carex* и др.) Аэрация почв здесь затруднена и нередко наблюдается наболачивание. Однако, где аэрация почв лучше, развивается ряд растений, свойственных центральной части поймы (рыхлокустовые злаки, двудольные растения).

Большое значение имеет экспозиция склонов (обращённость к странам света). Южные склоны, лучше прогреваемые, несут более теплолюбивую растительность. На высоких горах по южному склону древесная растительность поднимается значительно выше, чем по северному. Большое значение имеет также угол наклона. Чем круче склон, тем более интенсивному нагреванию он подвергается.

Микроклимат. Мезо- и микрорельеф оказывают большое влияние на распределение климатических элементов (температура, осадки) в пределах небольших территорий. В этом случае говорят о микроклимате. Гидротермический режим почв тесно связан именно с микроклиматом — отсюда и большое влияние микроклимата на растительность. Всем известна значительно более высокая температура на повышенных участках по сравнению с низинными в вечернее время летом. В низинах нередко в летнее время наблюдаются заморозки, вследствие застаивания здесь холодного воздуха (более тяжёлого), в то время как в повышенных местах их не бывает. Учёт микроклиматических особенностей территорий имеет огромное значение в сельском хозяйстве, например, при закладке плодово-ягодных насаждений и т. д. Сообразно распределению микроклиматических элементов должно быть произведено размещение сельскохозяйственных культур. Детальное изучение микроклимата (порайонно) даёт возможность более рационального размещения сельскохозяйственных культур.

Эдафические условия — почва

Растения и почва находятся в тесном взаимодействии. Почвой называют рыхлые поверхностные слои горных пород, «естественно изменённые совместным влиянием воды, воздуха и различного рода организмов, живых и мёртвых» (В. В. Докучаев).

Учение о почвенном покрове, как природном теле, имеющем свою историю, возникло в России. Основоположниками научного почвоведения являются В. В. Докучаев, П. А. Костычев, Н. М. Сибирцев.

Акад. В. Р. Вильямс, развивая науку почвоведение, вводит в определение почвы понятие её плодородия.

«Плодородие — существенное свойство, качественный признак почвы, независимо от степени его количественного проявления. Понятие о плодородной почве мы противопоставляем понятию о бесплодном камне, или, другими словами, понятию о массивной горной породе» (В. Р. Вильямс).

Горная порода, чтобы стать почвой, должна приобрести способность к сохранению запаса воды и наметить и выработать способность к удержанию элементов зольной и азотной пищи для растения.

Обладание этими свойствами возможно лишь по разрушении массивной горной породы (граниты, сиениты и пр.) под воздействием физического выветривания, при превращении её в породу рухляковых (глины, пески, осыпи, пылевые наносы и пр.).

Рухляк в отличие от массивной горной породы, становится проницаемым для воды и воздуха. Он приобретает свойство удерживать воду. Рухляковыя породы уже обладают зачаточными свойствами почвы и носят название материнских пород.

Превращение материнской породы в почву осуществляется в результате почвообразовательного процесса.

При почвообразовании происходит накопление органического вещества — перегноя. В перегное содержится зольная и азотная пища растений.

На растение большое влияние оказывают почвы и подпочвенные слои, горные породы их подстилающие, в совокупности объединяющиеся под названием эдафических условий. Почва для растения имеет значение а) как место прикрепления, б) как питательный субстрат; только из почвы растение берет минеральные соли. Необходимо учитывать также содержание воды и воздуха в почве, от присутствия которых зависят многие, важные для жизни растений свойства почвы.

В связи с этим большое значение имеют физические свойства почв (зернистость, пылеватость, воздухоносность и пр.) и химический состав (см. I часть).

Почва как среда укрепления растений. Лишь немногие растения не прикрепляются к земле. К ним относятся водные, плавающие растения, добывающие питательные вещества из воды всей поверхностью своего тела; растения, растущие на других растениях — эпифиты, растущие на стеблях, эпифиллы, растущие на листьях. Сюда также относятся растения, живущие за счёт готовых органических соединений: мёртвых — сапрофиты и живых — паразиты, поселяющиеся на теле хозяина, высасывая из него питательные вещества.

Громадное же большинство растений прикреплены к почве и добывают из неё минеральные соединения.

Почвы каменистые, скалистые определяют развитие корявых, сильно извилистых корней, вынужденных пробивать себе дорогу при росте. Здесь нередко развивается поверхностная корневая система — разветвлённые корни лучше укрепляют растение в почве. Почвы рыхлые, наоборот, не препятствуют росту корня в глубину. За исключением некоторых случаев, почва есть неподвижный субстрат, и растения, закрепившись в ней, обеспечивают нормальное развитие в дальнейшем своих надземных частей.

В пустынях и полупустынях, однако, песчаные почвы перевеваются ветрами, образуя характерной внешней формы образования — дюны, барханы. Растения, растущие на песках, обладают приспособлениями, позволяющими им не отставать в росте от нарастания песков. У песчаных растений, так называемых псаммофитов, развиваются косо вверх растущие, длинные корневища, в узлах которых образуются придаточные корни. Кустарники, как *Calligonum*, при засыпании их ветвей песком, также образуют придаточные корни, разрастающиеся по горизонтали до 30 метров. То же имеет место у *песчаного саксаула*, *песчаной акации* (*Ammodendron*) и др. Семена и плоды этих растений, распространяющиеся ветром, чрезвычай-

но легки, имеют крыловидные выросты, щетинки. Это позволяет им передвигаться быстрее песчинок, что таким образом предохраняет их от захоронения в песке. Растительность **закрепляет движущиеся пески**, позволяя включать их в систему землепользования. В СССР, в южной и средней полосе Европейской части и в Сибири, имеется свыше 4000000 га песков, которые могут стать ценными угодиями для культуры растений.

В средней полосе СССР почвы, вновь образующиеся при разливе рек в поймах, также нередко развеваются ветром. В почве некоторые растения развивают **придаточные корни**, свешивающиеся с надземных ветвей и дающие дереву дополнительную опору. У других развиваются так называемые **ходульные корни**, отходящие от нижней части ствола в разных направлениях, в виде пластинок, дающие растениям, растущим в илистых почвах, мощную опору.

Роль почвы в водоснабжении растений в значительной мере определяется её физическими свойствами. Среди последних особенно большое значение имеет механический состав, влияющий на воздушный и водный режим почвы.

Химический состав почвы. Растение получает из почвы необходимые для питания *азот*, *фосфор*, *серу*, *калий*, *кальций*, *магний*, *железо*. Различные почвы содержат неодинаковое количество питательных веществ, чем и определяется их значение.

Химические элементы находятся в почве в различных соединениях, главным образом в виде солей различных кислот, и могут быть восприняты растением лишь в растворенном виде.

Значение отдельных элементов для жизнедеятельности растений было рассмотрено в разделе «Физиология». Отметим здесь некоторые экологические особенности почв, в связи с содержанием в них зольных элементов. Почвенный раствор в культурных почвах имеет сравнительно слабую концентрацию— 0,05—0,2%. **Осмотическое давление** его равно 0,2—1 атмосфере.

Осмотическое давление корневых клеток равняется примерно 7—20 атмосферам. Однако нередко в природных условиях содержание солей в почве увеличивается, становится, следовательно, высоким и осмотическое давление почвенного раствора.

В СССР широко распространены засоленные почвы — на юго-востоке Европейской части, в Южной Сибири, в Средней Азии — особенно в области полупустынь и пустынь. Но засоленные почвы встречаются и в лесной, и даже в тундровой зонах (морские побережья, выходы солёных ключей). По степени засолённости почв различают **солончаки и солонцы.**

Солончаки характеризуются засолением, идущим с поверхности. Они обычно сыроватые, даже мокрые. В солонцах засоление начинается на некоторой глубине, поверхностные же слои могут быть выщелочены и лишены солей.

Засоление идёт, главным образом, хлористыми и сернокислыми солями натрия, кальция, калия и магния — чаще всего **содой** (Na_2CO_3 и $NaHCO_3$), **гипсом** ($CaSO_4$).

Некоторые соли, особенно хлориды (NaCl — поваренная соль), являются чрезвычайно ядовитыми для растений. Большинство растений гибнет при 2—3% содержания поваренной соли в почве. При наличии высокого осмотического давления почвенных растворов растения засоленных почв, называемые **галофитами**, должны обладать высоким осмотическим давлением, достигающим иногда до 100 атмосфер.

Содержание золы в % от сухого вещества

Название растений	Содержание золы
Salsola crassa	34,80
Salsola lanata	40,64
Suaeda microphylla	46,00
Salicornia herbacea	36,16

Галофиты накапливают в своём теле большое количество солей (см. таблицу, стр. 473).

Отдельные галофиты могут освобождаться от избытка солей. Это достигается выделением солей наружу, через особые железки. Обычно это немясистые солянки — виды *Statice*, *Tamarix*, *Frankenia* и др. Несмотря на ядовитость поваренной соли для большинства растений, многие галофиты содержат её в своём теле до 40—49% (*Aster tripolium*, *Artemisia maritima* и др.).

Растения засолённых почв (галофиты). Галофиты — обширная группа растений с различным отношением к засолению. Различают: 1) обязательные галофиты, растущие только на засолённых почвах, как например, *солерос* — *Salicornia herbacea*, *кермек* — *Statice*, *шведка* — *Suaeda maritima*; 2) галофиты, могущие расти и на незасолённых почвах. Сюда относятся, например, *Salsola kali*, *Scirpus maritimus* и др. Таким образом галофиты являются хорошими показателями (индикаторами) засолённых почв.

Большое значение имеет содержание извести (главным образом $CaCO_3$) в почве. Различают предпочитающие известь, не выносящие присутствия извести и безразлично относящиеся к почвенной извести растения.

К первым относятся, например, *лиственница* (*Larix*) и все «меловые» растения, растущие на меловых и известковых субстратах; примером вторых могут служить растения наших хвойных лесов, сфагновых болот, как *голубика* (*Vaccinium uliginosum*), *вереск* (*Calluna vulgaris*), *сфагновые мхи* (*Sphagnum*).

Биотические условия

В природной обстановке растения произрастают при тесном взаимоотношении друг с другом, с животными. Громадное влияние оказывает на растение человек своей хозяйственной деятельностью. Эти условия объединяются под названием биотических.

Влияние растений друг на друга. Каждое растение развивает огромное количество зачатков (семян, спор и т. д.), которые обеспечивают сохранение и расселение вида. Количество семян, образуемых растением, достигает иногда колоссальной цифры:

Название растения	Количество семян, образуемых одним растением
Гулявник (*Sisymbrium sophia*) . .	730 000
Табак (*Nicotiana tabacum*)	360 000
Мелколепестник (*Erigeron canadense*)	120 000
Белена (*Hyoscyamus niger*)	10 000

Ещё большее количество зачатков (спор) развивают *грибы*. Так, например, один экземпляр *трутовика* (*Polyporus squamosus*) образует 11 000 000 000 спор, а гриб *Lycoperdon bovista* — 7 000 000 000 000 спор.

Огромная размножаемость растений является приспособлением для обеспечения существования вида в его борьбе с другими видами.

При большом разнообразии растительных организмов, как в морфологическом, так и в физиологическом отношении, происходит известный подбор форм, приспособленных к совместному существованию на одной территории, образуются определённые, закономерные сочетания (см. раздел «Геоботаника»).

Зависимость между строением растений и способом питания. Наиболее тесной формой сожительства является так называемый паразитизм.

Многие бесхлорофильные организмы (грибы, бактерии, а также и целый ряд растений из более организованных групп, в том числе и из покрытосеменных) получают необходимые для развития вещества от других растений, проникая в их ткани. В этом случае растение, получающее от живых особей органические соединения, называют паразитом, а кормящее растение — хозяином. Всем известны паразитные грибы, например, *ржавчина* наших хлебов *Puccinia graminis*, наносящая огромный ущерб сельскому хозяйству (см. раздел «Систематика»). Многие цветковые растения, используя готовые органические соединения от хозяина, теряют способность к самостоятельному существованию, лишены зелёной окраски. В наших лесах широко распространённым растением этого типа является *петров крест* (*Lathraea squamaria*).

При прорастании семени *петрова креста* в земле развивается корневая система растения. При встрече с корнями *ольхи* или другого дерева, корень петрова креста плотно к нему примыкает и образует отростки, внедряющиеся в тело хозяина. Получая готовые питательные вещества, стебель паразита быстро вытягивается и образует подземные побеги с мясистыми, чешуевидными беловатыми листьями, совершенно лишёнными хлорофилла. Через некоторое время развиваются надземные удлинённые фиолетово-красные побеги с цветками, а затем плоды и семена. Всем известна *повилика* (*Cuscuta*) — паразит, развивающийся на стеблях *крапивы*, *хмеля*, а также на многих культурных растениях (*лён*, *клевер* и т. д.).

Паразитные растения наносят огромный ущерб хозяйству, отнимая у культурных растений питательные вещества, нарушая их развитие, сильно снижая урожайность. Если растения питаются органическими соединениями отмерших растений, то говорят о сапрофитизме. Как и паразиты, сапрофиты не имеют хлорофилла. Наши съедобные грибы (*белый гриб*, *подосиновик* и др.) могут служить примером сапрофитов. Многие растения, развивающие нормальные зелёные листья, в то же время получают дополнительно питательные вещества, присасываясь к растению-хозяину. Их называют полупаразитами. К ним относятся, например, *марьянник лесной* (*Melampyrum silvaticum*) — растение наших хвойных лесов, *очанки* (*Euphrasia*), растущие по холмам, на пастбищах.

К перечисленным формам сожительства примыкают сочетания растений, возникшие на почве прикрепления одних растений к другим. Здесь уже нет физиологических отношений между растениями. Сюда относятся, например, эпифиты — растения, потерявшие связь с почвой. Они развиваются на стеблях, в местах разветвления стволов, на корне других растений и т. д. Это — самостоятельно питающиеся растения, пользующиеся, образно выражаясь, квартирой на другом растении. Примером их могут служить *лишайники* и *мхи*, растущие на деревьях в наших лесах. Особенно мощно эпифиты развиты в тропических лесах. Эпифиты — это особая жизненная форма. Они представлены самыми разнообразными семействами растений. К этой же форме сочетаний относятся лианы. Как и эпифиты, лианы встречаются в различных группах растительного мира (*пальмы*, *ароидные*, *плющи* и пр.). Это деревья, кустарники, травянистые растения, питающиеся совершенно самостоятельно, но обвивающие другие растения, цепляющиеся за них и выносящие свои кроны к свету. Особенно мощно лианы развиты в тропиках. В нашей флоре имеются только травянистые лианы — *хмель*, различные *вики*, *горошки*; из культурных растений — *тыква*, *бриония* и др.

Взаимоотношения растений с животными. Животные оказывают различное влияние на растения.

Распространение растений. Многие растения обладают семенами, плодами, снабжёнными колючками, прицепками и другими выростами, которыми они прицепляются к животным. Мясистые и сочные плоды

поедаются животными (особенно птицами). Семена, проходящие через пищеварительный тракт животных, не теряют всхожести. Происходит распространение семян и расселение растения.

Нарушение растительного покрова. При пастьбе скота происходит вытаптывание и поедание растений. С другой стороны, многие растения (ядовитые, обладающие горьким составом и др.) не поедаются животными. В результате нередко на участке, подвергающемся выпасу, происходит коренное изменение растительности.

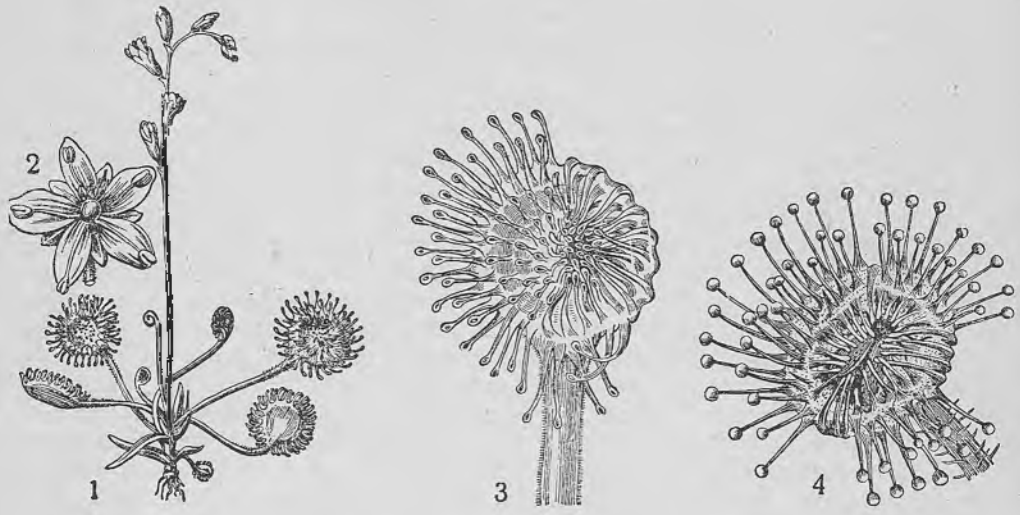


Рис. 374. Росянка (*Drosera rotundifolia*):

1 — общий вид; *2* — цветок; *3* — отдельный лист; *4* — половина ресничек загнута к центру листа, где находится муха.

Животные как посредники опыления были рассмотрены в разделе «Морфология» («Цветок»).

Растения, питающиеся животными (насекомоядные растения). На наших торфяных болотах встречается замечательное растение *росянка* (*Drosera*) (рис. 374). Это небольшое в 10—15 *см* высоты растение с округлыми (у *Drosera rotundifolia*) или удлинёнными листьями (у *Drosera longifolia*), несущими на верхней стороне пластинки, сидящей на длинном черешке, реснички, заканчивающиеся каплей прозрачной жидкости. Жидкость эта блестит на солнце, как роса,— откуда и название растения — *росянка*. Присматриваясь к листьям, мы обнаружим, что на некоторых листочках реснички загнуты внутрь и прижимают мелких насекомых к пластинке листа, окружив их жидкостью. Через некоторое время реснички разгибаются и остатки насекомых, подсыхая, удаляются ветром с листа. Исследования Дарвина и других ботаников показали, что здесь происходит переваривание тельца насекомых под воздействием ферментов, выделенных жидкостью ресничек и сходных с пепсином желудочного сока. Образующиеся при переваривании соединения, впитываются пластинкой листа. Росянки восполняют недостаток азотистых соединений, имеющий место на болоте (см. раздел «География» — «Болота»). Таким образом, росянка является насекомоядным растением. К хищным растениям относится также встречающаяся в наших пресных водах *пузырчатка* (*Utricularia*) (рис. 375).

В других странах встречаются иные представители насекомоядных растений. Некоторые из них обладают активно смыкающимися полостями, образованными зубчатыми по краю половинками листьев. В середине пла-

стинки расположены чувствительные волоски, задевая за которые насекомые вызывают захлопывание пластинки. Это — *венерина мухоловка* (*Dionaea muscipula*) (рис. 376).

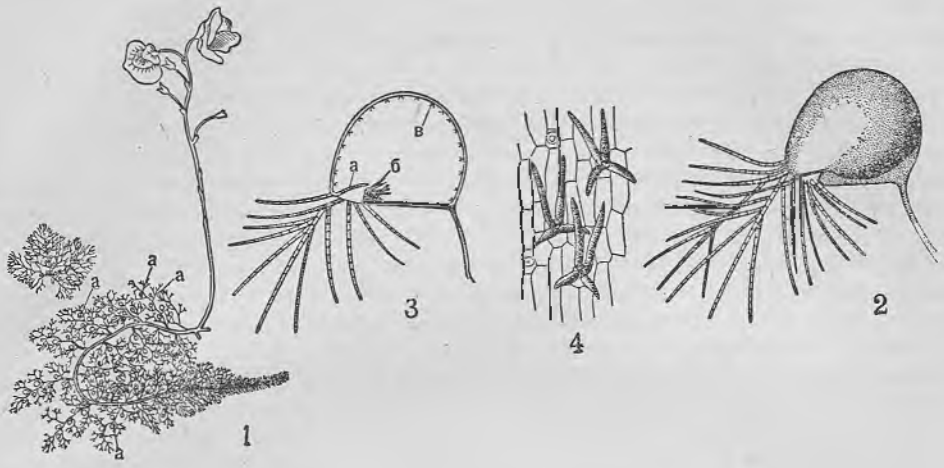


Рис. 375. Пузырчатка (*Utricularia*):

1 — общий вид. На подводном стебле развиваются в большом количестве мелкие пузырьки (*а*); *2* — пузырёк в увеличенном виде; *3* — пузырёк в разрезе — видны клапан (*а*), реснички (*б*) и всасывающие клетки (*в*); *4* — всасывающие клетки при большом увеличении. Насекомые (мелкие рачки), попав внутрь пузырька, обратно не могут выйти (клапан открывается только внутрь). Они погибают, и продукты гниения поглощаются всасывающими клетками.

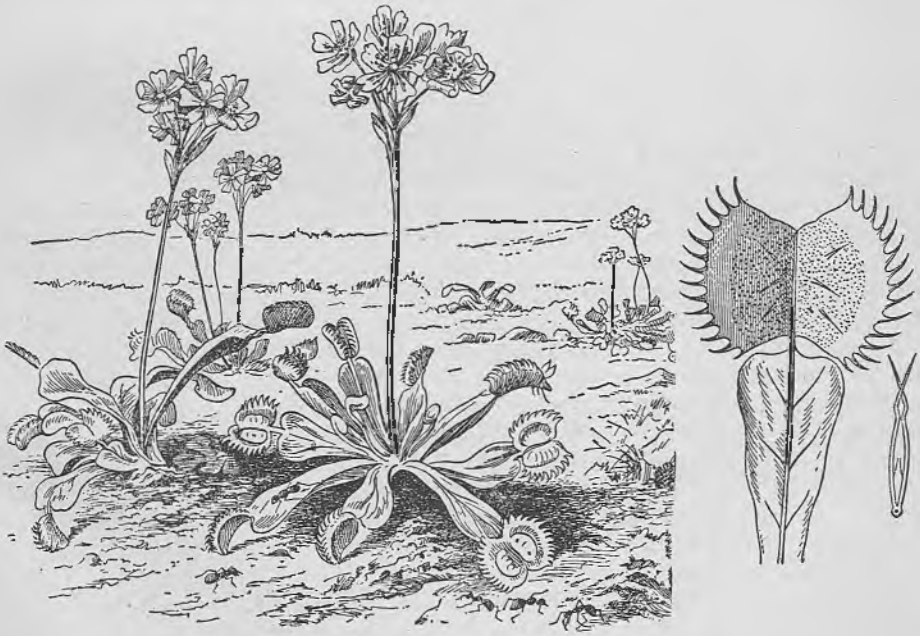


Рис. 376. Венерина мухоловка (*Dionea muscipula*).

Влияние человека

По мере освоения всё новых и новых пространств в связи с прогрессом научной и технической мысли роль человека как фактора, коренным образом изменяющего природные соотношения, вырабатываемые в процессе эволюции животного и растительного мира, всё возрастает. Осваивая степи, насаждая

леса, продвигая земледелие на север путём выработки специальных морозостойких и скороспелых растений, осваивая пустынные и полупустынные территории путём их орошения, человек создаёт совершенно новые растительные сообщества; эксплоатируя леса, луга, болота, он способствует укреплению и мощному развитию одних растительных форм за счёт других, менее ценных для хозяйства.

Огромное развитие транспорта (железные дороги, океанские пароходы, самолёты), перевозки товаров, продуктов приводит к заносу несвойственных данной области растений. Достаточно указать, например, на *водяную чуму* (*Elodea canadensis*), распространённую в речных водоёмах от Западной Европы и до Сибири, где она образует сплошные заросли. В последние годы она отмечена и на Дальнем Востоке. Между тем это северо-американское растение было впервые завезено в Западную Европу (во Францию) в 1838 г. Интересно заметить, что это растение встречается у нас лишь в женских особях, и не образует семян. Обладая большой энергией вегетативного размножения (мельчайшие участки стебля способны давать новую особь) — *Elodea* переносится даже водоплавающими птицами при их перелётах.

В плановом социалистическом хозяйстве СССР человек перестраивает коренным образом природу огромных территорий в интересах человеческого общества. Наиболее яркое выражение это нашло в грандиозном плане полезащитных лесонасаждений в степной и лесостепной зонах Европейской части СССР на основе комплекса Докучаева — Костычева — Вильямса, ныне успешно осуществляемом.

Историческое прошлое и его влияние на распределение растений

Если мы учтём все ныне действующие условия, то всё же не сможем объяснить многих явлений в современном распределении растений. Почему, например, на нашей территории и вообще во всей Евразии отсутствуют северо-американские растения? Приведённые выше примеры с *Elodea* доказывают, что такие растения не только могут у нас расти, но и вытесняют местные формы. Северная Америка по условиям существования растений чрезвычайно сходна с Евразией. Здесь и там имеются зональные типы растительности — тундры, хвойные, лиственные леса, степи, пустыни и т. д. И растения этих территорий различаются нередко лишь видами, принадлежа к одному роду (*сосны*, *ели*, *дубы*, *ольхи* и др.). В то же время разнообразие растительных форм, видовое богатство в Северной Америке значительно выше, чем в Евразии. Кроме того, там имеется целый ряд родов, нацело отсутствующих у нас. Среди них гигантские хвойные — *секвойя*, или *мамонтово дерево* (*Sequoja gigantea*), произрастающая по западному побережью, превышающая 100 метров высоты при 16 метрах в поперечнике (рис. 196), *дугласова пихта* (*Pseudotsuga Douglassii*) до 100 *м* высотой, из одного дерева которой был выстроен дом в 14 комнат, и др.

Какие же причины определяют тот или иной набор растительных форм материков и областей?

Дело разъясняется, если обратимся к истории. Современная растительность сформировалась в результате длительного эволюционного развития. Лик Земли на протяжении этого времени неоднократно менялся. Там, где теперь расположена роскошная растительность или безжизненная пустыня—некогда плескались морские волны. На месте современных морей некогда были цветущие страны, обладавшие богатым растительным и животным населением. Ныне разобщённые материки когда-то были соединены воедино и ныне единые территории были разделены морями, высокими горами. Об этом свидетельствует геология. Изучая ископаемые растения различных геологических эпох, мы

находим ряд растений, отсутствующих в настоящее время на нашей территории, но растущих ещё где-либо на земном шаре. К числу их относится и *секвойя*, остатки которой известны из третичных отложений Западной Европы и Азии.

Ещё более интересный пример даёт семейство *магнолиевых* (*Magnoliaceae*), представители которого сосредоточены в наше время в Восточной Азии, в Северной Америке, в её восточной атлантической части, а также в Южной Америке. Ископаемые же остатки магнолиевых известны из многих местностей Азии и Европы.

Объяснить указанные факты можно, лишь допустив, что в прежнее время (в данном случае в третичный период) растения эти были широко распространены и у нас, а затем, вследствие каких-то изменений, затронувших нашу территорию, вымерли на большей площади своего распространения (ареала), сохранившись в наше время лишь в местах, оставшихся благоприятными для их развития.

