

Х. 236.6.

ТРУДЫ

Общества Естествоиспытателей при Императорском Юрьевском Университетѣ.

Schriften

herausgegeben von der Naturforscher-Gesellschaft bei der Universität Jurjeff (Dorpat).

XXI.

Анатомическія изслѣдованія надъ устьицами.

Б. Гриневецкій,

Приватъ-доцентъ Императорскаго Юрьевскаго Университета.

Съ 332-мя рис. въ текстѣ.

Anatomische Studien über die Spaltöffnungen.

Von

B. Hryniewiecki,

Privatdocent an der Kaiserlichen Universität Jurjew (Dorpat).

Mit 332 Figuren im Text.



Юрьевъ.

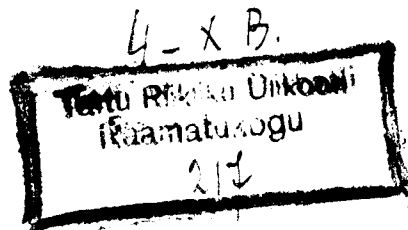
Типографія К. Маттисена.
1913.

Jurjew (Dorpat).

Druck von C. Mattiesen.
1913.

Продается у К. ф. Кёлера въ Лейпцигѣ и
Авг. Лира бывш. Э. Ю. Карова въ Юрьевъ.

In Commission bei K. F. Köhler in Leipzig und
Aug. Lyra vorm. E. J. Karow in Jurjew (Dorpat).



Печатано по постановленію Правленія Общества.

Часть I.

Исторія вопроса.

Устьица у растений, являясь регуляторомъ газового обмѣна, представляютъ одинъ изъ важнѣйшихъ органовъ въ жизни растенія, играющій перво-степенную роль въ такихъ фундаментальныхъ физиологическихъ функціяхъ, какъ дыханіе, ассимиляція и испареніе. Съ этой точки зрѣнія значеніе этого аппарата, равнымъ образомъ какъ механика его закрыванія и открыванія, достаточно полно выяснены трудами многихъ ученыхъ, какъ H. v. Mohl, Fr. Unger, N. J. C. Müller, S. Schwendener, G. Haberlandt, R. Schaefer, E. Stahl и другіе¹⁾. Съ другой стороны изученіе строенія устьицъ въ за-

1) H. v. Mohl. Welche Ursachen bewirken die Erweiterung und Verengerung der Spaltöffnungen? — Bot. Zeit. 1856.

Fr. Unger. Öffnen und Schliessen der Spaltöffnungen. — Beiträge zur Physiologie der Pflanzen, Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissensch. Bd. XXV. 1857.

N. J. C. Müller. Die Anatomie und Mechanik der Spaltöffnung. — Jahrb. f. wissenschaft. Bot. Bd. VIII. 1872.

A. Merget. Sur les fonctions de feuilles. Rôle des stomates dans l'éhalation et dans l'inhalation de vapeur aqueuses par les feuilles. — Comptes rendus 1877 t. LXXXVII. P. 293.

S. Schwendener. Ueber Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. — Monatsberichte der Berlin. Akad. der Wiss. 1881.

G. Haberlandt. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose V. Die Spaltöffnungen der Laubmoos-Sporogonien. — Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVII 1886.

R. Schaefer. Ueber den Einfluss des Turgors der Epidermiszellen auf die Funktion des Spaltöffnungsapparates. Inaugural-Dissertation. Berlin. 1887 und Jahrb. f. wissenschaft. Bot. Bd. XIX.

E. Stahl. Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. — Bot. Zeit. 1894.

G. Kohl. Ueber Assimilationsenergie und Spaltöffnungsmechanik. — Bot. Centralbl. Bd. LXIV, 1892.

Schellenberg. Beiträge zur Kenntnis von Bau und Funktion der Spaltöffnungen. — Bot. Zeitung 1896.

висимости отъ вѣшнихъ условій показало, что они обладаютъ извѣстною пластичностью и сильною приспособляемостью къ климатическимъ условіямъ. Исслѣдованія E. Pfitzera, A. Tschircha, Volkensa, Gilga, Haberlandta, Guttенberga и другихъ²⁾ показали, какъ сильно можетъ измѣ-

Fr. Darwin. Observations on stomata by a new method. — Proc. of the Cambridge Phil Soc. Vol. IX. 1897.

Fr. Darwin. Observations on stomata. — Philos. Transact. of the R. Soc. of London. Ser. B. CXC. 1898 und Proc. of the R. Soc. of London Vol LXIII 1898.

M. Westermeyer. Ueber Spaltöffnungen und ihre Nebenapparate. — Festschrift für Schwendener. Berlin 1899.

E. B. Copeland. The mechanism of Stomata. — Annals of Botany. Vol. XVI. 1902.

Fr. Darwin. On a self-recording method applied to the movements of stomata. — Bot. Gazette. Vol. XXXVII. 1904.

F. E. Lloyd. The physiology of Stomata. — Washington. 1908. Carnegie Institution of Washington. Publication № 82.

F. Darwin and D. F. M. Pertz. On a New Method of Estimating the aperture of stomata. — Proc. of the R. Soc. of London. Ser. B. V. LXXXIV. 1912.

H. Molisch. Das Offen- und Geschlossenheit der Spaltöffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode (Infiltrationsmethode). — Zeitschrift für Botanik. IV. 1912. S. 106—122.

Emmy Stein. Bemerkungen zu der Arbeit von Molisch „Das Offen- und Geschlossenheit der Spaltöffnungen veranschaulicht durch eine neue Methode“. — Berichte d. deutsch. botan. Gesellsch. 30. 1912. H. 2.

2) E. Pfitzer. Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen. II. Ueber das Hautgewebe einiger Restiaceen. — Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VII. 1870.

A. Tschirch. Ueber einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort mit spezieller Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates. — Linnaea. N. F. Bd. IX. 1881.

A. Tschirch. Der anatomische Bau des Blattes von *Kingia australis* R. Br. — Abhandl. des botan. Vereins der Prov. Brandenburg. Bd. XXIII. 1881.

K. Wilhelm. Ueber eine Eigenthümlichkeit der Spaltöffnungen bei Coniferen. — Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. 1883.

A. Mahler. Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Laubblätter der Coniferen mit besonderer Berücksichtigung des Spaltöffnungs-Apparates. — Botan. Centralbl. Bd. XXIV. 1885.

G. Volkens. Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. — Berlin. 1887.

E. Gilg. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der xerophilen Familie der Restiaceen. — Englers botan. Jahrb. B. XXII. 1891.

Th. Wulf. Studien über verstopfte Spaltöffnungen. — Oester. Botan. Zeitschrift. 1898.

H. v. Guttенberg. Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das immergrüne Laubblatt der Mediterranflora. — Englers Botan. Jahrbücher. Bd. 38. 1907.

J. Menz. Ueber die Spaltöffnungen der Assimilationsorgane und Periantblätter einiger Xerophyten. — Sitzungsberichte der math.-naturw. Klasse d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. CXIX. Abt. 1. 1910.

няться форма замыкающихъ клѣтокъ въ особенности на поперечномъ разрѣзѣ, гдѣ въ зависимости отъ большаго или меньшаго развитія кутикулярныхъ выступовъ сильно мѣняется форма какъ передняго и задняго двориковъ, такъ и самой щели устьица. Такую приспособляемость мы можемъ видѣть часто на листьяхъ одного и того же растенія, гдѣ устьица верхней поверхности въ деталяхъ строенія отличаются отъ устьицъ нижней поверхности — своимъ положеніемъ по отношенію къ поверхности листа, величиною двориковъ и т. п. Особенно интересенъ въ этомъ отношеніи типъ устьицъ, встрѣчающійся у водныхъ растеній, такъ наз. „Schwimtblatttypus“ (по Haberlandt'у¹⁾), гдѣ устьица совершенно похожи встрѣчаются у растеній, принадлежащихъ къ различнымъ систематическимъ группамъ, приспособленнымъ къ жизни на поверхности воды.

Несмотря однако на всю свою пластичность и приспособляемость, устьичный аппаратъ, изучаемый въ тончайшихъ деталяхъ строенія можетъ представлять превосходный филетическій признакъ для цѣлыхъ группъ растеній, какъ это показали детальныя исслѣдованія O. Porsch'a²⁾. Опираясь на работы предшественниковъ и дополнивъ пробѣлы собственными исслѣдованіями, онъ указываетъ на постоянство такихъ типовъ устьицъ, какъ устьица мховъ (*Muscineentypus*), голосѣменныхъ (*Gymnospermentypus*) и злаковъ (*Gramineentypus*). Это значеніе устьицъ какъ филетического признака, рѣзко нпр. бросается въ глаза въ семействѣ *Casuarineae*, устьица которыхъ указываютъ прямо на ихъ родство съ голосѣмянными.

Дальше въ названной работѣ приводится цѣлый рядъ доказательствъ стойкости устьичнаго аппарата, какъ наследственнаго признака, для многихъ случаевъ, гдѣ онъ появляется нынѣ, несмотря на то, что съ физиологической точки зрѣнія является совершенно излишнимъ и даже вреднымъ. Первый случай мы встрѣчаемъ у всѣхъ листовыхъ органовъ, которые теперь совсѣмъ или почти не ассимилируютъ, между тѣмъ филогенетически происходятъ отъ ассимилирующихъ листьевъ (остатки листьевъ у *Ruscus*, сѣмядоли, цвѣточные покровы, тычинки), а также у всѣхъ высшихъ паразитовъ и сапрофитовъ, притомъ не только на редуцированныхъ чешуйчатыхъ листьяхъ, но и на стебляхъ и другихъ органахъ. Во всѣхъ упомянутыхъ случаяхъ унаследованный отъ предковъ устьичный аппаратъ сильно редуцируется и теряетъ свою функцію. Степень редукціи у многихъ паразитовъ часто идетъ рука объ руку съ редукціей хлорофиллоноснаго аппарата. Устьица выступаютъ также и на погруженныхъ въ воду органахъ растеній. Такъ какъ растеніе не можетъ избавиться отъ этого унаследованнаго признака, то желая избѣжать его вредныхъ послѣдствій, оно должно прибѣгать къ различнымъ преобразованіямъ въ его строеніи. Подобнаго рода факты ясно говорятъ, что устьичный аппаратъ въ высшей степени стойко сохраняется и передается по

1) G. Haberlandt. Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates. — Flora 1887. № 7.

2) Dr. Otto Porsch. Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. — Jena. G. Fischer. 1905. Въ этой книжкѣ приведена вся литература по устьицамъ до 1905 года. Кромѣ того см. G. Haberlandt. Physiologische Pflanzenanatomie. IV Aufl. Leipzig. 1909. S. 439—441.

наслѣдству, а слѣдовательно можетъ служить важнымъ филетическимъ признакомъ. Если рассмотримъ дальше, какъ это дѣлаетъ Porsch, отношеніе устьичнаго аппарата къ основному біогенетическому закону, то на первый взглядъ, если обратимся къ изслѣдованію сѣмядолей, мы не можемъ найти никакого подчиненія этому закону, такъ какъ типъ устьицъ у сѣмядолей вездѣ одинъ общій — упрощенный. Это анатомическое однообразіе вполне соответствуетъ грубому морфологическому однообразію этого органа, что объясняется приспособленіемъ къ одинаковымъ внѣшнимъ факторамъ при незначительной затратѣ строительнаго матеріала и малой способности къ дифференцировкѣ. Но если возьмемъ первые молодые листья и прослѣдимъ дальнѣйшіе ихъ метаморфозы, то мы можемъ отмѣтить и на устьичномъ аппаратѣ дѣйствіе общаго закона, по которому онтогенія есть только повтореніе филогеніи. Если прослѣдить развитіе устьицъ у мховъ (*Bryophyta*), папоротникообразныхъ (*Pteridophyta*) и голосѣмянныхъ (*Gymnospermae*) то здѣсь, по мнѣнію Porsch'a можно видѣть постепенное приспособленіе этого аппарата при переходѣ отъ водной жизни къ наземной. Однако у покрытосѣмянныхъ (*Angiospermae*) устьичный аппаратъ, повидимому, мало измѣняется; только у однодольныхъ можно отличить нѣкоторые особые типы, а именно у *Gramineae*, *Commelinaceae* и *Eriocaulaceae*; у двудольныхъ же на первый взглядъ господствуетъ въ этомъ отношеніи полное однообразіе. „Der gewaltigen systematischen Ausgliederung der Angiospermen“, говоритъ Porsch, „entspricht eine ebenso reiche Gliederung ihrer Spaltöffnungen in eine Reihe phyletischen Typen, von denen der Lückenhaftigkeit unserer Kenntnisse entsprechend vorläufig der *Gramineen-Commelinaceen-* und *Eriocaulaceentypus* histologisch gut charakterisierbar sind“. Пробовали, правда, различать различные типы устьицъ на основаніи исторіи ихъ развитія въ зависимости отъ расположенія сосѣднихъ клѣтокъ энтермиса по отношенію къ замыкающимъ клѣткамъ, какъ это сдѣлалъ Prantl¹⁾, а затѣмъ Vesque²⁾ и Solereder³⁾. Съ этой точки зрѣнія установленъ рядъ типовъ, встрѣчающихся въ опредѣленныхъ семействахъ двудольныхъ, и вслѣдствіе этого названныхъ именами этихъ семействъ, какъ типъ лютиковыхъ (*Ranunculaceae*), мареновыхъ (*Rubiaceae*), гвоздичныхъ (*Caryophyllaceae*), крестоцвѣтныхъ (*Cruciferae*). Но дальнѣйшія изслѣдованія показали, что у нѣкоторыхъ видовъ на одномъ и томъ же плоскостномъ срѣзѣ выступаютъ рядомъ 2 одинаковыхъ типа, (*Selagineae*, *Verbenaceae*, *Labiatae* et. c.), а иногда даже замѣчалось смѣшеніе двухъ типовъ на одномъ и томъ же устьицѣ. Практическое примѣненіе этихъ типовъ въ систематику встрѣчаетъ, какъ говоритъ Solereder, большія затрудненія, такъ какъ они съ увѣренностью могутъ быть констатированы только на основаніи изученія исторіи развитія, на выросшихъ же листьяхъ часто ихъ нельзя уже отличить. Такъ на выросшихъ листьяхъ истинный типъ мареновыхъ (*Rubiaceae*) не отличается отъ

1) Prantl. Ergebnisse der neueren Untersuchungen über die Spaltöffnungen. — Flora. 1872.

2) Vesque. De l'emploi des caractères anatomiques dans la classification des végétaux. — Bull. d. l. Soc. bot. d. France XXXVI. 1889.

3) H. Solereder. Systematische Anatomie der Dicotylen. 1899. u. Ergänzungsband. Stuttgart. 1908. S. 320—328.

ложнаго; точно также часто нельзя отличить типа лютиковыхъ (*Ranunculaceae*) отъ типа крестоцвѣтныхъ (*Cruciferae*) и т. п.

Такимъ образомъ группировка устьицъ съ точки зрѣнія плоскостного расположенія не можетъ дать много интереснаго. Гораздо больше интереса представляетъ изслѣдованіе устьицъ въ поперечномъ разрѣзѣ, что позволяетъ на болѣе детальное изученіе строенія замыкающихъ клѣтокъ. Такое изученіе доказало, насколько пластичной является форма устьицъ въ зависимости отъ биологическихъ условій. Съ другой стороны можно надѣяться, что болѣе детальное изученіе устьицъ въ поперечномъ разрѣзѣ покажетъ, что и среди двудольныхъ существуютъ типы характерные для болѣе крупныхъ группъ.

Такъ О. Porsch говоритъ: „Ich bin fest überzeugt, dass ausser diesen (*Gramineen-Commelinaceen-* u. *Eriocaulaceen-* Typus) eine grosse Anzahl anderer Typen vorliegt, deren Kenntniss einem vergleichenden Studium ihres feineren Baues vorbehalten bleibt. Der einzige methodisch einwandfreie Weg hierzu ist ein genaueres Studium des feineren histologischen Baues des Apparates, gestützt auf ein möglichst reichhaltiges verwandtschaftlich zusammengehöriges Material unter Berücksichtigung aller übrigen uns jeweilig vorliegenden systematischen, phylogenetisch morphologischen Erkenntnisse“.

Такъ какъ мнѣ удалось найти совершенно новый типъ устьицъ у одного изъ представителей семейства *Saxifragaceae* [*Rodgersia tabularis* (Hemsl.) Комаров], то я поставилъ себѣ задачей изучить ближе устьичный аппаратъ въ поперечномъ разрѣзѣ у всего названнаго семейства, въ результатъ чего оказалось, что мы имѣемъ здѣсь дѣло съ филетическимъ типомъ. Желая узнать, насколько описанный мною новый типъ устьицъ распространенъ среди двудольныхъ, пришлось перейти къ изслѣдованію семействъ близкихъ въ систематическомъ отношеніи къ *Saxifragaceae*, а затѣмъ расширить свои изслѣдованія на цѣлый рядъ другихъ семействъ двудольныхъ растений. Затѣмъ я обратилъ вниманіе на исторію развитія нѣкоторыхъ устьицъ, на изученіе формы устьицъ у различныхъ органовъ одного и того же растенія, и наконецъ на отношеніе измѣненій филетическаго характера и вліянія внѣшнихъ условій произрастанія.

Такимъ образомъ мнѣ пришлось анатомически изслѣдовать обширный матеріалъ сначала по семейству *Saxifragaceae*, затѣмъ по самымъ разнообразнымъ семействамъ двудольныхъ, какъ на живомъ матеріалѣ, такъ и на спиртовомъ, послѣ того какъ я убѣдился на многихъ примѣрахъ, что форма поперечнаго разрѣза устьица остается та же, какъ въ живомъ листѣ, такъ и на препаратѣ, фиксированномъ спиртомъ.

Въ виду важности имѣть вполне надежно опредѣленный систематическій матеріалъ, я собиралъ его лично въ лучшихъ ботаническихъ садахъ Европы, пользуясь матеріаломъ, опредѣленіе котораго было провѣрено Дирекціей Сада, часто извѣстными специалистами монографами, а во всѣхъ случаяхъ, когда опредѣленіе могло возбуждать извѣстныя сомнѣнія, я старался лично провѣрить опредѣленіе.

Начало работы было сдѣлано въ Грацѣ во время моего краткаго пребыванія тамъ въ концѣ іюня и началѣ іюля 1909 года. Считаю пріятнымъ долгомъ принести благодарность проф. G. Haberlandt'у за любезное предоставленіе мѣста въ своей лабораторіи и за нѣкоторыя указанія въ началѣ

работы. Собрать затѣмъ соотвѣтственный спиртовой матеріалъ въ ботаническихъ садахъ Австріи: въ Грацѣ, Вѣнѣ и въ Краковѣ и отчасти горахъ Штирии и Татрахъ я продолжалъ свои изслѣдованія въ Ботаническомъ Саду Имп. Юрьевского Университета, пользуясь матеріаломъ, находящимся въ этомъ учрежденіи. Въ слѣдующемъ — 1910 году, благодаря заграничной командировкѣ на ботанический конгрессъ въ Брюсселѣ, мнѣ удалось получить новый весьма цѣнный матеріалъ собранный мною въ Ботаническихъ Садахъ западной Европы, а именно: въ Королевскихъ Садахъ въ Далемѣ близъ Берлина и въ Кью близъ Лондона; кромѣ того мнѣ было доставлено г. И. В. Палибини нѣсколько растений изъ Jardin des Plantes въ Парижѣ, и наконецъ небольшая коллекція живыхъ растений была выписана отъ Регеля и Кессельринга изъ С.-Петербурга. Наконецъ въ 1912 году я могъ значительно расширить свои изслѣдованія, пробывъ въ командировкѣ полъ года, получивъ новый матеріалъ изъ Ботаническихъ Садовъ въ Палермо на Сицилии, La Mortola (Giardino Hanbury) на Ривьерѣ и въ Швейцаріи въ Женевѣ, работая одновременно на мѣстѣ въ Ботаническихъ Институтахъ: 1) въ Палермо — въ февралѣ и мартѣ и въ Женевѣ въ маѣ и юнѣ, благодаря любезности директоровъ Prof. A. Borzi и Prof. R. Chodat, которымъ приношу здѣсь мою искреннюю признательность.