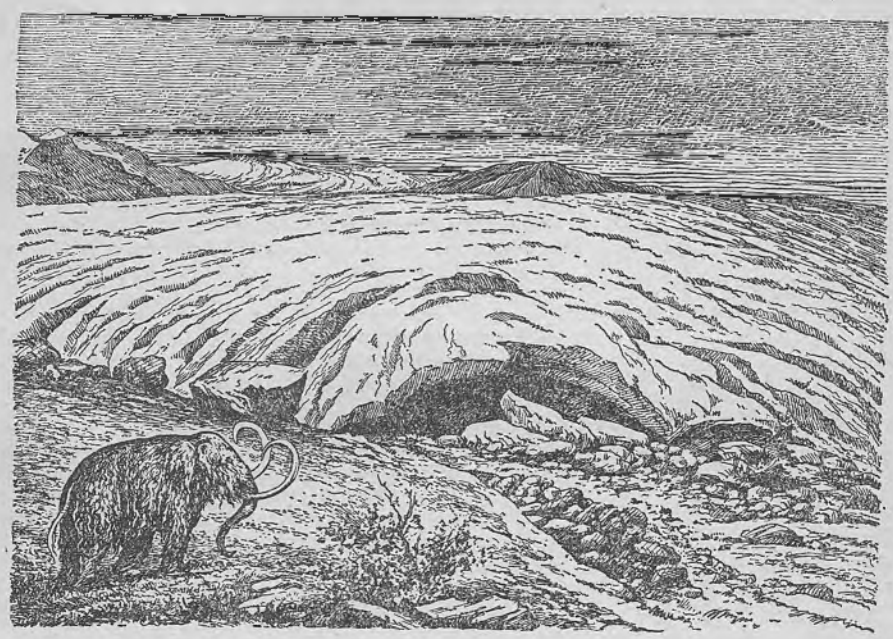


Рис. 377. Ландшафт ледниковой эпохи.

Влияние ледникового периода. Ближайшим по времени геологическим потрясением для северного полушария было наступление ледников, нацело уничтоживших произраставшую здесь роскошную растительность (ледниковая эпоха).

До этого в начале третичного периода территория Евразии была покрыта роскошной тропической растительностью.

К концу третичного периода в Средней Европе тропические леса сменяются лесами близкого нам, современного облика (*дубы, клёны, ольхи, ивы* и т. д.). Вечнозелёные формы сильно изреживаются. На границе четвертичного периода наблюдается дальнейшее похолодание. Реки начинают замерзать. На севере в это время происходит вырождение деревьев, они уменьшаются в размерах. В горах Скандинавии, значительно более мощных и высоких в то время, происходившее за время третичного периода накопление льдов достигло таких размеров, что они стали сползать во все стороны, заполнили впадины Балтийского и Белого морей и, постепенно двигаясь по уклону, заполнили огромную территорию Западной Европы и Европейской части СССР.

Наступила ледниковая эпоха (рис. 377). В период наибольшего развития ледниковый покров одевал все северные и западные районы Европейской части СССР, доходя на юге до Киева и Воронежа, обтекая Средне-Русскую возвышенность двумя языками — Днепровским и Донским. Огромный пласт льдов, местами дости-

гавший в толщину 2 километров, сметал всё перед собой, уничтожая нацело растительное население. По окраинам ледника располагалась тундровая растительность,



Рис. 378. Полярная ива (*Salix polaris*).

подобная той, которая населяет сейчас острова Ледовитого океана (Новая Земля и др.). Флора эта, вероятно, вырабатывалась на крайнем севере Евразии, на протяжении третичного времени. В это же время мощные ледники сползают с высоких в то время гор Полярного Урала, с Новой Земли, а также с Алтайских и Кавказских гор на нашей территории и с Альп в Западной Европе. Гонимые ледниками горные растения спускались в равнины. Здесь они смешались с оттеснённой ледником из Арктики флорой, образовав так называемую арктоальпийскую флору.



Рис. 379. Куропаточья трава (*Dryas octopetala*).

Субтропическая растительность, населявшая нашу территорию в третичное время, почти нацело погибла, сохранившись лишь в местах, где ледяное дыхание не сказывалось так сильно; такими убежищами у нас являлись Западное и Восточное Закавказье (Талыш, Колхида) — где сохранившиеся до наших дней субтропические леса могут дать некоторое представление о третичной растительности Европейской части СССР. На Дальнем Востоке ледники не обладали большой мощностью и растительность, будучи оттеснена несколько к югу, сохранилась до наших дней в сравнительно мало изменённом состоянии (отсутствуют горы).

Ледник не оставался всё время неподвижным: для Европейской части СССР устанавливаются, по крайней мере, три стадии наступания и отступания ледника.

В периоды отступления ледников — в так называемые межледниковые эпохи, климат был гораздо теплее современного.

После окончательного отступания ледника, освободившаяся от льда территория Европейской части СССР заселялась растительностью, сохранившейся южнее. Климатические условия в послеледниковое время не оставались однородными. Наблюдались и более холодные, влажные и более тёплые, сухие периоды. Процесс постепенного формирования современного растительного покрова может быть прослежен с большой точностью при изучении торфяников. Болота, начавшие своё развитие тотчас по отходе льдов, благодаря сохранению растительных остатков в торфе в почти неизменном состоянии, дают возможность, при послойном анализе торфяных отложений, наметить ход развития растительности от приледниковых времён до наших дней [1]. В отложе-

[1] Особенно хорошо сохраняется в торфе пыльца древесных пород и кустарников Изучая процентные соотношения пыльцы различных деревьев (*сосна, ель, берёза, дуб,*

ниях, относящихся к самому раннему послеледниковому времени, найдены остатки таких растений как *полярная ива* (*Salix polaris*, рис. 378), *карликовая берёза* (*Betula nana*), *куропаточья трава* или *дриада* (*Dryas octopetala*, рис. 379), по названию которой и вся флора получила наименование «д р и а с о в а» флора. Всё это представители полярной флоры, населяющей в настоящее время Арктику (только *Betula nana* встречается иногда и в средней полосе Европейской части СССР — по большим болотам). В дальнейшем, при потеплении климата, флора сменилась более теплолюбивой южной флорой. Древесные породы, переживавшие ледниковый период на юго-западе Европы и в некоторых местах южной части СССР начали своё постепенное расселение. Изучая слои торфа в последовательном направлении снизу вверх, на основании процентных соотношений их пыльцы можно установить порядок появления и степень развития их вплоть до наших дней.

Таким образом, историческое прошлое территории в значительной мере определяет современное распространение растений. Познать и правильно оценить возможности растений, ограничиваясь лишь ныне действующими условиями, игнорируя исторические данные, нельзя.

Совместное влияние условий

В природной обстановке растение одновременно подвергается воздействию всех перечисленных условий. Вычленить действие какого-либо из них и определить точно границы его воздействия на растение, зачастую не представляется возможным (см. 1-ю часть, раздел «Корень»).

Все рассмотренные выше условия можно разбить на три группы: ф и з и ч е с к и е (свет, влага, тепло, воздух, почва, рельеф), б и о т и ч е с к и е (влияние организмов), и с т о р и ч е с к и е.

Какие же условия являются решающими? В современном распределении растений, конечно, основными являются ф и з и ч е с к и е у с л о в и я. Современное распространение растений приурочено к современным физико-химическим условиям земной поверхности. Однако, если мы можем объяснить ныне существующее распределение растительности на земном шаре современными климатическими и другими физическими условиями, то объяснить с о с т а в ф л о р отдельных областей, наличие или отсутствие растительных единиц (видов, родов, семейств и т. д.) в тех или иных областях земного шара возможно, лишь привлекая и с т о р и ч е с к и е (геологические) данные, изучая ископаемую флору. Сложные сочетания растений, растительные сообщества, могут быть поняты лишь на фоне двух предыдущих моментов, при учёте б и о т и ч е с к и х у с л о в и й.

ГЕОБОТАНИКА

Внешние условия, воздействующие на растения целым комплексом, определяют также и подбор растений в разнообразные, подчас очень сложные сочетания, населяющие ту или иную территорию. Растения редко растут изолированно, отдельными особями. Это имеет место лишь в первоначальных стадиях заселения оголённой территории; по мере заселения таких обнажённых мест, происходит все бóльшее и бóльшее увеличение числа особей. Здесь же поселяются и особи других растительных видов, которые вступают в определённые взаимоотношения с первыми. Таким образом, сочетания растений могут состоять из одного вида (например, заросли *хвоща*) или, что чаще, из многих видов. В таких сочетаниях, помимо непосредственного влияния внешних условий на растения, встречаем совершенно особое явление — в л и я н и е р а с т е н и й д р у г н а д р у г а.

На вырубках в лесу наблюдается развитие огромного числа всходов какой-либо древесной породы—*ели*, *сосны* и т. д. На гектар их насчитывается

липа и т. д.) наблюдая изменения этих соотношений послойно снизу вверх,—заключают о роли тех или иных деревьев в составе лесов окружающих болото территорий (так называемый п ы л ь ц е в о й м е т о д).

несколько сотен тысяч штук. Они произрастают группами, иногда тесной щёткой, исключая появление здесь других видов, особенно травянистых растений, которые, развиваясь в массе, могут заглушить деревца. На гектаре взрослого (100—120 лет) леса мы находим всего несколько сот деревьев. Требуя вначале ничтожного пространства, сеянцы, по мере роста, начинают затемнять друг друга, корневые системы их смыкаются, перехватывая питательные вещества и влагу. Обеспечив существование вида, такой подрост, при смыкании крон, претерпевает процесс самоизреживания. Отдельные экземпляры перегоняют в росте другие особи. Пользуясь при этом бо́льшим количеством света, они развивают более мощную корневую систему. Отставшие в росте экземпляры, попавшие под полог других, хиреют и постепенно отмирают.

Необходимо отметить и явления благоприятствования, имеющие решающее значение в деле завоевания видами растений территории и сохранения вида. Произрастая группами, растения более стойко выносят борьбу с другими видами растений; с развитием внутри сочетания растений особого фитоклимата — обеспечивается более быстрый рост. Явление подгона в росте растений под влиянием соседних особей содействует быстрому достижению больших размеров, что способствует лучшей борьбе с другими видами. В результате самоизреживания на единице площади остаётся сравнительно небольшое число деревьев, произрастающих так, что они не допускают проникновения других видов, плодоносящих и, тем самым, обеспечивающих жизнь данному виду. Взаимоотношения материнского полога и подроста в лесу ведут к обеспеченному закреплению вида на данной территории.

В процессе взаимодействия растений со средой на той или иной территории подбирается определённый набор видов. При этом, соответственно общим климатическим условиям, а также и сообразно почвенной обстановке, условиям рельефа и т. д., подбираются также и определённые сочетания видов. Всем известны, и с давних пор различаются человеком, такие сочетания растений как леса, луга, болота и т. д. Каждому известна также приуроченность определённых растений к лесам, лугам, болотам. Например, клюква растёт лишь на торфяных болотах, съедобные грибы тесно связаны с лесами, причём такие, как *рыжик*, например, встречаются лишь в еловых лесах и т. д. Таким образом, очевидно, подбор растений происходит не беспорядочно и сочетания растений обладают какими-то закономерностями. Прежде всего эти сочетания характеризуются определённым внешним видом—физиономичностью (степь, лес, луг, болото). Затем, наблюдая распределение растительных сочетаний, мы замечаем, что в сходных условиях существования встречаются сходные растительные сочетания, например, сосновые леса тесно связаны с песками, болота — с понижениями рельефа и т. д. При этом повторяется в сходных условиях и в большей или меньшей мере подбор форм и соотношения между ними.

Таким образом сочетания растений связаны с определёнными условиями существования и обладают определённым флористическим составом. Такие закономерные сочетания растений, имеющие определённую физиономию, флористический состав, и связанные с определёнными условиями существования, получили названия растительных сообществ.

Отрасль ботаники, изучающая растительный покров, строение, состав, распределение и другие закономерности растительных сообществ, называется геоботаникой.

Геоботаника выделилась как научная дисциплина из географии растений. В России классические исследования почв, произведённые проф. Докучаевым и его школой, установили наличие тесной

связи растительности с определёнными почвами. Первоначально геоботаника и развивалась как почвенная ботаника.

Разработка и уточнение методики учёта и описания растительности, осуществлённые позднейшей геоботаникой, позволили более чётко и детально подойти к изучению растительности территорий.

Проведение однородных описаний растительности по этой методике сделало возможным сопоставление друг с другом отдельных территорий по составу растительности. Это и определило большое значение геоботанических методов в ботанической географии, так же как и большое практическое значение геоботаники в деле исследования территорий, учёта запасов растительного сырья и в деле планирования хозяйства. Вместе с тем нельзя не указать, что при своём дальнейшем развитии большинство геоботаников, увлёкшись рассмотрением растительного сообщества как самостоятельного организма, стали усматривать в учёте соотношения видов и особей в них самоцель, что привело их к ряду формалистических ошибок.

Ниже даются элементы геоботаники в её наиболее ценном разделе — методическом.

Растительные сообщества, тесно связанные с внешними условиями (почвы, климат), сами влияют в сильнейшей степени на окружающую среду (опадение отмерших частей растений, обогащение почвы органическими соединениями, извлечение из почвы минеральных соединений, задерживание атмосферной влаги, удаление её из почвы при транспирации и т. д.). Растения, входящие в состав растительного сообщества, должны быть приспособлены к этой новой фитосреде. Этим определяется также та особенность растительных сообществ, что здесь, наряду с борьбой между видами растений, имеют место и благоприятные воздействия одних растений на другие. Например, верхний полог в лесу благоприятствует развитию ниже расположенных травянистых растений, затеняя их. При сведении леса происходит, от действия яркого солнца, отмирание этих растений (например, папоротников).

Чем сложнее растительное сообщество, чем большим возрастом оно обладает, тем больше явлений благоприятствования одних растений другим мы в нём встречаем.

Главнейшие признаки растительного сообщества

1. Ярусность. Взаимный подбор видов в растительном сообществе, в процессе его формирования, приводит к так называемой ярусности, выражающейся в расположении растений на различном уровне. Различают ярусность надземную и подземную. В результате ярусного расположения могут сочетаться экологически разноценные растения. Растения же сходной экологии располагаются в одном и том же ярусе.

Примеры ярусного сложения. В еловых лесах часто имеется ярусное сложение такого рода: I ярус — *ель* (*Picea excelsa*), II ярус — *черника* (*Vaccinium myrtillus*), III ярус — зелёные мхи.

Кроме ярусного расположения в пространстве, растительное сообщество обладает ярусностью во времени. Наблюдая состояние сообщества на протяжении вегетационного периода, мы замечаем, что внешний вид его изменяется, благодаря тому, что фазы развития входящих в его состав видов (цветение, плодоношение, обсеменение и пр.) протекают неодновременно. Одни виды зацветают, в то время как другие только начинают своё развитие, третьи уже отцвели и обсеменяются. Здесь имеет место как бы смена волн, набегающих друг на друга. Состояние растительного сообщества в определённый момент называется его аспектом. Таким образом, в годичном развитии сообщества имеет место смена аспектов.

Так, на лугах в долине р. Барыша, Ульяновской области, наблюдалась следующая смена аспектов:

Периоды.	Фазы.
1. Разнотравный весенний.	1. Развитие *чемерицы* (*Veratrum Lobelianum*)
	2. Цветение *золотистого лютика* (*Ranunculus auricomus*), и *купальницы* (*Trollius europaeus*)
	3. Цветение *гравилата* (*Geum rivale*)
	4. Цветение *рачьих шеек* (*Polygonum bistorta*)
2. Злаковый летний	5. Цветение *мятлика* (*Poa pratensis*) и других низких злаков
	6. Цветение *щучки* (*Deschampsia caespitosa*) и других высоких злаков
3. Злаково-разнотравный летне-осенний	7. Цветение *таволги* (*Filipendula ulmaria*)
	8. Цветение *Cnidium venosum* (из сем. *зонтичных*) и увядание

В степях смена аспектов выражается ещё резче.

В лесах смена аспектов не так заметна, вследствие большого однообразия верхнего, определяющего физиономию сообщества, яруса.

Количество ярусов тесно связано с климатическими и почвенными условиями. Чем благоприятнее условия существования, тем больше ярусов в сообществе.

2. Флористический состав. Сложное строение и ярусное расположение делает возможным произрастание растений различного систематического состава. Чем больше площадь, занимаемая растительным сообществом, тем большее число видов определяет его состав.

3. Количественное соотношение видов. Обилие определяется числом особей, населяющих данное сообщество. Обилие зависит от многих условий. Почва, увлажнение участка, способность вида расти группами или единичными особями, взаимная борьба видов в растительном сообществе — вот в основном причины, обусловливающие количественное соотношение видов. Обилие точнее всего может быть учтено пересчётом числа особей. Таким образом определяются господствующие в каждом ярусе, определяющие внешний вид сообщества растения. Однако, при учёте обилия в травянистых сообществах применяют более простой метод.

Здесь применяется глазомерный метод оценки обилия, по которому устанавливают 4 ступени обилия:

1. Фоновые растения (фон), смыкающиеся надземными частями.
2. Обильно распространённые растения (об.), но фона не дающие и не смыкающиеся надземными частями.
3. Рассеянно разбросанные на участке растения (расс.).
4. Редко встречающиеся растения (ред.).

При описании сообщества — обилие отмечается отдельно для каждого вида.

Динамика растительного сообщества. Растительные сообщества обладают большой подвижностью, отвечая на изменения во внешней среде. Мы уже видели, что за вегетационный период—от весны до осени, сообщество имеет различный внешний вид. Однако из года в год происходят изменения метеорологических условий. После нескольких влажных лет наступают нередко более засушливые. Зима бывает то холоднее, то теплее. Такие колебания погодных условий не изменяют климата. Сообщество же растений чутко реагирует на эти изменения метеорологических условий. Различают в связи с этим аспекты двух родов—постоянные, повторяющиеся из года в год, и временные, определяющиеся растениями (и группами их), развивающимися не каждый год, а лишь в особо благоприятные годы. При этих сменах состав

сообществ не изменяется. Смена аспектов остается той же, различаясь лишь в деталях.

Смены. Однако наряду с этим сообщества претерпевают и более резкие изменения, постепенно приводящие к коренному изменению их, обусловливающие переход их в другие сообщества. Эти процессы изменения, протекающие в тесном взаимодействии растений и среды, называют сменами.

Смену растительных сообществ можно хорошо проследить при зарастании озера. Растительность по берегам зарастающего озера располагается поясами (зоны зарастания). Число этих зон различно в разных местах озера.

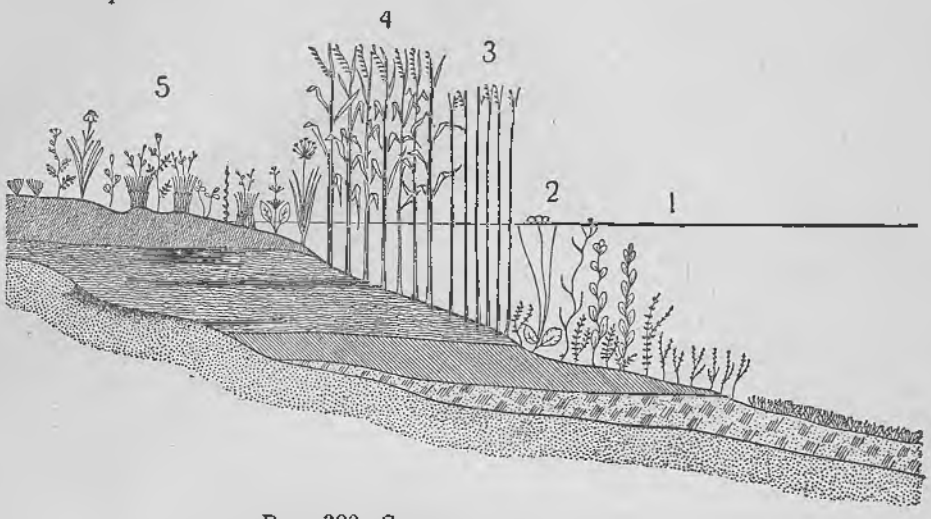


Рис. 380. Схема зарастания озера:

1 — пояс погружённых в воду растений; *2* — пояс растений с плавающими на поверхности воды листьями; *3* — пояс камыша; *4* — пояс тростника; *5* — пояс осок.

Благодаря ежегодному отложению на дне отмирающих растений, дно озера заполняется торфом, образующимся вследствие их неполного разложения; это приводит к постепенному обмелению озера, что ведёт за собой передвижение растительных поясов от периферии к центру. Через некоторое время (длительность процесса определяется величиной озера, подверженностью ветрам, глубиной озера и т. п.), озеро заполняется торфом и превращается в болото (рис. 380).

В результате процесса смены мы имеем переход одного сообщества растений в другое (водного в болотное).

Смены могут определяться:

1) изменением почвенно-грунтовых условий, например, в результате засоления почвы, наносов, осушки, заболачивания и пр.;

2) внедрением других растений в растительные сообщества; например, при внедрении *ели* в *сосновый лес*, происходит смена его *еловым лесом*, вследствие бо́льшей теневыносливости ели;

3) деятельностью человека (орошение, осушка, покос, вырубка леса и пр.) и т. д.

В результате многотысячелетнего взаимодействия растений и среды, растительные сообщества соответствуют данным климатическим условиям; такими сообществами для лесной зоны будут лесные, для степной зоны — степные и т. д.

Конечно, изменения в сообществе продолжаются и далее и обусловлены, например, усложнением состава, вследствие усложнения отношений между

видами растений, вследствие продолжающегося расселения растений и т. д., но они уже в основном не нарушают строения растительного сообщества.

В историческом развитии неоднократно происходила смена климатов. Сообразно изменениям климата изменялись и растительные сообщества.

Классификация растительных сообществ. Термин «растительное сообщество» употребляется для обозначения факта совместного произрастания растений и не является таксономическим. Так, *лес* вообще — растительное сообщество. *Еловый лес, сосновый лес* тоже растительное сообщество. *Еловый лес с черникой, еловый лес с брусникой* — тоже и т. д.

Чтобы разобраться в составе растительных сообществ, строят классификацию, подобно тому, как систематик растений создаёт ботаническую классификацию (вид — род — семейство и т. д.). Единицей в геоботанике является ассоциация — это наименьшая, хорошо различимая физиономически единица растительного покрова. В еловых лесах средней полосы Европейской части СССР, например, хорошо различимы следующие ассоциации:

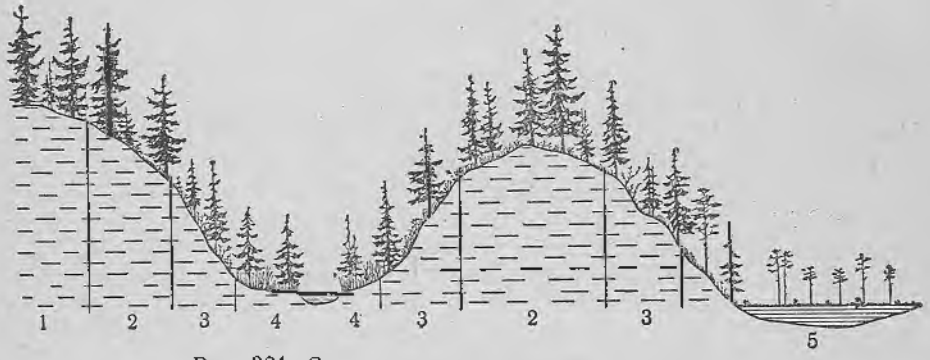


Рис. 381. Схема расположения типов ельников:

1 — ельник-брусничник; *2* — ельник-кисличник; *3* — ельник-черничник; *4* — ельник травяной; *5* — сфагновое болото с низкорослой сосной.

1. Ассоциация *ельник-черничник*. В I ярусе *ель* (*Picea excelsa*), во II ярусе — *черника*, в III — напочвенном ярусе — *зелёные мхи*.

2. Ассоциация *ельник-кисличник*. I ярус — *ель*, II ярус — *кислица*, III ярус — *зелёные мхи* (те же, что и в I ассоциации).

3. Ассоциация *ельник-брусничник*. I ярус — *ель*, II ярус — *брусника*, III ярус — мхи (те же, что в 1 ассоциации).

Условия существования перечисленных ассоциаций различны. Они тесно связаны с увлажнением, располагаясь каждая в определённых условиях рельефа: *ельник-черничник* — в наиболее пониженных местах, например, в нижних частях склона; *ельник-кисличник* — в средних условиях увлажнения, в средней части склона; *ельник-брусничник* — в более сухих местах, обычно в верхних частях склона (рис. 381).

Таким образом, все признаки, входящие в определение растительного сообщества — 1) определённый видовой состав, 2) определённые условия существования и 3) определённый внешний вид выражены и в ассоциации. Достаточно малейшего изменения внешних условий — и мы имеем новую ассоциацию. Переход, естественно, постепенный, что несколько осложняет выделение ассоциаций в природе.

Перечисленные выше ассоциации ельников имеют много общего, различаясь лишь составом травянистого яруса. Все они имеют в верхнем ярусе *ель* и в напочвенном покрове зелёные мхи. Их можно объединить в более крупную единицу — *ельников-зеленомошников*.

В наших еловых лесах ещё ниже по склонам, там, где грунтовые воды стоят близко к поверхности — в напочвенном покрове развиваются другие мхи и, особенно обильно среди них *кукушкин лён* (*Polytrichum commune*). Ещё ниже, при выходе грунтовых вод на поверхность, появляются другие мхи — так называемые *торфяные, сфагновые* мхи (*Sphagnum*). *Ель*, не приспособленная к росту в заболоченных условиях, начинает отмирать. Таким образом, ниже *ельников-зелёномошников* располагаются *ельники-долгомошники, ельники сфагновые* (*Piceeta sphagnosa*) (рис. 381). Они состоят из ряда ассоциаций.

Наивысшей единицей является тип растительности — в данном случае — *древесный*. Ему можно противопоставить *тип травянистой растительности* — (степи, луга и пр.).

Понятие о флоре и растительности. Рассматривая географическое распространение организмов, можем различать: распределение отдельных организмов (видов и других систематических единиц) и распределение сочетаний растений — растительных сообществ, сообразно понятиям о флоре и растительности. Под флорой подразумевают совокупность растений той или иной территории (флора, например, Московской области, флора СССР, флора земного шара).

Под растительностью подразумевают совокупность растительных сообществ (например, растительность Московской области — луга, леса, болота и пр., растительность СССР, растительность земного шара). Таким образом, объектом геоботаники является растительность.

ГЕОГРАФИЯ РАСТЕНИЙ

ПОНЯТИЕ ОБ АРЕАЛЕ

Каждый растительный вид обладает способностью к расселению благодаря наличию у растений семян или различных форм вегетативного размножения, распространяемых внешними агентами (ветер, вода и пр.) или активно (например, растения с разбрасыванием семян, образующие корневища и пр.). Он постепенно расширяет область своего распространения и, наконец, занимает всю территорию, доступную для его существования. Однако при своём расселении вид встречается нередко с непреодолимыми препятствиями в виде океанов, высоких гор с иными климатическими условиями на высотах и т. д. В итоге растение занимает определённую площадь, которая называется ареалом. Растение может достигнуть границ своего возможного распространения — климатических, почвенных, механических и тогда ареал его остаётся длительное время относительно устойчивым. Однако, имеется много видов в любой стране, которые ещё не заняли всей площади, пригодной для их обитания, например, многие растения равнинных территорий СССР, сравнительно недавно освободившихся от ледникового покрова. Такие виды расширяют площадь своего распространения.