Такимъ образомъ кромѣ коллекцій изъ Ботаническаго Сада Императорскаго Юрьевского Университета я пользовался матеріаломъ изъ слѣдующихъ учреждений 1) Королевскаго Ботаническаго Сада въ Кью близъ Лондона, 2) Королевскаго Ботаническаго Сада въ Далемѣ близъ Берлина, 3) Jardin des Plantes въ Парижѣ, 4) Ботаническаго Сада Университета въ Грацѣ, 5) Ботаническаго Сада Вѣнскаго Университета, 6) Ботаническаго Сада Краковскаго Университета, 7) Помологическаго Сада Регеля и Кессельринга въ С.-Петербургѣ, 8) Ботаническаго Сада Университета въ Палермо, 9) Giardino Hanbury (La Mortola) близъ Вентимиліи на Ривьерѣ и 10) Женевскаго Ботаническаго Сада.

Всѣмъ директорамъ названныхъ учреждений а именно: Dr. J. Prain'у и O. Stapf'у въ Кью, prof. A. Engler'у и I. Urban'у въ Берлинѣ, prof. G. Haberlandt'у въ Грацѣ, prof. Wettstein'у въ Вѣнѣ, prof. Янчевскому и Рациборскому въ Краковѣ, г. Кессельрингу въ Петербургѣ, prof. A. Borzi въ Палермо, д-ру A. Berger'у въ La Mortola и д-ру J. Briquet въ Женевѣ приношу мою искреннюю благодарность.

Кромѣ того часть матеріала использованнаго въ настоящей работѣ была собрана лично мною во время экскурсій въ Штирійскихъ Альпахъ близъ Граца, въ Татрахъ, въ Лифляндіи, въ Швейцаріи въ окрестностяхъ Женевы и въ Савойѣ близъ Монблана.

Часть II.

Устьица у Saxifragaceae.

1) Характеръ устьицъ и методика.

Занявшись анатомическимъ изслѣдованіемъ одного недавно описаннаго Комаровымъ маньчжурскаго вида *Rodgersia tabularis* (Hemsl.) Kom., который растетъ хорошо въ Ботаническомъ Саду Императорскаго Юрьевского Университета, я обратилъ особое вниманіе на устьица, по своему строенію сильно отличающіяся отъ общаго типа двудольныхъ. Разсматриваемая съ поверхности, устьица эти, повидному, ничѣмъ не отличаются отъ нормальнаго типа, но ихъ поперечный разрѣзъ представляетъ весьма своеобразную структуру.

Прежде всего обращаютъ вниманіе два большихъ удлиненныхъ выступа, на концѣ суживающіеся и закрывающіе входъ въ передній дворикъ;

выступы эти на первый взглядъ напоминаютъ типъ водныхъ устьицъ („Schwimtblatttypus“). Существенная разница состоитъ въ томъ, что у послѣдняго типа дальше уже начинается воздушная полость; у устьицъ же *Rodgersia tabularis* получается большой воронкообразный передній дворикъ; щель устьица

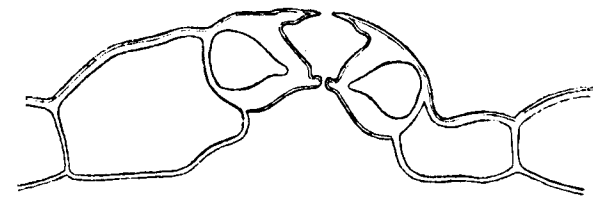


Рис. 1. *Rodgersia tabularis* (Hemsl.)

Ком. н. ст.

и задній дворикъ совершенно исчезаютъ, устьице же замыкается посредствомъ двухъ выступовъ внутренней части. По формѣ поперечнаго разрѣза этотъ новый типъ можно назвать воронкообразнымъ.

Желая выяснить себѣ, насколько этотъ новый типъ устьицъ является результатомъ приспособленія къ извѣстнымъ біологическимъ условіямъ, я обратился прежде всего къ изслѣдованію въ этомъ отношеніи листьевъ растений похожихъ на названное растение.

Rodgersia tabularis является растеніемъ характернымъ для влажныхъ долинъ Маньчжуріи и сѣвер. Корень обладаетъ огромными щитовидными листьями по размѣрамъ и внѣшнему облику, болѣе всего похожими на листья

Rheum. Поэтому я обратился къ изслѣдованію листьевъ послѣдняго рода. Поперечные разрѣзы черезъ листъ *Rheum Emodi* и *Rheum palmatum* показали,



Рис. 2. *Rodgersia tabularis* въ Ботаническомъ Саду Имп. Юрьевского Университета.

что устьица у нихъ вполне нормальныя. Подобную картину я нашелъ и у представителей европейской и азиатской флоры съ крупными листьями; какъ *Lappa tomentosa* Lam., *Cochlearia Armoracia* L., *Heracleum pubescens* MB., *Polygonum sachalinense* F. Schmidt.

Затѣмъ я обратилъ вниманіе на крупные листья *Petasites* произрастающихъ по берегамъ горныхъ потоковъ, повидимому, въ подобныхъ условіяхъ, какъ и *Rodgersia tabularis*. Мною были изслѣдованы листья *Petasites niveus* Baumg., взятые изъ Ботаническаго Сада въ Грацѣ, а также листья *Petasites officinalis* изъ типичнаго мѣсто-нахожденія въ Штирійскихъ Альпахъ близъ Граца (Hoch-lantsch). Оказалось, что устьица на нижней поверхности листьевъ принадлежатъ къ типу водныхъ растений (Schwimmblatttypus) и являются почти совершенно идентичными у обоихъ изслѣдованныхъ видовъ.

Эти примѣры показываютъ, что ни величина, ни форма листа, ни условія обитанія не имѣютъ, повидимому, существеннаго вліянія на описанную форму устьицъ. Предполагая, что мы имѣемъ здѣсь дѣло съ филогенетическимъ признакомъ, я задался цѣлью изслѣдовать устьица другихъ близкихъ видовъ и вообще семейства *Saxifragaceae*.

Изъ препаратовъ, фиксированныхъ въ спирту, я готовилъ большое количество поперечныхъ срѣзовъ листьевъ, и затѣмъ тщательно изслѣдовались устьица при большомъ увеличеніи. Когда типъ устьицъ былъ вполне ясно установленъ при помощи

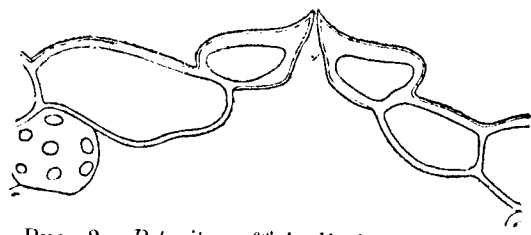


Рис. 3. *Petasites officinalis* Mönch. н. ст.

микроскопа, тогда выбирался наилучшій препаратъ и устьица срисовывались посредствомъ рисовальнаго прибора Abbé всегда при одномъ и томъ же увеличеніи — микроскопъ C. Reichert, окуляръ 4, объективъ 9.

Такимъ образомъ серія рисунковъ сдѣлана при одномъ и томъ же увеличеніи и позволяетъ судить объ относительной величинѣ устьицъ. Исключеніе представляютъ лишь первые рисунки вида *Rodgersia* и ему близкихъ, сдѣланные при томъ же увеличеніи, но безъ рисовальнаго прибора.

Часто важно установить степень кутикуляризаціи стѣнокъ въ замыкающихъ клѣткахъ устьица. Во многихъ случаяхъ кутикула бросается сразу въ глаза по своей желтой окраскѣ и рѣзко отдѣляется отъ остальной части клѣточной оболочки. Для лучшаго опредѣленія границъ кутикулы и кутикулярныхъ слоевъ отъ клѣтчатки, я пользовался чаще всего хлоръ-цинкъ-йодомъ. Но этотъ реактивъ не при всякихъ условіяхъ даетъ надежные результаты¹⁾. Во время моего пребыванія въ Женевѣ проф. Chodat²⁾ обратилъ мое вниманіе на прекрасный реактивъ, т. н. „reactif genevois“, который чрезвычайно рѣзко позволяетъ различать степень кутикуляризаціи клѣтокъ. Такъ какъ на этотъ реактивъ совсѣмъ не обращено вниманія въ болѣе распространенныхъ руководствахъ, какъ русскихъ, такъ и нѣмецкихъ, то я хотѣлъ бы обратить на него особое вниманіе. Реактивъ этотъ представляетъ смѣсь хризоидина съ краснымъ „congo“. 3 grm. хризоидина растворяютъ въ небольшомъ количествѣ спирта; съ другой стороны 30 gr. „rouge-congo“ растворяютъ въ 1 литрѣ дистиллированной воды, къ которой прибавлено немного амміака. Оба раствора смѣшиваютъ и фильтруютъ. При употребленіи препараты изъ спирта промываютъ въ водѣ, затѣмъ погружаютъ въ жавелевую воду и, промывши затѣмъ водой, погружаютъ на 1 мин. въ растворъ „женевского реактива“, затѣмъ опять промываютъ. Кутикула окрашивается въ золотисто-желтый цвѣтъ, целлюлоза же въ розово-красный. Цвѣта эти хорошо сохраняются и въ препаратахъ, зафлажанныхъ въ глицеринъ-желатинѣ. Во второй части работы я пользовался только этимъ реактивомъ и получалъ всегда прекрасные результаты.

1) См. нпр. работу И. В. Новокровскаго „О хлоръ-цинкъ-йодной реакціи клѣтчатки“ — Извѣстія Импер. С.-Петербург. Ботан. Сада 1911. № 4—5. Стр. 109—116.

2) R. Chodat. Un procédé de double coloration pour les tissus végétaux. — Archives des sciences phys. et nat. de Genève. 3-me série. t. XXV. 1891. P. 465—467. Ref. in Justs. Jahresber. XX. P. 564. Этотъ методъ окраски широко примѣняется между прочимъ въ работѣ Bernard'a. Le bois centripète dans les feuilles des Conifères. — Beihefte zum Bot. Centralbl. 1904. Bd. XVII. 2.

Въ новѣйшемъ изданіи Dr. E. Strasburger и M. Koernicke. Das Botanische Praktikum, V. Auflage, Jena, 1913, приводится названный реактивъ на стр. 239, 257, 324 и 795.

2) Обзоръ устьицъ въ семействѣ Saxifragaceae ¹⁾.

I. Saxifragoideae.

1. Saxifrageae.

а. Astilbinae.

Astilbe Hamilt.

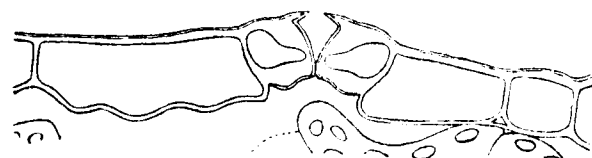


Рис. 4. *Astilbe rivularis* Hamilt n. ст.

Astilbe rivularis Hamilt. (Грацъ). Устьица только на нижней сторонѣ листа; немного приподняты надъ поверхностью листа. Типъ переходный; сильно увеличенный передній дворикъ и еле замѣтный задній дворикъ.

Astilbe japonica (Morr. et Decne) Miq. (Грацъ). Нижняя сторона. Типъ немного ближе къ нормальному; задній дворикъ ясно замѣтный, хотя меньше передняго дворика.

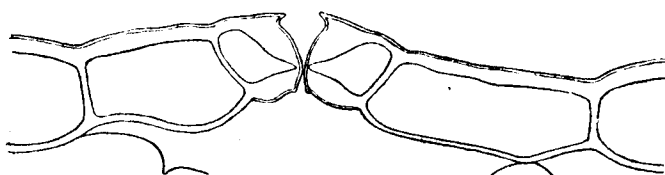


Рис. 5. *Astilbe japonica* (Morr. et Decn.) Miq. n. ст.

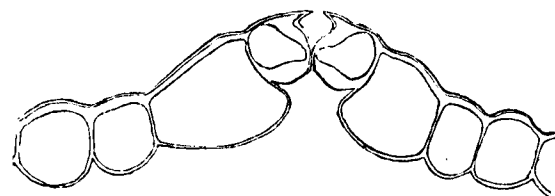


Рис. 6. *Astilbe grandis* Stapf. n. ст.

Astilbe grandis Stapf (Кью). Нижняя сторона. Типъ переходный, близкій къ предыдущему. Устьица возвышаются надъ поверхностью листа.

Astilbe Thunbergii (Sieb. et Zucc.) Maxim. (Кью). Нижняя сторона. Новый типъ. Устьица почти въ уровень съ поверхностью.



Рис. 7. *Astilbe Thunbergii* (Sieb. et Zucc.) Maxim. n. ст.

1) Систематическій обзоръ по Энглеру — A. Engler и K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. III. T. 2 Abt. a P. 41.

Сокращенія. Ботаническій Садъ Имп. Юрьевскаго Университета = Юрьевъ. Ботанич. Садъ Краковского Унив. = Краковъ; Ботан. Садъ при Унив. въ Грацѣ = Грацъ; Ботан. Садъ Вѣнскаго Унив. = Вѣна; Королевскій Ботанич. Садъ въ Далемѣ = Берлинъ; Jardin des Plantes въ Парижѣ = Парижъ; Королевскій Ботаническій Садъ въ Кью близъ Лондона = Кью; Помологическій Садъ Регеля и Кессельринга въ С.-Петербурѣ = Регель и Кессельрингъ.

Astilbe chinensis Franch. et Ser. (Кью). Нижн. сторона. Новый типъ.

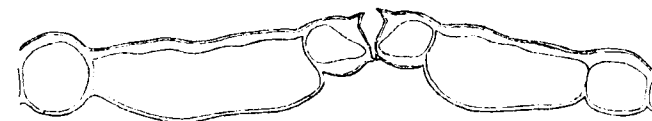


Рис. 8. *Astilbe chinensis* Franch. et Ser. n. ст.



Рис. 9. *Astilbe Davidi* A. Henry n. ст.

Astilbe Davidi A. Henry (Регель и Кессельрингъ). Нижняя сторона. Новый типъ.

Rodgersia Gray.

Rodgersia tabularis (Hemsley) Komarov (*Saxifraga tabularis* Hemsley in Forbes et H. I, 269; Engler in Nat. Pflanzenf. III, 2 a, 61).

Нижняя сторона. Рѣзко выраженный новый типъ съ сильно развитыми острыми наружными выростами, съ воронкообразною щелью и внутренними утолщенными выростами, замыкающими устьица. Замыкающія клѣтки приподняты надъ уровнемъ клѣтокъ эпидермиса.

См. рис. 1.

Rodgersia podophylla A. Gray (Грацъ, Юрьевъ). Нижняя сторона. Тотъ же типъ устьицъ; выросты однако меньше и воронкообразная щель не такъ расширена, какъ у предыдущаго вида.



Рис. 10. *Rodgersia podophylla* A. Gray n. ст.

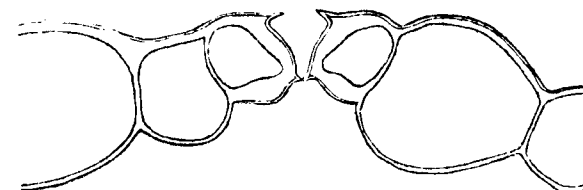


Рис. 11. *Rodgersia aesculifolia* Batalin n. ст.

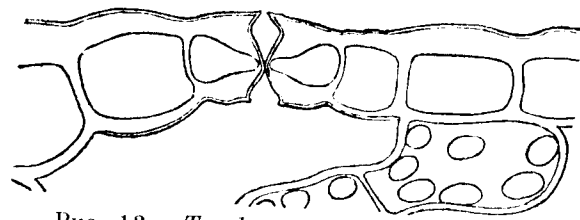
Rodgersia aesculifolia Batalin (Юрьевъ). Нижняя сторона. Тотъ же новый типъ устьичнаго аппарата, какъ у предыдущаго вида.

Rodgersia pinnata Franchet (Юрьевъ.) Нижняя сторона. Тотъ же новый типъ устьичнаго аппарата, какъ у предыдущаго вида.



Рис. 12. *Rodgersia pinnata* Franchet n. ст.

b. Leptarrheninae.

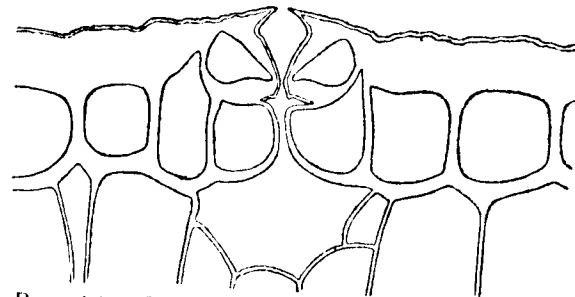
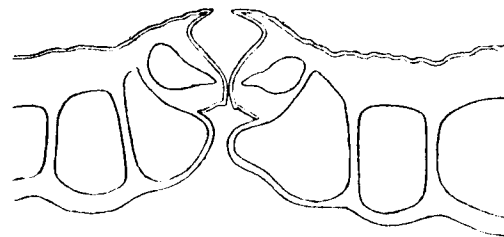
Tanakaea Franch. et Savat.Рис. 13. *Tanakaea radicans* Franch. et Savat. н. ст.

Tanakaea radicans Franch. et Savat. (Кью). Нижняя сторона. Устьица нормальные; наружные выросты сильнее развиты, чем внутренние.

c. Saxifraginae.

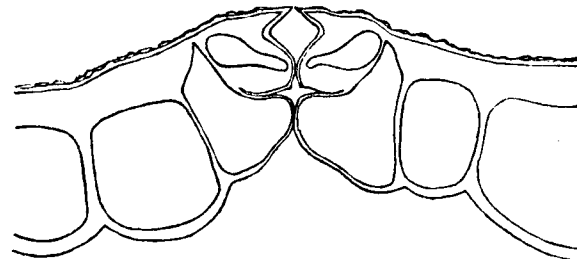
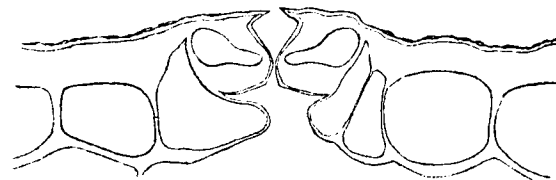
Bergenia Mönch.

Bergenia crassifolia (L.) Engl. (Грацъ, Юрьевъ). Устьица на обоихъ сторонахъ листа принадлежать къ тому же переходному типу. Задній дворикъ маленький. На нижней сторонѣ устьица нѣсколько приподняты надъ уровнемъ эпидермиса. Сосѣднія клѣтки отъсепены книзу и образуютъ щель у входа въ воздушную полость.

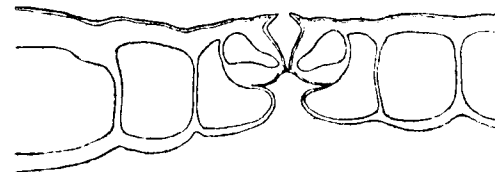
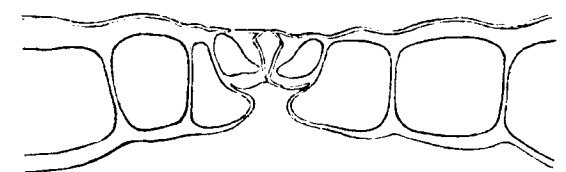
Рис. 14. *Bergenia crassifolia* (L.) Engl. в. ст.Рис. 15. *Bergenia crassifolia* (L.) Engl. н. ст.

рикъ маленький. На нижней сторонѣ устьица нѣсколько приподняты надъ уровнемъ эпидермиса. Сосѣднія клѣтки отъсепены книзу и образуютъ щель у входа въ воздушную полость.

Bergenia cordifolia (Haw.) A. Br. (Юрьевъ). Тотъ же переходный типъ на обоихъ сторонахъ листа. Сосѣднія клѣтки могутъ замыкать устьице снизу.

Рис. 16. *Bergenia cordifolia* (Haw.) A. Br. н. ст.Рис. 17. *Bergenia cordifolia* (Haw.) A. Br. в. ст.