Имеется много растений, наоборот сужающих площадь своего распространения вследствие изменения климата или других условий, сказывающихся неблагоприятно на растении. Ареалы таких растений будут неустойчивыми. Ареалы различных растений имеют различные размеры. От ничтожных, занимающих один какой-либо ограниченный пункт (например, ареал *эльдарской сосны, Pinus eldarica,* произрастающей в Грузии, равен 50 гектарам), до занимающих огромную территорию (например, тростник — *Phragmites communis,* произрастающий на всех материках земного шара, или *крапива,* всюду сопутствующая жилью человека). Громадное большинство растений обладает средних размеров ареалами.

Ареал вычерчивается на картах. На карту наносят крайние пункты нахождения растений и соединяют их линией, получается замкнутая кривая, очерчивающая границы распространения растения (рис. 382). Формы ареалов у различных видов различны.

Такой способ вычерчивания не даёт представления о распределении растения внутри ареала. А здесь может быть очень различная картина, так как в пределах ареала не вся площадь пригодна для произрастания растений. Например, какой-либо вид, приуроченный к песчаным почвам,— естественно, в пределах его ареала будет расти только на песках, отсутствуя на других почвах. Гораздо более интересны точечные ареалы — когда на карту наносятся все известные пункты произрастания растения (рис. 383). Однако точечные ареалы трудно исполнимы, требуя обширных данных по

распространению растений, чего для большинства видов мы не имеем на протяжении всей площади их распространения.

Мы можем наносить на карту ареалы видов, родов, семейств, а также и определённых растительных сообществ. Единицей в географии растений и являются ареалы, подобно тому, как в систематике является единицей вид.

Объединяя сходные ареалы, сопоставляя группы ареалов, отличающихся по форме, величине, ботанико-географ устанавливает географические элементы флоры, определяя тяготение определённых видов

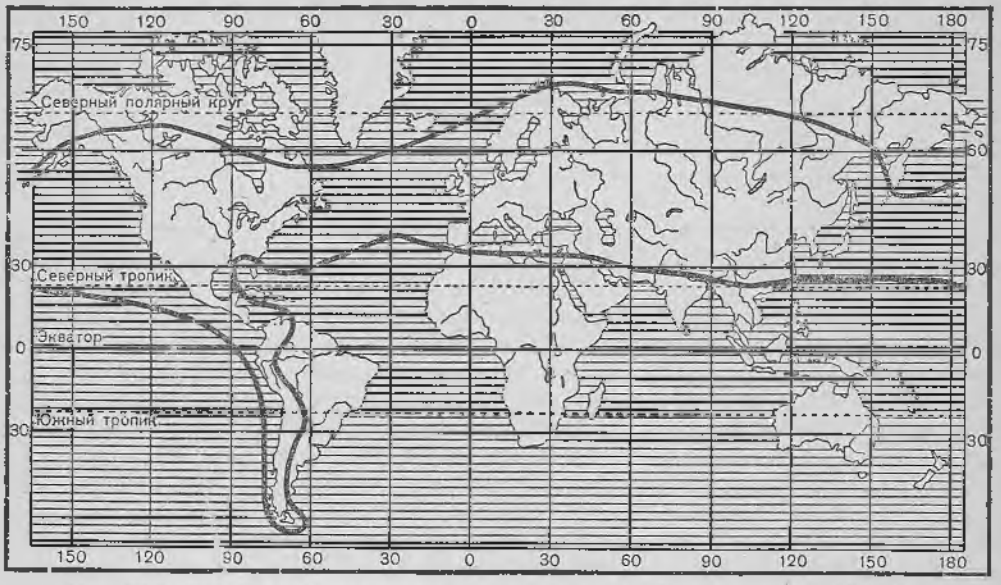


Рис. 382. Евразийско-американское разъединение. Род смородины (*Ribes*).

к тем или иным территориям. Сравнивая ареалы, можно прийти к заключению о путях расселения растений, о месте их возникновения и таким образом уяснить историю флоры той или иной территории. Чрезвычайно важно знать для уяснения этого вопроса картину прошлого распространения растений, о чём могут свидетельствовать ископаемые остатки растений, найденные за пределами современного ареала растений. Однако такие находки очень редки и часто приходится довольствоваться анализом современного распространения растений.

Вопрос о месте возникновения растения усложняется ещё и тем, что вид мог возникнуть в какой-либо точке и при расселении, встретив более благоприятные условия, где он будет гораздо обильнее или разнообразнее, образовал здесь вторичный центр.

В ботанической географии существует много методов, позволяющих с большей или меньшей вероятностью правильно разрешать вопросы о месте возникновения тех или иных систематических единиц.

Классификация ареалов. Различают ареалы: 1) сплошные, когда вид занимает одну непрерывную территорию, с расстояниями между особями внутри ареала, не превышающими естественных возможностей растения к расселению (ветром, водой и другими агентами); 2) разорванные, когда ареал разбит на 2 или более изолированные части, между которыми расстояние значительно превышает естественные возможности растения к расселению (рис. 384).

Разорванные ареалы имеют особенно важное значение в ботанической географии, так как мы должны признать, что в прошлом вид обладал сплошным ареалом, а затем, вследствие изменений условий в отдельных частях (климатические изменения, изменение положения морей и суши и пр.), он здесь вымер, сохранившись лишь в местах, наиболее благоприятных для его существования.

Существует много различных типов разъединения. Для нашей территории особенно большое значение имеет а р к т о а л ь п и й с к о е р а з ъ е д и н е н и е, при котором виды имеют одну часть ареала в Арктике,

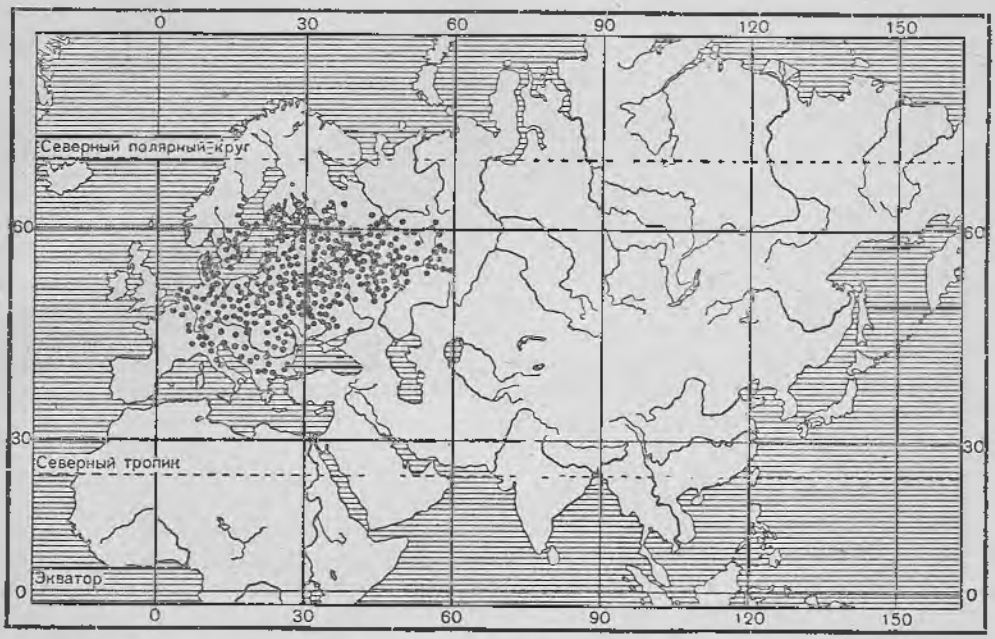


Рис. 383. Точечный ареал. Копытень (*Asarum europaeum*) — зимнезелёное растение широколиственных и смешанных лесов.

в тундре (бóльшую часть), а другие части в горных системах — например, Кавказа, Альп, Тяньшаня и др., встречаясь там в альпийских условиях.

Это разъединение можно с уверенностью датировать ледниковым возрастом, когда растения под действием ледника с севера двигались к югу, а также с гор в равнины, где и перемешалась флора арктическая с флорой альпийской, до наступления ледника, в третичное время хорошо отличавшиеся. После отступания (таивания) ледника, эта смешанная арктоальпийская флора ушла вслед за ледником к северу, заняв современные арктические области, и в горы, заселив альпийские пояса гор. Из других типов разъединений укажем е в р а з и й с к о-а м е р и к а н с к о е (рис. 382).

Ф о р м а ареалов очень разнообразна. Не перечисляя их, укажем л е н т о ч н ы е ареалы, когда растение, распространяясь узкой полосой, даёт на карте впечатление ленты. Такие ленточные ареалы образует, например, *сибирская лиственница* (*Larix sibirica*) на северо-востоке Европейской части СССР.

Большое значение для ботанической географии имеют р е л и к т о в ы е растения (р е л и к т ы) и э н д е м и ч е с к и е растения (э н д е м и к и).

Р е л и к т ы — это остаточные растения, сокращающие свой ареал, прежде обладавшие значительно бóльшими ареалами. Они являются остатком от прежних эпох, когда условия существования более благоприятство-

вали виду. С изменением условий эти растения вымерли на большей части ареала, сохранившись лишь в местах, благоприятствующих их росту. Возраст реликтов может быть очень различен. Например, *гинкго (Ginkgo biloba)* — растение из класса голосеменных — сохранилось в диком виде лишь в горах Западного Китая, в то время как в мезозойскую эру этот порядок растений (*Ginkgoales*) был широко распространён в северном полушарии, о чем свидетельствуют многочисленные находки ископаемых остатков в Евразии и Северной Америке.

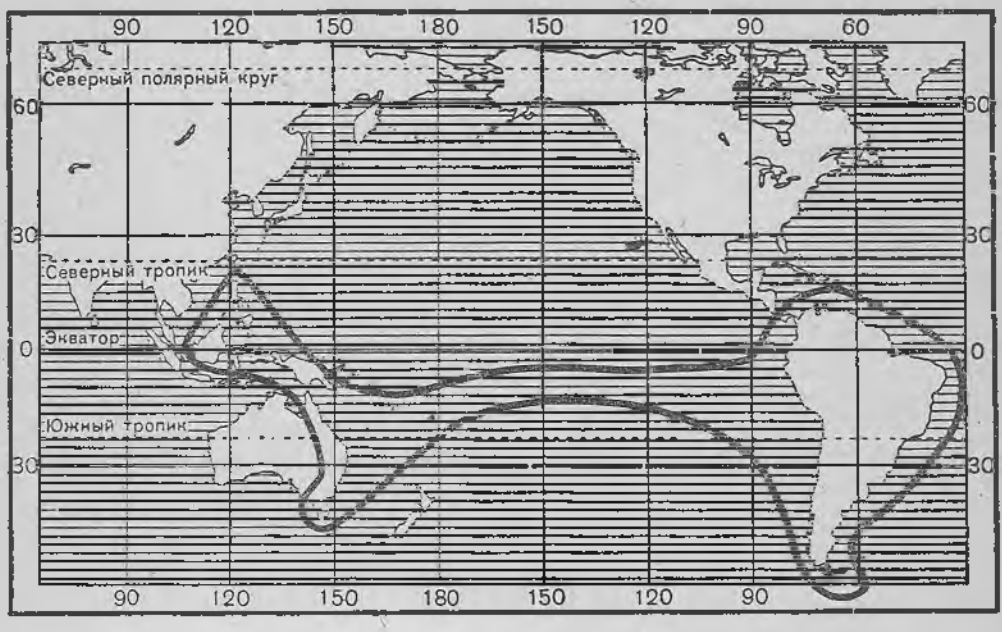


Рис. 384. Ареал (разорванный) *Drimys* — из семейства магнолиевых.

На нашей территории имеются третичные реликты, сохранившиеся от третичного времени в местах, не занимавшихся ледником — на юго-востоке Кавказа (Талыш), в Крыму, на Дальнем Востоке и др.; имеются также ледниковые реликты, сохранившиеся в местах, где не было ледника — например, *клюква*, *багульник* и другие на юге Средне-Русской возвышенности.

Имеются также реликты и послеледниковые, так как климат от ухода ледника до наших дней изменялся неравномерно и различные растения то отступали, то расширяли свои ареалы.

Эндемики — это растения, ограниченные в своём распространении какой-либо областью, отсутствующие в других. Это будут чаще всего растения, обладающие ограниченными ареалами. Особенно богаты эндемиками горные страны (например, Кавказ — 19,8% всей флоры) и острова. Эти территории отграничены от соседних (горные растения не могут спуститься в равнины, обладающие иными климатическими условиями, островные растения изолированы от суши водным пространством), что ведёт к своеобразным путям развития растений.

Чем старше изолированная территория, тем больше там эндемиков. Поэтому число эндемических растений и имеет большое значение для географии растений, для характеристики ботанико-географических областей.

Человек, в своей хозяйственной деятельности, вносит существенные изменения в распределение растений. Поэтому различают ареалы искус-

ственные, расширенные, или наоборот суженные человеком, по сравнению с ареалами естественными. Продвигая сельскохозяйственные культуры на север, расширяя площадь распространения акклиматизированных растений, привезённых из других областей, человек коренным образом изменяет лик Земли. Изучение ботанико-географических областей, условий существования растений в пределах их, облегчает работу по внедрению новых ценных культур в местный ассортимент растений.

КЛИМАТ И ЗОНАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Изменение растительности с севера на юг. Распределение растений на земном шаре определяется прежде всего климатом. Вслед за постепенным изменением климата от полюса к экватору наблюдается смена зон растительности, что особенно хорошо заметно на больших территориях суши (например, Евразия, Северная Америка).

Растительные зоны протягиваются широкими полосами с запада на восток, определяя ландшафт территорий, ими занимаемых. В СССР, вследствие равнинности его территории, отсутствия высоких гор меридионального направления, зональность очень резко выражена. Только на юге — в Крыму, на Кавказе, а также в Средней Азии—имеется нарушение зональной системы. Здесь, в высоких горах резко проявляется вертикальная зональность. Уральские горы, Алтай, горы Кольского полуострова не нарушают общего распространения растительных зон. Поэтому последние протягиваются непрерывно от западных границ СССР до Дальнего Востока. Растительность Крыма, Кавказа и других горных территорий не описывается здесь за недостатком места.

С севера на юг в СССР выражены следующие растительные зоны: 1. Тундровая зона. 2. Лесная зона. 3. Степная зона. 4. Пустынная зона. Кроме того, выделяются три переходных зоны: лесотундры — между тундрой и лесной зоной, лесостепи — между лесной и степной зонами, полупустыни — между степной и пустынной зонами.

Помимо зональных типов на нашей территории имеют развитие и интразональные типы растительности. К ним относятся, например, болота, луга, встречающиеся в различных зонах.

Изменение растительности с запада на восток. С запада на восток на огромном протяжении СССР климатические условия также изменяются. Внутренние территории СССР (Сибирь, Азия) отличаются резко континентальным климатом (холодные зимы, жаркое лето, малое количество осадков), в то время, как западные и восточные территории обладают более мягким климатом. Западные территории испытывают влияние Атлантического океана, сказывающегося в наличии здесь более мягких зим, менее жаркого лета, бóльшего количества осадков. Влияние Атлантики испытывает почти вся Европейская часть СССР — до Урала. По мере приближения к Тихому океану — в восточных районах СССР (Дальний Восток, Чукотка, Камчатка) климат также становится более мягким.

Таким образом, в равнинной части СССР климат изменяется в двух направлениях: с севера на юг и с запада на восток. Соответственно этому распределяется и растительность. Растительные зоны имеют неодинаково мощное развитие на протяжении СССР. Более влаголюбивые и менее холодостойкие типы выклиниваются в Азии (Сибирь), наоборот, более зимостойкие и засухоустойчивые типы (степи, пустыни), имеют более мощное развитие в центральных частях, сужаясь или даже исчезая к западу и к востоку.

ТУНДРОВАЯ ЗОНА

Огромные пространства северной части СССР занимает зона тундр. К этой зоне относятся все острова Ледовитого океана (Новая Земля, Колгуев, Земля Франца-Иосифа, Ново-Сибирские острова и т. д.) и значительной ширины полоса материковой части, примыкающей к океану. Южная граница тундровой зоны проходит от г. Колы, через южную часть полуострова Канин, далее примерно по 67° параллели до Салехарда — в низовьях рек Таза, Енисея, отчленяя весь Таймыр, и далее на восток на расстоянии 100—102 *км* от побережья Ледовитого океана до Нижне-Колымска на Колыме. Далее граница круто поворачивает к югу, направляясь к верховьям р. Анадыря и спускаясь на Камчатке до 59° с. ш.

Южнее, то расширяясь, то сужаясь, идёт полоса лесотундр — вплоть до сплошной границы лесов.

Тундра, таким образом как бы жмётся к океану. Там, где материк вдаётся далеко в океан, и леса отодвигают свою границу к северу (см. карту в конце книги).

Климатические условия в тундре неоднородны на всём её протяжении. Наиболее благоприятные условия имеют место в западной части зоны — на Кольском полуострове. Тёплое течение Гольфстрим, близость Атлантического океана, умеряют холодное дыхание Арктики. При движении к востоку климат делается всё более и более материковым — осадков выпадает меньше, зимы становятся суровее. При приближении к восточным границам СССР, — начиная примерно от Колымы, — климат снова становится более мягким. Зимы здесь менее суровы, а лето прохладное — сказывается умеряющее влияние Тихого океана.

Наименее благоприятные климатические условия имеют место в срединных — континентальных областях тундровой зоны Евразии.

Тундра — страна холода. Средняя температура года в тундре ниже 0°. Морозы длятся от 6 (Кола) до 8,5 (устье Лены) месяцев. В это время не бывает оттепелей. Средняя температура января, например, в некоторых местах Якутии—40°, в Дудинке —29°,3, в Салехарде—25°,6. На западе значительно меньшая — Колгуев —13°, Кола—6°.

Количество осадков невелико — в среднем 200—300 *мм* в год. Наибольшее количество осадков свойственно крайним западным и восточным пунктам, в средних же частях падает до минимума (например, в дельте р. Лены около 100 *мм*). Незначительное количество осадков сближает тундры с пустынями. Здесь, как и в пустынях, имеет место слабое промывание (выщелачивание) почвы, что приводит даже к образованию в тундре карбонатных солончаков. Осадки распределены неравномерно в течение года. Большее их количество выпадает во второй половине лета, наименьшее — весной (март — апрель). Осадки никогда не достигают большой силы, обычно они выпадают в виде моросящего дождя. Снег возможен во все месяцы года. Однако большой мощности снегового покрова в тундре не бывает, как вследствие ничтожного количества осадков, так и благодаря сильным ветрам, сдувающим снег с малейших повышений в низины и оголяющим почву на большом протяжении, вследствие чего почва подвергается действию сильных морозов.

Средняя годовая сила ветра —7,4 *м* в секунду. Зимой нередко бывает пурга, когда ветер дует с силой в 40 *м* в секунду, вздымая столбы снежной пыли, застилающей горизонт на больших пространствах. Пурга нередко длится в течение 5—6 и более дней. Большую часть года небо покрыто облаками. Ясная погода имеет место лишь в зимнее время.

Такие суровые условия приводят к развитию в почве вечной мерзлоты. Скованная морозом почва в летнее время не оттаивает до конца и на некоторой глубине сохраняется из года в год вечно мёрзлый слой почвы.

В крайних западных пунктах мерзлота отсутствует, при движении к востоку полоса вечно мёрзлых почв увеличивается, достигая максимума в Сибири, где граница её спускается южнее Иркутска. Наличие вечной мерзлоты приводит к замедлению почвообразовательных процессов; способствуя застаиванию влаги в поверхностных горизонтах, вечная мерзлота влечёт за собой сильное заболачивание поверхности. На склонах, при оттаивании мёрзлого слоя происходит оплывание грунтов, что приводит к созданию своеобразных форм рельефа.

В различных почвах глубина залегания вечной мерзлоты различна. Глубже всего оттаивают песчаные почвы (до 1,5—2 *м*), глинистые почвы — до 1—1,25 *м*. Наименее глубоко оттаивают торфянистые почвы — до глубины 30—45 *см*.

Вечная мерзлота, малое количество атмосферных осадков, низкие температуры, сильные ветры — создают в тундре условия физиологической сухости. Корни растений, располагаясь в холодной почве, несмотря на избыток влаги не в состоянии подавать её растению в нужном количестве, и растения страдают, как и в пустынях, от недостатка влаги.

Растительность тундры. Вегетационный период, в течение которого возможно развитие растений, в тундре очень короток и равен 2—3 месяцам.

Суровая обстановка, особенно сильные иссушающие ветры, приводят к гибели деревянистой растительности. Деревья в тундре отсутствуют, как отсутствуют на открытых местах и высокие кустарники. Вообще все части растения, возвышающиеся зимой над снежным покровом, отмирают вследствие иссушения. В тундре отсутствуют однолетние растения. Короткий вегетационный период недостаточен для прохождения растением в один год всех стадий развития — они не успевают образовать зрелых семян. Даже многие многолетники здесь не успевают закончить цикла, в связи с чем утеряли способность размножения семенами, размножаясь лишь вегетативно. Например, на Шпицбергене не дают зрелых семян *карликовая берёзка* (*Betula nana*), *водяника* (*Empetrum nigrum*), *овсяница* и др. У многих растений семена дозревают на следующий год после их образования. Редки в тундре луковичные и клубневые растения. Все растения тундры — растения длинного дня, так как подвергаются летом непрерывному освещению, наблюдающемуся в высоких широтах.

Преобладают вечнозелёные формы — многолетние растения с кожистыми листьями, несущими различные приспособления для уменьшения испарения (свёрнутые в трубку листья, волосяной покров на нижней поверхности листа, глубокое погружение в ткань листа устьиц и т. д.).

Жизненные формы тундры. Особенно характерна так называемая шпалерная форма кустарников и деревьев. Ствол и ветви их скрыты в моховом или лишайниковом покрове, а на поверхность выходят лишь мелкие боковые веточки (*ели*, *берёзы*, различные *ивы* и т. д.) (рис. 385).

Подушкообразные формы свойственны растениям различных семейств. В этом случае от корневой шейки отходят в разные стороны многочисленные побеги, в свою очередь ветвящиеся на периферии, вследствие чего растение приобретает форму шара. Нижние листья, отмирая, падают вниз и, перегнивая, создают почву внутри подушки. Наблюдения показывают, что почва в тундре нагревается сильнее, чем воздух. Прижимаясь к земле, растения получают больше тепла. При таком положении прижатые к земле растения меньше подвержены иссушающему действию ветров (рис. 385).

Суровые условия приводят к ничтожному нарастанию органической массы растения. Так, *лишайники* нарастают в год на 1—3 *мм*. У полярной ивы (*Salix polaris*) побеги за год удлинялись на 1—5 *мм* и давали всего 2—3 листочка. У *водяники* (*Empetrum nigrum*) годич-

ные кольца образованы лишь одним рядом сосудиков древесины. Исследованный на Кольском полуострове *можжевельник* диаметром в 83 *мм* имел солидный возраст (сосчитанный по числу годичных колец) — 544 года. Следовательно, в среднем прирост за год здесь равнялся 0,19 *мм*!

Тундровые растения имеют обычно крупные, ярко окрашенные цветки (например, *купальница*, *синюха*, *мытники*, *маки* и др.). Соцветия некоторых сложноцветных, например, *арктической ромашки*, при высоте растения в 5—10 *см*, достигают 8 *см* в диаметре. Произрастая группами, растения дают нередко крупные куртины, создавая подобие яркоокрашенных ковров,

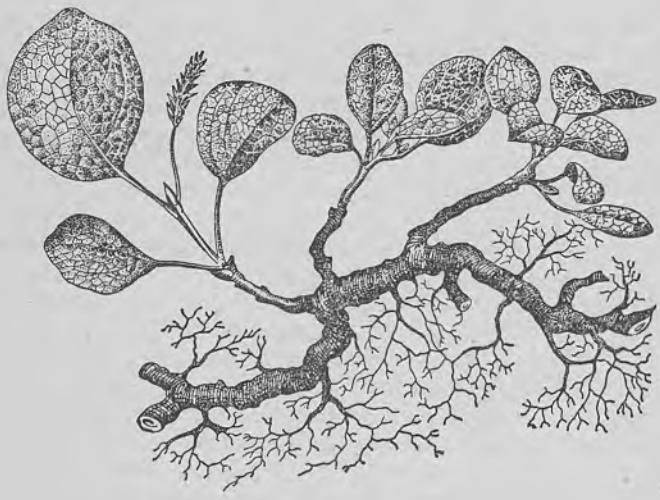


Рис. 385. Шпалерная форма ивы (*Salix reticulata*).

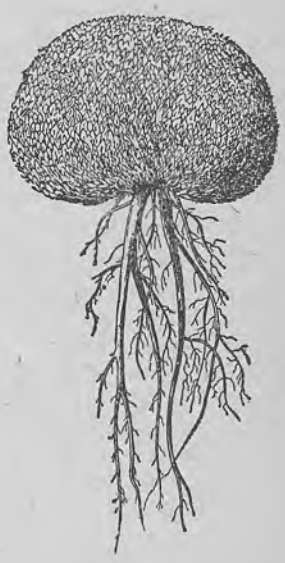


Рис. 386. Подушковидная дернина арктической крупки (*Draba alpina*).

цветочных клумб, выделяющихся на тёмном фоне лишённых растительности участков почвы. Это ещё более подчёркивается подушкообразным ростом растения, когда каждая веточка подушки несёт большое количество цветков (рис. 386). Обилие ярких, крупных цветов, вероятно, связано с малым количеством насекомых в тундре (как и в высокогорных областях), которые должны быть привлечены для совершения опыления.

Многие тундровые растения могут без вреда для себя переносить значительные понижения температуры. Застигнутые во время цветения морозом они не погибают, продолжая развитие при наступлении благоприятных условий. Так, упоминавшийся выше (см. раздел «Экология») *арктический хрен* (*Cochlearia arctica*), продолжая развитие, перенёс морозы в 46°. Этим свойством обладают и многие растения высокогорных областей, а также ряд травянистых растений наших широт (для окрестностей Ленинграда, например, приводится 29 таких перезимовывающих в зелёном состоянии растений).

Тундра — понятие географическое. Здесь встречается большое число разнообразных растительных сообществ. Неправилен широко распространённый взгляд, будто тундра представлена сплошными болотными пространствами. Наряду с болотами здесь развиты и каменистые, песчаные, подчас довольно сухие почвы.

Условия рельефа, почвы неоднородны на протяжении тундровой зоны. Сообразно этим условиям имеет место чередование различных растительных

сообществ. Соотношение их меняется в юго-восточном направлении, в связи с чем тундровую зону разделяют на ряд широтных полос, называемых подзонами.