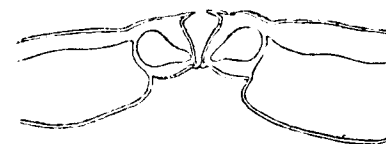
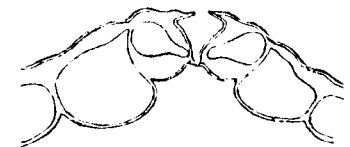
Bergenia ligulata (Wall.) Engl. (Грацъ). Новый типъ устьицъ на обоихъ сторонахъ листа. Устьица въ одинъ уровень съ поверхностью листа.

Рис. 18. *Bergenia ligulata* (Wall.) Engl. н. ст.Рис. 19. *Bergenia ligulata* (Wall.) Engl. в. ст.*Boykinia* Nutt.

Boykinia major A. Gray (Кью). Рѣзко выраженный новый типъ устьицъ на нижней сторонѣ листа.

Рис. 20. *Boykinia major* A. Gray н. ст.

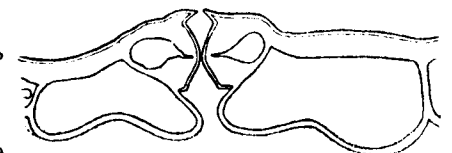
Boykinia rotundifolia Parry (Юрьевъ). Новый типъ на обоихъ сторонахъ листа.

Рис. 21. *Boykinia rotundifolia* Parry н. ст.Рис. 22. *Boykinia rotundifolia* Parry в. ст.*Saxifraga* L.Sect. I. *Cymbalaria* Griseb.

Saxifraga Cymbalaria L. (Кавказъ близъ Боржомъ, Юрьевъ). Устьица нормальные.

Sect. II. *Miscopetalum* Haw.

Saxifraga rotundifolia L. (Штирийскіе Альпы; гора Hochlantsch. Юрьевъ). Нормальные.

Рис. 23. *Saxifraga rotundifolia* L. н. ст.

Saxifraga lasiophylla Schott (Вѣна). Норм.

Sect. III. *Nephrophyllum* Gaud.

Saxifraga irrigua MB. (Вѣна). Норм.

Saxifraga carpathica Rehb. (Татры близъ Zakopane). Норм.

Saxifraga cernua L. (Юрьевъ). Норм.

Sect. IV. *Dactyloides* Tausch.

Saxifraga cymosa W. K. (*S. pedemontana* All.) (Вѣна). Норм.

Saxifraga Willkommiana Boiss. (*S. exarata* Vill. var. *nervosa* Lap.)
(Грацъ) Норм.

Saxifraga trifurcata Schrad. (Грацъ). Норм.

Saxifraga exarata Vill. (Грацъ). Норм.

Saxifraga hypnoides L. (Юрьевъ). Норм.

Saxifraga muscoides All. (Грацъ). Норм.

Saxifraga gibraltarica Boiss. et Reut. (Вѣна). Норм.

Sect. V. *Boraphila* Engl.

Saxifraga pennsylvanica L. (Грацъ). На верхней сторонѣ типъ переходный такой, какъ у *Bergenia*, на нижней же сторонѣ ясно выраженный новый типъ.

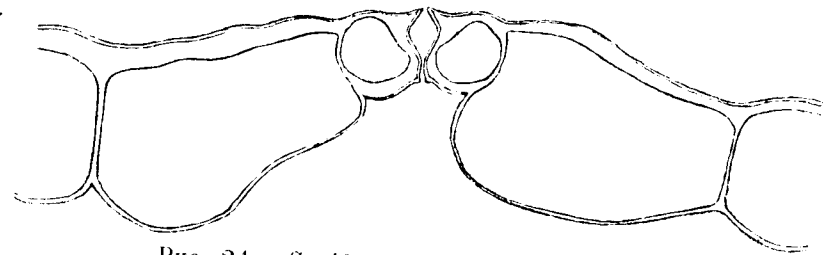


Рис. 24. *Saxifraga pennsylvanica* L. в. ст.

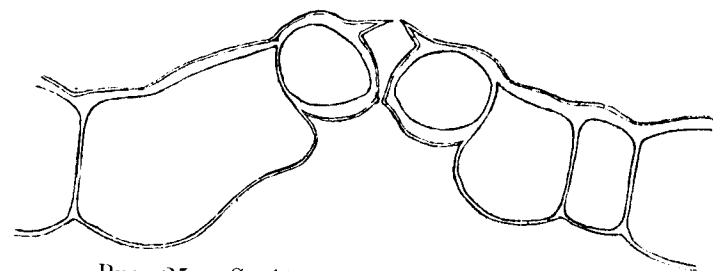


Рис. 25. *Saxifraga pennsylvanica* L. н. ст.

Saxifraga Forbesii Vasey. (Юрьевъ). Какъ на верхней, такъ и нижней сторонѣ переходный типъ устьицъ съ большимъ переднимъ дворикомъ и маленькимъ заднимъ.

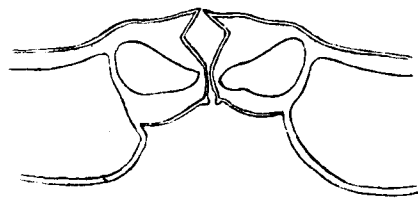


Рис. 26. *Saxifraga Forbesii*
Vasey. в. ст.

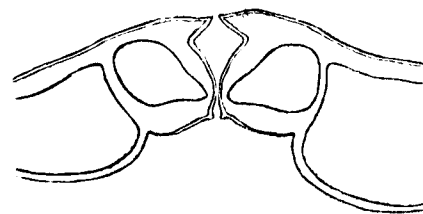


Рис. 27. *Saxifraga Forbesii*
Vasey. н. ст.

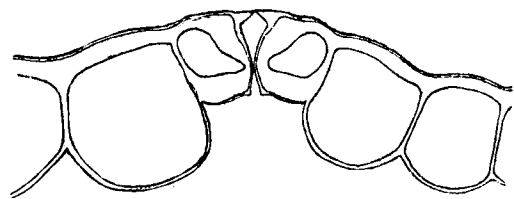


Рис. 28. *Saxifraga micranthifolia* Steud. н. ст.

Saxifraga micranthifolia Steud.
(Регель и Кессельрингъ). На нижней сторонѣ. Типъ переходный, близкій къ предыдущему.

Saxifraga hieracifolia W. K. (Регель и Кессельрингъ). Переходный типъ на обѣихъ сторонахъ, но уже близкій къ нормальному, задній дворикъ немного меньше передняго.

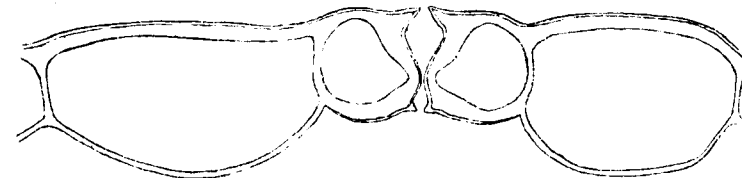


Рис. 29. *Saxifraga hieracifolia* W. K. н. ст.

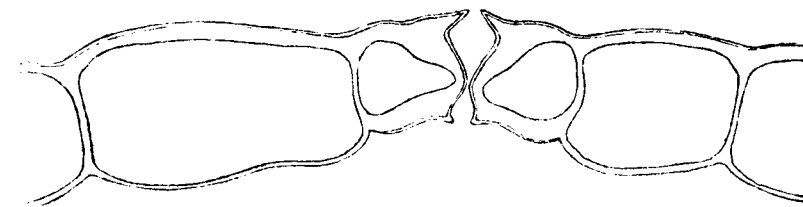


Рис. 30. *Saxifraga hieracifolia* W. K. в. ст.

Saxifraga nivalis L. (Регель и Кессельрингъ). На обѣихъ сторонахъ листьевъ типъ близкій къ нормальному, похожий на предыдущий.

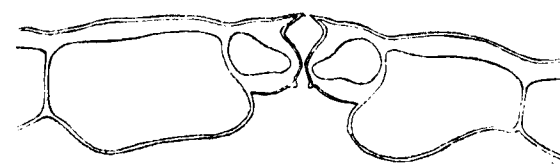


Рис. 31. *Saxifraga nivalis* L. в. ст.

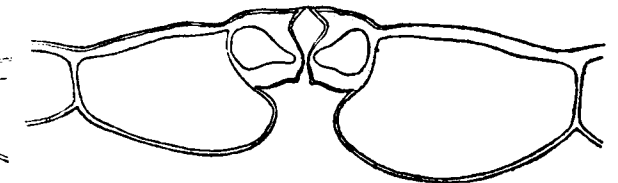


Рис. 32. *Saxifraga nivalis* L. н. ст.

Saxifraga stellaris L. (Регель и Кессельрингъ). На обѣихъ сторонахъ листа типъ переходный, близкій къ нормальному.

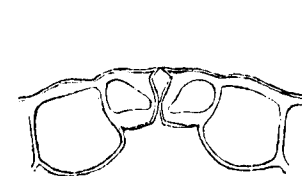


Рис. 33. *Saxifraga stellaris* L. н. ст.

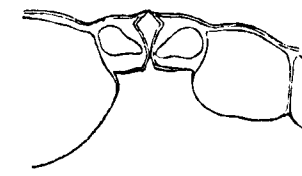


Рис. 34. *Saxifraga stellaris* L. в. ст.

Sect. VI. *Diptera* Borkhausen.

Saxifraga sarmentosa L. (Юрьевъ, оранжерея). Типъ нормальный.

Sect. VII. *Hirculus* Tausch.

Saxifraga Hirculus L. (Юрьевъ). Норм.

Sect. VIII. *Trachyphyllum* Goud.

Saxifraga aizoides L. (Татры. Долина Стронжиска близъ Закопане). Норм.

Sect. IX. *Robertsonia* Haw.

Saxifraga Geum L. (Грацъ). Норм.

Saxifraga umbrosa L. (Грацъ). Норм.

Saxifraga Tazetta Hort. (= *S. cuneifolia* × *rotundifolia*) (Вѣна). Норм.

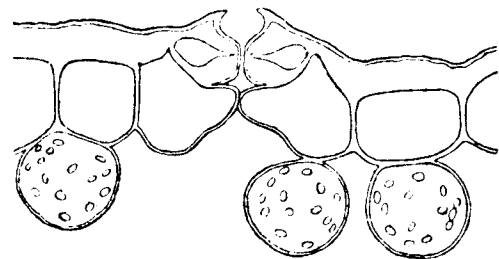
Sect. X. *Euaizoonia* Schott.

Saxifraga crustata Vest. (Грацъ). Норм.

Saxifraga Cotyledon L. (Грацъ). Норм.

Saxifraga Aizoon Jacq. (Татры). Норм. Сосѣднія клѣтки могутъ закрывать полость подъ устьищемъ.

Saxifraga elatior МК. (*S. Hostii* Tausch.) (Грацъ). Норм. Сосѣднія клѣтки образуютъ выступы внутрь воздушной полости.



Saxifraga altissima Kerner (Штирийскіе Альпы; горы Hochlantsch). Норм. Интересно двойное закрытіе устьищъ посредствомъ сдвинутыхъ книзу и такимъ образомъ сближенныхъ сосѣднихъ клѣтокъ.

Рис. 35. *Saxifraga altissima* Kerner в. ст.

Sect. XI. *Kabschia* Engl.

Saxifraga laevis MB. (Грацъ). Норм.

Saxifraga scardica Griseb. (Грацъ). Норм.

Saxifraga Rocheliana Sternb. (Вѣна). Норм.

Sect. XII. *Porphyron* Tausch.

Saxifraga oppositifolia L. (Вѣна). Норм.

Peltiphyllum Engl.

Peltiphyllum peltatum (Torr.) Engl. (Грацъ). Новый типъ на обѣихъ сторонахъ листа; на нижней сторонѣ весьма широкая, воронковидно расширенная щель.

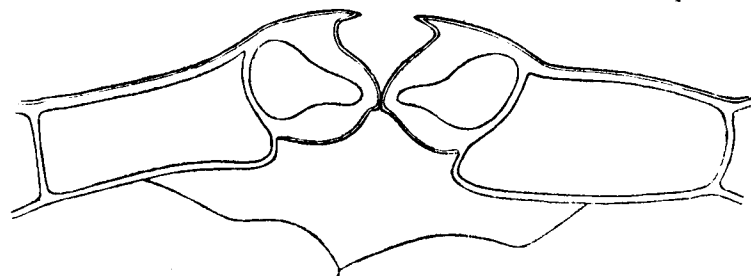


Рис. 36. *Peltiphyllum peltatum* (Torr.) Engl. н. ст.

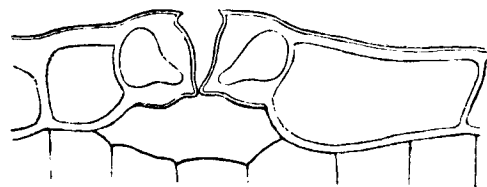


Рис. 37. *Peltiphyllum peltatum* (Torr.) Engl. в. ст.

Zahlbrucknera Rehb.

Zahlbrucknera paradoxa (Sternb.) Reichb. (Грацъ). Норм. Хорошія рисунки устьища даны въ работѣ Schwaighofer¹⁾.

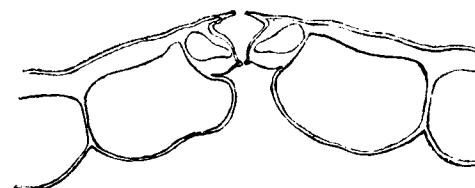
Tiarella L.

У всѣхъ 3-хъ изслѣдованныхъ видовъ этого рода устьища на нижней сторонѣ листа и принадлежатъ къ новому типу, а именно:

Tiarella polyphylla Don. (Кью).



Рис. 38. *Tiarella polyphylla* Don. н. ст.



Tiarella unifoliata Hook. (Кью).

Рис. 39. *Tiarella unifoliata* Hook. н. ст.

Tiarella cordifolia L. (Грацъ).

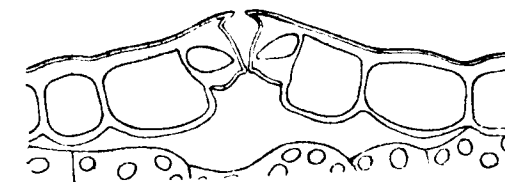


Рис. 40. *Tiarella cordifolia* L. н. ст.

Heuchera L.

Heuchera americana L. (Грацъ). Новый типъ на обѣихъ сторонахъ листа.

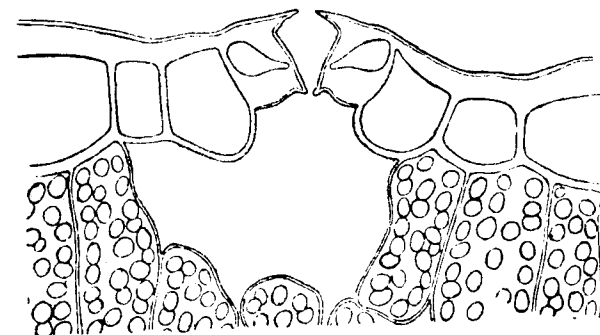
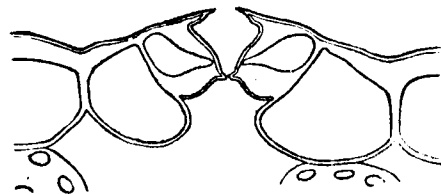


Рис. 41. *Heuchera americana* L. в. ст.



Рис. 42. *Heuchera americana* L. н. ст.

1) Schwaighofer K. F. Ist *Zahlbrucknera* als eigene Gattung beizubehalten oder wieder mit *Saxifraga* zu vereinigen? — Sitzungsberichte d. Mat. Natur. Kl. d. Kais. Akademie d. Wissen. Wien. CXVII. Abt. I. 1908. P. 25-52. Taf. I. Fig. 7.



Heuchera villosa Michx. (Грацъ).
Новый типъ.

Рис. 43. *Heuchera villosa* Michx. н. ст.

Heuchera micrantha Dougl. (Берлинъ). Новый типъ.

Heuchera pilosissima Fisch. et Mey. (Кью). Новый типъ. Устьица на нижней сторонѣ сильно приподняты надъ уровнемъ эпидермиса.

Heuchera pubescens Pursh. (Вѣна).
Heuchera hispida Pursh. (Кью). } Рѣзко выраженный новый типъ.

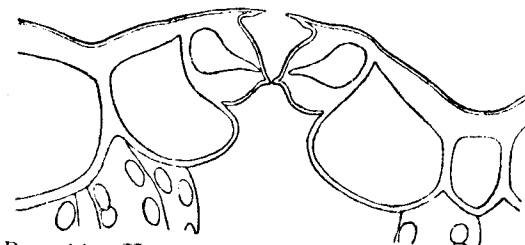
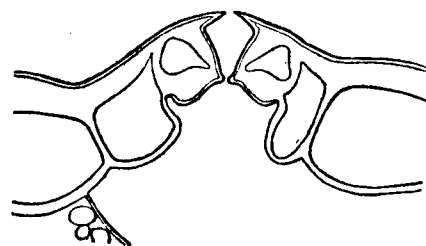


Рис. 44. *Heuchera sanguinea* Engelm. в. ст.

Heuchera sanguinea Engelm.
(Грацъ). Новый типъ.

Tolmiea Torr. et Gray.



Tolmiea Menziesii (Hook.) Torr. et
Gray. (Грацъ). Нижняя сторона. Новый типъ.

Рис. 45. *Tolmiea Menziesii* (Hook.)
Torr. Gray н. ст.

Tellima R. Br.

Tellima parviflora (Nutt.) Hook. (Кью). Нижняя сторона. Новый типъ.
Tellima grandiflora (Pursh.) R. Br. (Грацъ). Нижняя сторона. Новый типъ

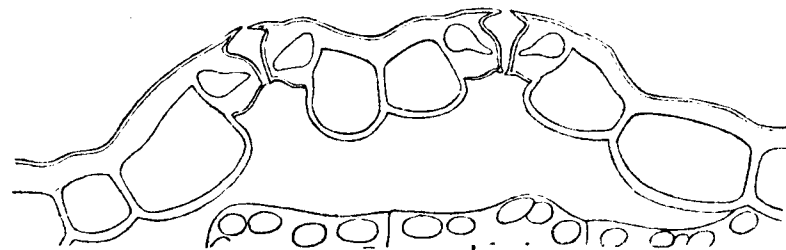


Рис. 46. *Tellima grandiflora* Pursh. н. ст.

Mitella Tourn.

У всѣхъ изслѣдованныхъ представителей этого рода устьица новаго типа, а именно:

Mitella diphylla L. (Грацъ). Ниж-
няя сторона.



Рис. 47. *Mitella diphylla* L. н. ст.

Mitella nuda L. (Кью). Нижняя сторона.

Mitella pentandra Hook. (Грацъ). На обѣихъ сторонахъ.

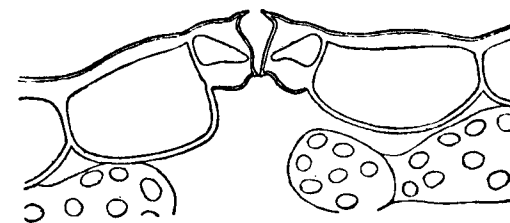


Рис. 48. *Mitella pentandra* Hook. н. ст.

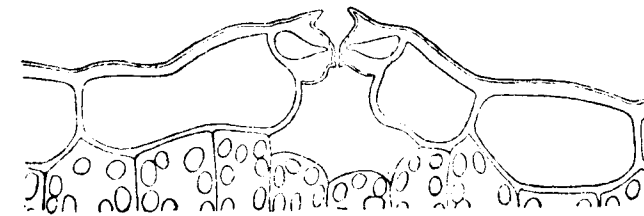


Рис. 49. *Mitella pentandra* Hook. в. ст.

Chrysosplenium L.

Chrysosplenium alternifolium L. (Грацъ).

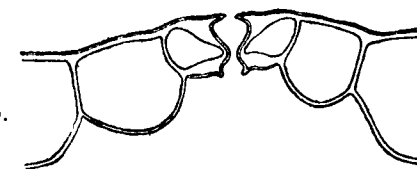
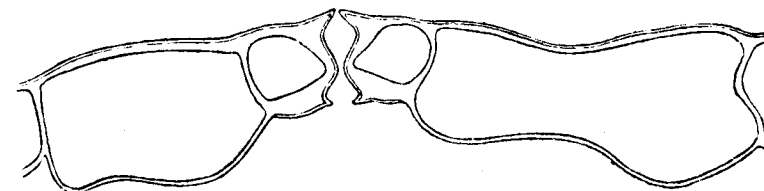


Рис. 50. *Chrysosplenium alternifolium*
L. н. ст.



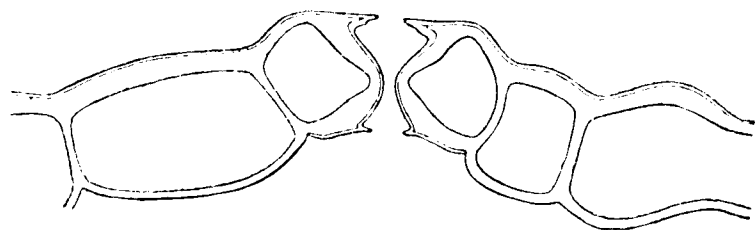
Chrysosplenium oppositifolium L. (Шти-
рийскія Альпы, Hoch-
lantsch).

Рис. 51. *Chrysosplenium oppositifolium* L. н. ст.

Устьичный аппаратъ у обонхъ видовъ построенъ нормально, передній дворикъ немного меньше, чѣмъ задній дворикъ.

d. Parnassieae.

Parnassia L.

Рис. 52. *Parnassia palustris* L. н. ст.

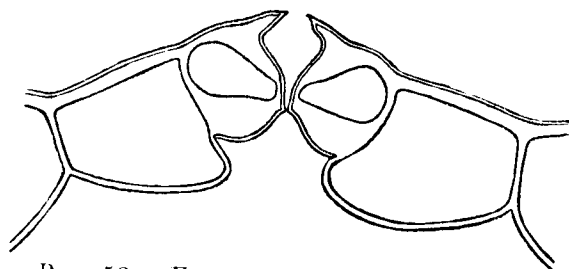
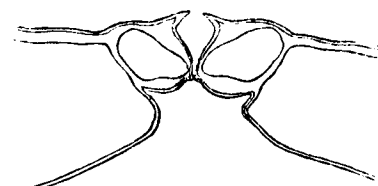
Parnassia caroliniana Michx. (Кью). Норм.
Parnassia asarifolia Vent. (Кью). Норм.

Parnassia palustris L. (Грацъ). Нижняя сторона. Устьица нормальные; внутренние выступы значительно меньше, чем наружные.

II. Francoideae.

Francoa.

Francoa sonchifolia Cav. (Грацъ).
 Нижняя сторона. Новый типъ.

Рис. 53. *Francoa sonchifolia* Cav. н. ст.Рис. 54. *Francoa appendiculata* Cav. н. ст.

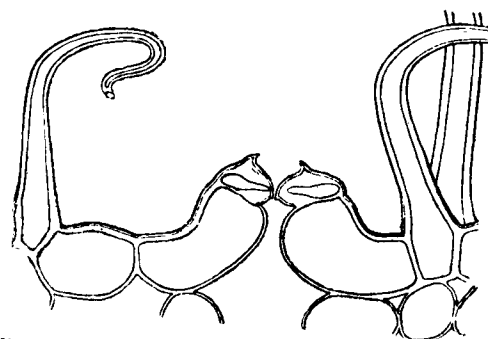
Francoa appendiculata Cav. (Кью). Нижняя сторона. Новый типъ.

III. Hydrangeoideae.

Philadelphae.

Carpenteria Torr.

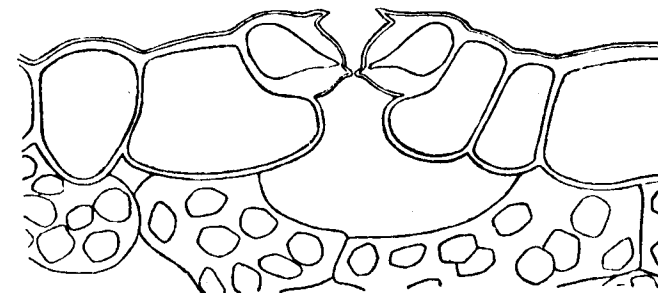
Carpenteria californica Torr. (Кью).
 Нижняя сторона. Новый типъ. Устьица сильно приподняты съ расширенным входомъ.

Рис. 55. *Carpenteria californica* Torr. н. ст.

Philadelphus L.

У всѣхъ изслѣдованныхъ видовъ этого рода, за исключеніемъ одного, устьица новаго типа и расположены на нижней сторонѣ листьевъ, а именно у

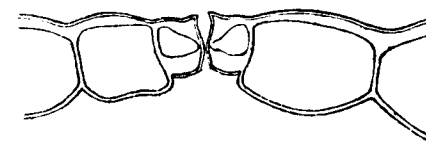
Philadelphus mexicanus Schlecht. (Вѣна).
Philadelphus Lewisii Pursh. (Кью).
Philadelphus Gordonianus Lindl. (Кью).
Philadelphus Satsumi Sieb. (Кью).
Philadelphus coronarius L. (Грацъ, Юрьевъ).

Рис. 56. *Philadelphus coronarius* L. н. ст.

Philadelphus tomentosus Wall. (Берлинъ).
Philadelphus floribundus Schrad. (Вѣна).
Philadelphus latifolius Schrad. (Вѣна).

Единственное исключеніе представляетъ:

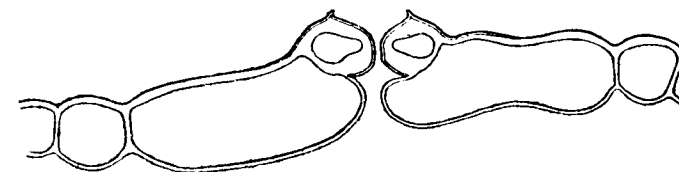
Philadelphus microphyllus Gray. (Вѣна), который имѣетъ нормальныя устьица.

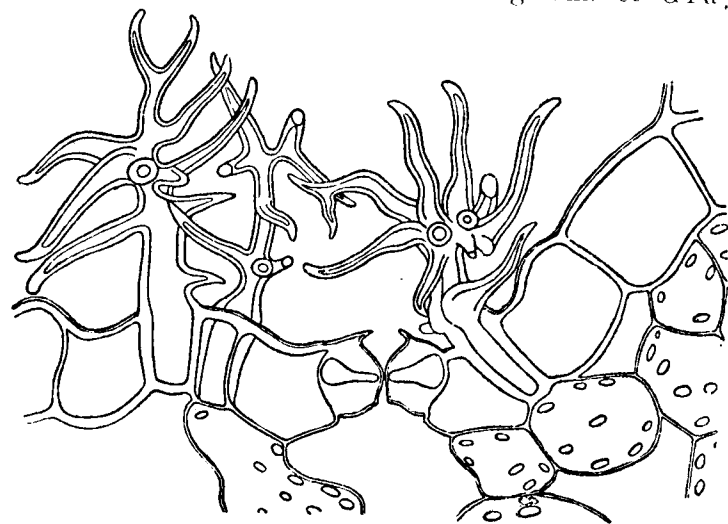
Рис. 57. *Philadelphus microphyllus* Gray. н. ст.

Jamesia Torr. et Gray.

Jamesia americana Torr. et Gr. (Парижъ, Кью).

Устьица на нижней сторонѣ приближаются къ нормальному типу. Входъ въ передній дворикъ сильно расширенъ, внѣшніе выступы невелики, внутреннихъ нѣтъ. Замыкающія клетки немного приподняты.

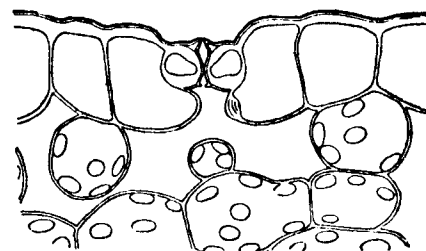
Рис. 58. *Jamesia americana* Torr. н. ст.

Fendlera Engelm. et Gray.Рис. 59. *Fendlera rupicola* Engelm. et Gr. н. ст.

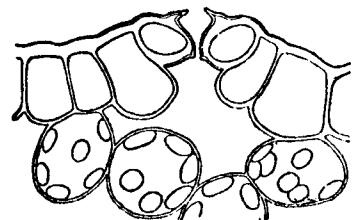
Fendlera rupicola Engelm. et Gr. (Кью). Нижняя сторона. Типъ нормальный. Передний дворикъ гораздо шире, чѣмъ задній; внутренне выступы маленькіе. Поверхность листа покрыта оригинальными роговиднo развѣтвленными волосками.

Deutzia Thunb.

Deutzia gracilis S. et Z. (Берлинъ). Нижняя сторона. Нормальный типъ. Устьица немного ниже поверхности листа.

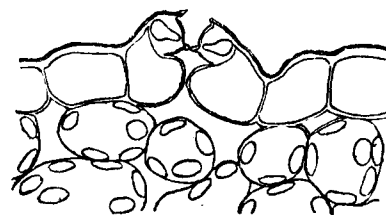
Рис. 60. *Deutzia gracilis* S. et L. н. ст.

Deutzia parviflora Bge. (Вѣна). Нижняя сторона. Переходный типъ, близкій къ нормальному.

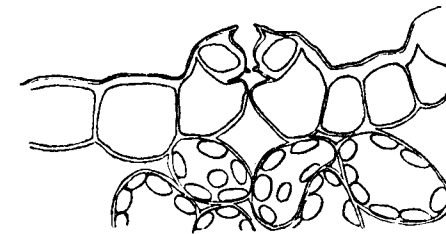
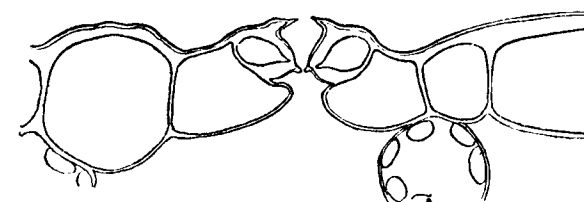
Рис. 61. *Deutzia setchuenensis* Franch. н. ст.

Deutzia setchuenensis Franch. (Кью). Нижняя сторона. Переходный типъ, близкій къ нормальному.

Deutzia Sieboldiana Max. (Берлинъ). Нижняя сторона. Новый типъ.

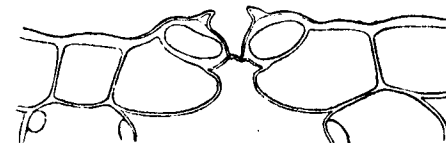
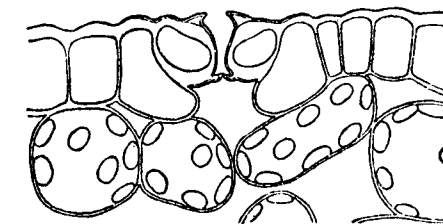
Рис. 62. *Deutzia Sieboldiana* Max. н. ст.

Deutzia scabra Thunbg. (Кью). Нижняя сторона. Новый типъ.

Рис. 63. *Deutzia scabra* Thunb. н. ст.Рис. 64. *Deutzia crenata* Sieb. et Zucc. н. ст.

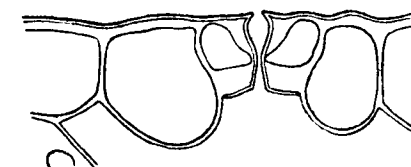
Deutzia crenata Sieb. et Zucc. (Вѣна). Нижняя сторона. Новый типъ.

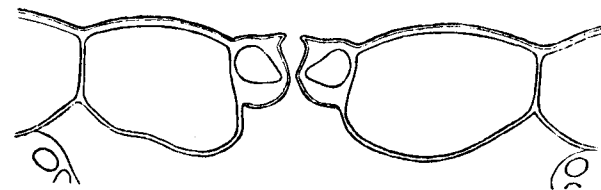
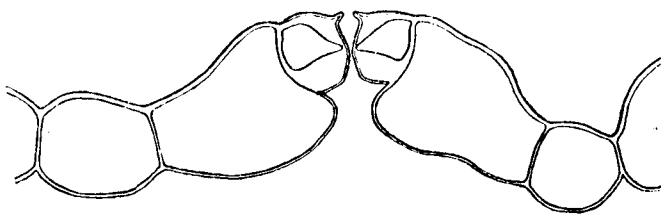
Deutzia corymbosa R. Br. (Кью). Нижняя сторона. Весьма рѣзко выраженный новый типъ. Внутренне выступы замыкающие щель, загнуты къ верху.

Рис. 65. *Deutzia corymbosa* R. Br. н. ст.Рис. 66. *Deutzia corymbosa* R. Br. н. ст.**Hydrangeae.****Hydrangea** L.

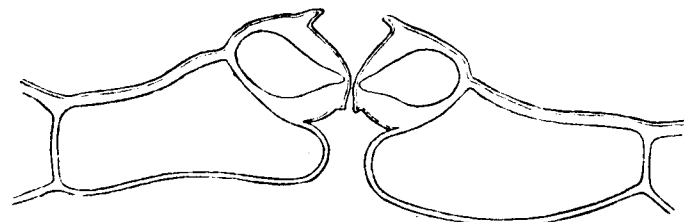
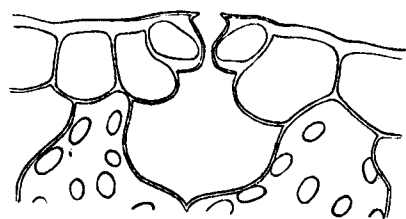
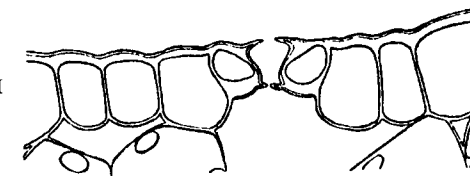
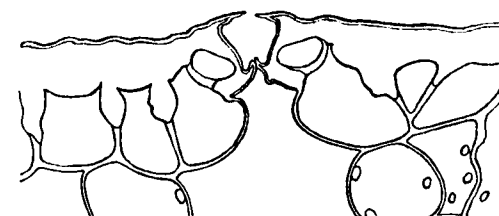
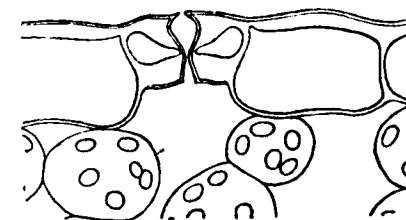
Hydrangea Bretschneideri Dipp. (Кью).
Hydrangea petiolaris S. et Z. (Кью).
Hydrangea opuloides Steud. (Вѣна).
Hydrangea vestita Wall. (Кью).
Hydrangea radiata Walt. (Берлинъ).
Hydrangea altissima Wall. (Кью).

Hydrangea Hortensia DC. (Грацъ).

Рис. 67. *Hydrangea Hortensia* DC. н. ст.

Рис. 68. *Hydrangea arborescens* L. н. ст.*Hydrangea arborescens* L. (Грацъ).*Hydrangea heteromala* D.
Don. (Грацъ).Рис. 69. *Hydrangea heteromala* D. Don. н. ст.

Всѣ вышепоименованные виды имѣютъ устья въполнѣ нормальнаго типа на нижней сторонѣ листьевъ. Внутренніе выступы почти отсутствуютъ.

*Hydrangea paniculata*
Sieb. Нижняя сторона. Пе-
реходный типъ; задній дво-
рикъ едва замѣтенъ.Рис. 70. *Hydrangea paniculata* Sieb. н. ст.*Hydrangea quercifolia*
Bartram (Грацъ). Новый
типъ, слабо выраженный.Рис. 71. *Hydrangea quercifolia* Bartram. н. ст.**Schizophragma** Sieb. et Zucc.*Schizophragma hydrangeoides* Sieb. et Zucc. (Вѣна). Нижняя сторона.
Нормальный типъ.Рис. 72. *Schizophragma integri-*
folia н. ст.*Schizophragma integrifolia* Oliver (Кью).
Нижняя сторона. Нормальный типъ съ рас-
ширеннымъ переднимъ дворикомъ.**Decumaria** L.*Decumaria barbara* L. (Кью). Нижняя
сторона. Новый типъ.Рис. 73. *Decumaria barbara* L. н. ст.**IV. Escallonioideae.****Brexia** Thouars.Рис. 74. *Brexia madagascariensis*
Thouars. н. ст.*Brexia madagascariensis* Thouars.
(Юрьевъ, теплица; Палермо, садъ на
воздухѣ). Нижняя сторона. Чрезвы-
чайно рѣзко выраженный новый типъ;
широкіе внутренніе кутикулярные вы-
ступы загнуты кверху.**Itea** L.*Itea ilicifolia* Oliver. (Кью). Нижняя сторона. Нормальный типъ.Рис. 75. *Itea virginica* L. н. ст.*Itea virginica* L. (Грацъ). Нижняя сто-
рона. Нормальный типъ.**Escallonia** L. fil.*Escallonia rubra* (Ruiz. et Pav.) Pers. (Кью).*Escallonia virgata* (Ruiz. et Pav.) Pers. (Берлинъ).Рис. 76. *Escallonia viscosa* Forbes. н. ст.*Escallonia viscosa* For-
bes. (Кью).

Escallonia revoluta (Ruiz et Pav.) Pers. (Берлинъ).

Escallonia floribunda H. B. K. (Берлинъ).

Escallonia illinita Presl. (Кью).

У всѣхъ перечисленныхъ видовъ устьица на нижней сторонѣ нормального типа.

V. Ribesioideae.

*Ribes*¹⁾ L.

Въ предѣлахъ этого рода можно констатировать удивительное постоянство типа устьицъ. У всѣхъ изслѣдованныхъ мною видовъ принадлежащихъ различнымъ секціямъ, замѣченъ вполне ясно выраженный новый типъ устьицъ. Мною были изслѣдованы слѣдующіе виды этого рода:

Subg. *Ribesia* Janczewski.

Ribes manshuricum Komarov *β. subglabrum* Kom. (Краковъ).

Ribes triste Pall. (Краковъ).

Ribes Warszewiczii Janczewski (Краковъ).

Ribes rubrum L. *γ. glabellum* Trautv. et Mey. (Краковъ).

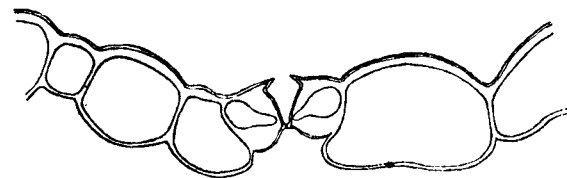
Ribes petraeum Wulf. *δ. atropurpureum* (C. A. M.) Jancz. (Краковъ).

Ribes himalayense Decaisne *γ. urceolatum* Jancz. (Краковъ).

Subg. *Coreosma* Janczewski.

Ribes prostratum L'Herit. (Краковъ).

Ribes glutinosum Benth. (Краковъ).



Ribes sanguineum Pursh. (Краковъ).

Рис. 77. *Ribes sanguineum* Pursh. н. ст.

Ribes aureum Pursh. (Краковъ).

Ribes inebrians Lind. (Краковъ).

Ribes cereum Dougl. (Краковъ).

Ribes viburnifolium A. Gray.
(Краковъ).

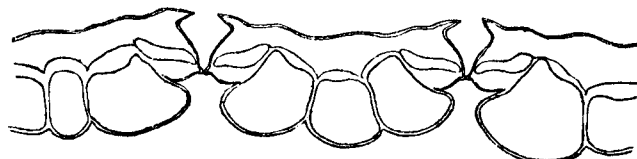


Рис. 78. *Ribes viburnifolium* A. Gray. н. ст.

1) Соответственный матеріалъ полученъ мною изъ богатой живой коллекціи проф. Э. Янчевскаго въ Краковъ. Слѣшу выразить мою искреннюю благодарность владѣльцу коллекціи. Систематическій обзоръ по монографіи E. de Janczewski. Monographie des Groseillers *Ribes* L. — Genève. 1907, а также E. Janczewski. Suppléments à la monographie des Groseillers. — Bulletin d'Acad. d. Sc. d. Cracovie. 1910.

Ribes nigrum L. (Грацъ, Краковъ).

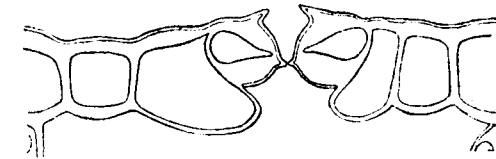


Рис. 79. *Ribes nigrum* L. н. ст.