Флористические особенности тундровой зоны. Флора тундровой зоны очень бедна. Здесь насчитывается не более 500 видов высших растений. Флора эта молодая. В связи с этим среди тундровых растений очень мало эндемических форм. Детальный анализ арктической флоры показывает, что восточная часть материка Евразии является центром возникновения тундровой флоры. Образовавшись в горных областях Дальнего Востока в третичный и в ледниковый периоды, эта новая флора, вслед за отступающим ледником двинулась на освобождённые ото льда территории — к западу вдоль побережья Ледовитого океана, дойдя до Западной Европы, а по горным хребтам (Алтай, Саяны, Урал, Центральная Азия, Кавказ) проникла и в горные области Европы (Карпаты, Альпы). Этим объясняется сходство арктической и высокогорной флоры.

Лесотундра. При движении к лесной зоне среди тундровых пространств начинают всё чаще встречаться отдельные деревца, постепенно образующие всё более и более крупные группы. Сначала они приурочены к долинам рек, кое-где по склонам поднимаясь и на водораздельные пространства. Безлесные участки всё более и более теряются среди этих лесных участков, и, наконец, леса образуют сплошные насаждения, образуя переходы к лесной зоне. Переходная зона между лесной зоной и тундрой называется лесотундрой.

ЛЕСНАЯ ЗОНА

Общая характеристика и подразделения лесной зоны. Наибольшее протяжение в СССР имеет лесная зона. Начиная с островков леса и отдельных деревьев, образующих границу лесной зоны на севере, и до чернозёмных почв на юге, то расширяясь, то сужаясь, лесная зона широкой полосой протянулась от западных до восточных границ нашего государства. На этом громадном пространстве, занимая несколько больше $^1/_3$ его территории, климатические условия не остаются постоянными. Температура и количество осадков — эти два фактора, в основном определяющие распределение растительности, имеют различное выражение в разных частях лесной зоны. Для большей части её средняя годовая температура равна +2—+5°С. Количество осадков — 500—700 *мм*. Максимум осадков падает на лето. Зима суровая, лето тёплое. Вследствие достаточного количества осадков почва хорошо промывается (выщелачивается), засоления грунтов не наблюдается. Наиболее распространёнными почвами являются подзолистые. Только в Европейской части СССР, да и то преимущественно в западной части, встречаются широколиственные породы (*граб*, *бук*, *дуб*, *клён* и др.), в примеси к хвойным образующие смешанные леса и реже (на юге лесной зоны) образующие чистые насаждения. Широколиственные породы не переходят за Урал, отсутствуя в Западной и Восточной Сибири. Взамен их здесь развиваются так называемые мелколиственные деревья (*берёза*, *осина*). После длительного перерыва широколиственные породы появляются на Дальнем Востоке. В связи с этим лесная зона хорошо разделяется на 3 подзоны: 1) подзону хвойных лесов (тайга); 2) подзону смешанных лесов — где наряду с хвойными деревьями встречаются широколиственные породы, сбрасывающие на зиму листву, и 3) подзону широколиственных лесов, за пределами сплошного распространения ели (на юге лесной зоны) (см. карту в конце книги).

Леса

Подзона хвойных лесов (тайга). Хвойные леса представлены в различных частях различными лесообразующими породами.

В Европейской части СССР хвойные леса образованы на большем протяжении *елью европейской* (*Picea excelsa*, рис. 387) и *сосной* (*Pinus silvestris*) (рис. 136). *Ель* — одна из наиболее теневыносливых лесных пород — может выносить сильное затенение другими деревьями. Ветвится ель почти от самого основания. Поэтому в еловых лесах мрачно, темно, света к почве проникает мало. Этим определяется экология травянистых растений ельников. Лесные травы поставлены в очень неблагоприятные условия в отношении перекрёстного опыления (мало насекомых), в связи с чем у них сильно развита способность к вегетативному размножению — они обладают длинными ползучими корневищами: *черника*, *брусника*, *грушанка* (*Pirola*), *майник двулистный* (*Majanthemum bifolium*) (рис. 388, *А*, *Б*), *ландыш* (*Convallaria majalis*), *гудиера* (*Goodyera repens*), *седмичник* (*Trientalis europaea*), *кислица* (*Oxalis acetosella*), или длинными, стелющимися по земле надземными побегами (усы, плети), как у *земляники*, *линнеи северной* (*Linnaea borealis*). У некоторых растений имеется самоопыление, развиваются клейстогамные, нераскрывающиеся цветки (*кислица*) или специальные приспособления, обеспечивающие самоопыление в случае неудачи перекрёстного (например, у *одноцветковой грушанки* — *Moneses uniflora*). Цветки обычно крупные, большей частью белой окраски — лучше заметные на тёмном фоне лесной почвы. Другой особенностью травянистой растительности елового леса является довольно большое количество сапрофитных и полусапрофитных растений.

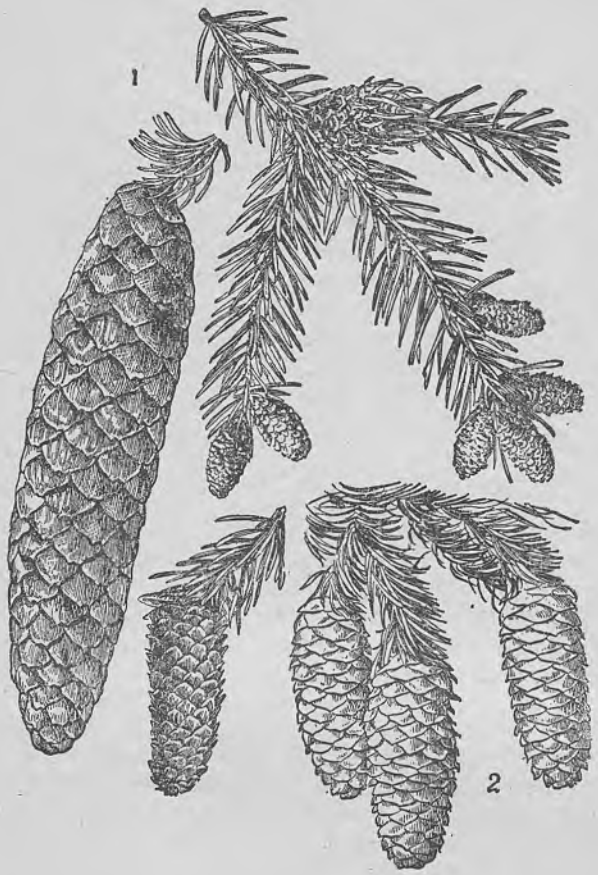


Рис. 387. *1* — ель европейская (*Picea excelsa*); *2* — ель сибирская (*Picea obovata*).

Ель очень требовательна к почве и произрастает на влажных, сравнительно богатых питательными веществами почвах. На бедных почвах, на песках и при большем увлажнении (на болотах) ель вытесняется сосной.

Типы ельников. В зависимости от внешних условий (почва, рельеф, увлажнение) ельники распадаются на ряд типов, объединяющих различные ассоциации. На хорошо дренированных местах, по склонам — встречаются *ельники-зелёномошники* (рис. 381). Они представлены рядом ассоциаций: *ельник-кисличник*, *ельник-брусничник*, *ельник-черничник*. При наличии более

богатых почв, особенно в южных частях зоны — в полосе смешанных лесов, здесь нередка примесь *дуба*, *липы*.

В первом ярусе господствует *ель*, во втором ярусе нередка примесь *берёзы*, *осины*, *сосны*. В подлеске — *рябина* (*Sorbus aucuparia*), *можжевельник* (*Juniperus communis*), *козья ива* (*Salix caprea*), иногда *шиповник* (*Rosa acicularis*, *R. cinnamomea*).

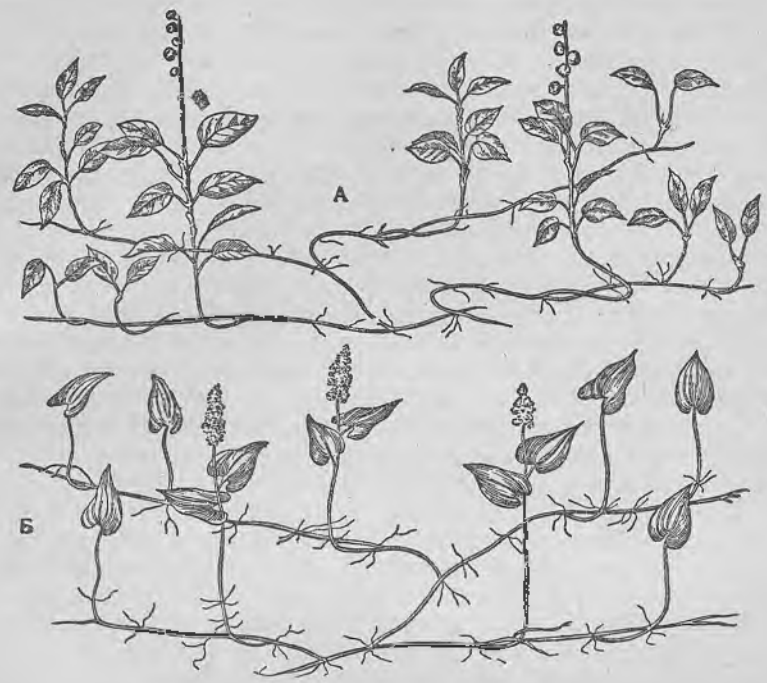


Рис. 388. *А* — грушанка (*Pirola*). *Б* — майник (*Majanthemum bifolium*).

В травянистом покрове большую роль играют *папоротники* (*Dryopteris Linnaeana*), *плауны* (*Lycopodium clavatum*, *L. annotinum*), злаки — *бор* (*Milium effusum*), *щучка* (*Deschampsia flexuosa*) *ландыш*, *майник*, *седмичник*, *грушанка круглолистная* (*Pirola rotundifolia*), *грушанка однобокая* (*Ramischia secunda*), *грушанка одноцветковая* (*Moneses uniflora*), *кислица* и кустарнички — *брусника* и *черника*. Последние три растения являются преобладающими в тех или иных местах и дают возможность выделить упомянутые выше ассоциации. В напочвенном покрове сплошной ковёр лесных *зелёных мхов*, откуда и название — *ельники-зеленомошники*. По более тенистым местам напочвенный покров отсутствует, почва здесь голая, покрытая опавшей хвоей. Кое-где встречаются различные с а п р о ф и т ы: *Epipogon aphyllus*, *Corallorrhiza innata*, *Monotropa hypopitis* и п о л у с а п р о ф и т ы — например, гудиера.

В средних условиях увлажнения развивается *ельник-кисличник*, по более сухим местам (выше по склону) он сменяется *ельником-брусничником*, при большем увлажнении (ниже по склону) располагается *ельник-черничник*. При дальнейшем увеличении влажности (пониженные, нижние части склонов) зелёномошники сменяются другими типами. При наличии п р о т о ч н о й в о д ы моховой покров деградирует и мощно развиваются травянистые растения — *аконит*, *дельфиниум*, *купальница* (*Trollius europaeus*), различные злаки и осоки. Такие *травяные ельники* обычно сопровождают берега лесных речек и ручьёв. При наличии н е п р о т о ч н ы х

вод наблюдается начало заболачивания. Лесные мхи тогда уступают место *кукушкину льну* (*Polytrichum commune*), растущему дернинами, кочками и собирающему значительное количество влаги. Развиваются *ельники-долгомошники*. При дальнейшем развитии процессов заболачивания они сменяются *сфагновыми ельниками*. *Сфагновые мхи*, играющие здесь в напочвенном покрове наибольшую роль, сначала появляются отдельными пятнами среди дернины *кукушкина льна*. Обладая своеобразным анатомическим строением, они обеспечивают накопление большого количества влаги и ведут к развитию *сфагнового болота* (см. ниже). Здесь *ель* вытесняется *сосной*, так как не выдерживает плохой аэрации почв, имеющей место на болоте. Упомянутые выше ельники связаны с условиями произрастания и могут быть расположены в ряд, как на рис. 381. При увеличении богатства почв (на юге лесной зоны) развиваются так называемые *сложные ельники* — с примесью *дуба*, *липы* и других широколиственных элементов.

Сосновые леса и их типы. Сосновые леса встречаются пятнами, среди ельников, будучи приуроченными главным образом к песчаным более бедным почвам. *Сосна* — светолюбивое дерево. Очищение от сучьев у неё начинается очень рано и во взрослом состоянии дерево несёт крону лишь в верхней части ствола. Сосна, кроме того, порода сухолюбивая, может произрастать на сухих почвах. Поэтому, кроме типов, описанных для ели, сосна образует ещё дополнительные — в крайних условиях существования: А. *Сосняки* (*боры*)-*«беломошники»* с напочвенным покровом из различных *лишайников* — *Cladonia silvatica*, *C. rangiferina*, *C. alpestris*, *Cetraria islandica*, развивающиеся на сухих песчаных пространствах (вершины дюн, холмов), чрезвычайно бедных солями, и *сосняки* (*боры*)-*верещатники*, сходные с предыдущими, но ярус лишайников здесь разрежен и преобладает небольшой кустарничек *вереск* — *Calluna vulgaris*. Б. *Сфагновые болота с сосною*. При развитии заболачивания ель сменяется сосной, которая образует на болоте древесный полог. Дерево резко изменяет внешний облик, образуя нередко карликовые формы в центральных частях болота.

В восточных частях Европейской части СССР встречаются и некоторые другие хвойные породы — *пихта* (*Abies sibirica*), *лиственница сибирская* (*Larix sibirica*), *сибирская кедровая сосна* (*Pinus sibirica*). Дальше всех к западу идёт лиственница, раньше исчезает *пихта* и менее других проникает к западу *сибирская кедровая сосна*. *Европейская ель* заменяется *елью сибирской* (*Picea obovata*, рис. 387).

Пихта и *кедр* дают типы леса, сходные с еловыми, *лиственница* — с сосновыми. Однако лесообразующая роль этих пород в Европейской части СССР незначительна (они встречаются лишь в виде примеси к ели), очень мощно они развиваются за Уралом.

Западносибирская тайга. В Западносибирской низменности сильно развиты процессы заболачивания. *Ель европейская* здесь заменяется *сибирской елью*. Громадную роль играют и упомянутые выше *пихта*, *кедровая сосна* и *сибирская лиственница*. С севера на юг можно выделить: елово-лиственничную тайгу, в которой преобладает *ель сибирская* и *лиственница*, в виде примеси встречается *кедровая сосна* (главным образом по долинам рек); кедрово-болотную тайгу, где преобладают мощно развитые сфагновые болота с сосной, а на дренированных почвах — елово-кедровые леса; в более южных районах примешивается *пихта* (*Abies sibirica*). На почве зелёные мхи, черника, брусника. Типы, образуемые этими лесами, сходны с типами ельников Европейской части СССР. Северная граница идёт по северной границе сосны, южная — в западных частях не доходит несколько до 60° параллели, а на востоке несколько переходит её.

Урманно-болотная тайга, расположенная южнее предыдущей, характеризуется также мощным развитием верховых болот на водоразделах (Нарымский край). Леса густые с преобладанием главным образом *пихты сибирской*; много *ели, кедровой сосны.*

В подлеске — *рябина*, в западных районах — кустарниковая *липа*, в восточной заменяющаяся *карагайником — жёлтой акацией* (*Caragana arborescens*). В травянистом покрове — *черника, брусника*, на почве густой покров из зелёных мхов, достигающих здесь особенно мощного развития во всей лесной зоне СССР. Сибиряки называют такие леса урманами.

Восточносибирская тайга начинается за Енисеем. Здесь место сибирской лиственницы занимает *даурская лиственница* (*Larix dahurica*). В этой части таёжной зоны широко развита вечная мерзлота; даурская лиственница, обладающая широкой амплитудой в отношении к почвенным условиям, растёт и на суглинках, и на песках, и на торфяниках, свободно произрастая на вечномёрзлых почвах.

На песчаных почвах лиственничники образуют подобие сосняков, на сырых почвах развивается лиственничная сырая тайга, при дальнейшем увлажнении сменяющаяся моховой и сфагновой тайгой. По более сухим местам широко распространена брусничная лиственничная тайга (особенно в восточных районах). Из других коренных типов довольно значительное распространение здесь имеют березняки (в южной части).

Подзона смешанных лесов. Южнее подзоны хвойных лесов расположены смешанные леса. Здесь, по мере движения к югу наблюдается всё большая примесь широколиственных деревьев, сбрасывающих листву на зиму, — главным образом *дуба, клёна, липы* и их спутников.

Смешанные леса образуют широкую полосу на западе Европейской части СССР, довольно быстро сужающуюся к востоку, доходящую отдельными представителями до Урала. За Уралом широколиственные породы отсутствуют (за исключением липы) и там им соответствуют мелколиственные породы — *берёза, осина*, образующие нешироку полосу, протяжением примерно до Красноярска (см. карту растительности). После значительного перерыва в Азии широколиственные породы вновь появляются в другом видовом составе на крайнем юге Дальнего Востока. Наибольшее разнообразие широколиственных пород имеется в Западной Европе. В юго-западных частях Европейской части СССР (Латвийская ССР, Западная Белоруссия, Украина) ещё встречаются некоторые широко распространённые в Западной Европе формы, быстро исчезающие к Востоку (*бук, граб*), но практически на большом протяжении в Европейской части СССР господствующей из широколиственных пород является *дуб*. Из второстепенных пород назовём *граб, ясень, клёны, липу, вяз.*

Все эти широколиственные деревья в северных частях своего ареала встречаются в виде кустарников, располагаясь под пологом более стойких хвойных пород. Кроме древесных пород, в подлеске имеется целый ряд широколиственных кустарников. Среди них особенно широкое распространение имеет *орешник-лещина* (*Corylus avellana*), являющийся верным спутником дуба. Он образует сплошные заросли под пологом дуба, а также светолюбивых хвойных пород (*сосна*). Из других кустарников довольно значительным распространением обладает *бересклет бородавчатый* (*Evonymus verrucosa*), а на юго западе *бересклет европейский* (*Evonymus europaea*), *жимолость* (*Lonicera xylosteum*) и др. (рис. 389).

Травянистый покров широколиственных лесов имеет ряд специфических элементов и резко отличен от травянистых растений хвойных лесов. Здесь также преобладают широколистные растения. Злаки — *овсяница лесная* (*Festuca silvatica*), *овсяница гигантская*

(*F. gigantea*), *коротконожка лесная* (*Brachypodium silvaticum*), *бор* (*Milium effusum*), *дубравный мятлик* (*Poa nemoralis*), как и осоки — *осока волосистая* (*Carex pilosa*), *осока лесная* (*C. silvatica*) и др., имеют широкую листовую пластинку. Многочисленные двудольные растения — *сныть* (*Aegopodium podagraria*), *пролеска* (*Mercurialis perennis*), *зеленчук* (*Galeobdolon luteum*), *медуница* (*Pulmonaria officinalis*), *копытень* (*Asarum europaeum*), *удивительная фиалка* (*Viola mirabilis*), *душистый ясменник* (*Asperula odorata*) — также широкотравны и, обладая длинными корневищами, образуют сплошной покров, располагаясь густыми зарослями.

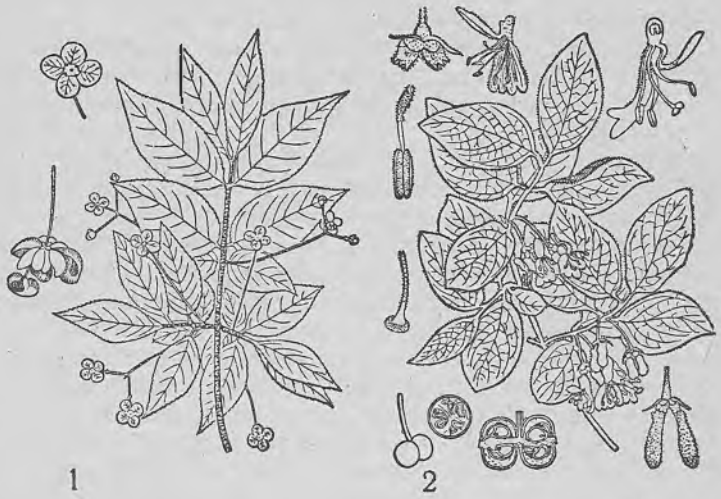


Рис. 389. *1*. Бересклет бородавчатый (*Evonymus verrucosus*). *2*. Жимолость (*Lonicera xylosteum*).

По отмирании осенью, листья деревьев, кустарников и травянистых растений опадают и образуют довольно толстый слой так называемой подстилки, покрывающей почву. Подстилка является важным экологическим фактором. Она, обладая большой теплоёмкостью и слабой теплопроводностью, предохраняет зимой почву и находящиеся в ней зачатки растений от промерзания. Верхний слой почвы в дубовом или липовом лесу имеет температуру 0° С, или немного ниже 0°. Накопление большой массы листовой подстилки препятствует распространению напочвенных мхов. Они здесь почти нацело отсутствуют. Интересно отметить, что развивающиеся здесь некоторые зелёные мхи также имеют широкие листья, например, *Catharinea undulata*, различные *Mnium*.

Наличием мощной листовой подстилки и отсутствием мохового покрова лиственные леса резко отличаются от хвойных. Ранней весной, до распускания листьев на деревьях (липа, дуб), здесь наблюдается мощное развитие весенних эфемеров. Только сойдёт снег в лесу, тотчас почва покрывается сплошным ковром цветущих растений. Это будут *чистяк* (*Ficaria ranunculoides*), *ветреницы* (*Anemone ranunculoides*, *A. nemorosa*), *хохлатки* (*Corydalis solida*, *C. cava*), *гусиный лук* (*Gagea minima*), *мускусница* (*Adoxa moschatellina*) и др. Южнее и юго-западнее к ним присоединяется *зубянка* (*Dentaria quinquefolia*) и *подснежник* (*Scilla cernua*). В это время леса эти очень привлекательны и красочны. Жёлтые пятна *чистяка* и *лютичной ветреницы* чередуются с лиловыми пятнами *хохлатки*. Все эти растения быстро проходят цикл развития и к моменту полного распускания листвы на деревьях обсеменяются и отмирают в своих надземных частях. Обладая хорошо развитыми корневищами, луковицами, клубнями, в виде которых они со-

храняются под землёй, накопив питательные вещества, весенние эфемеры ещё с осени закладывают бутоны и ранней весной начинают своё развитие с цветения. Многие из них обладают подснежным развитием и продолжают вегетацию ещё под снегом, будучи защищены от промерзания лесной подстилкой. Такое несоответствие ритма их развития с нашими климатическими условиями позволяет думать об ином их происхождении, чем происхождение большинства наших растений, гармонирующих с климатической обстановкой. Они имеют сходство в этом отношении с альпийскими растениями.

Среди травянистых растений широколиственных лесов имеется ряд так называемых зимнезелёных видов, листья которых перезимовывают, например, *зеленчук*.

В связи с этим интересно отметить, что в буковых лесах Западной Европы имеется ряд вечнозелёных форм; таким образом наши зимнезелёные растения являются отголоском прежних, более тёплых климатических условий.

Всё сказанное резко отличает широколиственные леса от хвойных. Наиболее резко и типично все эти черты развиты южнее, в подзоне собственно дубрав. В подзоне же смешанных лесов имеет место сочетание хвойных и широколиственных элементов. На севере подзоны смешанных лесов преобладают типы ельников, ничем почти не отличающихся от таёжных. Лишь в травянистом покрове кое-где вкраплены широкотравные элементы. Чем дальше к югу, тем всё заметнее их участие, начинают встречаться всё в большем количестве орешник, отдельные деревья *дуба*, *липы*, *клёна* и т. д. В южных же частях имеют широкое распространение липовые ельники, в которых в подлеске, кроме липы, встречаются *крушина*, *рябина*, *орешник*, *жимолость*, *малина*, *бересклет*. Дубовые ельники развиваются лишь на более богатых, карбонатных почвах, главным образом в южной части подзоны. Однако, не нужно думать, что в смешанных лесах имеет место беспорядочная смесь хвойных и широколиственных элементов. Здесь имеет место взаимопроникновение ярусов — хвойных (восточных) и широколиственных (западных) (см. историю растительности).

В южных районах подзоны (например, на юге Московской области по окскому берегу) наблюдается примесь степных элементов, проникающих иногда довольно далеко в пределы лесной зоны (до Калининской и Ярославской областей). Из кустарников здесь имеют значение *тёрн* (*Cerasus spinosa*), *вишарник* (*Cerasus chamaecerasus*), *ракитник* (*Cytisus ruthenicus*), *дрок* (*Genista tinctoria*), а также и многочисленные травянистые растения — *вязиль* (*Coronilla varia*), *степная тимофеевка* (*Phleum Boehmeri*), *горный клевер* (*Trifolium montanum*) и др.

В области развития песков в подзоне смешанных лесов развиты боры — сосняки, несущие в своём составе различные широколиственные элементы, а по южной границе и степняки. Южнее постепенно снижается роль ельников, всё больше принимают участие в сложении растительного покрова участки широколиственного леса и, за пределами сплошного распространения ели, мы вступаем в подзону широколиственных лесов — дубрав.

Подзона широколиственных лесов — дубрав. Дубравы неширокой сплошной полосой протягиваются от запада к востоку, в некоторых местах проникая довольно далеко к югу (см. карту растительности). С севера на юг они неоднородны. В южных частях — заметно обогащение дубрав степными элементами. Участки дуба здесь входят в качестве составного элемента в лесостепь. В северной части подзоны дубравы обеднённые, не образуют сплошной полосы; участки дубняков чередуются с ельниками и сосняками.

В прежнее время дубравы распространялись далее на север (сухой, тёплый, послеледникового времени). Остатком их и являются северные обеднённые дубравы. В этот период значительно далее к северу продвигались и степи, остатки которых имеются теперь по окскому

побережью в Московской области (между Каширой и Серпуховым), где, кроме перечисленных выше растений встречается *ковыль* (*Stipa Joannis*), *астрагал* (*Astragalus arenarius*) и др.

С запада на восток можно выделить три провинции: западную — примерно до Днепра — с участием *граба*, *явора* (*Acer pseudoplatanus*), центральную — без *граба*, *явора* и без сибирских элементов и восточную (Заволжье)—с участием сибирских форм (*боярышник*, *татарская жимолость*, *дёрн сибирский* и многочисленные травянистые растения).

За Уралом, в Западной Сибири, как сказано было выше, полосе широколиственных пород соответствуют мелколиственные леса из *берёзы*, *осины*. Эта полоса тянется примерно до Красноярска, и далее к востоку отдельными пятнами, почти до Байкала. Широколиственные породы здесь отсутствуют нацело (кроме *липы*) и после громадного перерыва они вновь встречаются на Дальнем Востоке — по течению Амура, Зеи, Буреи. Здесь мы имеем смешанные леса, сложенные из широколиственных пород: *дубом монгольским* (*Quercus mongolica*), *амурской липой* (*Tilia amurensis*), различными *клёнами* (*Acer mandschurica*, *A. ginnala* — *черноклён*), *ясенем маньчжурским* (*Fraxinus mandschurica*), *вязами* и др. Имеется целый ряд пород субтропического характера: *бархатное дерево* (*Phellodendron amurense*), обликом похожее на ясень и имеющее бархатистую пробковую кору, *маньчжурский орех* (*Juglans mandschurica*). Таким образом здесь имеется значительное количество специфических элементов по сравнению с Европейской частью СССР (так называемый маньчжурский флористический элемент). Дальневосточные леса значительно богаче. Здесь, вследствие слабого влияния ледниковой эпохи, сохранился ряд третичных форм (особенно южнее — в Японии, Китае), вымерших на большей части Евразии.

На Камчатке имеют широкое развитие берёзовые леса из *каменной берёзы* (*Betula Ermani*), образующие разреженные, так называемые парковые насаждения. В подлеске — *рябина* (*Sorbus sambucifolia*), *кедровый стланик* (*Pinus pumila*). Характерны высокорослые травы, растущие обычно вдоль реки (особенно большой высоты достигают различные *зонтичные*).

Болота

В лесной зоне, помимо лесов, широко распространены болота. При рассмотрении еловых и сосновых лесов было отмечено их заболачивание. Появляющиеся в напочвенном покрове дернины *кукушкина льна*, разрастаясь, способствуют накоплению влаги, вследствие чего разложения отмирающих стеблей нацело не происходит и накапливается торф. На таком торфе из *Polytrichum* поселяются дернинки *сфагнума*. *Сфагнум* накапливает влагу гораздо более энергично. Влагоёмкость сфагновых мхов поразительна — отдельные виды могут впитывать влаги в 37,5 раз больше своего веса в обезвоженном состоянии. Испарение в тенистом лесу ничтожное. Поэтому, поселившись отдельными пятнами, дернины сфагнума разрастаются, смыкаются и образуют сплошной сфагновый ковёр, заболачивающий лес. Заболачиванию подвергаются леса, расположенные в понижениях или на ровных местах, где создаются условия застаивания воды при наличии малопроницаемого грунта (глины).

Нередко наблюдается заболачивание лесных вырубок, гарей. Вырубка и пожар леса ведут за собой повышение уровня грунтовых вод, что создаёт условия, благоприятные для развития процессов заболачивания. Появляющиеся вскоре сфагновые мхи затягивают почву сплошным ковром. На ковре сфагновых мхов поселяются различные болотные растения — кустарнички из сем. вересковых (*Ericaceae*) — *багульник* (*Ledum palustre*), *голубика*

(*Vaccinium uliginosum*), *кассандра* (*Cassandra calyculata*), *клюква* (*Oxycoccus palustris*), различные *осоки* и др. (рис. 390, *1—3*).

Ежегодно происходит отмирание нижних частей стебля сфагнума, которые, не разлагаясь нацело, накапливаются в виде сфагнового торфа. Таким образом, на месте сфагновых ельников и сосняков развиваются сфагновые болота, где по сфагновому ковру расположены отдельно стоящие деревца *сосны*, *берёзы*. Болота возникают и путём заболачивания водоёмов. Различные озёра, старицы рек заселяются водно-болотной растительностью, постепенно затягивающей водную поверхность; отмирающие и падающие на дно остатки водяных растений заполняют водную котловину, превращая водоём в болото. Заболачивание водоёмов может идти двумя путями:

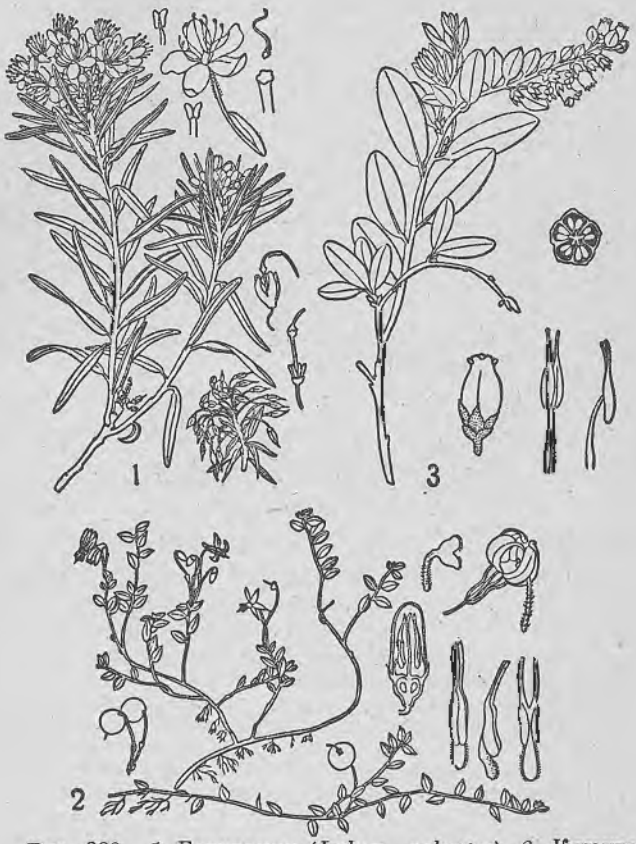


Рис. 390. *1*. Багульник (*Ledum palustre*). *2*. Клюква (*Oxycoccus palustris*). *3*. Кассандра (*Cassandra calyculata*).

1. Зарастание водоёмов имеет место при наличии пологих берегов (рис. 380). Здесь наблюдается поясное расположение растительности. На самых глубоких местах (свыше 6 *м*) развивается: 1) пояс различных *зелёных водорослей* (*Cladophora*, *Chara*), *диатомей*, *синезелёных*, довольствующихся незначительным количеством света, проникающего сквозь толщу воды. Ближе к берегу он сменяется 2) поясом различных цветковых растений, целиком погружённых в воду — *роголистник* (*Ceratophyllum*), узколистные *рдесты* (*Potamogeton*), к ним присоединяются крупные зелёные водоросли (*хара*, *нителла*). За этим поясом следует 3) пояс широколистных рдестов, где наряду с *плавающим рдестом* (*Potamogeton natans*), располагающим листья на поверхности воды, развиваются в большом количестве погружённые в воду растения, на поверхность выносящие только соцветия (*ежеголовка* — *Sparganium ramosum*, *уруть* — *Myriophyllum*). Здесь глубина 4—5 метров. Ближе к берегу расположен 4) пояс водяных лилий, крупные листья которых плавают на поверхности воды (*кувшинка* — *Nymphaea alba*, *N. candida*, *кубышка жёлтая* — *Nuphar luteum*). На глубине в 2—3 метра развивается следующий 5) пояс камышей, представленный растениями, поднимающимися высоко над уровнем воды. Среди них главная роль принадлежит *камышу озёрному* (*Scirpus lacustris*) и *тростнику* (*Phragmites communis*), нередок хвощ (*Equisetum heleocharis*). Далее к берегу с уменьшением глубины, расположен 6) пояс крупных осок (*Carex*

vesicaria, *C. gracilis*), сменяющийся 7) поясом мелких осок. В последних двух поясах развиваются разнообразные растения — *стрелолист* (*Sagittaria*), *сусак* (*Butomus umbellatus*) и др.

Падающие на дно отмершие остатки растений приводят к обмелению водоёма, сообразно чему перечисленные выше пояса сменяют друг друга, передвигаясь от периферии к центру и сжимая водное пространство всё более и более тесным кольцом. Через известный промежуток времени (в зависимости от глубины и площади водоёма) впадина заполнится растительными остатками (сапропелем и торфом) и водоём превратится в осоковое болото.

2. Нарастание сплавины. При наличии спокойной, защищённой от ветров поверхности, от берегов происходит нарастание мохового ковра из зелёных мхов или *Sphagnum* (если вода бедна известью и другими солями). Среди мхов простирают свои корневища различные болотные растения — *осоки* (*Carex limosa* и др.), *вахта* (*Menyanthes trifoliata*), иногда *шейхцерия* (*Scheuchzeria palustris*). Скрепляя рыхлую дернину

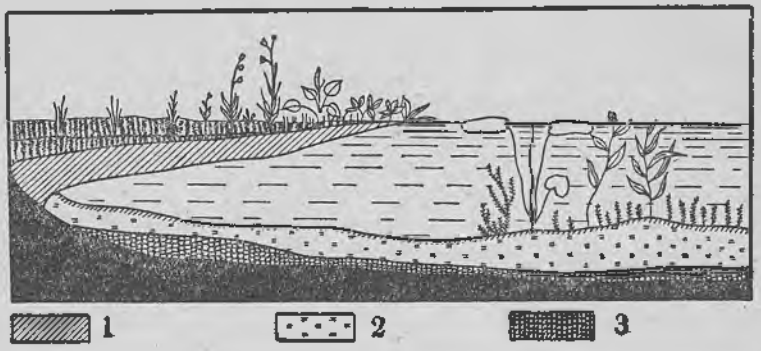


Рис. 391. Нарастание сплавины:
1 — торфяной ил; *2* — гиттия; *3* — мергель.

мхов, они её несколько уплотняют. На таком ещё очень зыбком ковре (сплавине), толщиной в несколько сантиметров, могут поселяться уже другие болотные растения — *пушица* (*Eriophorum vaginatum*), *клюква*, болотные кустарнички (*багульник*, *кассандра*, *андромеда*), которые, уплотняя дернину ещё более при отложении отмирающих их частей, обеспечивают дальнейшее наползание сплавины на открытую водную поверхность. Постепенно сплавина затягивает, направляясь от краев к центру, всю водную поверхность. На более старых её частях (ближе к периферии) появляются деревца *берёзы*, *сосна*, *вереск*, *морошка* и другие растения более старых, типичных болот. Толщина сплавины здесь 1—1,5 метра и более. Нередко на таком затянутом сплавиной озере имеются так называемые «окна» — незаросшие участки озера (в местах наибольшей глубины озера или над выходом ключей) или затянутые тонкой плёнкой сплавины, которая легко проваливается под ногами. С нижней стороны сплавины всё время падают отмирающие остатки растений, торфяные частицы, целые куски сплавины, постепенно заполняющие водоём (рис. 391).

Типы болот. Болота лесной зоны проходят в своём развитии несколько фаз. Различают низинные, переходные и верховые болота.

Болото, развивающееся при снабжении грунтовыми водами, богатыми солями, имеет плоскую поверхность и богатую травянистую растительность. По ковру зелёных мхов растут различные осоки, злаки; на более старых болотах нередок древесный полог из *берёзы* (*Betula pubescens*, *B. verrucosa*), различных *ив* (*Salix*), *ольхи* (например, в припойменных участках — в долинах рек и речек). Это будут низинные болота, болота грунтового питания.

Благодаря ежегодному отложению растительных остатков и их неполному разложению (низинный торф) поверхность болота нарастает быстрее вокруг древесных пней, на кочках и т. д. Здесь происходит отрыв от грунтового питания, и растения, растущие на таких повышенных местах, получают воду лишь в виде атмосферных осадков (снег, дождь).

Атмосферная вода не имеет солей, бедна питательными веществами. Не всякое растение может с этим мириться. На этих повышениях развиваются главным образом *сфагновые мхи*, не выносящие значительного содержания солей, а за ними специфические, им сопутствующие болотные растения — *пушица* (*Eriophorum vaginatum*), *багульник*, *кассандра*, *клюква* и др. Болото становится переходным. В этом случае по повышениям — растительность атмосферного питания, а в понижениях — грунтового питания.

При дальнейшем накоплении растительных остатков происходит полный отрыв растительности от грунтового питания и болото становится

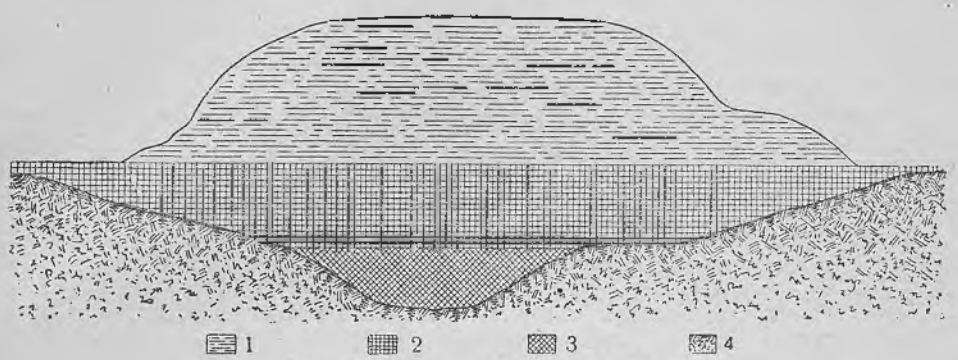


Рис. 392. Схема образования болот:

1 — фаза атмосферного питания; *2* — фаза грунтового питания; *3* — фаза речного питания; *4* — минеральный грунт.

верховым (атмосферного питания). Оно действительно имеет выпуклую форму (наибольшая высота в центре, к краям покатое). Здесь имеют место повышения (кочки, гряды) и понижения. На повышенных участках, лучше дренируемых, поселяется *сосна*, образующая карликовые формы, и различные болотные кустарнички. По понижениям (мочажины, веретья) обычно развит сплошной сфагновый ковёр и различные травянистые растения (*шейхцерия*, *ринхоспора*, различные *осоки* и др.) (рис. 392).

Экологические условия на болоте. Экологическая обстановка верховых болот очень своеобразна. Нарастая ежегодно на определённую высоту, сфагновый ковёр может захоронить произрастающие здесь цветковые растения. Все они имеют приспособления, позволяющие им не отставать в росте от сфагнума. У многих кустарников, например, на стебле в любом месте могут возникать придаточные корни. Нижние части их, таким образом, отмирают, а верхние продолжают рост (*вереск*, *кассандра*, *андромеда*). *Клюква* образует стелющиеся по поверхности сфагнового ковра побеги с листьями и цветами. Такие растения, как *пушица*, *осоки* и другие, имеют корневища, растущие всегда косо вверх. Те же из растений, которые не обладают такими приспособлениями, постепенно захороняясь в сфагновом ковре, в конце концов отмирают. К ним относится, например, *сосна*. Сосна не может давать придаточных корней и, поселившись в верховом болоте, постепенно обрастает сфагновым ковром. В результате корни её, расположенные на известной глубине в торфе, не могут подавать достаточного количества воды к листьям (торф — плохой проводник тепла, вследствие чего болота на своих глубинах имеют низкую температуру), наблюдается иссушение — сосна чахнет, замедляет, а затем и прекращает рост, ветви её засыхают и дерево отмирает. Этим и объясняется, что на верховых болотах мы не встречаем крупных деревьев сосны. Эти условия сказываются и на других растениях верховых болот. У *Andromeda* узкие листья свёрнуты вдоль и на нижней стороне покрыты восковым налётом, у *багульника* листья также

свёрнуты в трубку и снизу покрыты густым рыжеватым войлоком из волосков. У многих осоковых (*осока*, *пушица*) листья узкие, свёрнуты в трубку. При бедности атмосферных вод солями, особенно большой недостаток на верховых болотах ощущается в отношении азотистых соединений. Снабжение азотом может осуществляться лишь за счёт разложения отмирающих растений. Однако на болоте не происходит полной минерализации растительных остатков (накопляется торф). Поэтому растения верховых болот принуждены довольствоваться ничтожным количеством питательных веществ. Некоторые из них обладают приспособлениями, позволяющими восполнять недостаток азотистых веществ путём питания животными. К их числу относится насекомоядная *росянка* (*Drosera*).

Верховые болота имеют огромное практическое значение (см. выше раздел «Систематика» — «Мхи»).

Наибольшего развития верховые болота достигают в северной части лесной зоны. Здесь мощность торфа достигает 6—10 и более метров. Нередки они и в средней части лесной зоны. В южных её частях они встречаются редко. Здесь преобладают низинные болота. В лесостепной и степной зоне встречаются исключительно низинные болота.

Луга

Луга, как и болота, встречаются во всех зонах. Особенно широко они распространены в лесной зоне. Различают заливные (поёмные) и суходольные (материковые) луга.

Заливные луга развиваются в долинах рек, подвергающихся ежегодному заливанию полыми весенними водами (пойма реки). Чем крупнее река, тем более развитую пойму она имеет, тем более развиты здесь луга. (Описание поймы см. раздел «Экология».)

В прежнее время, до вмешательства человека, поймы были покрыты лесами (в южной и средней части лесной зоны — дубовыми). И сейчас ещё в северных частях лесной зоны, где деятельность человека менее заметна, встречаются пойменные леса (из *ели*, *тополя*).

Материковые (суходольные) луга занимают большие пространства в лесной зоне. Они не являются коренными угодьями, а развиваются на месте расчисток леса, вследствие сведения его, пастьбы скота и т. д. Лесные почвы чрезвычайно бедны питательными веществами, растительность материковых лугов представлена небольшим, сравнительно, числом видов, и луга эти, по качеству сена, значительно уступают лугам заливным. На таких лугах развиты обычно «кислые травы»— *щучка* (*Deschampsia caespitosa*), *белоус* (*Nardus stricta*), *пахучий колосок* (*Anthoxanthum odoratum*), *нивяник* (*Leucanthemum vulgare*), *луговые васильки* (*Centaurea Jacea*, *C. phrygia*), *погремок* (*Alectrolophus major*, *A. minor*), тысячелистник и др. Встречающиеся здесь *бобовые* (*клевера*, *мышиный горошек*, *чина*) — развиты слабо. Травостой низкорослый, разреженный, что стоит в связи с азотистым голоданием. Луга эти значительно более рационально используются как пастбища. Почва покрыта часто моховым покровом из зелёных мхов. Часто суходольные луга заболачиваются, особенно вследствие неумеренных покосов, когда моховой покров получает более мощное развитие. Заброшенные суходольные луга обычно зарастают лесом.

СТЕПНАЯ ЗОНА

По мере движения к югу в пределах лесной зоны мы встречаемся с постепенным изреживанием лесных насаждений. Всё чаще и чаще встречаются участки, лишённые деревьев и занятые травянистой растительностью более ксерофильного типа и, наконец, мы вступаем в полосу чередования лесных участков с травянистыми.

Почва приобретает характер чернозёма. Нередко довольно значительный его слой в верхних горизонтах сильно изменён: на участках, занятых лесом, почвы имеют более светлую окраску, на некоторой глубине появляется подзол. Вымываемые из верхних горизонтов соли алюминия, железа и др. образуют здесь плотный слой — ортштейн.

Лесостепь. Мы вступаем здесь в область лесостепи. Она начинается от южной границы лесов на севере и при сплошном распространении чернозёма на юге — переходит в степную зону, нацело лишённую леса на водоразделах. Но, как и в лесотундре, здесь, в переходной от леса к степи полосе, леса не сразу отступают; они переходят в защищённые места. По долинам текущих к югу рек, по балкам, леса заходят далеко в область степи, находя здесь выщелоченную почву и другие благоприятные условия для своего развития.

В пределах Европейской части СССР мы имеем дубовую лесостепь. В Западной Сибири и в западном Приуралье развита берёзовая лесостепь.

Европейская часть СССР. Участки леса здесь представлены в первом ярусе *дубом* (*Quercus pedunculata*) иногда с примесью *ясеня* (*Fraxinus excelsior*), реже *липы* (*Tilia cordata*), *клёна обыкновенного* (*Acer platanoides*), *вязов* (*Ulmus pedunculata*, *U. montana*), *берёзы*, *осины*, которые обычны во втором ярусе.

В подлеске, под пологом верхних ярусов, обычно бывает развит *орешник*. Кроме того часты: *бересклет* (*Evonymus verrucosa*), *дикая яблоня* (*Malus communis*), *шиповник* (*Rosa cinnamomea*), *жимолость* (*Lonicera xylosteum*), волчеягодник (*Daphne Mezereum*). В травянистом покрове — *папоротники* (*мужской*, *женский*), *купены* (*Polygonatum officinale*, *P. multiflorum*), *вороний глаз*, *копытень* (*Asarum europaeum*), *кислица*, *удивительная фиалка* (*Viola mirabilis*), *сочевичник весенний* (*Orobus vernus*), *сныть* (*Aegopodium podagraria*), *ясменник*, *волосистый зверобой* (*Hypericum hirsutum*) и др. Преобладают таким образом широколиственные дубравные элементы. Такие участки в пространстве сменяются степными сообществами, составленными уже специфическими степными растениями: *ковыль* (*Stipa Joannis*, *S. stenophylla*), *овёс пушистый*, *таволга степная*, *эспарцет* и др. (см. ниже — луговая степь). В пределах лесостепи такие степные участки могут зарастать лесом, под действием которого нередко наблюдается деградация чернозёма и восстановление лесных участков.

В Западной Сибири, где нет дуба, а также в Западном Приуралье (Красноуфимский и Кунгурский районы), имеет место чередование участков берёзового леса (так называемые «колки») и степных участков.

Общая характеристика степной зоны. Степная зона, расположенная южнее, характеризуется более высокой температурой (средняя годовая +3 —+7°,5) и меньшим увлажнением (годовое количество осадков — 380 —470 *мм*). Ход температуры несколько иной, чем в лесной зоне. Лето жаркое, зима холодная. Осадки летом нередко в виде ливней, быстро насыщающие почву, вследствие чего вода скатывается, не использованная растениями, в реки, в пониженные места. Вследствие значительной сухости в степи развивается травянистая растительность, в состав которой входят специфические степные виды. В пониженных местах, особенно на юге степной зоны, скопляются соли в таком количестве, что выступают на поверхности в виде корочки. На таких местах поселяются галофиты — различные солянки. В степной зоне отмирающие растения не успевают, вследствие сухости, разложиться полностью и скопляются в виде тёмного слоя, перемешиваясь с частицами подпочвы, которая здесь представлена так называемым лёссом. Это — мелкозернистая, тонкого механического состава порода, палево-жёлтого цвета, очень богатая солями, главным образом кальциевыми. Таким образом, почва здесь чернозём. В слое чернозёма

до 1 *м* обильны кротовины — ходы роющих степных животных — *сурков*, *сусликов*, *тушканчика* и др. Подзолистого горизонта нет.

Северная граница степной зоны проходит по северной границе сплошного распространения чернозёма. Восточнее Новосибирска встречаются лишь отдельные острова степи, вкраплённые в лесные массивы. Южная граница степной зоны, совпадающая также с южной границей чернозёмов — проходит несколько севернее Азовского и Чёрного морей. Прерываясь на востоке Уральскими горами, она продолжается в Западной Сибири (см. карту в конце книги).

Общая характеристика степной растительности. Степные растения способны переносить засуху, в связи с чем имеют ряд ксерофильных признаков. Растения или сильно опушены (*Helichrysum arenarium*, *Salvia aethiopis*), или на стебле и листьях имеют сильно развитый восковой налёт (*молочаи*, *василёк* — *Centauria ruthenica*). Нередко растения имеют жёсткие, сухие листья. Последние часто узкие, с пластинкой, свёртывающейся в сухое время года (*ковыли*, *типчак* и др., главным образом злаки). Нередка также редукция листовой пластинки. Встречаются суккуленты с мясистыми и сочными стеблями и листьями. Представлены также растения, обладающие глубоко идущей корневой системой (виды *Astragalus*, *люцерна* и др.), а также компасные растения, с вертикально стоящими листьями.

Для степей характерно большое число видов — наибольшее среди других наших сообществ (до 80 видов на 1 $м^2$ — в северной степи). В течение вегетационного периода наблюдается резко выраженная смена аспектов. Вследствие этого можно разделить растения на весенние, раннелетние, позднелетние. Растительность степей слагается из многолетников, которые более или менее постоянно, из года в год, развиваются в степи, и из однолетников и двулетних растений, развивающихся временно и не каждый год. Нередко, особенно в более сухие годы, между дернинами постоянно присутствующих растений, встречаются участки почвы, не занятые растительностью. Количество и величина голых участков почвы возрастают в южных частях зоны. Во влажные годы здесь развиваются различные одно- и двулетние растения, в сухие годы сохраняющиеся в виде семян и корневищ. Замечательна характерная для травянистых пространств жизненная форма — перекати-поле, которая образуется, например, в семействах *крестоцветных* (*Crambe tatarica*), *сложноцветных* (*Serratula*), *губоцветных* — *шалфей степной* (*Salvia stepposa*), *лилейных* — *степной гиацинт* (*Hyacynthus ciliatus*) и много других.

Подразделение степной зоны. Степная зона разделяется на 2 подзоны: 1. Подзона северных разнотравных (луговых) степей. 2. Подзона южных ковыльных степей.

Подзона северных разнотравных (луговых) степей занимает северную часть степной зоны, где имеется большое количество осадков. Это приводит к развитию, особенно с весны, широкотравных влаголюбивых элементов, вследствие чего растения этих степей сходны с луговыми (откуда и название). Здесь преобладают двудольные растения и корневищные высокорослые злаки — *степная тимофеевка* (*Phleum Boehmeri*), *костёр прямой* (*Bromus erectus*), *пушистый овёс* (*Avena pubescens*), *мятлик луговой* (*Poa pratensis*). Из *ковылей*, — характернейших степных растений, здесь встречаются 2 вида — *Stipa Joannis* и *Stipa stenophylla* — более влаголюбивые ковыли (рис. 393). Луковичные и клубневые растения почти полностью отсутствуют, как отсутствуют и растения, образующие «перекати-поле».

Видовая насыщенность очень велика (до 80 видов на 1 $м^2$). В более южных и восточных вариантах луговой степи возрастает роль ковылей и других более ксерофитных растений, намечающих переход к следующей подзоне. Западносибирские северные степи характеризуются присутствием ряда лесных и болотных видов, обычно в степях не встречающихся:

заборный горошек (Vicia sepium), *таволга лесная* (*Filipendula ulmaria*) и др. Характерны незначительная роль злаков, присутствие солонцеватых видов (в связи с более засушливыми условиями Сибири) и почти полное господство двудольного разнотравья. Вообще здесь широко распространены болотистые пространства (з а й м и щ а). Вполне понятно, что граничащие со степями с севера лесостепные участки оказывают влияние на видовой состав степной растительности. В Европейской части СССР в степи проникают



Рис. 393. Северная степь.

элементы дубрав, в Западной Сибири — б е р ё з о в ы х л е с к о в, а далее, в заенисейской Сибири и в Забайкалье — л и с т в е н н и ч н ы х л е с о в. Южная граница северных степей идёт по линии Кишинёв—Уфа, за Уралом — по линии Троицк — южнее Петропавловска — Барнаул — Бийск. Далее к востоку идут отдельные острова степей Забайкалья (см. карту в конце книги).

Подзона южной ковыльной степи расположена к югу от указанной подзоны. Здесь д в у д о л ь н ы е р а с т е н и я о т х о д я т н а в т о р о й п л а н. Господствуют различные з л а к и, главным образом *ковыли* и *типчаки*. В связи с большой засушливостью, здесь число видов на 1 $м^2$ значительно меньше (10—12). Различаются к о в ы л ь н ы е и к о в ы л ь н о-т и п ч а к о в ы е с т е п и.

Ковыльные степи располагаются севернее и занимают ч е р н о з ё м н ы е п о ч в ы. Они более богаты и разнообразны по составу растительности. Здесь довольно много двудольных, из ковылей — севернее ещё довольно влаголюбивый *Stipa Joannis*, но однако уже встречаются с о л о н ч а к о в ы е растения, как *Crambe*, *Statice* (*кермек*), главным же образом ксерофитные — *Stipa lessingiana* и *Stipa capillata* и в южных частях — *Stipa ucrainica* (рис. 394).