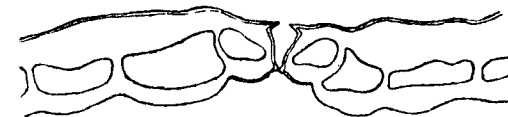
Ribes floridum L'Herit. (Краковъ).

Subg. *Grossularioides* Janczewski.

Ribes lacustre Poir. (Краковъ).

Subg. *Grossularia* A. Richard.

Ribes Menziesii Pursh. (Краковъ).



Ribes amictum Greene *α. cruentum* (Green) Jancz. (Краковъ).

Рис. 80. *Ribes amictum* Greene *α. cruentum* (Greene) Jancz. н. ст.

Ribes Grossularia L. *α. vulgare* (Spach)
(Краковъ).

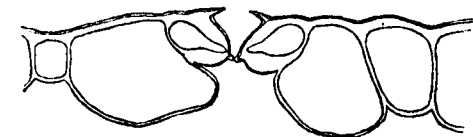
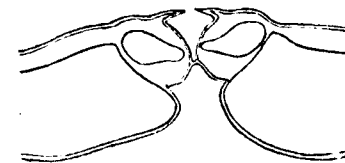


Рис. 81. *Ribes Grossularia* L. *α. vulgare* (Spach.) н. ст.

Subg. *Parilla* Janczewski.

Ribes Gayanum Spach. (Краковъ).



Ribes integrifolium Philippi. (Краковъ).

Рис. 82. *Ribes integrifolium* Phil. н. ст.

Subg. *Berisia* Spach.

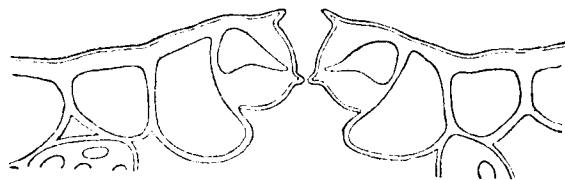
Ribes laurifolium Janczewski (Краковъ).



Рис. 83. *Ribes laurifolium* Jancz. н. ст.

Ribes Giraldui Janczewski (Краковъ).

Ribes orientale Desf. *β. resinosum* (hort.) (Краковъ).



Ribes alpinum L. (Граць, Краковъ).

Рис. 84. *Ribes alpinum* L. н. ст.

Ribes glaciale Wall. (Краковъ).

Ribes Henryi Franchet (Краковъ).

Такимъ образомъ мною были изслѣдованы устьица у 144 представителей семейства *Saxifragaceae*. На основаніи всего изслѣдованнаго матеріала мы можемъ заключить, что новый типъ устьицъ, особенно рѣзко выраженный у *Rodgersia tabularis* и *Brexia madagascariensis*, не является признакомъ вполне характернымъ для всего семейства *Saxifragaceae*, хотя встрѣчается у многихъ его представителей. Среди отдѣльныхъ подсемействъ мы встрѣчаемъ различные типы устьицъ у различныхъ родовъ — наравнѣ съ нормальными устьицами новаго типа, а также и переходными.

Такъ въ подсемействѣ *Astilbinae* рядомъ стоятъ 2 рода: *Rodgersia* съ устьицами новаго типа у всѣхъ 4 изслѣдованныхъ представителей и *Astilbe*, гдѣ у 3-хъ видовъ устьица новаго типа, а у 3-хъ другихъ — переходнаго; рядомъ стоящій представитель *Leptharhenninae* — *Tankaaca radicans* обладаетъ устьицами нормальными. Особенно много представителей новаго типа мы встрѣчаемъ среди *Saxifraginae* (*Bojkinia*, *Tiarella*, *Heuchera*, *Tolmiea*, *Tellima*, *Mitella*); но въ тоже время есть роды, гдѣ устьица совершенно нормальныя, а именно *Chrysosplenium*, *Zahlbrucknera* а отчасти *Saxifraga*. Изъ послѣдняго рода я изслѣдовалъ 34 вида, подобранныхъ такъ, чтобы имѣть представителей почти всѣхъ систематическихъ секцій; изъ нихъ только у одного вида *Saxifraga pennsylvanica* L. оказались устьица воронкообразнаго типа. Въ виду этого я обратилъ особое вниманіе на представителей секціи *Boraphila*, къ которой принадлежитъ этотъ видъ, а именно: *Saxifraga Forbesii* Vasey, *S. micranthifolia* Steud., *S. hieracifolia* W. K. *S. nivalis* L. и *S. stellaris* L. У всѣхъ названныхъ видовъ устьица близкія къ нормальному типу, хотя до извѣстной степени представляютъ переходную стадію къ воронкообразнымъ устьицамъ вслѣдствіе уменьшенія величины задняго дворика въ сравненіи съ переднимъ, что отличаетъ эту секцію отъ всѣхъ другихъ представителей рода *Saxifraga*, гдѣ величина двориковъ почти одинакова.

Близко къ названной секціи *Boraphila* стоитъ родъ *Bergenia*: въ то время какъ *Bergenia ligulata* (Wall.) Engl. имѣетъ устьица новаго типа, у *Bergenia crassifolia* и *cordifolia* — типъ переходный съ весьма малымъ заднимъ дворикомъ и крупнымъ переднимъ. Совершенно нормальныя устьица мы встрѣчаемъ у видовъ рода *Parnassia*.

Не только среди подсемействъ, но и въ предѣлахъ одного и того же рода мы встрѣчаемъ различные типы. Такъ среди *Hydrangoideae* — *Carpenteria*, *Decumaria* и *Philadelphus* обладаютъ устьицами новаго типа, но среди 9-и изслѣдованныхъ видовъ жасмина нашелся одинъ съ устьицами нормаль-

ными, а именно: *Philadelphus microphyllus* Gray, стоящій въ особой систематической секціи. *Jamesia*, *Fendlera* и *Schizophragma* имѣютъ нормальныя устьица, къ нимъ можно бы причислить и родъ *Hydrangea*, но опять среди 11-и изслѣдованныхъ видовъ нашелся одинъ представляющій исключеніе — *Hydrangea quercifolia* Bartgam съ устьицами новаго типа. Весьма интересенъ родъ *Deutzia* гдѣ мы встрѣчаемъ всѣ типы устьицъ, какъ нормальныя, переходныя такъ и новаго типа. Среди *Escallonioidae* — роды *Escallonia* и *Itea* обладаютъ нормально построеннымъ устьичнымъ аппаратомъ, въ то время какъ близко стоящій родъ *Brexia* имѣетъ устьица съ чрезвычайно рѣзко выраженнымъ новымъ типомъ.

Наконецъ родъ *Ribes* обладаетъ въ этомъ отношеніи замѣчательнымъ постоянствомъ. Всѣ изслѣдованные мною 27 видовъ обладаютъ устьицами воронкообразной формы. Я изслѣдовалъ представителей всѣхъ систематическихъ секцій даннаго рода и вездѣ нашелъ одну и ту же картину, хотя многіе виды въ биологическомъ отношеніи сильно отличаются. Интересно что тотъ же типъ устьицъ констатированъ и у представителей рода *Ribes*, обладающихъ вѣчно-зелеными листьями, какъ *Ribes laurifolium*, *R. integrifolium*, *R. Henryi*, *R. Gayanum* и *R. viburnifolium*. Клетки эпидермиса у различныхъ видовъ часто сильно отличаются другъ отъ друга по величинѣ, толщинѣ стѣнокъ и развитію кутикулярныхъ слоевъ, смотря по больше выраженной гигрофильной или ксерофильной структурѣ листа; несмотря на это типъ устьицъ остается константнымъ. Это лучше всего доказываетъ, что мы имѣемъ здѣсь дѣло не съ биологическимъ приспособленіемъ, а съ чрезвычайно рѣзко выраженнымъ филетическимъ признакомъ.

Климатическія особенности мѣстонахожденія существенно не вліяютъ на измѣненіе даннаго типа устьицъ, такъ какъ во многихъ случаяхъ я могъ убѣдиться, что одни и тѣ же виды растений, выращенныя въ такихъ различныхъ климатическихъ условіяхъ, какъ Граць, Кію, Берлинъ или Юрьевъ сохраняли неизмѣненнымъ общій типъ строенія устьица.

Описанный выше типъ устьицъ является совершенно новымъ и неизвѣстнымъ въ ботанической литературѣ. Не упоминаетъ о немъ ни Solereder¹⁾, ни Engler²⁾, ни спеціальныя работы, касающіяся анатоміи *Saxifragaceae*, какъ работы Thouvenin'a³⁾, Leist'a⁴⁾, Holle⁵⁾ и Rosendahl'a⁶⁾.

1) Solereder. Systematische Anatomie der Dikotylen. Stuttgart, 1899. Ergän. 1908.

2) A. Engler. *Saxifragaceae*. — Engler und Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. III, 2 a, S. 41 ff.

3) M. Thouvenin. Recherches sur la structure des Saxifragacées. — Ann. d. Sc. Natur. VII sér. T. 12. Paris. 1890.

4) Leist. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Saxifrageen. — Bot. Centralbl. XLIII. 1890.

5) Holle. Beiträge zur Anatomie der Saxifragaceen und deren systematische Verwertung. — Botan. Centralbl. LIII. 1893.

6) Rosendahl. Die nordamerikanischen *Saxifraginae* und ihre Verwandtschaftsverhältnisse. — Engler's Bot. Jahrbücher. Bd. 37. 1906.

Во всѣхъ этихъ работахъ авторы касаются главнымъ образомъ другихъ особенностей анатомическаго строенія названнаго семейства, мало обращающаго вниманія на устьица, а если и касаются ихъ, то главнымъ образомъ обращаютъ вниманіе на ихъ распредѣленіе на поверхности листа, не касаясь деталей строенія поперечнаго разрѣза щели устьица. Однако на рисункахъ нѣкоторыхъ авторовъ мы можемъ замѣтить, что они видѣли устьица описаннаго мною типа, но въ виду того, что у данныхъ представителей новый типъ устьица не является рѣзко выраженнымъ, на нихъ не обратили должнаго вниманія.

Такъ въ работѣ Thouvenin на табл. 9 рис. 8 мы видимъ устьица стебля *Astilbe rivularis* съ типомъ близкимъ описанному нами; на табл. 16 рис. 6 вполне вѣрно передано строеніе устьица у *Carpenteria californica*. Къ сожалѣнію, маленькій размѣръ рисунка не позволяетъ вполне рѣзко отмѣтить новаго типа строенія.

Точно также въ работѣ W. Kudelka¹⁾ мы встрѣчаемъ цѣлый рядъ изображеній поперечныхъ разрѣзовъ устьицъ у *Ribes*, какъ Tab. III, Fig. 10, Tab. IV, Fig. 28, 29, 35, Tab. V. Fig. 40, 47; изъ нихъ нѣкоторыя, какъ нпр. Fig. 10, 29 и въ особенности 47, представляющая строеніе устьица на черешкѣ *Ribes punctatum*, вполне ясно передаетъ строеніе устьицъ новаго типа, на что авторъ не обратилъ однако особеннаго вниманія.

3) Способъ образованія устьицъ новаго типа.

Чтобы прослѣдить, какимъ образомъ возникаютъ описанныя выше устьица воронкообразнаго типа, я взялъ молодые листья двухъ представителей *Saxifragaceae*, гдѣ этотъ типъ болѣе рѣзко выраженъ, а именно *Rodgersia tabularis* и *Brexia madagascariensis*.

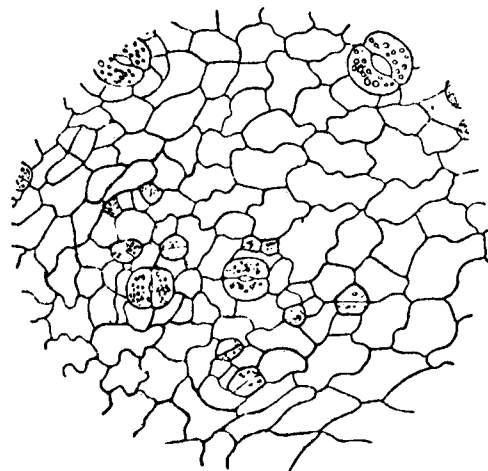


Рис. 85. Об. 3, ок. 2. *Rodgersia tabularis*, молодой листъ, нижняя поверхность.

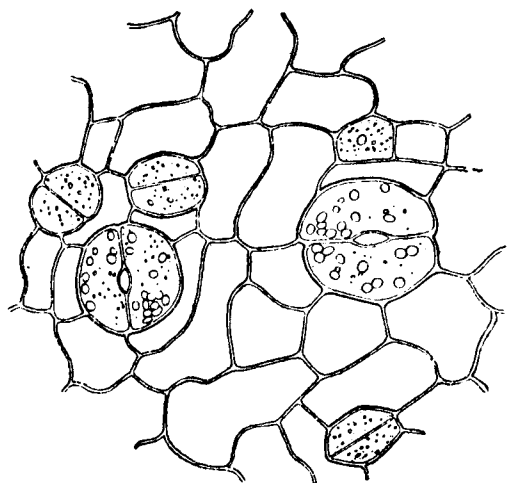


Рис. 86. Об. 7, ок. 2. *Rodgersia tabularis*, молодой листъ, нижняя поверхность.

1) W. Kudelka. Anatomia porównawcza organów odżywczych porzeczek (*Ribes*). — Rozprawy Wydz. Mat. Przyr. Akad. Um. Kraków. T. VII. B. 1907. S. 51—134. Z 3-ma tablicami.

Rodgersia tabularis представляетъ весьма интересную особенность подобную тому, какъ это отмѣтилъ И. П. Бородинъ¹⁾ для *Chrysosplenium*, что устьица на одномъ и томъ же участкѣ листа находятся на весьма различныхъ стадіяхъ развитія: рядомъ съ вполне развитыми, широко раскрытыми устьицами встрѣчаются и едва залагающіяся. Взявъ молодой листъ, на небольшомъ участкѣ мы можемъ видѣть массу переходныхъ стадій отъ простыхъ производящихъ клѣтокъ до вполне законченныхъ устьицъ. (См. рис. 85 и 86).

Поэтому и при поперечныхъ разрѣзахъ *Rodgersia tabularis* мы можемъ легко получить всевозможныя стадіи развитія устьицъ, какъ это видно на прилагаемыхъ рисункахъ.

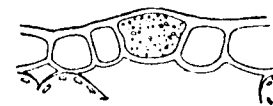


Рис. 87.

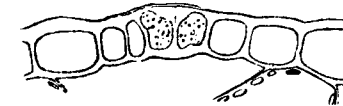


Рис. 88.



Рис. 89.

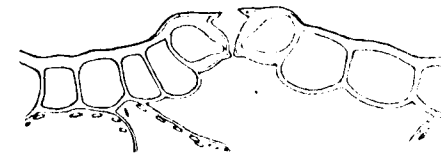


Рис. 90.

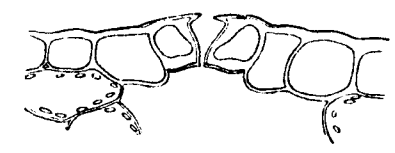


Рис. 91.



Рис. 92.



Рис. 93.

Rodgersia tabularis, молодой листъ, н. ст.

Такъ на рис. 87 мы видимъ только одну клѣтку, которая даетъ начало устьицу; дальше на слѣдующемъ рис. 88 мы видимъ уже раздѣленіе этой клѣтки на двѣ замыкающія клѣтки; рис. 89 представляетъ уже готовое молодое устьице, которое сильно отличается отъ устьицъ на старыхъ листьяхъ: оно почти не выдается надъ поверхностью листа и ближе къ нормальному, хотя сильное развитіе передняго дворика указываетъ намъ дальнѣйшее измѣненіе устьица въ сторону новаго типа, какъ это мы можемъ видѣть на слѣдующихъ рисункахъ 90, 91 и 92.

Устьице на рис. 93, несмотря на то, что взято съ молодого листа, представляетъ уже рѣзко выраженный описанный новый типъ.

Если мы рассмотримъ такимъ образомъ вышеуказанныя устьица на молодыхъ листьяхъ *Rodgersia tabularis*, то мы найдемъ цѣлый рядъ типовъ

W. Kudelka. Vergleichende Anatomie der vegetativen Organe der Johannisbeerengewächse (*Ribes*). — Bulletin Intern. Acad. d. Sc. Cracovie. 1907.

1) И. Бородинъ. Къ анатоміи листьевъ *Chrysosplenium*. — Труды С.-Петербург. Общ. Естеств. Отд. Бот. Т. XIV. 1883. Проток. зас.

переходных, изъ которыхъ каждый представляетъ извѣстную аналогію тому, что мы видѣли у различныхъ представителей семейства *Saxifragaceae*, гдѣ мы имѣемъ рядъ переходныхъ формъ устьицъ отъ нормальныхъ до устьицъ новаго типа.

Подобный случай мы можемъ наблюдать и въ исторіи развитія устьицъ на молодыхъ листьяхъ у *Brexia madagascariensis*. Такъ на рис. 94-мъ мы видимъ устьица вполне нормальнаго типа съ одинаковой величины переднимъ и заднимъ дворикомъ и срединною щелью; бросаются только въ глаза сильно развитые выступы, какъ въ верхней, такъ и въ нижней части устьица; на рис. 95 и 96 мы видимъ, какъ постепенно расширяется срединная щель, образуя дальше замкнутую полость, пронизанную отъ слиянія обоихъ двориковъ; наконецъ на рис. 97 мы видимъ вполне готовое устьице новаго

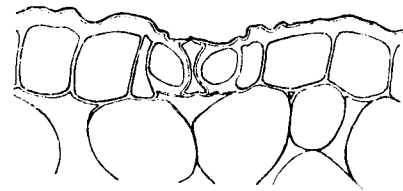


Рис. 94.

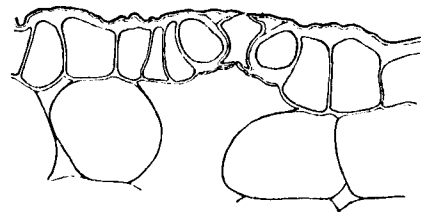


Рис. 95.

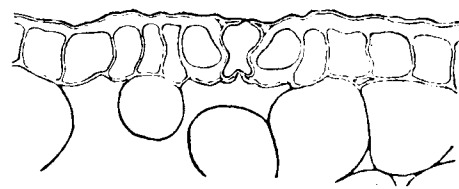


Рис. 96.

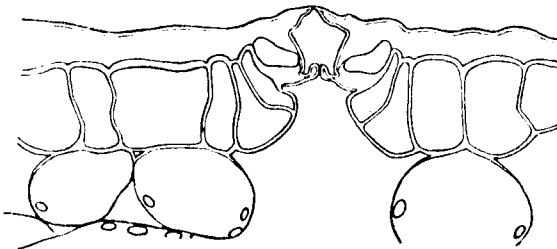


Рис. 97.

Brexia madagascariensis Thouars. молодой листъ н. ст.

типа съ весьма характерными длинными плотно прилегающими другъ къ другу нижними выступами, закрывающими входъ въ воздушную полость. Само устьице ничѣмъ уже не отличается отъ устьица на старомъ листѣ; послѣдній содержитъ только болѣе плотные слои кутикулы, которые образуютъ всю толщю наружной стѣнки эпидермиса, давая кутикулярныя расширения въ верхней части стѣнокъ эпидермиса перпендикулярныхъ къ поверхности (рис. 74). Между тѣмъ въ молодомъ листѣ всѣ стѣнки эпидермиса, за исключеніемъ наружной, остаются необыкновенно тонкими.

Біологическое значеніе новаго типа устьицъ остается непонятнымъ. Правда, нѣкоторые изъ представителей *Saxifragaceae*, у которыхъ найдены эти устьица, принадлежатъ къ одному біологическому типу, какъ напр. *Rodgersia*, *Astilbe*, *Boykinia*, *Peltiphyllum*, *Tiarella*, *Heuchera*, *Tolmiea*, *Tellima* и *Mitella* — все это многолѣтники съ широкими прикорневыми листьями — обитатели влажныхъ и тѣнистыхъ мѣстъ умѣреннаго пояса. Но съ другой стороны, нахожденіе подобнаго рода устьицъ у кустарниковъ, какъ *Ribes* и *Philadelphus*, показываетъ, что мы тутъ имѣемъ скорѣе дѣло съ филогенетическимъ

признакомъ, т. е. съ извѣстнаго рода приспособляемостью, но не нынѣ живущихъ представителей *Saxifragaceae*, а ихъ отдаленныхъ предковъ. Если не всѣ представители названнаго семейства обладаютъ устьицами новаго типа, то во всякомъ случаѣ въ предѣлахъ названнаго семейства мы имѣемъ извѣстное стремленіе къ преобразованію устьицъ въ одномъ направленіи, такъ что рассматривая постепенное развитіе устьицъ у одного представителя, напр. у *Rodgersia*, мы находимъ почти всѣ различныя стадіи, похожія на различныя типы, какіе мы встрѣчаемъ въ семействѣ *Saxifragaceae*. Такимъ образомъ и здѣсь въ примѣненіи къ устьицамъ мы можемъ констатировать общее дѣйствіе біогенетическаго закона, по которому онтогенія является повтореніемъ филогеніи.

Весьма характерно нахожденіе похожихъ устьицъ у двухъ такъ далеко стоящихъ въ біологическомъ отношеніи листьевъ, какъ *Rodgersia tabularis* и *Brexia madagascariensis*. Первое растеніе имѣетъ огромные широкіе листья съ чрезвычайно тонкой пластинкой съ тонкими стѣнками эпидермиса, со слабо развитой кутикулой, съ однимъ слоемъ палисадныхъ клѣтокъ, съ необыкновенно мощно развитой губчатой тканью съ огромными межклетниками такъ, что вся нижняя половина листа представляетъ чрезвычайно рыхлую структуру; притомъ устьица сильно приподняты надъ поверхностью листа.

Между тѣмъ у тропическаго вида *Brexia madagascariensis* листъ вѣчно-зеленый, кожистый, необыкновенно толстый и плотный съ сильно развитой палисадной тканью съ маленькими воздушными ходами среди губчатой ткани, съ толстыми наружными стѣнками эпидермиса и съ необыкновенно мощно развитой кутикулой.

Несмотря на то, что первый листъ имѣетъ болѣе гидрофильное, а второй ксерофильное строеніе, устьица у нихъ принадлежатъ къ близкому типу.

Въ большинствѣ случаевъ новый типъ устьицъ находится въ тѣсной связи съ приподнятіемъ ихъ надъ поверхностью листа. Такъ напр. у различныхъ видовъ рода *Deutzia* устьица построены по новому типу, который иногда довольно рѣзко выраженъ, какъ у *Deutzia corymbosa* (рис. 65), приближаясь къ типу *Brexia*; у всѣхъ этихъ видовъ устьица значительно приподняты надъ поверхностью листа, между тѣмъ у одного вида этого рода (*Deutzia gracilis*) (рис. 60) мы встрѣчаемъ нормальныя устьица, но въ то же время замѣчаемъ, что они лежатъ въ небольшихъ углубленіяхъ ниже поверхности листа; у *Deutzia parviflora* замѣчены мною на одномъ и томъ же листѣ устьица новаго типа, значительно приподнятыя надъ поверхностью и устьица типа болѣе близкаго къ нормальному, которыя оказались лежащими ниже поверхности. У рода *Hydrangea* устьица обыкновенно являются нормальными, но въ то же время они лежатъ въ уровень съ поверхностью, между тѣмъ у *Hydrangea quercifolia* (рис. 71), гдѣ устьица представляютъ новый типъ, они значительно приподняты надъ поверхностью; точно также у *Hydr. paniculata* (рис. 70) типъ устьицъ близкій къ новому и лежитъ выше поверхности листа. Хотя можно указать здѣсь и исключеніе, напр. *Hydr. heteromala* (рис. 69), гдѣ устьица значительно приподняты надъ уровнемъ поверхности листа, между тѣмъ принадлежатъ къ новому типу.

У *Philadelphus coronarius* (рис. 56) устьица новаго типа и приподняты у *Ph. microphyllus* (рис. 57) — устьица нормальныя и лежатъ въ уровень съ листомъ. Вообще, гдѣ есть нормальныя устьица у *Saxifragaceae*, тамъ они лежатъ

обыкновенно въ уровень съ поверхностью листа. Хотя есть исключенія, какъ нпр. у *Decumaria barbara* (рис. 73), гдѣ устьица новаго типа лежатъ совершенно въ уровень съ поверхностью.

Такимъ образомъ мы не можемъ связывать факта нахождения новаго типа устьицъ съ ихъ поднятіемъ надъ поверхностью листа. У представителей другихъ семействъ мы однако подобнаго типа не находимъ, несмотря на то, что устьица часто лежатъ выше уровня поверхности листа. Такъ нпр. у изслѣдованнаго мною *Rheum Emodi* устьица на нижней поверхности листа приподняты, а на верхней лежатъ ниже уровня, между тѣмъ въ обоихъ случаяхъ они построены нормально.

Большой интересъ представляютъ среди *Saxifragaceae* *Peltiphyllum peltatum* и виды *Heuchera*, такъ какъ имѣютъ устьица, какъ на верхней, такъ и на нижней поверхности листа; притомъ и тѣ и другія принадлежатъ новому типу. Если бы мы имѣли дѣло съ біологическимъ приспособленіемъ, то мы могли бы ожидать съ двухъ сторонъ листа устьица различнаго типа.

Образованіе устьицъ новаго типа можно объяснить себѣ двоякимъ путемъ:

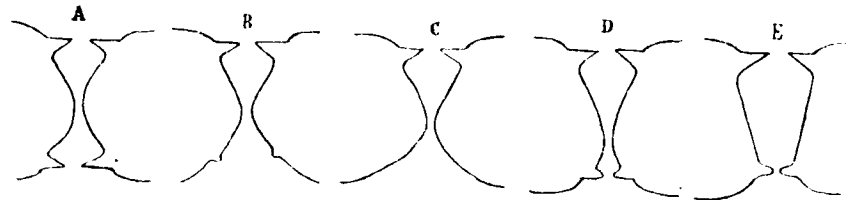


Рис. 98. Схема развитія устьицъ.

1) Можно себѣ представить, что выступы задняго дворика постепенно уменьшаются и наконецъ исчезаютъ и остается только передній дворикъ, сильно расширенный, снабженный двумя большими кутикулярными выступами, согласно схемѣ А, В и С.

2) Можно себѣ представить, что центральная щель при постепенномъ уменьшеніи высоты задняго дворика будетъ все ниже и наконецъ исчезаетъ такъ, что передній дворикъ сольется съ заднимъ въ одну полость, согласно схемѣ А, D и Е.

Этотъ второй способъ образованія устьицъ является гораздо болѣе правдоподобнымъ; тѣмъ болѣе, что среди *Saxifragaceae* мы имѣемъ нѣкоторыя интересныя формы устьицъ переходнаго типа, какъ нпр. у видовъ р. *Astilbe*, гдѣ задній дворикъ устьица очень маленькій, еле замѣтный (*Astilbe rivularis*, *japonica*, *grandis*) или у видовъ *Bergenia* (*Bergenia crassifolia*, *cordifolia*), гдѣ тотъ же типъ устьица съ маленькимъ заднимъ дворикомъ повторяется, какъ на верхней, такъ и на нижней половинѣ листа.

4) Устьица на различныхъ органахъ растений.

Желая убѣдиться, насколько константнымъ является новый типъ устьицъ у различныхъ органовъ растений, я избралъ такія растенія, у которыхъ воронкообразный типъ устьицъ яснѣе всего выраженъ, а именно: *Rod-*

gersia tabularis (Hemsley) Kom., *Boykinia rotundifolia* Parry и *Francoa appendiculata* Cav. У *Rodgersia tabularis* (Юрьевъ) я могъ констатировать, что тотъ же самый новый типъ устьицъ одинаково встрѣчается, какъ на большихъ прикорневыхъ листьяхъ, такъ и на малыхъ сидящихъ на главной оси, несущей цвѣточную кисть.

Небольшіе стеблевые листья расширяются у основанія въ широкое влагалище, снабженное устьицами на верхней сторонѣ. Устьица влагалищъ

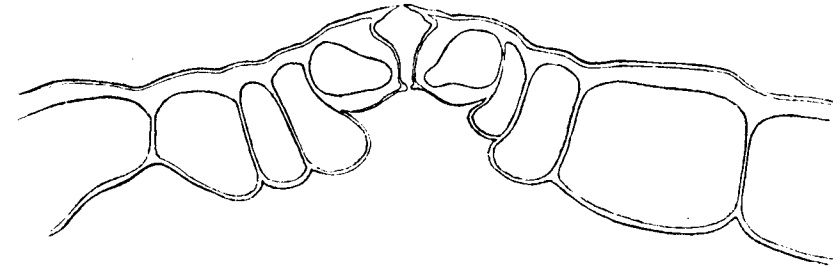


Рис. 99. *Rodgersia tabularis*, листовое влагалище.

тоже построены по типу воронкообразному, какъ и устьица листьевъ; размеры ихъ только значительно больше. См. рис. 99.

Желая имѣть всѣ фазы развитія устьицъ на листьяхъ, я высѣялъ сѣмена *Rodgersia tabularis*. Такъ какъ сѣмена этого вида чрезвычайно мелки, то при прорастаніи появляются 2 чрезвычайно маленькихъ листочка овальной формы въ нѣсколько миллиметровъ длиною. См. рис. 100. № 1.

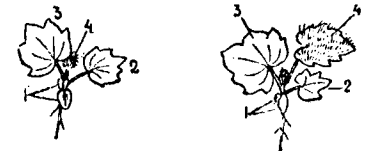


Рис. 100. *Rodgersia tabularis*, проростки.

Изслѣдованіе устьицъ этихъ сѣмядолей показало, что они здѣсь вполне нормальнаго типа съ хорошо развитыми переднимъ и заднимъ двориками. Послѣ этихъ двухъ первыхъ листочковъ появляются на проросткѣ

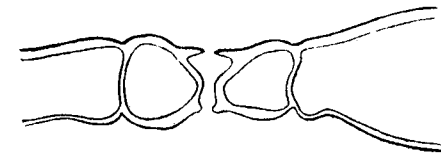


Рис. 101.

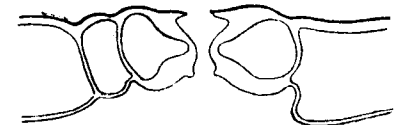


Рис. 102.

Rodgersia tabularis, сѣмядоли.

листочки иного типа лопастной формы, какъ это видно на рисункѣ 100. № 2, 3 и 4, сначала гладкіе, а затѣмъ волосистые. Величина этихъ листоч-

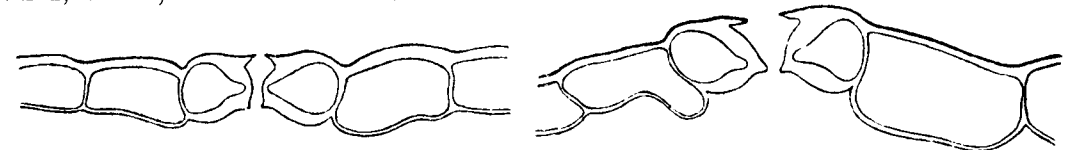


Рис. 103.

Rodgersia tabularis, молодой листъ, н. ст.

ковъ миниатюрная въ сравненіи съ громадными листьями стараго растенія. Но здѣсь уже можно впервые констатировать присутствіе устьицъ новаго

типа наравнѣ съ нормальными. Такъ напр. на рис. 103 мы видимъ щель нормального типа, на рис. 105 типъ переходный, наконецъ на рис. 104 уже вполне ясно выраженный воронкообразный типъ. На стеблѣ устьица отличаются сильно своею величиною, по основной типъ остается совершенно безъ измѣненія, какъ это можно убѣдиться на прилагаемомъ рисункѣ.

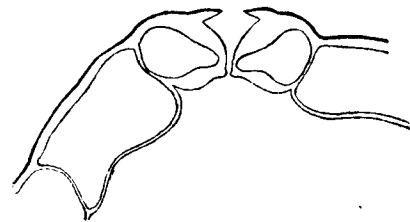


Рис. 105. *Rodgersia tabularis*, молодой листъ, н. ст.

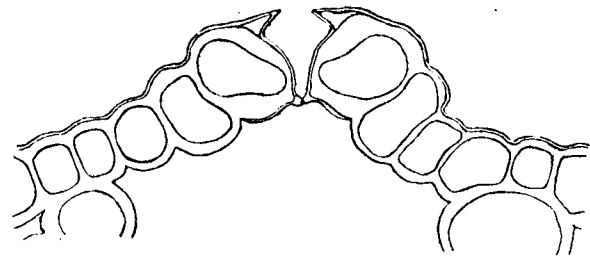


Рис. 106. *Rodgersia tabularis*, стебель.

То же самое мы находимъ на толстыхъ черешкахъ прикорневыхъ листьевъ, хотя устьица на нихъ встрѣчаются въ незначительномъ количествѣ. На рис. 107 мы видимъ поперечный разрѣзъ черезъ два такихъ устьица; одно

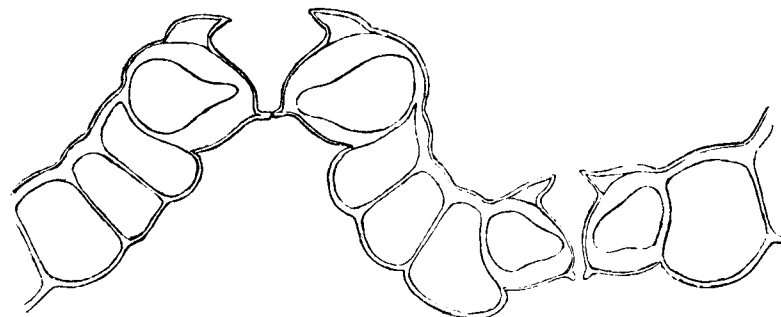


Рис. 107. *Rodgersia tabularis*, черешокъ.

изъ нихъ сильно приподнято и представляетъ прекрасно выраженный новый типъ, второе приближается по своей структурѣ къ нормальному типу. Это происходитъ, повидному, отъ того, что мы имѣемъ здѣсь устьица на различ-

ныхъ стадіяхъ развитія; въ то время какъ болѣе старыя стадіи обладаютъ своеобразнымъ воронкообразнымъ строеніемъ, болѣе молодыя стадіи, какъ я выше показалъ, стоятъ ближе къ нормальному типу.

У *Boykinia rotundifolia* (Юрьевъ) устьица стебля и листа не отличаются существенно по своей величинѣ, и своеобразный типъ остается въ обоихъ случаяхъ вполне константнымъ равнымъ образомъ какъ на верхней, такъ и на нижней поверхности листа.



Рис. 108. *Boykinia rotundifolia* Parry, стебель.

Francoa appendiculata (Юрьевъ) точно также имѣетъ такіе же воронкообразныя устьица на нижней поверхности листа, какъ и на стеблѣ.

Въ дальнѣйшихъ своихъ изслѣдованіяхъ я обратилъ вниманіе на

устьица на цвѣточныхъ покровахъ, т. е. на органахъ филетически происшедшихъ изъ ассимилирующихъ листьевъ.

Изслѣдованія Hildenbrand'a, Czech'a, Hiller'a, Louise Dodel-Müller, Grace D. Chester и O. Porsch'a¹⁾ показали, что устьица на такихъ органахъ уже рано обнаруживаютъ признаки регрессивнаго метаморфоза. Въ новѣйшее время Johanna Menz²⁾ изслѣдовавъ строеніе устьицъ у цвѣточныхъ покрововъ ксерофитовъ, доказала, что на нихъ нѣтъ тѣхъ рѣзкихъ приспособленій, какъ у листьевъ и строеніе ихъ въ большинствѣ случаевъ является приспособленіемъ къ среднимъ условіямъ влажности.

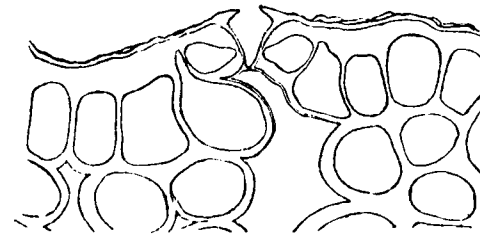


Рис. 109. *Francoa appendiculata* Cav., стебель.

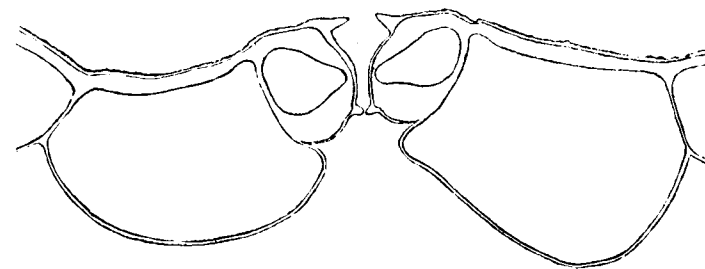


Рис. 110. *Philadelphus coronarius* L., лепестокъ.

Такъ какъ я уже раньше констатировалъ, что новый воронкообразный типъ устьицъ выступаетъ только на болѣе старыхъ листьяхъ, въ то время какъ на молодыхъ листьяхъ этотъ аппаратъ имѣетъ вполне нормальную структуру, то я надѣялся найти на цвѣточныхъ покровахъ болѣе молодыя стадіи развитія этого аппарата.

Съ этой цѣлью я изслѣдовалъ въ этомъ направленіи чашелистики и лепестки цвѣтовъ жасмина *Philadelphus coronarius* L. (Юрьевъ).

Вообще на цвѣточныхъ покровахъ устьица находятся въ незначительномъ количествѣ и часто на нихъ видны различныя стадіи заростанія; но тамъ, гдѣ они хорошо развиты, обнаруживаютъ стремленіе къ той же во-

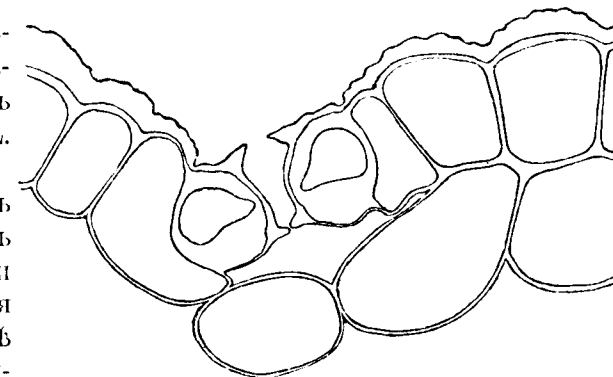


Рис. 111. *Philadelphus coronarius* L., чашелистики.

1) Hildebrand. Ueber das Vorkommen von Spaltöffnungen auf Blumenblättern, Bonn. 1861; Czech. Ueber die Funktion der Stomata, Botan. Zeit. 1869; De Bary, Vergleichende Anatomie, 1877, S. 49; Hiller, Untersuchungen über die Epidermis der Blumenblätter, Pringsh. Jahrb. XV, 1884; L. Dodel-Müller. Grundzüge einer vergleichenden Anatomie der Blumenblätter, Nova Acta d. Leopold Carol. Ak. LIV, Ser. 1; Chester-Grace D. Bau und Funktion der Spaltöffnungen auf Blumenblättern und Antheren, Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. XV, 1897; Otto Porsch. Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie, Jena, 1905, S. 55 ff.

2) Johanna Menz. Ueber die Spaltöffnungen der Assimilationsorgane und

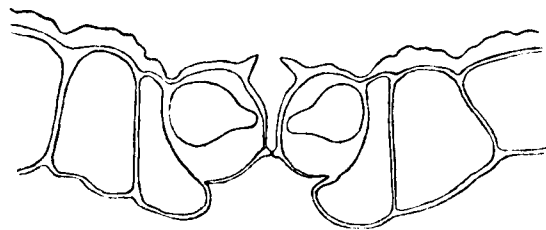


Рис. 112. *Philadelphus coronarius* L.,
чашелистики.

воронкообразной формѣ, какую мы встречаемъ у листьевъ, хотя они гораздо ближе уже стоятъ къ нормальному типу, въ особенности у лепестковъ, что весьма естественно, если принять, что такъ называемый „нормальный“ типъ, какъ выступающій на раннихъ стадіяхъ развитія листа является болѣе примитивнымъ типомъ.