Ковыльно-типчаковые степи — более южные, расположены на так называемых каштановых почвах, более бедных в сравнении с чернозёмом. Рельеф здесь слабо расчленён в связи с молодостью территории южного района Европейской части СССР, которая сравнительно недавно вышла из-под моря. Много ровных пространств и незначительных по глубине, но обширных по протяжению понижений и западин. Здесь решительно преобладают ковыли, причём наиболее ксерофитные их виды (*Stipa lessingiana*, *S. capillata*). Очень

большую роль играет *типчак* (*Festuca sulcata*), *келерия* (*Koeleria gracilis*), *Agropyrum cristatum*, мятлик луковичный (*Poa bulbosa*) в его живородящей форме — *var. vivipara*. Разнотравье незначительно развито и также имеет ксерофильный характер. Наиболее часты: *ирис степной* (*Iris aphylla*), *Dianthus capitatus*, *Euphorbia gerardiana*, *люцерна*, *полынь* (*Artemisia austriaca*). Вследствие преобладания злаков в ковыльно-типчаковых степях они менее разнообразны в окраске и нередко называются бескрасочными, в отличие от ковыльных степей, называемых красочными.



Рис. 394. Ковыльная степь.

Для южных ковыльных степей характерны: 1) луковичные растения — они цветут весной и быстро заканчивают цикл развития (*тюльпан*, *гиацинт*, *птицемлечник*, *шафран*, *Gagea* — *гусиные луки*), 2) перекати-поле, которые играют большую роль в ландшафте.

Ковыльные степи доходят почти до Азовского и Чёрного морей, переходя на Крымский полуостров, и до предгорий Северного Кавказа. Далее, они огибают Каспийскую низменность, и от Уральского хребта идут к Семипалатинску. Западносибирские ковыльные степи отличаются наличием здесь каштановых почв, заселённых растительностью переходного характера к полупустыням. Восточнее р. Оби они вклиниваются лишь пятнами в тайгу (см. карту); кроме того, здесь следование зон нарушается вертикальной зональностью.

ПОЛУПУСТЫНИ И ПУСТЫНИ

Общая характеристика полупустыни и пустыни. На юго-востоке Европейской части СССР в области нижнего Поволжья, восточной части Северного Кавказа, по реке Уралу, захватывая южную часть Чкаловской области, и далее на восток до Алтая и Западного Китая тянется полоса полупустынь. Южнее они переходят незаметно в пустыню, широкой полосой протянувшуюся от низовьев Терека, Волги и Урала в Европейской

части СССР, через пространство между Каспийским морем и Аральским морем, к озеру Балхаш и оттуда до подножья гор Средней Азии.

Климат этих областей сухой, континентальный. Осадки в ничтожном количестве — не более 250—300 *мм*. Преобладают летние осадки. Средняя температура летних жарких месяцев около +40° С. Зима холодная —10—17°.

Испарение в летние месяцы превышает поступление влаги в виде дождя, иногда (Средняя Азия) даже в 10 раз. Относительная влажность воздуха очень низка — летом около 50—60%. Сильные ветры способствуют ещё большему иссушению.

Почвы вследствие указанных условий маловыщелоченные или сильно засолены (солонцы и солончаки). Количество перегноя ничтожно. Преобладающими являются серозёмы и серо-бурые почвы, развивающиеся на различных субстратах, вследствие чего серозёмы могут быть глинистыми, песчаными, солонцеватыми и т. д. Малое испарение приводит к накоплению в поверхностных слоях почвы легко растворимых солей. Уже в южных степях растительность не давала сплошного покрова. При переходе в полупустыню разреженность травостоя становится всё более резко выраженной, всё чаще попадаются и всё более крупными становятся участки голой почвы. Растения настолько удалены друг от друга, что надземные их части совершенно не влияют друг на друга. Промежутки между дернинами или круглый год лишены растений, или здесь развиваются ранней весной различные однолетники, так называемые эфемеры.

Полупустыни характеризуются чрезвычайно пёстрым почвенным покровом. На протяжении нескольких шагов меняется состав почвы, степень засоления, мощность почвенных горизонтов. Малейшие понижения рельефа сразу сказываются на характере почвы. Так же чутко реагирует на эти изменения и растительность. Для полупустынь характерна пятнистость растительного покрова. Вследствие быстроты смены почвенных условий и микрорельефа, нет выраженных на большом протяжении растительных сообществ. Наоборот, различные сообщества, часто ничтожного протяжения, располагаются мозаично, образуя так называемые комплексы (соответственно говорят о почвенном комплексе). В сложении растительного покрова полупустыни принимают участие дерновинные злаки и различные *полыни и солянки*, роль которых к югу увеличивается настолько, что они становятся господствующими в пустыне.

Растительные формации полупустынь. В Европейской части СССР полупустынный комплекс представлен сочетанием трёх формаций: 1) типчаково-пиретровой, 2) чернополынной и 3) травяно-степной. Наиболее распространённой и зональной, располагающейся в плакорных условиях, является типчаково-пиретровая формация, развитая на глинистых, слабо засолённых почвах. *Ковыли* здесь играют незначительную роль (*Stipa Lessingiana, S. capillata*), главная же роль принадлежит из злаков — *типчаку* (*Festuca sulcata*). Последний, как и *пиретрум* (*Pyrethrum achilleaefolium*), является доминирующим, дающим фон растением. К ним примешиваются не играющие физиономической роли различные растения: из злаков — *келерия*, *полынь морская* (*Artemisia maritima incana*), *пырей гребенчатый* (*Agropyrum cristatum*), некоторые луки (*Allium paniculatum*, *A. moschatum*), *Lynosyris villosa*, *кермек* (*Statice sareptana*) (рис. 395).

Все эти растения имеют глубоко проникающую в почву корневую систему. Весной и осенью мощно развиваются различные однолетники — эфемеры, быстро проходящие цикл развития, от прорастания до образования семян, и исчезающие к наступлению засухи. Эта группа растений типично мезофильная и не может быть отнесена к пустынному типу. Растения эти как бы убегают от засухи. Из них укажем: *бурачок* (*Alyssum minimum*), *Ceratoce-*

phalus orthoceras, *Lepidium perfoliatum*, *мятлик живородящий* (*Poa bulbosa*, *var. vivipara* и др.). Во влажный осенний период развиваются: *Ceratocarpus arenarius*, *Salsola tamariscina*. Почва весной и осенью покрыта мхами, лишайниками и синезелёными водорослями, которые, ссыхаясь, летом становятся незаметными.

На столбчатых и корковых солонцах развивается чернополынная формация, вкраплённая пятнами среди предыдущей. Она имеет характерную черно-зелёную окраску от боль-

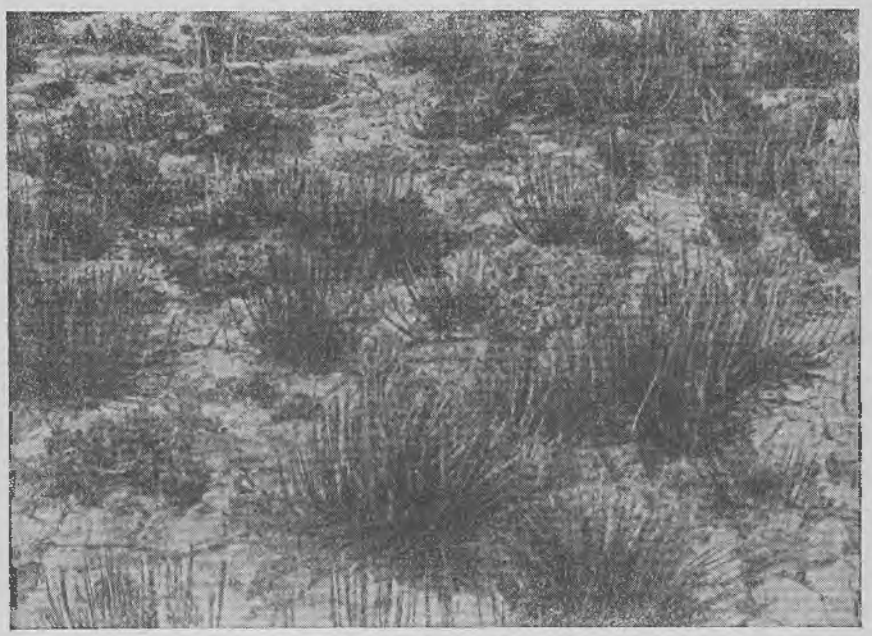


Рис. 395. Типчаково-пиретровая формация.

шого количества кустиков *чёрной полыни* (*Artemisia pauciflora*). Весной здесь также развиваются однолетники эфемеры и напочвенные водоросли и мхи. Из других растений — *кохия* (*Kochia prostrata*) и *камфоросма* (*Camphorosma*) являются характерными пустынными растениями. Таким образом, эта формация, не являясь зональной, представляет уже пустынные типы. Растительный покров значительно более изрежен. Наконец, по понижениям, западинам, при отсутствии засолённости и при более хорошем увлажнении развивается травяностепная формация. Здесь имеется более густой растительный покров, в котором большую роль играют злаки, особенно *ковыли* (*Stipa capillata*, *S. Lessingiana*). Эта формация приближается, таким образом, к южно-степным.

На солончаках много *солянок*. Среди них нередко встречается *сарсазан* (*Halocnemum strobilaceum*), образующий большие подушки. У него мощная корневая система, проникающая в почву до 60 *см*. В Азиатской части СССР замечается обеднение комплекса. Здесь обычно имеют развитие 2 формации — типчаково-ковыльная и полынная. Различные *полыни* (главным образом *Artemisia pauciflora*), солянки — *кок-пек* (*Atriplex cana*), *биюргун* (*Anabasis salsa*) и др. вкраплены пятнами среди господствующих — *типчака* и *Stipa Lessingiana*. К последним примешиваются *Stipa capillata*, *Artemisia pontica* и др.

Пустыни. Пустыни характеризуются сильно разрежённым растительным покровом. Растения имеют резко выраженные ксерофитные признаки.

Широко развиты засолённые пространства. Нередки также пески, вздымаемые ветром в особые скопления (*дюны, барханы* и т. п.). На нашей территории развиты следующие типы пустынь: 1) глинистые, 2) солончаковые, 3) песчаные, 4) каменистые. Преобладающими растениями здесь являются *полыни* и *солянки*. Злаки почти отсутствуют, отступая на задний план. Здесь растительность является комплексной, вследствие быстрой смены почвенных условий и рельефа.

Основным типом (зональным) являются глинистые пустыни. Почвы бурые и сероземы. Расплываясь после весенних дождей, в летнее время они при засыхании растрескиваются, распадаясь на пятнистые отдельности и в сухое время распыляются. Занимают наибольшие площади, являясь непосредственным продолжением полупустынь к югу. Преобладают различные *полыни* (главным образом *Artemisia terra alba, A. fragrans, A. monogyna* и др.) и различные



Рис. 396. Мятлик луковичный (*Poa bulbosa*).

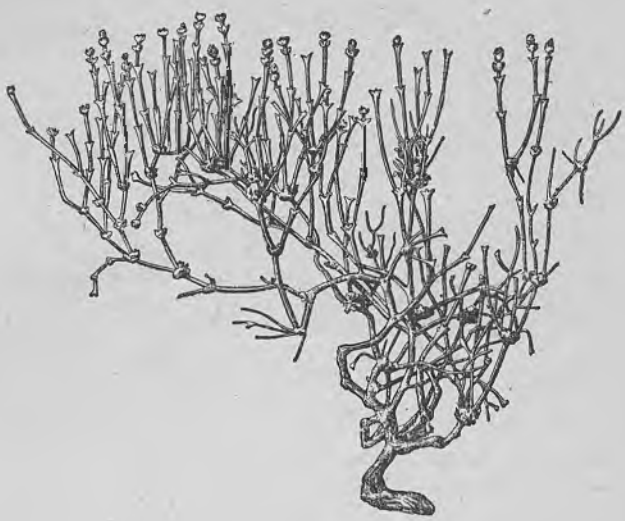


Рис. 397. Биюргун (*Anabasis salsa*).

солянки — *биюргун* (*Anabasis salsa*), *кок-пек* (*Atriplex cana*). Довольно част *чёрный саксаул* (*Haloxylon aphyllum*), располагающийся по более засолённым местам. Саксаул — дерево, образующее иногда довольно большие заросли. Листьев не имеет. Весной мощно развиваются весенние эфемеры. Разновидностью глинистых пустынь являются глинистые пустыни Средней Азии к югу от песчаных пустынь (см. карту). Это так называемые эфемеровые пустыни. Различные эфемеры, однолетние и двулетние (*Draba verna, Alyssum desertorum*, виды *Astragalus*, *тригонелла*, *Ranunculus Severzowii, Poa bulbosa, Carex hostii* и др.) с весны образуют фон — сплошную дернину мезофитной растительности. Господствующими являются собственно два растения: *осока* (*Carex hostii*) и *мятлик луковичный* (*Poa bulbosa*) (рис. 396). С наступлением засухи пышный ковёр эфемеров высыхает, пустыня становится совершенно безжизненной. По низменным местам, не имеющим стока, — на засолённых почвах — особенно мощного развития достигают солянки. Понижения, заливаемые в весеннее время водой и высыхающие в летнее время,—так называемые такыры,—почти совершенно лишены растительности.

Солончаковые пустыни связаны в своем распространении с реками (Сыр-Дарья, Аму-Дарья, Мургаб, Теджен и др.) или с понижениями, куда стекают весенние воды. Растительность представлена галофитами — *солянками*, главным образом, из сем. *Salsolaceae* — *сарсазан* (*Halocnemum strobilaceum*), *солерос* (*Salicornia herbacea*), виды *Salsola*, *Suaeda*, *Anabasis* и др. (рис. 397).

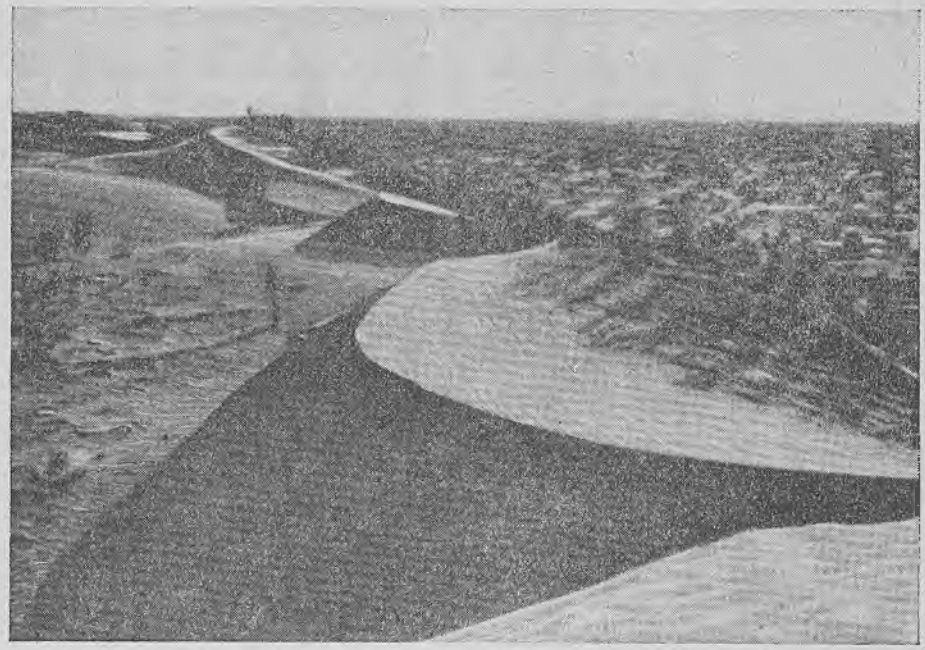


Рис. 398. Песчаная пустыня. Барханные гряды.

Часто на большом протяжении эти засолённые участки почти совсем лишены растительности (такыры); лишь по окраинам их ютятся *солянки* и *чёрный саксаул*.

Песчаные пустыни занимают огромные пространства в Средней Азии (Кара-Кумы, Прибалхашье, Кызыл-Кумы), а также пятнами и в Европейской части СССР, на юго-востоке (см. карту). Пески являются наиболее благоприятным для существования растений субстратом. Песок, вследствие отсутствия капиллярности (крупные частицы), лучше сохраняет влагу. Кроме того, пески обладают способностью сгущать водяные пары воздуха (ночью). Вследствие этого на песках имеется довольно богатая и разнообразная растительность и здесь, наряду с большим количеством травянистых растений и полукустарников, имеются кустарники (виды *Astragalus*, *Calligonum* и пр.) и даже деревья (*белый саксаул*). Пески подвержены развеванию ветром и образуют нередко дюны, барханы (рис. 398). Многие растения выработали ряд приспособлений, позволяющих им не отставать от них в своём росте (растения песков называют псаммофитами — песколюбами). Некоторые из них (засыпаемые песком без перемещения) образуют придаточные корни в верхних частях стебля, в то время как нижние корни отмирают (например, злак *Aristida Karelini*). Другие образуют длинные горизонтальные корни и корневища, из почек которых образуются новые надземные побеги — виды *Calligonum*, *Ammodendron*.

Каменистые пустыни встречаются повсюду в горных районах Средней Азии, а также в равнинах Усть-Урта, по Северному Балхашу. Они

характеризуются большей или меньшей каменистостью почвы (обломки горных пород, особенно с примесью мелкозёмистого материала). Нередко почвы содержат значительные количества гипса (до 50%)— гипсовые пустыни.

Растительность чрезвычайно разрежённая. Большую площадь занимают камни, щебень. Отдельные растения — главным образом, *солянки* — жмутся между камней. Весной развиваются эфемеры. На засолённых гипсом почвах широко распространены суккуленты, главным образом листовые (*Zygophyllum*, *Lactuca*, *Gypsophila*). Многие растения избыток солей выделяют в виде корочки на поверхности листьев (*Reaumuria*, *Frankenia* и др.).

Каменистые пустыни равнинных пространств также сильно засолены гипсом и обладают комплексным растительным покровом. Преобладающим растением является кустарник *боялыч* — *Salsola arbuscula*. По более повышенным местам — *белая полынь*, по пониженным сильно засолённым местам — *биюргун*.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ РАЙОНОВ С ВЕРТИКАЛЬНОЙ ЗОНАЛЬНОСТЬЮ

В горных областях (Крым, Кавказ, Алтай, горы Средней Азии, Урал) наблюдается вертикальная зональность. Так, например, в Европейской части СССР, в Крыму и на Северном Кавказе степь с подъёмом в горы сменяется южной лесостепью, ещё выше сменяющейся лесной областью. Высокогорные области заняты альпийской растительностью (безлесная полоса) и горной тундрой (гольцы на севере и востоке СССР — см. карту). Растительность Крыма и Кавказа (особенно южный берег Крыма и Черноморское побережье Кавказа) имеет субтропический характер и является частью реликтовой — остаточной от третичного времени (см. раздел «Экология» — «Исторические условия»).

I. ТЕРМИНЫ

Абсинтин 424
Автотрофные организмы 115
Агар 315
Азот молекулярный 80
Азотное питание растений 79
Азотобактер 86, 344
Азотоген 87
Азотфиксаторы 84
Актуальная кислотность раствора 71
Алейроновые зёрна 28
Алкалоиды 29, 231
Альбумины 29
Альпийские растения 462
Амилаза 27
Аминокислоты 29
Амитоз 40
Аммонификаторы 92
Аммонификация 93
Анализ пыльцевой 188
Анатомия 6
Анафаза 39
Анаэробное дыхание 235
Анаэробы факультативные 94
Андроцей 184, 186
Анемофильные растения 198, 451
Антагонизм ионов 71
Антеридии 164, 313, 327, 353
Антиподы 191
Антоциан 30
Апланоспора 300, 306
Апогамия 212
Апоспория 212
Апотеций 327
Апофиза 170
Ареал 487
— неустойчивый 487
Ареал относительно устойчивый 487
— разорванный 488
— сплошной 488
— точечный 487
Арктоальпийская флора 480
Архегоний 164, 177, 350
Археспорий 188
Архикарп 327
Архимицеты 322
Асимметрическое строение 12
Аск 322, 326
Аскогон 327
Аспарагин 80
Аспект 483
Ассимиляторы 353
Атропин 415, 416
Ауксоспора 310

Багрянки 312
Базидии 321, 322, 333
Базидиомицеты 333
Базидиоспоры 334, 338
Бактерии 291
— гнилостные 92
— клубеньковые 80
Бактериозы 86, 292
Бактериопурпурин 121
Бактериофаг 293
Барханы 469, 472, 514
Бациллы 291
Белки 28
— биуретовая реакция 28
— ксантопротеиновая реакция 29
Бесполое поколение 168
Бесполое размножение 163
Билатеральное строение 12
Бинарная номенклатура 284
Биология 6
Биологический спектр 465
Биохимия 6
Блефаропласт 299
Боб 215
Болота 502
— верховые 505
— низинные 504
— переходные 505
Ботаника 6
— общая 6
— описательная 6
— специальная 6
— экспериментальная 6
Брожение 237
— маслянокислое 238
— молочнокислое 239
— спиртовое 237
— уксуснокислое 239
Брюшко архегония 350
Буферность раствора 73

Вакуоля 20, 29
— пульсирующая 20, 299
Вегетативное размножение 157
Вегетативное сближение 271
Вегетативные гибриды 278
Вегетационные опыты 70
Вегетационный домик 70
Венчик 184, 185
— двугубый 186
— мотыльковый 186
— язычковый 186
Ветвление 11
— дихотомическое 13
— ложнодихотомическое 15
— моноподиальное 13
— симподиальное 15
Ветроопыляемые растения 198

Вертикальная зональность 462, 491, 515
Верхняя цветочная чешуя 436
Вёсла 403
Вещества запасные 26
— коллоидное состояние 31
— конституционные 26
Взаимное влияние привоя и подвоя 270
Вибрионы 291
Вирулентность 83
Вирусы 293
— фильтрующиеся 294
Вислоплодник 405
Витамины 232
Включения 22
Влагалище 104
— крахмальное 131
Влияние света на рост 243
Влияние температуры на рост 242
Вместилища выделений 53
Вневлагалищные злаки 433
Внеплодник 213
Внутриплодник 213
Внутривлагалищные злаки 433
Внутрисортовое скрещивание 197
Водный баланс растений 148
Водный ток, верхний концевой двигатель — 146
Водный ток, нижний концевой двигатель — 142
Волокна 49
— лубяные 49
— перицикловые 131
Волоски 45
— головчатые 45
— железистые 45
— кроющие 45, 62
Воспроизведение 158
Всхожесть семян 223
Выводковые почки 353
Вымокание растений 252
Выпирание растений 252
Выпревание растений 251

Галофиты 473
Гамета 157, 300
Гаметангий 300
Гаметофит 167, 171, 357, 363
Гаустория 324, 330, 356
Гель 33
— набухающий 33
— ненабухающий 33
Гематохром 298 302
Гемикриптофиты 465
Геоботаника 6, 481
География растений 487
Геотропизм 254
— отрицательный 66
— положительный 61
— поперечный 61
Гетерогамия 163
Гетеростилия 200
Гетероталлизм 325
Гетеротрофные организмы 115
Гетерофиллия 109
Гибриды вегетативные 162
Гигромезофиты 466
Гигрофиты 466
Гидатоды 46, 54
Гидролаза 227
Гидрофиллия 203
Гименциальный слой 327
Гимений 327
Гименомицеты 335
Гименофор 336
Гинецей 184
Гинецей апокарпный 188
— синкарпный 188
Гиподерма 110
Гипсование 98
Гифы 318
— аскогенные 327
— сумкородные 327
Глазок 299, 415
Глазки 104, 141
Гликоген 295, 320
Гликопротеиды 30
Глобоиды 28
Глобулины 29
Глютамин 80
Глютенины 29
Годичные кольца 135, 136
Головка 195
Гонидиальный слой 347
Гонидии 297
Горная мука 311
Грибница 318
Грибокорень 67
Гумус 96
Гуттация 142
Движение растений 253
Действие ферментов в живой клетке 227
Двойное оплодотворение 206
Деплазмолиз 36
Дерматоген 43
Десмолаза 227
Детки 141
Диатомит 311
Дигиталин 417
Дикарионы 322, 327
Динамика растительного сообщества 484
Дисахариды 28
Дисперсионная среда 31
Дисперсная фаза 31
Диффузия 36
Дихазии 16, 195
Дихогамия 200
Дорзовентральное строение 12
Донце 141
Древесина весенняя 136
— осенняя 136
Друзы 30
Дубравы 501
Дыхание растений 232
Дюны 469, 472, 514

Ельник-брусничник 496
— долгомошник 498
— зеленомошник 496
— кисличник 496
— черничник 496

Жгутики 289. 299
Живородящие растения 159
Жизненные формы растений 458
— — — Раункиера 464
— — — тундры 493
Жилки 110
Жилкование листьев 108
— дуговое 108
— параллельное 108
— сетчатое 108
Жиры 28

Завязь 183, 189
— верхняя 189
— нижняя 189
— полунижняя 190
Займища 509
Закон чередования кругов 193
Зародышевый мешок 190, 192
Зародышевый спорангий 326
Зарастание водоёмов 503

Заросток 172, 363
Засуха 149
Зев 185
Зерновка 216, 436
Зигогамия 321, 325
Зигоспора 325
Зимнезелёные растения 501
Зимостойкость растений 251
Значение транспирации для растения 143
Зонтик 195
— сложный 195
Зооспора 163, 299
Зооспорангий 163

Избирательность оплодотворения 209
Известкование 97
Изогамия 163, 300
Индузий 172, 175
Интегумент 177, 190
Интина 188
Инулаза 27
Инулин 27
Ион 71

Калиптра 357
Каллеза 319
Каллюс 160
Камбиальные дужки 63
Камбиальное кольцо 134
Камбий 43
— межпучковый 47
— пробковый 134
— пучковый 134
Канадский бальзам 385
Канальцевая шейковая клетка 169
Кариокинез 38
Каротин 23, 113, 232, 298
Карпогон 313
Каучук 53
Кислота 38, 332
— нуклеиновая 38
— органическая 29
— сфацелиновая 332
— тимонуклеиновая 38
— четырехосмиёвая 38
— эрготиновая 332
Кладодий 139
Клейстокарпий 327, 329, 331
Клетка
— антеридиальная 179
— брюшная канальцевая 169, 350
— вегетативная 179
Клетка инициальная 42
— размножение 38
— ризоидальная 16, 304
— шейковая канальцевая 350
Клетки
— водоносные 359
— каменистые 50
— паренхимные 43
— прозенхимные 43
— хлорофиллоносные 359
Клеточный сок 29
Клетчатка 24
Клубеньки 81
Клубнелуковицы 141
Клубни 140, 415
— надземные 141
Коагуляция 32, 462
Коацерват 34
Коацервация 34
Кожица 43, 109
Колки 507
Колленхима 49
— уголковая 49
Коллоиды гидрофильные 32
— гидрофобные 32
Колонка 170
Колос 194
— ложный 195, 436
— сложный 436
Колоски 366, 435
Колосковые чешуи 435
Колпачок 170
Кольцевание 148
Кольцо спорангия 371
Кольцо утолщения 133
Колючки 114, 139
Компасные растения 508
Компенсационный пункт 127
Конидиеносцы 321
Конидиеспоры 321
Конидии 321, 325
Конус нарастания 41, 103
Конъюгация 307
— лестничная 307
Копулировка 160
Кора
— первичная 130
— вторичная 134
Корень 59, 158
— боковой 59
— всасывающая зона 60
— вторичное строение 63
— мочковатый 59
— первичное строение 63
Корень придаточный 59
— стержневой 59
Коробочка 195, 421
Корка 48, 137
— кольцевая 48
— чешуйчатая 48
Корневище 140
Корневой чехлик 60
Корневые волоски 60
Корневые клубни 66
Корни ассимиляционные 66
— воздушные 66
— досковидные 66
— дыхательные 66
— -прищепки 66
— ходульные 66
Корнутин 332
Коробочка 216
Корпус 43
Костянка 215
Крахмал 4, 123
Крахмальная проба 123
Крахмальное влагалище 131
Крахмальные зёрна 27
— простые 27
— сложные 27
Криптофиты 465
Кристаллы 30
Круговорот азота 92
Крылатка 218
Крылья 403
Крышечка 170
Ксантофилл 117, 298
Ксеромезофиты 466
Ксероморфная структура 112
Ксерофиты 467
Ксилема 17, 54
— вторичная 134, 136
Кутикула 44, 110
Кутикулярные слои 44
Кутин 44
Кущение 435

Ламинарин 311
Ледниковая эпоха 479
Лейкопласты 119, 178
Лейкофилл 119
Лепесток 184, 185
Лесная зона 495
Лесостепь 501, 507
Лёсс 507
Летние посадки картофеля 266
Летучки 218
Лист 104, 158

Лист анатомия 109
— верхушка 106
— жилкование 108
— край 108
— метаморфозы 114
— части 104
— форма пластинки 105
— основание 106
— продолжительность жизни 112
— развитие 115
— разъединяющий слой 114
— рассечение 107
— световой 112
— теневой 112
— три категории 109
Листовой рубец 114
Листовой цикл 102
Листовые следы 362
Листопад 113
Листорасположение 101
— мутовчатое 102
— очередное, спиральное 102
— супротивное 102
Лишайники 344
Лишайники гетеромерные 346
— гомеомерные 346
— корковые 345
— кустистые 346
— листоватые 345
— олевьи 345
Лодочка 403
Луга 506
— заливные 506
— материковые 506
— суходольные 506
Луковица 141
— надземная 141
— плёнчатая 140
— чешуйчатая 140

Макроспора 174, 175
Макроспорангий 174, 175, 176
Макроспорофилл 176
Мальтаза 27
Мальтоза 27
Масла эфирные 30
Маслянистые тельца 353
Масляные каналы 405
Махровость цветка 205
Мацерация 22, 50
Медвяная роса 332
Междоузлие 101
Межклеточное вещество 22
Межледниковая эпоха 480
Межплодник 213
Мезоплазма 35
Мезофилл 109, 110
Мезофиты 466
Мейозис 163
Мелколиственные деревья 495
Меристема 42
— верхушечная 42
— вставочная 42, 115
— вторичная 43
— корня 62
— первичная 43, 56
Метабиоз 94
Метаморфозы корня 66
— листа 114
— стебля 137
Метафаза 38, 165
Метёлка 194, 436
Метелка сложная 194
Метод ментора 272
Методы учёта транспирации 143
— фотосинтеза 123
Микориза 67, 80, 342
— эктотрофная 67
— эндотрофная 364
Микробиология 6
Микроманипулятор 34
Микропиле 177, 176
Микроспора 174, 176, 366
Микроспорангий 174, 175, 179
Микроспорофилл 176, 179
Микроэлементы 70
Миксамёба 316
Миллонов реактив 29
Мильдью 343
Митоз 38
Мицелий 318, 334
— нечленистый 318
— членистый 318
Мицеллы 32
Млечники 53
— нечленистые 53
— членистые 53
Многолетние растения 129
Мозаика листьев 105
Монокарпические растения 257
Моносимметрическое строение 12
Моносахара 148
Монохазий 195
Морфий 394
Морфин 394
Морфология растений 6
Мочевина 80
Мускардина 343
Мякоть листа 48

Набухание семян 223
Насекомоопыляемые растения 198
Насекомоядные растения 115
Нарастание сплавины 504
Наследственность 4, 267
Настии 254
Нектар 54
Нектарники 54, 199
Нектароносность растений 205
Нижняя цветочная чешуя 436
Низинные болота 504
Нитрагин 83
Нитраты 73
Нитрификация 93
Нить 186
Ноготок 185
Нуцеллус 177, 178

Обмен веществ 3, 226
Оболочка клетки 20, 24
Образование гумуса 96
Однобратственные тычинки 403
Однодольные растения 426
Однодомные растения 196
Одревеснение оболочки 25
Ожог растений 461
Оидии 320, 326
Околоцветник 183, 213
— двойной 184
— простой 184
Онтогенез 4
Оогамия 164, 300
Опробковение оболочки 25
Оплодотворение у цветковых 206
Опыление 183, 196
— перекрёстное 196
— у орхидных 202
— у шалфея 201
Органогены 26
Органоиды клетки 20
Органы аналогичные 18
— вегетативные 18, 158
— генеративные 18, 158

Органы гомологичные 18
— редуцированные 18
— рудиментарные 18
Орнитофиллия 203
Орсейль 349
Ослизнение оболочки 25
Осмос 36
Отбор естественный 8
— искусственный 8
Отгиб 185

Палеоботаника 6
Пальмеллевидное состояние 301
Панцырь 309
Паразиты 472
Парафизы 333, 348, 327
Паренхима
— губчатая 48, 110
— палисадная 48, 109
— складчатая 112
Партеногенез 212
Партенокарпия 217
Парус 403
Пенициллин 343
Первичные сердцевинные лучи 131, 135
Перга 199
Перегной 96
Перекати-поле 469
Периблема 43
Перидерма 47, 137
Периодичность роста 244
Перистом 170
Перитеций 327, 331, 332
Перицикл 370
— корня 63
Пестик 183, 184
Пигменты 30
Пикировка растений 60
Пикниды 340
Пикноспоры 340
Пиреноиды 298
Плазмалемма 35
Плазмодесмы 40
Плазмодий 316
Плазмолиз 35
Пластиды 22, 23
Пластинка листа 104
Плацента 191
Планцентация 191
Пленохазий 195
Плерома 43
Плеть 140
Плод 213
— дробный 217
Плод ложный 213, 217
— настоящий 213
— сборный 213, 217
— сочный 214
— сухой 215
Плодник 183
Плодовое тело 318, 328
Плодолистик 176
Плюска 379, 412
Побег 101
Поглощающий комплекс 97
Подвой 160
Подсемядольное колено 129, 178, 182
Подснежное развитие 463, 501
Подставки женские 354
— мужские 353
Подстилка лесная 500
Подушкообразные формы 493
Подчашие 184
Пойма, строение 470
Покров 177
Покрывальце 172
Полезащитные насаждения 100
Полиэмбриония 213
Поллинарий 202
Поллиний 188, 202
Полисимметрия 11
Поликарпические растения 257
Половое поколение 168
Половое размножение цветковых 183
Половой процесс 157
Полосатость оболочки 25
Полуксерофиты 154
Полупаразиты 475
Полупустыни 510
Полярность 11
Поровые каналы 26
Поросль пнёвая 104
Поры 26
— окаймлённые 26
Посев по стерне 252
Початок 194, 444
Почки верхушечные 102
— зимующие 104
— пазушные 102
— придаточные 104
— спящие 104
Почкование 318, 328
Превращение белков 2, 29
— углеводов 228
Правило кратных отношений 193
Прививка 160
Привой 160
Придаточные корни 473
Прижизненная окраска плазмы 31
Прилистники 104
Присасывающая сила листьев 147
Приспособления растений к морозу 248
Пробка 47
Прокамбий 56
Проламины 29
Протерандрия 200
Протерогиния 200, 203
Протоксилема 56, 370
Протофлоэма 56
Протонема 171, 352, 357
Протоплазма 22, 23
— проницаемость 35
Протопласт 18, 22
Профаза 38, 369
Псаммофиты 472, 514
Психрофилы 242
Пряжки 334
Пустыни 512
Пучки биколлатеральные 55
— бокобочные 55
— закрытые 57
— коллатеральные 55
— концентрические 54
— общие 57, 132
— открытые 57
— прокамбиальные 56
— радиальные 56
— сосудисто-волокнистые 54
— специальные 57
Пыльник 186
Пыльца 179
— прорастание 206
Пыльцевая камера 178
Пыльцевход 177, 190

Равножгутиковые 300
Радиальное строение 11
Развитие зародыша 207
— зародышевого мешка 192
— листа 115
— растений 255
— семяпочки 191

Развитие тычинки 187
— эндосперма 207
Раздражимость 4
Размножение 157
— бактерий 89
— бесполое 157
— вегетативное 157, 158
— клубнями 159
— корневищами 158
— луковицами 158
— отводками 160
— плетьми, столонами, усами 158
— половое 157
Разнолистность 109
Разноспоровость 174, 366
— физиологическая 369
Разноспоровые папоротники 172
— плауны 366
Разностолбчатость 200
Разъединение арктоальпийское 489
Распространение плодов 217
— семян 217
Растения двудольные 130
— двудомные 196
— двулетние 129
— длинного дня 461, 493
— короткого дня 461
— многолетние 129
— однодольные 131
— однодомные 196
— однолетние 129
Растения раздельнолепестные 390
— светолюбивые 461
— спайнолепестные 414
— теневыносливые 461
Рафиды 30
Реакция кислая 72
— нейтральная 72
— темновая 123
— щелочная 72
Регенерация 13, 158
Редукционное деление 164, 165
Редукция гаметофита 175
— листа 112
Реликты 489
— ледниковые 490
— третичные 490
Ржавчина 340
— линейная 340
Ржавчинные 340
Ризоиды 352
Ризоиды простые 353
— язычковые 353
Ризоморфа 318, 336
Ризосфера 86
Ризофоры 365, 373
Ритм развития 13, 463
Розовое масло 401
Рост оболочки 25
— — внедрением 25
— — наложением 25
Рубчик 190

Самоопыление 196
Сантонин 424
Сапрофиты 316, 430
Сарцины 291
Сахароза 28, 148
Связник 186
Семя 223
— всхожесть 225
— послеуборочное дозревание 226
— строение 211, 223
— скарификация 226
Семядоля 178, 182
Семянка 217
Семяножка 90, 190, 211
Семяносец 190, 191
Семяпочка 176, 183, 191
— изогнутая 191
— обращенная 191
— прямая 191
Сережки 409
Сердцевинные лучи
— — вторичные 136
— — первичные 135
Серобактерии 88, 125
Сигиллярии 372, 373
Симбиоз 345
Симметрия 11
— цветка 185
Симподий 14
Синергиды 190
Систематика растений 6
Ситниковые 429
Ситовидные пластинки 52
Ситовидные трубки 51
Склереиды 50
Склеренхима 49
Склероций 319, 332
Слизевики 316
Слизевые ходы 353
Слоевище 17, 351
Слоистость оболочки 25
Слой выстилающий 187
Слой фиброзный 187

Смена аспектов 483, 508
— поколений 167
Смены 485
Смешанные леса 499
Смолы 30
Смоляные ходы 53, 113, 137
Соломина 131, 433
Соловцы 473, 511
Солончаки 473, 511
Сопровождающие клетки 52
Середни 347
Сорус 172, 371
Сосуды 51, 146
— кольчатые 51
— лестничные 51
— сетчатые 51
— спиральные 51
— точечные 51
Сосущая сила 37, 146
Соцветия 194
Спектр жизненных форм 465
Сперматозоид 164, 402
Спермации 313
Спермий 180, 188
Специфичность клубенькобых растений 82
Спорангиеносец 321, 325
Спорангий 163, 170, 325
Спорогоний 171, 352, 359
Спорофит 167, 171, 352
Споры 163
— роста 310
— экзогенные 321
— эндогенные 321
Сростнолепестность, биологическое значение 205
Стадии развития 257
— — яровизации 259
Стаминодии 392
Стебель 129, 158
— вторичное строение 134
— лазающий 130
— приподнимающийся 130
— прямостоящий 130
— стелющийся 130
— цепляющийся 130
Стель 57, 58, 59
Стереом 49
Стеригма 334
Столбик 183, 189
Столоны 140
Стробил 366
Стробилярная теория 450

Строма 331
Стручок 216
Стручёчек 216
Ступени развития цветковых 453

Суберин 25, 47
Суккуленты 467
— листовые 467
— стеблевые 467
Султан 195, 436
Сумка 321, 326
Суперфосфат 75
Суспензии 31
Суховей 149
Сухость физиологическая 468
— физическая 468

Такыры 513
Таллом 17, 351
Телейтоспора 340
Телофаза 39
Теория стадийного развития растений 257, 460
— стробилярная 450
— фагоцитоза 293
Теневыносливые растения 461
Термофилы 242
Терофиты 465
Тетрада спор 163, 357
Тетраспоры 168, 313
Тиамин 232, 244
Тиллы 52
Типы растительности 486
Ткани 41
— ассимиляционные 48
— выделительные 53
— запасающие 48
— ложные 41
— механические 49
— образовательные 42
— поглощающие 66
— покровные 43
— постоянные 42
— проводящие 50
Ток восходящий 146
— нисходящий 148
Тонопласт 35
Торус 26
Точка роста 42
Травопольная система земледелия 98
Транспирация 142
— коэфициент 145
Трахеи 51
Трахеиды 51, 146
Трепел 311
Три категории листьев 109
Трихогина 313, 327
Тропизмы 253
Трубочка венчика 185
Туника 43
Тургорное давление 35
Туфовые отложения 297
Тычинка 176, 184, 186, 403
Тычинки двубратственные 403
— однобратственные 403

Удобрение минеральное 76
Узел 101
Узелки 309
Укороченные побеги 137
Уравновешенность раствора 71
Уредоспоры 340
Урночка 170
Усики 139
Устьица 45, 111, 353
— водяные 45
— задний дворик 46
— замыкающие клетки 45
— передний дворик 46
— расположение 45
Усы 140

Фагоциты 293
Фанерофиты 465
Феллоген 43, 47, 137
Феллодерма 47
Ферменты 227
Физиология 6
— оплодотворения 208
Физиологическая сухость 493
Фикоцпан 295, 312
Фикоэритрин 295, 312
Филлодии 115
Филлокладии 139
Филогенез 4
Фитонциды 231
Флаг 403
Флагообразные кроны деревьев 469
Флора и растительность 487
Флоэма 17, 54
— первичная 57
— вторичная 57, 134, 136
Фотоокисление 120
Фотопериодизм 262, 461
Фоторедукция 121
Фотосинтез 115, 123
Фотосинтез и урожай 128
Фототропизм 253
Фосфоробактерин 75
Фрагмобазидиомицеты 337
Фрагмобазидия 334
Фруктоза 27
Фузариум 342
Фукоксантин 311

Халаза 190
Хамефиты 465
Хемосинтез 94, 124
Хламидоспоры 320, 338
Хлоропласты 23
Хлоротические растения 120
Хлорофилл 23, 117
— оптические свойства 117
Хлор-цинк-иод 25
Ходульные корни 473
Ходы слизевые 379
Холобазидии 334
Хондриозомы 23
Хроматин 23, 38
Хроматофор 24, 365
Хромозомы 38
Хромопласты 23

Цветения продолжительность 203
Цветок 185
— актиноморфный 185
— асимметрический 186
— ациклический 192
— гемициклический 192
— диаграммы 193, 194
— зигоморфный 186
— обоеполый 196
— однополый 196
— симметрия 185
— формула 193
— циклический 192
Цветоложе 184
Цветоножка 184
Цветочные плёнки 436
Центральный цилиндр 43, 130
— — корня 63
Цикл листовой 102
Цистокарпий 313
Цистолиты 30
Цитокинез 40
Цитоплазма 22

Чашечка 184
Черенки 159
Черенкование 159
Чернозем 507
Черешки 104
Чечевичка 47
— выполняющая ткань 48
Чешуйки кроющие 181
— плодущая 181
— почечные 103
Чешуя 181
Чистые культуры бактерий 91
Членистая базидия 338

Шейка 350
— корневая 208
Шипы 45
Широколиственные породы 495
Шишки корневые 66
Шпалерная форма 493

Щиток 195, 436

Экология опыления 198
Экология растений 459
Экзина 188
Эктотрофная микориза 342
Элатеры 356
Эмульсия 31
Эндемики 490
Эндодерма 63, 113, 130, 370
Эндосперм 177
Эндотрофная микориза 342
Энтомофильные растения 451
Эпидермис 43, 62, 109, 130
Эпифиллы 472
Эпифиты 430, 472, 475
Эпифрагма 170
Эпоха высших водорослей 454
— голосеменных растений 454
— низших растений 454
— папоротникообразных 454
— первенцев сухопутной флоры 454
Этиолированные растения 119
Эфемероиды 154
Эфемеры 154
— весенние 130
Эфирные масла 231
Эцидии 340
Эцидиоспоры 340

Ягода 214
Ядерная пластинка 38
Ядерный сок 23, 38
Ядро 23
— строение 23
— оболочка 23
Ядрышко 23
Язычок 366, 433
Яровизация 415
Ярусность 483
—во времени 483
— надземная 483
— подземная 483
Яйцеклетка 164, 190, 302, 350

II. РУССКИЕ НАЗВАНИЯ РАСТЕНИЙ

Абрикос 402
Агава 467
Адокса 140
Айва 402
Акация 115
— белая 404
— жёлтая 109, 404. 499
Аконит 392, 497
Алое 467
Анютины глазки 12, 186, 463
Анабена 297
Апельсин 189, 398, 399
Араукария 384
Арахис 405
Арбуз 421
Аспергилл 329
Астероксилон 375
Астры 425

Багульник 490, 502, 504
Баклажан 416
Бамбуковые 443
Баобаб 129
Барбарис 139, 340
Бархатное дерево 502
Бархатцы 425
Батрахоспермум 313
Бегония 54
Белена 222, 416
Белладонна 416
Белоус 435, 506
Белый гриб 337
Белый саксаул 514
Беннеттиты 379, 449
Берёза 413, 499
— бородавчатая 413
— каменная 502
— карликовая 413, 414, 481, 493
— приземистая 414
— пушистая 413
Берёзовые 413
Бересклет 507
— бородавчатый 499
— европейский 499
Бери-бери 443
Бешеный огурец 221
Биюргун 512, 513
Бледная поганка 344
Бобы 256
Бодяк 59, 425
Болиголов 406
Болотный кипарис 383
Бор 467, 497
Бореи 200, 392
Боровик 337
Боярышник 402
Брусника 188, 496
Брюква 66, 395
Будра 140
Бук 412
Буковые 411
Букоцветные 411
Бурачок 511

Валериана 12
Василёк 425
— полевой 425
Вахта 504
Вейник 440
— наземный 440
Вельвичия 388
Венерина мухоловка 477
Верблюжья колючка 59
Вереск 474, 504
Вересковые 188
Вероника 417
Ветла 410
Ветреница 140
— дубравная 392
Вика 109, 404

Виноград 48
Вишня 402
— дикая 402
Водокрас 112
Водолюбы 445
Водоросли 294
— бентосные 313
— бурые 311
— диатомовые 309
— зелёные 297
— красные 312
— планктонные 313
— синезелёные 295
— харовые 309
Водяная чума 478
Водяника 493
Волчеягодник 507
Вороний глаз 102, 428
Восковая пальма 44, 110
Вошерия 298, 323
Высшие растения 350
Вяз 12, 48, 105, 507

Гвоздика 11, 408
Гвоздичные 408
Георгина 66, 423
Гераниецветные 397
Гиацинт 510
— степной 508
Гиения 375
Гинкго 178, 381, 490
Гинкговые 381
Гипнум 358 —
Гладиолус 141, 95
Глухая крапива 12, 419
Гнездовка 79, 431
Гнетовые 388
Головнёвые 337
Головня 337, 340
Голосеменные растения 377
Гониум 302
Голубика 474, 502
Горицвет 392
Горошек мышиный 404
Горох 12, 186, 196, 403
Горчица 395
— полевая 395
Граб 412
Гравилат 195
Гречиха 104
— земноводная 11
— льняная 221
— посевная 201
— сахалинская 158
Грибы 318
— базидиальные 333
Грибы высшие 322
— голобазидиальные 335
— головнёвые 337
— голосумчатые 328
— несовершенные 341
— низшие 322
— первичносумчатые 328
— периспориевые 330
— пиреномицеты 331
— плектасковые 329
— плодосумчатые 329
— ржавчинные 340
— сумчатые 326
— хитридиевые 322
Грузди 335, 343
Груша 139, 402
Грушанка 496
— круглолистная 497
— однобокая 497
— одноцветковая 497
Губоцветные 418
Гудиера 496

Двудольные растения 390
Дельфиниум 497
Десмидиевые 11, 307
Дивала 409
Диктиота 312
Диплококки 291
Домовый гриб 336
Донник 404
Драцена 132
Дрепанокладус 358
Дрожжи 318, 328
Дуб 48, 104, 129, 411
— монгольский 502
— пробковый 47
Дурман 416
Душистый колосок 283, 443
Дыня 420

Ель 112, 183, 384
— европейская 496
Ежеголовка 503

Жабрей 419
Жгутиковые 289, 315
Живокость посевная 393
Житняк 99

Заразиха 80, 115, 418
— ветвистая 418
— подсолнечная 418
Звездчатка 409
Зверобой 507
Зеленчук 463
Земляника 109, 140, 401
Земляная груша 256, 423
Земляной орех 405
Зигомицеты 325
Злаки 433
— корневищные 434
— плотнокустовые 435, 442
— рыхлокустовые 435
Злаковые 433
Зонтикоцветные 405
Зонтичные 405
Зябра 419

Ива 409, 410
— козья 497
— полярная 481, 493
Иван-да-марья 418
Икотник 45, 395
Ирис 112, 195, 220, 510

Кактус 112, 158, 467
Каламиты 372
Калина 195
Калужница 392
Камфоросма 512
Камыш 432
— лесной 432
— озёрный 503
Канатник 397
Канна 12
Капуста 395
Карагана 404, 499
Картофель 415
Картофельный грибок 324
Кассандра 503, 504
Катран 216
Каулерпа 16
Каштан конский 109
Кедр 384
Кедровый стланик 386
Келерия 510
Кенаф 367
Кермек 511
Кила капустная 317
Кипарис 387, 388
— болотный 66
Кипарисовые 386
Кирказон 220
Кислица 196, 467, 496
Кистевик 329, 343
Кладофора 305, 314
Клевер 99, 109, 404, 475
— красный 200, 404
— полевой 404
— ползучий 404
Клён 105

Клён обыкновенный 507
Клинолисты 367, 372
Клостерий 307, 314
Клостридиум 85
Клюква 490, 503
Ковыль 11, 440, 507
— Иоанна 440
— Лессинга 440
— тырса 440
Козляк 337
Кокки 391
Кокосовая пальма 445
Кок-пек 512, 513
Кок-сагыз 159, 160, 426, 53
Коллоквинт 421
Копытень 221, 507
Кордаиты 381
Коровяк 45, 417
Костёр 99, 436
— безостый 441, 471
— ржаной 441
Кохия 512
Крапива 475
Красный гриб 337
Крестоцветные 394
Криптомонада 290
Крым-сагыз 426
Кубышка 46, 112, 503
Кувшинка 46, 112, 503
Кузьмичёва трава 388
Куколь 408
Кукуруза 131, 440
Кукушкин лён 357, 408
Кульбаба 426
Купальница 392, 494, 497
Купена 140, 427, 507
— лекарственная 427
— мутовчатая 427
Куропаточья трава 481
Кутровые 53

Ламинария 174, 311, 312, 314
Ландыш 140, 496, 427
Лапчатка 184, 401
Ласточниковые 53
Лебеда 407
Левкой 395, 216
Леечная плесень 329
Лёновые 397
Лён 475
— однолетний 397
Лепидодендроны 372, 373
Лещина обыкновенная 220
Лещиновые 412
Лигиноптерис 378
Лихогала 316
Лилейные 426
Лилиецветные 426
Лилия 427
Лимон 189, 398, 399
Лингбия 297
Линнея 496
Липа 104, 507
— амурская 502
Липучка 220
Лисички 335
Лисохвост 195, 435, 442, 471
— луговой 442
Лиственница 139, 384, 386, 498, 499
Лишайниковая манна 348
Лопух 220
Лук 428
— гусиный 429
— круглый 428
— резанец 428
— репчатый 60, 428
— чеснок 428
Львиный зев 418
Льнянка 417, 222
Льняной рыжик 395
Лютик 11, 391, 445
— водяной 11, 391
— едкий 391
— ползучий 392
— ядовитый 392
Люпка 431
Лютиковые 23, 390
Люффа 421
Люцерна 99, 510
— посевная 404
— серповидная 404
— хмелевидная 404

Магнолиевые 479
Магнолии 449
Майник 496
Мак 11, 53, 393, 494
— снотворный 394
Маковые 393, 494
Макоцветные 393
Малина 160, 401
Мальва обыкновенная 397
Мальвовые 396
Мальвоцветные 396
Мамонтово дерево 129, 383
Мангровые 66
Мандарин 399, 213
Маратциевые папоротники 373
Маргаритка 425
Маревые 407
Марсилия 371
Марь белая 407
Марьянник 418, 475
Маршанциевые 352
Маршанция 12, 352
Маслёнок 337
Мать-мачеха 425
Махорка 416
Медуница 201, 463
Мелколепестник 222
Мелозира 314
Микохитридиевые 323
Микрококк 291
Миксобактерия 89
Миксомицеты . 316
Миксохитридиевые 322
Миндаль 402
Многоплодниковые 390
Можжевельник 48, 387, 497
— древовидный 388
— казацкий 388
— обыкновенный 387
Мокрица 409, 463
Молодило 467
Молочай 53, 112, 195, 467
Морковь 66, 139, 406
— дикая 406
Морошка 401
Морская капуста 314
Мохообразные 351
Мошнуха 184
Мукор 325
Мучнистая роса 330
Мхи 351
— зелёные 357
— лиственные 357
— печёночные 352
— сфагновые 358
Мытник 494
Мышиный горошек 404
Мятлик 436, 442
— луговой 442
— луковичный 510, 513

Наперстянка лекарственная 417
Нарцисс 112
Недотрога 54, 221
Нивяник 423, 506
Нимфейные 447
Низшие растения 288
Нителла 40
Носток 297, 346
Норичниковые 417