Весьма интересно, что на молодыхъ листьяхъ жасмина (*Philad. coron.*) мы встречаемъ новый воронкообразный типъ устьицъ на очень молодыхъ стадіяхъ, какъ я могъ убѣдиться на поперечномъ разрѣзѣ черезъ очень молодой длиною не болѣе 1 см. листъ жасмина.



Рис. 113. *Philadelphus coronarius* L.
молодой листъ, н. ст.

Констатировавъ такимъ образомъ широкое распространіе новаго типа устьицъ въ семействѣ *Saxifragaceae*, нужно было дальше убѣдиться, насколько этотъ типъ является распространеннымъ среди другихъ семействъ. Поэтому прежде всего нужно было обратиться къ семействамъ ближе всего въ родственномъ отношеніи стоящимъ къ семейству *Saxifragaceae*, образующимъ вмѣстѣ съ нимъ согласно системѣ Engler'a и Prantl'a одинъ естественный рядъ *Rosales*. На изслѣдованіе устьицъ этого ряда я обратилъ дальше особенное вниманіе, насколько позволялъ имѣвшійся въ моемъ распоряженіи матеріалъ.

Perianthblätter einiger Xerophyten. — Sitzungsberichte d. Math.-Nat. kl. d. Kais. Akad. d. Wiss. in Wien. Bd. CXIX Abt. I. 1910. P. 33—47. Mit 2 Tafeln.

Часть III.

Обзоръ устьицъ ряда *Rosales*.

Crassulaceae.

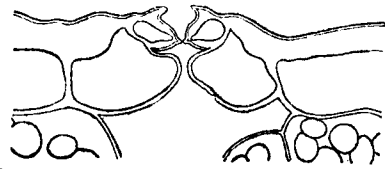
Изслѣдованные мною представители этого семейства всѣ имѣютъ нормальныя устьица, какъ на верхней, такъ и на нижней поверхности листа. Были подвергнуты анатомическому изслѣдованію слѣдующіе виды:

- Sedum maritimum* Suter. (Грацъ).
- Sedum Aizon* L. (Берлинъ).
- Sedum spectabile* Boiss. (Берлинъ).
- Sedum Maximowiczii* (Берлинъ).
- Sedum Kamtschaticum* Fisch. (Краковъ).
- Sedum Selskianum* Rgl. (Краковъ).
- Sedum album* L. (Краковъ).
- Sempervivum affine* Lamotte (Краковъ).
- Sempervivum globiferum* L. (Берлинъ).
- Cotyledon orbiculata* L. (Палермо).
- Cotyledon Scheideckeri* L. De Smet. (Палермо).
- Cotyledon pubescens* Bak. (Палермо).
- Umbilicus spinosus* DC. (Юрьевъ).
- Bryophyllum calycinum* Salisb. (Юрьевъ).
- Kalanchoë marmorata* Bak. (Палермо).
- Kalanchoë crenata* Haw. (Палермо).
- Crassula lactea* Ait. (Палермо).
- Crassula portulacaea* Lam. (Палермо).
- Crassula falcata* Willd. (Палермо).
- Crassula tetragona* L. (Палермо).
- Crassula marginalis* Ait. (Палермо).
- Rochea coccinea* DC. (Палермо).

Во всѣхъ случаяхъ величина двориковъ была почти одинакова и устьица нормальнаго типа. Просматривая затѣмъ литературу по анатоміи

данного семейства я нашелъ въ работѣ W. Brenner'a¹⁾ рисунки устьицъ типа близкаго къ воронкообразному у *Sedum dendroideum*. Правда, устьица нарисованы въ маломъ масштабѣ и болѣе или менѣе схематично. Но на этотъ видъ слѣдовало бы обратить еще вниманіе.

Cunoniaceae.



Cunonia capensis L. (Берлинъ). Нижняя сторона. Новый типъ.

Рис. 114. *Cunonia capensis* L. н. ст.

Weinmania sylvicola Cav. (Кью). Нижняя сторона. Новый типъ.

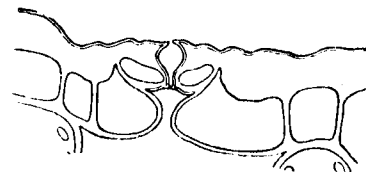


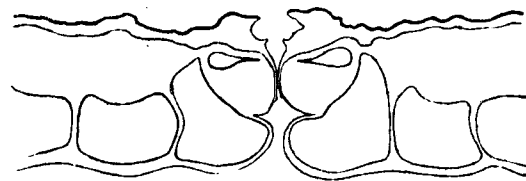
Рис. 115. *Weinmania sylvicola* Cav. н. ст.

Pittosporaceae.

Pittosporum eugenioides Cunn. (Берлинъ).

Pittosporum tenuifolium Gärtn. (Берлинъ).

Нормальные устьица у обоихъ видовъ на нижней сторонѣ листа.



Pittosporum viridiflorum Sim. (Палермо). Устьица на нижней сторонѣ, съ 2-мя парами кутикулярныхъ выступовъ замыкающихъ входъ въ передній дворикъ.

Рис. 116. *Pittosporum viridiflorum* Sim. н. ст.

Hamamelidaceae.

Liquidambar orientalis Mill. (Кью). Нижняя сторона. Нормальный типъ; задній дворикъ немного ниже, чѣмъ передній.

Distylium racemosum Sieb. et Zucc. (Кью).

Parrotia Jacquemontiana Desp. (Кью).

Corylopsis spicata Sieb. et Zucc. (Берлинъ).

Sycopsis sinensis Oliver. (Кью). Нижняя сторона. Передній дворикъ воронковидно расширенный. Задній дворикъ гораздо меньше.

Нижняя сторона. Нормальный типъ.

1) W. Brenner. Untersuchungen an einigen Fettpflanzen. — Flora Bd. 87. 1900. P. 421. Fig. 13.

Hamamelis japonica Sieb. et Zucc. (Кью). Нижняя сторона. Нормальный типъ.

Trichocladus crinitus Pers. (Берлинъ). Нижняя сторона. Нормальный типъ.

Bruniaceae.

Berzelia lanuginosa (L.) Brongn. (Берлинъ). Узкіе какъ у *Erica* листья имѣютъ рѣзко выраженную ксерофильную структуру. Устьица имѣютъ сильно расширенный передній дворикъ, длинную узкую щель и второе закрытіе, благодаря соседнимъ клѣткамъ сдвинутымъ внизъ.

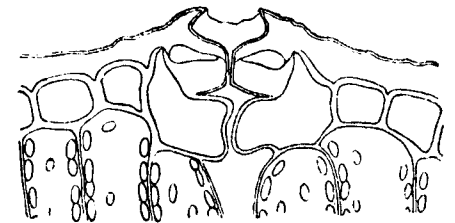


Рис. 117. *Berzelia lanuginosa* (L.) Brongn.

Platanaceae.

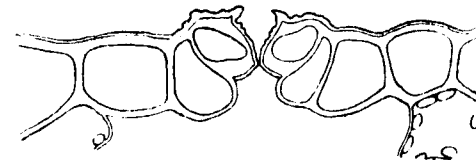


Рис. 118. *Platanus orientalis* L. н. ст.

Platanus orientalis L. (Берлинъ) Нижняя сторона. На старыхъ листьяхъ вполне ясно выраженный новый типъ устьицъ.

Platanus occidentalis L. (Кракъ). Нижняя сторона. Новый типъ.

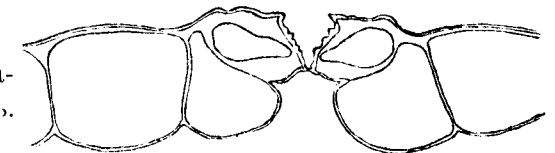


Рис. 119. *Platanus occidentalis* L. н. ст.

Rosaceae.

Spiraeoideae.

Physocarpus opulifolia (L.) Maxim. (Юрьевъ). Нижняя сторона; устьица нормальные, приподнятыя надъ поверхностью; передній дворикъ гораздо шире, чѣмъ задній.

Spiraea amurensis Maxim. (Юрьевъ). Нижняя сторона; устьица нормальные немного возвышающіяся надъ поверхностью.

Spiraea digitata Willd. (Юрьевъ). Нижняя сторона; нормальный типъ.

Spiraea crenata L. (Юрьевъ). Нижняя сторона. Нормальный типъ.

Spiraea cana Waldst. et Kit. (Юрьевъ). Нижняя сторона; нормальный типъ.

Spiraea japonica L. f. (Юрьевъ). Нижняя сторона. Устьица нормальные, въ углубленіи.

Spiraea chinensis Maxim. (Юрьевъ). Нижняя сторона, нормальная.

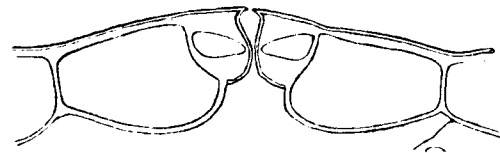


Рис. 120. *Aruncus silvestris* Kostel. н. ст.

Aruncus silvestris Kostel. (Грацъ и Штирийскіе Альпы Hochlantsch). Нормальный типъ. Нижняя сторона.

Sorbaria sorbifolia (L.) A. Br. (Юрьевъ). Нижняя сторона; устьица нормальная; немного приподняты надъ поверхностью.

Pomoideae.

Pirus communis L. (Юрьевъ). Нижняя сторона. Устьица въ углубленіяхъ съ сильно развитыми вѣшними кутикулярными выростами, нормальная; передній дворикъ шире, чѣмъ задній.

Pirus Malus L. (Юрьевъ). Нижняя сторона; устьица въ уровень съ поверхностью кожицы, нормальная.

Raphiolepis indica (L.) Lindl. (Палермо). Нижняя сторона. Устьица нормальная. Передній дворикъ сильно расширенный съ остроконечными кутикулярными выступами.

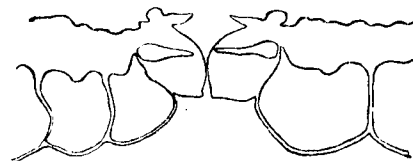
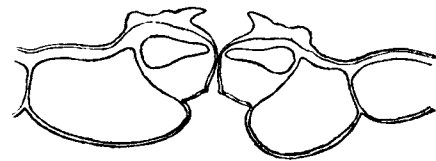


Рис. 121. *Raphiolepis indica* (L.) Lindl.



Crataegus coccinea L. (Юрьевъ). Нижняя сторона. Устьица нормальная; передній дворикъ шире, чѣмъ задній.

Рис. 122. *Crataegus coccinea* L. н. ст.

Crataegus pinnatifida Bge. (Юрьевъ). Нижняя сторона. Сильно выраженный новый воронкообразный типъ устьицъ; вѣшніе и внутренніе кутикулярные выступы сильно развиты.

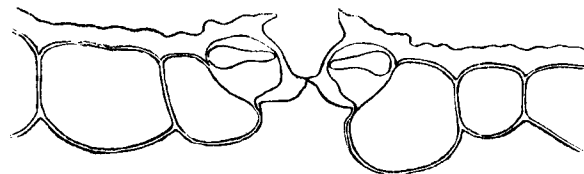
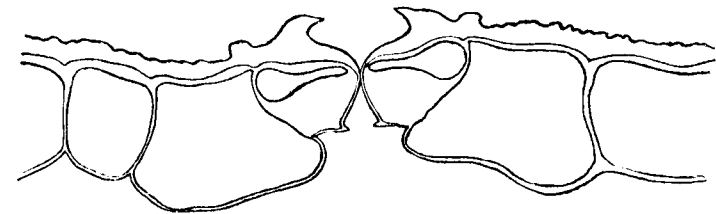


Рис. 123. *Crataegus pinnatifida* Bge. н. ст.

Въ виду интереса, который представляютъ устьица у вышеназваннаго вида, я счелъ необходимымъ изслѣдовать болѣе подробно устьица у большаго количества видовъ рода *Crataegus*. Добыть соотвѣтственный матеріалъ мнѣ удалось только въ 1912 году во время моего пребыванія въ Женевѣ. Этотъ матеріалъ затѣмъ былъ переданъ моему ученику студенту Александру Крушевскому, который по моимъ указаніямъ и подъ моимъ непосредственнымъ наблюденіемъ сдѣлалъ соотвѣтственные препараты. Были изслѣдованы слѣдующіе виды:

Crataegus Korolkowi Henry (Женева).
Crataegus macracantha Lodd. (Женева).



Crataegus monogyna Jacq. (Окрестности Женева, дико).

Рис. 124. *Crataegus monogyna* Jacq. н. ст.

Crataegus Heldreichii Boiss. (Женева).
Crataegus pontica Koch. (Женева).
Crataegus brevispina Kunze (Женева).
Crataegus stipulosa Steud. (Женева).
Crataegus subvillosa Schrad. (Женева).
Crataegus submollis Sarg. (Женева).
Crataegus Arnoldiana Sarg. (Женева).
Crataegus arkansana Sarg. (Женева).
Crataegus viridis L. (Женева).
Crataegus nitida Sarg. (Женева).

Все названные виды имѣютъ устьица на нижней сторонѣ весьма сходнаго типа. Устьица крупныя, съ сильно развитыми наружными кутикулярными выступами и слабо выраженными внутренними; наружный дворикъ по большей части сильно расширенъ; но внутренній дворикъ всегда ясно замѣтенъ. У нѣсколькихъ видовъ задній дворикъ сильно редуцированъ, а именно: у *Crataegus macracantha*, *C. monogyna*, *C. Arnoldiana* и *C. arkansana*, представляя какъ бы переходный типъ къ воронковидному; но ни у одного вида этотъ типъ такъ рѣзко не выраженъ, какъ у *Crataegus pinnatifida*.

Почти у всехъ видовъ устьица немного приподняты надъ поверхностью листа (за исключеніемъ *C. Korolkowi*, гдѣ устьица почти на одномъ уровнѣ). Полость замыкающихъ клѣтокъ сильно редуцирована. Обращая вниманіе у многихъ видовъ присутствіе 2-хъ симметричныхъ складокъ кутикулы по обѣ стороны входа въ устьице: такіе выступы замѣчены у *Crataegus coccinea*, *pinnatifida*, *nitida*, *Arnoldiana*, *submollis*, *brevispina*, *pontica*, *Heldreichii* и *monogyna*.

Кромѣ того были изслѣдованы еще слѣдующіе виды:

Mespilus germanica L. (Юрьевъ). Устьица на нижней сторонѣ со слабо развитымъ заднимъ дворикомъ и сильно расширеннымъ переднимъ дворикомъ. Полости клѣтокъ небольшія. Замѣчено вторичное закрытіе устьица соседними клѣтками сходящимися подъ устьищемъ.

Cotoneaster rotundifolia Wall. (Юрьевъ, холодная оранжерея). Устьица на нижней сторонѣ нормальнаго типа, но съ сильно развитой кутикулой съ плотно сближенными замыкающими клѣтками, такъ что величина двориковъ незначительна, и съ сильной редукаціей внутренней полости клѣтокъ.

Eriobotrya japonica Lindl. (Юрьевъ, холодная оранжерея). Устьица на нижней сторонѣ нормальнаго типа съ мощно развитыми наружными ку-

тикулярными выступами, съ 2-мя складками кутикулы по 2-мъ сторонамъ отверстія и съ сильно уменьшенными полостями клѣтокъ.

Rosoideae.

Rubus crataegifolius Bunge (Юрьевъ). Устьица на нижней сторонѣ нормальныя, очень малыя, въ уровень съ поверхностью кожицы.

Rubus grandifolius Salisb. (Юрьевъ). Нижняя сторона. Устьица приподнятыя, нормальныя.

Rubus idaeus L. (Юрьевъ). Нижняя сторона. Устьица приподняты надъ поверхностью листа, нормальныя.

Fragaria mexicana Schlecht. (Юрьевъ). Нижняя сторона. Устьица въ углубленіяхъ, нормальныя.

Potentilla atrosanguinea Lodd. (Юрьевъ). Устьица на обѣихъ сторонахъ листа нормальныя; снизу немного приподнятыя.

Waldsteinia geoides Willd. (Юрьевъ). Нижняя сторона; нормальныя.

Coluria geoides R. Br. (Юрьевъ). Устьица на обѣихъ сторонахъ листа, нормальныя, приподнятыя.

Geum japonicum Thbg. (Юрьевъ). Нижняя сторона, устьица нормальныя.

Geum strictum Ait. (Юрьевъ). Нижняя сторона; нормальныя.

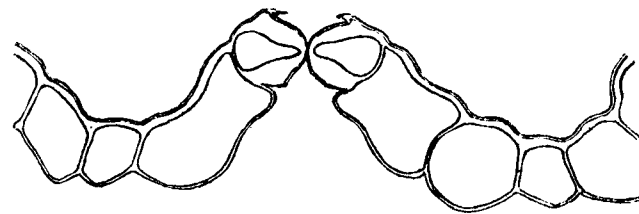


Рис. 125. *Dryas octopetala* L. н. ст.

Dryas octopetala L. (горный лугъ Col de Voza, подошва Монблана). Устьица на нижней сторонѣ нормальныя, сильно приподнятыя надъ поверхностью листа; кутикулярные выступы, какъ передняго такъ и задняго дворика очень

малые. Оба дворика сильно расширены.

Ulmaria Filipendula (L.) J. Hill. (Юрьевъ). Нижняя сторона; нормальныя.

Ulmaria palustris Mönc. (Юрьевъ). Нижняя сторона. Устьица нормальныя, сильно приподнятыя.

Agrimonia parviflora Spreng. (Юрьевъ). Нижняя сторона; устьица нормальныя, немного приподнятыя.

Sanguisorba alpina Bunge (Юрьевъ). Устьица на обѣихъ сторонахъ нормальныя, въ углубленіи.

Sanguisorba officinalis L. (Юрьевъ). Устьица на нижней сторонѣ, нормальныя, въ углубленіи.

Rosa canina L. (Юрьевъ). Устьица нормальныя, на нижней сторонѣ, немного ниже поверхности.

Prunoideae.

Amygdalus nana L. (Юрьевъ). Нижняя сторона; нормальныя.

Prunus chamaecerasus Jacq. (Юрьевъ). Нижняя сторона; нормальныя.

Prunus Padus L. (Юрьевъ). Нижняя сторона; нормальныя.

Prunus Laurocerasus L. (Юрьевъ, холодная оранжерея). Устьица на нижней сторонѣ, крупныя съ замыкающими клѣтками плотно прилегающими передній дворикъ съ мощными наружными кутикулярными выступами, внутренняя полость сильно редуцирована.

Leguminosae.

Papilionatae.

Genisteae.

Templetonia retusa R. Br. (Палермо). Устьица большія нормальныя, на нижней сторонѣ, немного ниже поверхности.

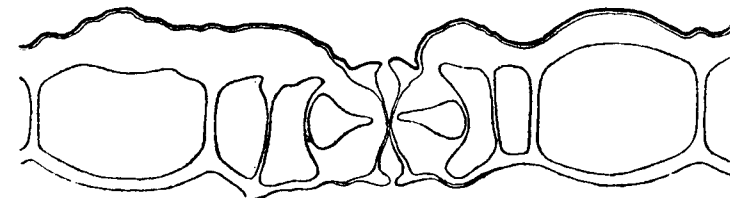


Рис. 126. *Templetonia retusa* н. ст.

Lupinus luteus L. (Юрьевъ). Устьица на обѣихъ сторонахъ нормальныя; на верхней сторонѣ въ углубленіяхъ.

Trifolieae.

Melilotus officinalis L. Desr. (Юрьевъ). Устьица нормальныя на обѣихъ сторонахъ листа, въ углубленіяхъ.

Trifolium alpinum L. (горный лугъ на Col de Voza, подошва Mont-Blanc). Устьица нормальныя, на обѣихъ сторонахъ листа, въ углубленіяхъ ниже поверхности. Устьица на нижней поверхности листа гораздо больше, чѣмъ на верхней.

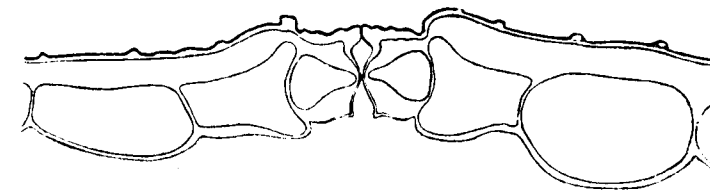


Рис. 127. *Trifolium alpinum* н. ст.