Овёс 436
— посевной 441
— пушистый 507
Овсяница 196, 441, 493
— гигантская 499
— лесная 499
— луговая 441
Овсюг 441
Однопокровные 451
— положение в системе 451
Одуванчик 139, 184, 426
Ожика 429
Олеандр 102
Ольпидиум 322
Ольха 413
— клейкая 413
— серая 413
Опёнок 318
Опунция 12
Орешник 104, 412, 499
Орех водяной 66
— грецкий 104
Орляк 370
Орхидеи 67
Орхидные 430
Осина 410, 499
Осока 72, 432, 433, 513
Осокорь 410
Осот 159, 426
Осциляторая 296
Офрис 431
Очанка 475

Пальма 444
— кокосовая 445
— финиковая 445
Пальмовые 444
Пармелия 346
Паслён чёрный 415
Паслёновые 415
Пастушья сумка 395
Пандорина 302
Папоротник
— водяной 11, 174
— мужской 58, 370
— орляк 370
— семенной 378
Папоротниковые 369
Пахучий колосок 506
Пеницилл 329
Пеон 392
Первоцвет 11
Переступень 139, 421
Перидинея 290
Перидиниум 290, 314
Перилла 256
Перловник 436
Пероноспоровые 324
Персик 402
Пестичные 388
Песчаная акация 472
Песчаный саксаул 472
Петров крест 475
Петрушка 406
Пецица 333
Пикульник 42, 419
Пиннулярия 309
Пиреноид 290
Пиретрум 511
Пихта бальзамическая 385
— дугласова 478
— кавказская 386
— сибирская 385
Плазмодиофора 316
Плазмопара 343
Пластинниковые грибы 335
Плаун 362, 497
Плауновые 362
Плевел льняной 221
Плющ 66, 104, 146
Пнейматофоры 66
Повилика 80, 115, 475
Погремок 417, 506
— большой 418
— малый 418
Подберёзовик 337
Подмаренник 220
Подорожник 212
Подосиновик 337
Подснежник 427
Подсолнечник 256, 423
Подъельник 79
Покрытосеменные 389
Полба 438
Полевица 440
— белая 440
— обыкновенная 440
Полынь 424, 510
— горькая 424
— морская 511
— цитварная 424
— чёрная 512
Помидор 416
Початкоцветные 444
Примула 139
Просо 256, 440
Псилофитон 375
Птицемлечник 510
Пузырчатка 476
Пушица 432, 504
Пшеница 196, 437
Пшеница ветвистая 438
— мягкая 438
— твёрдая 438
Пырей 99, 158, 171, 436
— гребенчатый 511
— ползучий 435, 440

Рдест 503, 220
Редис 395
Редька 395
— дикая 395
— культурная 395
Репа 66
Репейник 220
Ржавчинники 321
Ризофидиум 232
Рикция 357
Ринния 375
Рис 442
Рогоз 46
Роголистник 503
Рожь 436, 437
— дикая 437
Робиния 404
Роза 160, 400
Розанные 400
Розоцветные 399
Ромашка 423
— арктическая 494
— далматская 423
— лекарственная 423
— непахучая 423
— пахучая 423
Росянка 80, 476
Румянка 222
Рута 399
Рутовые 398
Рыжик 335
— льняной 221
— посевной 395
Рябина 402, 497, 502

Саго 379
Саговник 176, 379
Саксаул черный 513, 514
Сальвиния 371
Сапролегния 321, 323
Саранка 427
Сарсазан 512, 514
Свёкла 66, 139, 407
Свербига 216
Седмичник 496, 497
Секвойя 257, 383, 478
Селагинелла 365
Сердечник 196
Сибирский кедр 386, 498

Синеголовник 406
Синура 289, 290
Синюха 494
Ситник 430
Сифоновые водоросли 305
Скерда кровельная 184
Склеротиния 333
Слива 104, 402
Сложноцветные 421
Смолёвка 409
Смородина
— золотистая 284
— красная 284
— черная 284
Сморчки 333
Сныть 507
Солерос 220, 514
Соломонова печать 140
Солянки 408, 515
Сон-трава 392
Сорго 131
Сосна 112, 179, 384, 496
— обыкновенная 382
— кедровая 386, 498
— чёрная 386, 446
Сосновые 384
Сосняки 498
Софора 403
Сочевичник 507
Соя 403
Спайнолепестные 390, 414
Спайнотычинковые 419
Спаржа 427, 139
Спаржевые 426
Спирея 400
Спириллы 291
Спирогира 307, 314
Спирохета 296
Спорофилл 368
Спорынья 331, 344
Стафилококки 291
Стрелолист 446, 504
Стрептобациллы 291
Стрептококки 291
Стрептохета 443, 444
Сусак зонтичный 445, 504
Сурепица 216
Сфацелия 332
Сферелла 462
Сферотека 330
Сыроежки 335

Табак 416
— настоящий 416
— садовый 416
Таволга
— вязолистная 400
— степная 66, 507
Таксодиевые 383
Тау-сагыз 53, 426
Тимофеевка 99, 471, 195, 435, 436
— луговая 442
— степная 508
Тисс 129, 383
Тиссовые 383
Тиллециевые 339
Типчак 11, 510, 511
Тмин 406
Томат 416
Тонконог 11
Тополь 139, 410
Торица 409
Трентеполия 314
Тригонелла 513
Тростник 503
— сахарный 131
Трубкоцветные 414
Трутовик 337
Трутовиковые 336
Турнепс 395
Туйя 387
— западная 388
Тыква 131, 139, 421
Тыквенные 419
Тырса 440
Тысячелистник 423, 506
Тюльпан 426, 510
— шренков 427

Укроп 406
Улотрикс 304
Ульва 305
Уруть 11, 503
Устилягиновые 338

Фасоль 196, 403
Фегателла 357
Ферула 257
Фиалка удивительная 196
Фикомицеты 323
Фикус 66
Фитофтора 324
Фузариум 344
Фукус 312, 314

Хара 40
Хвойниковые 388
Хвойные 382
Хвощ 110, 367
— болотный 372
— гигантский 372
Хвощ полевой 368, 372
Хвощевые 367
Хитридиевые 322
Хламидомонада 12, 300
Хлопок 396
Хлорококк 304, 314
Хлопчатник 145, 396
Хлопушка 409
Хорнеофитон 375
Хохлатка 221
Хрен 396
— арктический 494
Хризомонада 290
Хроококк 296
Хромулина 290

Частуха подорожник 446
Череда 220
Черемуха 402
Черешня 402
Черника 188, 496
Чернобыльник 424
Чечевица 404
Чешуецветные 431
Чина 104
— луговая 404
Чистотел 394
Чистяк 66, 392, 463
Членистые 367

Шалфей 419
— клейкий 419
— луговой 419
— степной 508
Шампиньон 335
Шафран 510
Шейхцерия 504
Шиповник 11, 507

Щавель 104
Щучка 435, 442, 497, 506

Центросеменные 407
Церападус 402
Цератиум 290
Цикорий 53
Цикута 406
Цитварное семя 424
Цитрус 398

Эвглена 314
Эвгленовые 290
Эвдорина 302
Эвкалипт 17, 109, 129, 257
Эспарцет 99, 404, 507
— посевной 404
Эфедра 388

Юкка 132

Яблоня 139, 401
— китайская 402
— сибирская 402
Ярутка 216
Ярутка полевая 395
Ясень манчжурский 502
Ясменник 507
Яснотка 419
Ястребинки 212
Ятрышник 431
— пятнистый 431
Ячмень 196, 256, 436, 439
Ячмень двухрядный 439
— многорядный 439

III. ЛАТИНСКИЕ НАЗВАНИЯ РАСТЕНИЙ

Abies 385, 498
Abutilon 397
Acacia 115, 404
Acer 507
Achillea 423
Aconitum 200, 392
Adonis 392
Adoxa 500
Aegopodium 500, 507
Agaricaceae 335
Agropyrum 158, 440, 471
Agrostemma 408
Agrostis — 440
Alectorolophus 417, 506
Alhagi 59
Alisma 446
Allium 428
Alnus 413
Althaea 397
Alyssum 511, 513
Alopecurus 442, 471
Amanita 344, 472
Ammodendron 514
Amygdalus 402
Anabaena 297
Anabasis 512—514
Anacardiales 398
Anemone 392, 500
Anethum 406
Angiospermae 389
Anthirrhinum 418
Anthoxanthum 283, 443
Aquilegia 392
Apium 406
Apocynaceae 53
Arachis 405
Archimycetes 322
Aristida 514
Aristolochia 220
Armeniaca 402
Artemisia 153, 424, 474, 510, 512
Articulatae 367
Asarum 221, 500
Asclepiadaceae 53
Ascomycetes 326
Asparagus 139, 427
Aspergillus 329, 343
Asperula 500
Aspidium 58, 172, 370
Aster 153, 425, 474
Asteroxylon 375
Atriplex 513
Atropa 416
Avena 441, 508

Bacillariophyta 309
Bacillus 89, 93
Bacteria 291
Bacterium 81
Bambusa 443
Basidiomycetes 333
Bellis 425
Bennettitales 379
Berteroa 45, 395
Beta 407
Betula 413, 502
Betulaceae 413
Bidens 220
Boletus 337
Botrydium 12
Brachypodium 500
Brassica 395
Bromus 441, 471
Bryales 357
Bryonia 421
Bryophyta 351
Bryopogon 349
Butomus 445

Ceratium 290
Ceratocarpus 512
Ceratophyllum 503
Ceroxylon 44, 110
Cetraria 345, 349
Cicuta 406
Cirsium 59, 425
Citrullus 421
Citrus 398
Cladonia 345, 349
Cladophora 305
Claviceps 331, 344
Clematis 390
Closterium 307
Clostridium 85
Cochlearia 396, 462, 494
Cocos 445
Collema 346
Compositae 421
Coniferales 382
Conium 406
Convallaria 427
Coprinus 319
Corallorrhiza 497
Cordaitales 381
Coronaria 408
Coronilla 501
Corydalis 221, 500
Corylaceae 412
Corylus 220, 412, 499
Crambe 508
Crataegus 402
Crocus 141
Cruciferae 394
Cucumis 420
Cucurbita 421
Cucurbitaceae 419
Cupressaceae 386
Cupressus 387, 388
Cuscuta 115
Cycadales 379
Cycas 176, 379
Cydonia 402
Cytisus 501
Calamagrostis 440
Calligonum 472, 514
Calluna 474
Callystephus 425
Caltha 392
Camelina 221, 391
Camphorosma 512
Capsella 395
Caragana 406, 499
Cardamine 196
Carex 72, 432, 500, 513
Carpinus 412
Carum 406
Caryophyllaceae 408
Cassandra 503
Catharinea 500
Caulerpa 16

Charophyta 309
Chelidonium 394
Chenopodiaceae 407
Chenopodium 407
Chlamydomonas 12, 300, 314
Chlorococcus 304
Chlorophyta 297
Choripetalae 390
Chromulina 290
Chrococcus 11, 296
Chrysanthemum 423
Centaurea 425
Centrospermae 407
Cerasus 402, 501

Dahlia 423
Daphne 507
Datura 416
Daucus 406
Delphinium 393
Dentaria 500
Deschampsia 442, 497, 506
Desmidiaceae 307
Dianthus 408
Diatomeae 309
Dictyota 168, 312
Digitalis 417
Dionaea 477
Discomycetes 333
Draba 513
Dracaena 132
Drepanocladus 358
Drimys 490
Drosera 476
Dryas 481

Echallium 221
Echium 222
Ectocarpus 311
Elodea 157, 478
Empetrum 493
Ephedra 388
Ephedraceae 388
Epipogon 497
Equisetum 367, 372
Erigeron 222
Eriophorum 432
Ervum 404
Eryngium 406
Eudorina 302
Euphrasia 475
Euphorbia 53
Evonymus 499, 507

Fagaceae 411
Fagales 411
Fagopyrum 201
Fagus 412
Fegatella 357
Ferula 257
Festuca 196, 510, 511
Ficaria 392, 500
Filipendula 400
Flagellata 315
Fomes 337
Fontinalis 361
Fragaria 401
Frankenia 474, 515
Fraxinus 502
Fucus 312
Fungi 318, 341
Fusarium 342, 344

Gagea 500
Galeobdolon 463, 500
Galeopsis 42, 419
Galium 220
Genista 403, 501
Geraniales 397
Ginkgo 178, 381, 490
Ginkgoales 381
Glumiflorae 431
Glycine 403
Gnetales 388
Gnetum 350, 388
Gonium 16, 302
Goodyera 496
Gossypium 396
Gramineae 433
Gymnospermae 377
Gynoeciatae 388
Gypsophila 515

Halocnemum 512
Haloxylon 513
Helianthus 423
Helichrysum 508
Helobiae 445
Helvella 333
Hibiscus 397
Hordeum 439
Horneophyton 375
Hyacynthus 508
Hydropteridales 371
Hyenia 375
Hylocomium 361
Hymenomycetales 335
Hyoscyamus 222, 416
Hypericum 507
Hypnum 358, 361

Impatiens 54, 221
Iris 220, 510
Isoëtes 176
Isokontae 300

Jucca 132
Juglans 502
Juncaccae 429
Juncus 430
Juniperus 387, 497

Kochia 512
Koeleria 510

Lactuca 515
Labiatae 418
Laminaria 312
Lamium 419
Larix 384, 386, 498, 499
Lathraea 475
Lathyrus 404
Lecanora 348
Ledum 502
Leguminosae 403
Leontodon 426
Lepidium 512
Letharia 349
Leucanthemum 506
Lichenes 344
Liliaceae 426
Linaceae 397
Linaria 222, 417
Linnaea 496
Linum 397
Listera 430
Lolium 221
Luffa 421
Luzula 429
Lycogala 316
Lycoperdon 474
Lycopodium 362, 363, 365
Lycopsida 362
Lyginopteris 378
Lyngbia 297
Lynosyris 512

Magnoliaceae 449, 479
Majanthemum 496
Malus 401
Malva 397
Malvaceae 396
Malvales 396
Marattiales 373
Marchantia 352
Marchantiales 352
Marsilia 371

Mattiola 395
Matricaria 423
Medicago 404
Melampyrum 418, 475
Melilotus 404
Menyanthes 504
Mercurialis 500
Merulius 336
Micrasterias 11, 12
Micrococcus 88, 294
Milium 467, 497
Mnium 500
Moneses 203, 496
Monocotyledones 426
Monotropa 79
Morchella 333
Mucor 325, 343
Musci 357
Myosotis 220
Myriophyllum 503
Myxophyta 316

Nardus 506
Neottia 79, 431
Nicotiana 416
Nitrobacter 93, 94, 124
Nitrosomonas 93, 94, 124
Nostoc 297
Nuphar 503
Nymphaea 503

Odontoglossum 203
Olpidium 322
Onobrychis 404
Ophrys 431
Opuntia 12
Orchidaceae 430
Orchis 431
Orobanche 115, 418
Oryza 442
Oscillatoria 296
Osmunda 58
Oxalis 196, 467, 496
Oxycoccus 503

Padus 402
Paeonia 392
Palmaceae 444
Palmales 444
Panicum 440
Papaver 393
Papaveraceae 393
Parmelia 346
Peireskea 114
Penicillium 37, 329
Peridinium 290
Perisporiales 330
Persica 402
Petroselinum 406
Peziza 333
Phaeophyta 311
Phaseolus 403
Phellodendron 502
Phleum 442, 471, 501, 508
Phoenix 445
Phragmites 442, 503
Phycomycetes 323
Phytophtora 324, 343
Picea 384, 496
Pinnularia 309
Pinus 179, 382, 386, 496
Pirola 497, 498
Pirus 402
Plasmodiophora 316
Plasmopara 343
Plectascales 329
Pleurococcus 16
Poa 159, 442, 510, 512, 513
Polycarpicae 390
Polygonatum 427
Polygonum 159, 221
Polyporaceae 336
Polyporus 474
Polytrichum 169, 357
Populus 410
Potamogeton 220
Potentilla 401, 503
Protascales 328
Pteridospermae 378
Pteris 370
Pteropsida 369
Puccinia 475
Pulmonaria 201, 500
Pulsatilla 392
Pseudotsuga 478
Psilophyton 375
Psilopsida 375
Pyrenomycetales 331
Pyrethrum 511

Quercus 47, 129, 411, 502

Ramalina 345
Ramischia 497
Ranunculaceae 390
Ranunculus 391, 513
Raphanus 395
Reamuria 515
Rhoeadales 393
Rhisophidium 323
Rhodophyta 312
Rhynia 375
Ribes 284
Riccia 357
Robinia 404
Roccella 349
Rosa 400
Rosaceae 400
Rosales 399
Rubus 401
Ruta 399

Sagittaria 446
Salicaceae 409
Salicornia 220, 473, 514
Salix 409, 481, 493
Salsola 408, 473, 512, 514
Salvia 419, 508
Salvinia 11, 174, 371
Saprolegnia 323
Scilla 427, 500
Scirpus 432, 503
Scleranthus 409
Sclerotinia 333, 343
Scorzonera 426
Scrophulariaceae 417
Selaginella 14, 176, 365
Sequoja 129, 257, 383, 478
Serratula 508
Silene 409
Sinapis 395
Siphonales 305
Solanaceae 415
Solanum 415
Sonchus 159, 426
Sophora 403
Sorbus 402, 497, 502
Sphaerella 462
Sphaerotheca 330
Sphagnales 358
Sphagnum 358
Sphenopsida 367
Spergula 409
Spiraea 400
Spirogyra 307
Statice 474, 511
Stellaria 409, 463
Stipa 440, 511
Streptochaeta 444
Suaeda 473, 514
Sympetalae 414
Synandrae 419
Synura 289, 290

Tagetes 425
Tamarix 474
Taraxacum 426
Taxaceae 383

Taxodiaceae 383
Taxodium 66, 383
Taxus 129, 383
Thlaspi 395
Thuja 387
Tilia 502, 507
Tilletiaceae 339
Tilletia 339
Trapa 66
Trientalis 496
Trifolium 200, 404, 501
Trollius 392, 497
Tubiflorae 414
Tulipa 427
Tussilago 425

Vaccinium 474, 503
Vaucheria 305, 323
Verbascum 45, 417
Veronica 153, 417
Verpa 333
Vicia 404
Viola 12, 463

Ulmus 507
Ulothrix 304
Ulva 305
Umbelliferae 405
Umbelliflorae 405
Usnea 346
Ustilaginaceae 338
Ustilaginales 337
Ustilago 339
Utricularia 476

Xanthoria 349

Zea 440
Zygomycetales 325
Zygophyllum 515

ОГЛАВЛЕНИЕ

Стр.

Предисловие 2
Введение 3

Часть первая
Общая ботаника

Основное направление в развитии формы растений 11
Основные органы высших растений 18
Клетка . . . . . —
Клеточное строение организмов . . . . . —
Строение и функции растительной клетки. 22
Размножение клеток 38
Ткани 41
Общая характеристика тканей 42
Сосудисто-волокнистые пучки 54
Понятие о стели 57
Корень, его строение и функции 59
Строение корня . . . . . —
Основные функции корня 68
Азотное питание растений 79
Почва как среда и производное жизнедеятельности организмов 95
Побег 101
Лист, его морфология и анатомия 104
Фотосинтез растений 115
Стебель, его морфология и анатомия 129
Водный режим 141
Размножение растений 157
Органы вегетативной жизни и органы размножения . . . . . —
Вегетативное размножение 158
Бесполое размножение 163
Половое размножение . . . . . —
Половое размножение цветковых растений 183
Опыление 196
Оплодотворение 206
Плод 213
Семя 223
Основные жизненные функции высших растений 226
Обмен веществ . . . . . —
Дыхание и брожение 232
Рост и развитие растений 241
Рост растений . . . . . —
Развитие растений 255
Наследственность как основное свойство живого тела 267

Часть вторая
Систематика растений

Введение . . . 282
Низшие растения . . . 288
Жгутиковые (*Flagellata*) . . . 289
Тип бактерии (*Bacteria*) . . . 291
Водоросли . . . 294
Тип синезелёные водоросли (*Cyanophyta*) . . . 295
Тип зелёные водоросли (*Chlorophyta*) . . . 297
Класс равножгутиковые (*Isokontae*) . . . 300
Порядок вольвоксовых (*Volvocales*) . . . —
Порядок протококковых (*Protococcales*) . . . 303
Порядок улотриксовых (*Ulothrichales*) . . . 304
Порядок сифоновых (*Siphonales*) . . . 305
Класс сцепляики (*Conjugatae*) . . . 307
Класс харовые водоросли (*Charophyta*) . . . 309
Тип диатомовые водоросли (*Bacillariophyta, Diatomeae*) . . . —
Тип бурые водоросли (*Phaeophyta*) . . . 311
Тип багрянки, красные водоросли (*Rhodophyta*) . . . 312
Экологические группы водорослей . . . 313
Проблема происхождения водорослей . . . 315
Тип слизевики или миксомицеты (*Myxophyta*) . . . 316
Тип грибы (*Fungi*) . . . 318
Общая характеристика грибов . . . —
Класс архимицеты или хитридиевые (*Archimycetes*) . . . 322
Класс фикомицеты (*Phycomycetes*) . . . 323
Порядок оомицетов (*Oomycetales*) . . . —
Порядок зигомицетов (*Zygomycetales*) . . . 325
Класс сумчатые грибы (*Ascomycetes*) . . . 326
Подкласс голосумчатые . . . 328
Порядок первичносумчатых (*Protascales*) . . . —
Подкласс плодосумчатые . . . 329
Порядок плектасковых (*Plectascales*) . . . —
Порядок перисporиевых (*Perisporiales*) . . . 330
Порядок пиреномицетов (*Pyrenomycetales*) . . . 331
Порядок дискомицетов (*Discomycetes*) . . . 333
Класс базидиомицеты (*Basidiomycetes*) . . . —
Подкласс холобазидиальные . . . 335
Порядок гименомицетов (*Hymenomycetales*) . . . —
Подкласс фрагмобазидиомицетов . . . 337
Порядок головнёвых (*Ustilaginales*) . . . —
Порядок ржавчинных (*Uredinales*) . . . 340
Класс несовершенные грибы (*Fungi imperfecti*) . . . 341
Основные черты биологии грибов . . . 342
Хозяйственное значение грибов . . . 343
Тип лишайники (*Lichenes*) . . . 344
Высшие растения . . . 350
Тип архегониальные растения (*Archegoniatae*) . . . 351
Подтип архегониальные с преобладанием полового поколения . . . —
Класс мохообразные (*Bryophyta*) . . . —
Подкласс печёночные мхи, печёночники (*Hepaticae*) . . . 352
Порядок маршанциевых (*Marchantiales*) . . . —
Подкласс лиственные мхи (*Musci*) . . . 357
Порядок зелёных мхов (*Bryales*) . . . —
Порядок сфагновых, торфяных мхов (*Sphagnales*) . . . 358

Распространение мохообразных в природе 360
Подтип архегониальные с преобладанием бесполого поколения 361
Класс плауновые (*Lycopsida*) 362
Класс хвощёвые, клинолисты (*Sphenopsida*) 367
Класс папоротниковые (*Pteropsida*) 369
Цикл развития плаунов, хвощей и папоротников 371
Участие «папоротникообразных» в современном растительном покрове 372
Геологическое прошлое «папоротникообразных» . . . . . —
Класс псилофиты (*Psilopsida*). 375
Значение для филогенетической систематики таких форм, как псилофиты и селагинелла 377
Класс голосеменные растения (*Gymnospermae*) . . . . . —
Введение . . . . . —
Порядок семенных папоротников (*Pteridospermae*) 378
Порядок саговниковых (*Cycadales*) 379
Порядок беннеттитовых (*Bennettitales*) . . . . . —
Порядок кордаитовых (*Cordaitales*) 381
Порядок гинкговых (*Ginkgoales*) . . . . . —
Порядок хвойных (*Coniferales*) 382
Порядок хвойниковых или гнетовых (*Gnetales*) 388
Тип пестичные (*Gynoeciatae*) . . . . . —
Класс двудольные растения (*Dicotyledones*) 390
Подкласс раздельнолепестные (*Choripetalae*) . . . . . —
Семейство лютиковых (*Ranunculaceae*) 390
Семейство маковых (*Papaveraceae*) 393
Семейство крестоцветных (*Cruciferae*) 394
Семейство мальвовых (*Malvaceae*) 396
Семейство лёновых (*Linaceae*) 397
Семейство рутовых (*Rutaceae*) 398
Семейство розанных (*Rosaceae*) 400
Семейство бобовых (*Leguminosae*) 403
Семейство зонтичных (*Umbelliferae*) 405
Семейство маревых (*Chenopodiaceae*) 407
Семейство гвоздичных (*Caryophyllaceae*) 408
Семейство ивовых (*Salicaceae*) 409
Семейство буковых, лещиновых и берёзовых (*Fagaceae*, *Corylaceae* и *Betulaceae*) 411
Подкласс спайнолепестные (*Sympetalae*) 414
Семейство пасленовых (*Solanaceae*) 415
Семейство норичниковых (*Scrophulariaceae*) 417
Семейство заразиховых (*Orobanchaceae*) 418
Семейство губоцветных (*Labiatae*) . . . . . —
Семейство тыквенных (*Cucurbitaceae*) 419
Семейство сложноцветных (*Compositae*) 421
Класс однодольные (*Monocotyledones*) 426
Семейство лилейных (*Liliaceae*) . . . . . —
Семейство орхидных (*Orchidaceae*) 430
Семейство осоковых (*Cyperaceae*) 431
Семейство злаковых (*Gramineae*) 433
Семейство пальм (*Palmaceae*) 444
Порядок водолюбов (*Helobiae*) 445
Родственные отношения между однодольными и двудольными растениями . . 446
Происхождение покрытосеменных 448
Разнообразие покрытосеменных в связи с специализацией цветка и соцветий 450

Состояние филогенетической систематики цветковых растений в наше время . 452
Основные этапы эволюции растительного мира 454
Культурные растения 456

Часть третья

География растений с основами экологии

Введение 458
Экология растений 459
Экологические условия 460
Климатические условия . . . . . —
Свет . . . . . —
Тепло 462
Вода 466
Воздух 469
Рельеф 470
Эдафические условия 472
Биотические условия 475
Влияние человека 478
Историческое прошлое и его влияние на распределение растений . . . . . —
Совместное влияние условий 481
Геоботаника . . . . . —
География растений 487
Понятие об ареале . . . . . —
Климат и зональное распределение растительности 491
Тундровая зона 492
Лесная зона 495
Леса 496
Болота 502
Луга 506
Степная зона . . . . . —
Полупустыни и пустыни 510
Растительность районов с вертикальной зональностью 515

Редактор *Н. Т. Рыбакова*
Техн. редактор *Н. В. Сахарова*
Корректор *Е. Н. Соколова*

Подписано к печати 24/V 1950 г. А 01575.
Бумага 70×108/16. Бум. л. 16,75 + 0,25 б. л. вкл.
Печатных листов 45,9+0,82 п. л. вкл. Учётно-изд. листов 50,28+0,53 вкл. Цена без переплёта 17 р. 60 к.+85 коп. карты. Переплёт 1 руб.
Заказ № 1062.

Отпечатано в тип. Н-1 с матриц Первой Образцовой типографии имени А. А. Жданова Главполиграфиздата при Совете Министров СССР. Москва.