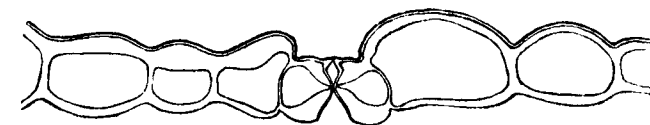


Рис. 128. *Trifolium alpinum* в. ст.

Loteae.

Lotus corniculatus L. (Юрьевъ). Устьица на обѣихъ сторонахъ листа нормальныя; немного ниже поверхности.

Anthyllis Vulneraria L. (Юрьевъ). Устьица на обѣихъ сторонахъ нормальныя; на верхней сторонѣ ниже поверхности.

Galegeae.

Galega officinalis L. (Юрьевъ). Устьица на обѣихъ сторонахъ нормальныя; на верхней сторонѣ въ углубленіяхъ.

Caragana arborescens Lam. (Юрьевъ). Нижняя сторона; устьица нормальныя, въ углубленіяхъ.

Caragana ferox Lam. (Юрьевъ). Нижняя сторона; устьица нормальныя ниже поверхности; сильно развитые кутикулярные выступы.

Hedysareae.

Coronilla varia L. (Юрьевъ). Устьица на обѣихъ сторонахъ листа нормальныя; на верхней поверхности въ углубленіяхъ; на нижней въ уровень съ поверхностью.

Vicieae.

Vicia fulgens Batt. (Юрьевъ). Устьица на обѣихъ сторонахъ нормальныя.

Lathyrus Nissolia L. (Юрьевъ). Устьица нормальныя на обѣихъ сторонахъ; немного ниже поверхности эпидермиса.

Pisum sativum L. (Юрьевъ). Устьица на обѣихъ сторонахъ листа нормальныя; на верхней въ углубленіи.

Phaseoleae.

Phaseolus multiflorus Willd. (Юрьевъ). Устьица нормальныя; на верхней сторонѣ листа ниже поверхности; на нижней возвышаются надъ поверхностью.

Glycine hispida Maxim. (Юрьевъ). Устьица нормальныя; на обѣихъ сторонахъ листа въ углубленіяхъ.

Я старался изслѣдовать анатомически представителей всѣхъ семействъ изъ ряда *Rosales* (всего 102 вида), подбирая матеріалъ такъ, чтобы имѣть побольше разнообразія въ біологическомъ отношеніи относительно величины и формы листьевъ, относительно ихъ болѣе гидрофитной или ксерофитной структуры, обративъ вниманіе какъ на представителей травянистыхъ растений, такъ и на деревья и кустарники, какъ съ опадающими, такъ и съ вѣчно-зелеными листьями.

Изслѣдованіе собраннаго мною матеріала не оправдало тѣхъ надеждъ, которыя я сначала возлагалъ, предполагая, что тотъ новый описанный мною типъ устьицъ будетъ характеренъ для всѣхъ *Rosales*. Устьица въ цѣломъ рядѣ семействъ, а именно у *Crassulaceae*, *Pittosporaceae*, *Hamamelidaceae*, *Bruniaceae*, *Leguminosae* и отчасти *Rosaceae* въ поперечномъ разрѣзѣ ничѣмъ не отличаются отъ нормальнаго типа, представляя лишь различныя особенности

біологическаго характера. Но въ нѣкоторыхъ семействахъ мы находимъ и новый типъ, а именно у *Cunoniaceae*, *Platanaceae* и у одного представителя семейства *Rosaceae* (*Crataegus pinnatifida* Bge).

Изъ семейства *Cunoniaceae* я располагалъ только 2-мя видами, принадлежащими къ двумъ родамъ: *Cunonia* и *Weinmania* — оба обнаружили устьица новаго типа.

Если разсматривать новый типъ устьицъ какъ филетическій признакъ, то появленіе его у *Cunoniaceae* вполне естественно, такъ какъ это семейство изъ всѣхъ *Rosales* ближе всего стоитъ къ *Saxifragaceae* и даже нѣкоторыми систематиками принимается лишь за особое подсемейство *Saxifragaceae*.

Гораздо дальше въ систематическомъ отношеніи стоитъ семейство *Platanaceae*, которому систематики указываютъ различныя мѣста въ системѣ.

Такъ по системѣ Engler'a и Prant'la въ обработкѣ F. Niedenzu¹⁾, семейство это стоитъ въ рядѣ *Rosales* и считается стоящимъ на нижней ступени развитія въ сравненіи съ другими родственными семействами. „Sie erweisen sich hierdurch wie überhaupt durch ihre Blütenverhältnisse, als der bezüglich der Geschlechtsorgane auf der tiefsten Stufe der Entwicklung stehende gebliebene Typus des ganzen Verwandtschaftskreises“.

Подобное мѣсто указываетъ этому семейству и Вармингъ²⁾, причисляя *Platanaceae* къ порядку *Saxifraginae*, разбивая однако весь Энглеровскій порядокъ *Rosales* на три самостоятельные ряда: 1) *Saxifraginae*, 2) *Rosiflorae* и 3) *Leguminosae*.

Совсѣмъ иначе смотритъ на это семейство v. Wettstein³⁾, помѣщая *Platanaceae* въ особый рядъ *Hamamelidales*, стоящій между *Piperales* и *Triocceae* и составляющій по его мнѣнію переходную группу отъ *Monochlamydeae* къ *Dialypetaleae*.

Хотя новѣйшая естественная система въ отличіе отъ прежнихъ искусственныхъ системъ принимаетъ во вниманіе не одинъ какой-нибудь признакъ, а цѣлую совокупность признаковъ вмѣстѣ съ исторіей развитія, но все-таки присутствіе такого важнаго признака, какъ особый типъ устьицъ у нѣсколькихъ семействъ можетъ говорить, конечно, въ связи съ другими признаками, о ихъ близкомъ родствѣ.

Въ данномъ случаѣ мои изслѣдованія говорятъ больше въ пользу взглядовъ Варминга и Энглера, а противъ Веттштейна, а именно, что *Platanaceae* связаны съ *Saxifragaceae* и въ системѣ они должны стоять близко съ ними.

Весьма интересно было сравнить устьица платана съ устьицами кленовъ (*Acer platanoides* L., *Acer pseudoplatanus* L. и *A. campestre* L.). Несмотря на то, что листья похожи, устьица ихъ существенно отличаются: у платана они воронкообразной формы, у кленовъ нормальныя.

Собравъ въ Краковскомъ Ботаническомъ Саду молодые листья *Platanus occidentalis* и подвергнувъ ихъ изслѣдованію, я могъ констатировать тѣ

1) Engler u. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. III. 2 a. P. 137—140.

2) Вармингъ Е. Систематика растений. — 2-ое рус. изд. 1898 г. Стр. 654.

3) R. v. Wettstein. Handbuch der systematischen Botanik. II Aufl. Leipzig. 1911. P. 523—4.

же самыя стадіи развитія устьиць, какія я раньше наблюдалъ у *Rodgersia tabularis* и *Brexia madagascariensis*, а именно цѣлый рядъ переходовъ отъ нормального типа устьиць къ новому.

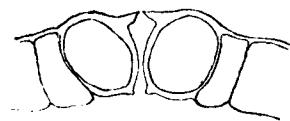


Рис. 129.

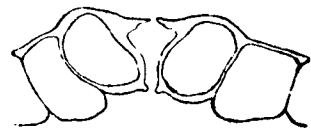


Рис. 130.



Рис. 131.

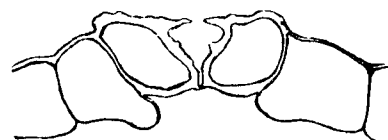


Рис. 132.

Platanus occidentalis L., молодой листъ, н. ст.

На рис. 129 мы видимъ устье нормального типа съ одинаково хорошо развитыми переднимъ и заднимъ двориками и съ срединною щелью. Рисунки 130, 131 и 132 показываютъ намъ, какъ срединная щель постепенно расширяется и образуетъ замкнутую полость, образованную слияніемъ обоихъ двориковъ.

На молодыхъ листьяхъ можно наблюдать и весьма своеобразные тонкіе кутикулярные выступы, закрывающіе входъ въ устье (нпр. рис. 131). Эти выступы на старыхъ листьяхъ обыкновенно отломаны и отпадаютъ.

Среди *Rosaceae* я сначала особое вниманіе обратилъ на *Spiracoideae*, среди которыхъ нѣкоторые виды *Aruncus* и *Spiraea* по внѣшнему облику чрезвычайно близко стоятъ къ нѣкоторымъ *Saxifragaceae*, нпр. къ представителямъ рода *Astilbe*; но тутъ я вездѣ нашелъ устья нормального типа.

Совершенно неожиданно устья весьма своеобразной формы новаго типа я нашелъ у *Crataegus pinnatifida* В ge., единственнаго представителя для даннаго семейства. Такъ какъ изслѣдованіе велось зимой, на основаніи матеріала собраннаго лѣтомъ, то я въ слѣдующемъ году собралъ новый матеріалъ съ того же экземпляра, опасаясь не имѣемъ ли мы дѣло съ какимъ-нибудь патологическимъ явленіемъ, но изслѣдованіе новаго матеріала, показало что типъ устьиць для различныхъ листьевъ даннаго экземпляра остается константнымъ. Въ виду этого пришлось обратить особое вниманіе на родъ *Crataegus*, по которому я собралъ побольше матеріала въ Женевѣ.

Результатъ изслѣдованій показалъ однако, что въ данномъ отношеніи *Crataegus pinnatifida* со своими устьицами стоитъ особнякомъ.

Правда, у нѣсколькихъ видовъ *Crataegus* оказались устья съ сильно уменьшеннымъ заднимъ дворикомъ, а именно: у *Crataegus macracantha*, *monogyna*, *Arnoldiana* и *arkansana*, а также и у *Mespilus germanica*, такъ что, пожалуй, эту форму можно бы считать переходной, принимая что среди видовъ *Crataegus* и *Mespilus* есть стремленіе преобразовать устья въ сторону

воронкообразнаго типа; но все-таки устья у названныхъ видовъ еще очень сильно отличаются отъ рѣзко выраженнаго типа устьиць у *Crataegus pinnatifida*.

Изслѣдованіе нѣсколькихъ представителей вѣчно-зеленыхъ листьевъ изъ семейства *Rosaceae*, какъ *Cotoneaster rotundifolia*, *Eriobotrya japonica* и *Prunus laurocerasus* показали только болѣе сильное развитіе кутикулы и редукцію полостей, свойственную ксерофитамъ, но отношеніе величины двориковъ и форма щели заставляютъ причислить ихъ къ типу нормальному.

Часть IV.

Устьица у другихъ двудольныхъ.

Изслѣдовавъ болѣе подробно устьица въ рядѣ *Rosales* и желая дальше установить, насколько распространеннымъ является типъ описанный мною, я обратился къ изслѣдованію отдѣльныхъ представителей самыхъ разнообразныхъ семействъ. Матеріалъ въ нѣкоторыхъ случаяхъ былъ взятъ на удачу, но въ большинствѣ случаевъ я старался подбирать такіе листья, которые по величинѣ или формѣ немного напоминали тѣ листья у *Saxifragaceae*, у которыхъ были найдены описанныя выше устьица. Изъ нѣкоторыхъ семействъ я изслѣдовалъ по нѣсколькимъ представителямъ, руководствуясь при выборѣ тѣмъ, чтобы каждый изъ нихъ представлялъ другой біологическій типъ. Предыдущія изслѣдованія надъ исторіей развитія устьицъ новаго типа показали, что эти устьица выступаютъ вполне ясно только на старыхъ листьяхъ, въ молодыхъ же стадіяхъ стоятъ ближе къ нормальному типу. Это обстоятельство навело меня на мысль, не найдется ли скорѣе новый типъ среди вѣчно-зеленыхъ листьевъ. Поэтому среди изслѣдованныхъ листьевъ есть довольно значительное количество вѣчно-зеленыхъ породъ, собранныхъ мною во время моего пребыванія въ Палермо.

Fagaceae.

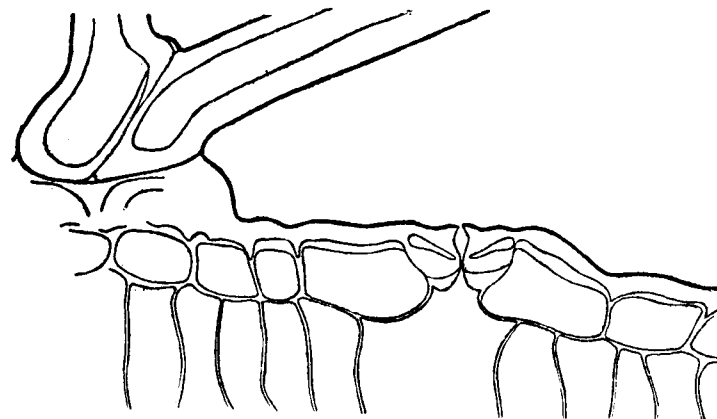


Рис. 133. *Quercus Aegilops* L. н. ст.

Quercus Aegilops L. (Палермо). Устьица на нижней сторонѣ въ уровень съ поверхностью; замыкающія клѣтки почти сплошь кутикуляризованы съ маленькими полостями внутри; передній и задній дворики ясно замѣтны.

Quercus Ilex L. (Палермо). Устьица нормальныя въ разрѣзѣ, на нижней сторонѣ; сплошь кутикуляризованы; полость передняго дворика покрыта маленькими кутикулярными выступами.

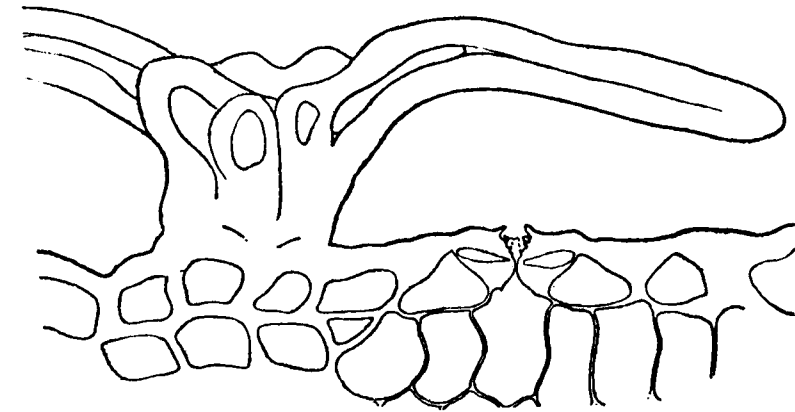


Рис. 134. *Quercus Ilex* L. н. ст.

Moraceae.

Ficus rubiginosa Desf. (Палермо). Устьица нормальныя, на нижней сторонѣ сидятъ въ глубокихъ ямочкахъ; кутикулярные выступы, какъ на нижней, такъ и на верхней сторонѣ сильно развиты, образуя почти одинаковой величины дворики.

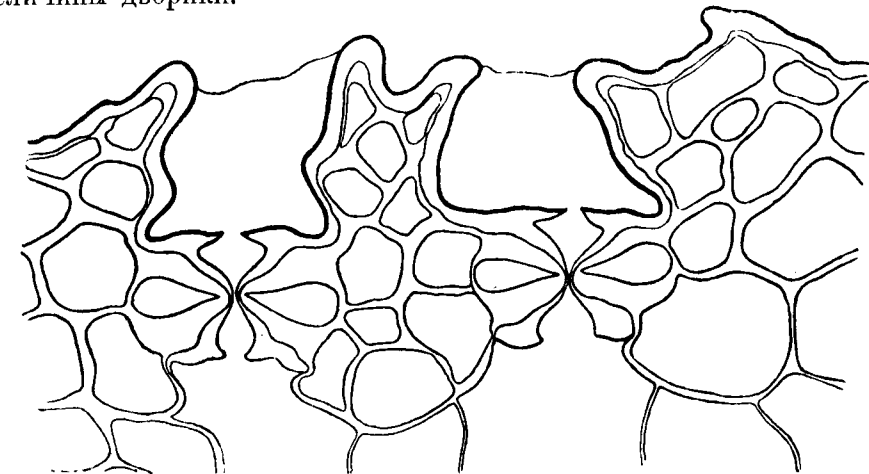


Рис. 135. *Ficus rubiginosa* Desf. н. ст.

Humulus Lupulus L. (Юрьевъ). Устьица на нижней сторонѣ, нормальныя.

Proteaceae.

Grevillea robusta A. Cunn. (Палермо). Устьица на нижней сторонѣ. Замыкающія клѣтки немного приподняты; наружные кутикулярные выступы

мощно развиты, внутренние почти отсутствуют, задний дворикъ еле замѣтенъ, такъ что типъ устьица приближается къ воронкообразному; сосѣднія клѣтки сходятся подъ устьищемъ, замыкая входъ въ воздушную полость.

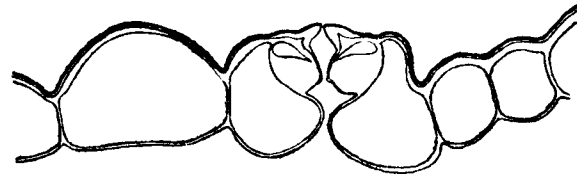


Рис. 136. *Grevillea robusta* A. Cunn. н. ст.

Grevillea Hilliana F. M. (Палермо). Устьица на нижней сторонѣ, въ глубокихъ углубленіяхъ, между чрезвычайно высокими оригинальными клѣтками эпидермиса съ характерными для *Proteaceae* двухклеточными волосками въ промежуткахъ. Подобно предыдущему виду наружные кутикулярные выступы устьицъ мощно развиты, внутренние очень слабо; задний дворикъ слабо развитъ; типъ промежуточный между нормальнымъ и воронкообразнымъ.

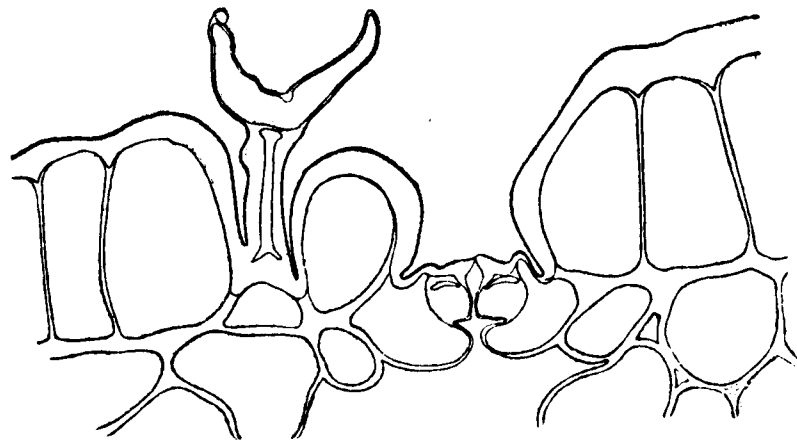


Рис. 137. *Grevillea Hilliana* F. Muell. н. ст. Объ. 9.

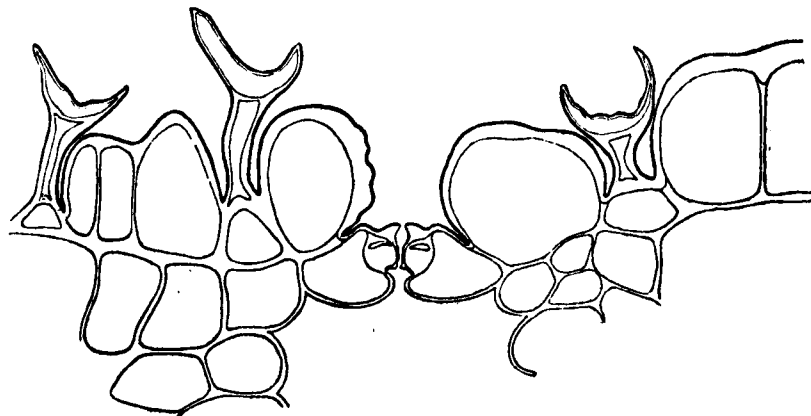


Рис. 138. *Grevillea Hilliana* н. ст. F. Muell. Объ. 7.

Polygonaceae.

Rheum Emodi Wall. (Грацъ). Устьица нормальныя на обѣихъ сторонахъ листа; на верхней ниже поверхности, на нижней приподняты.

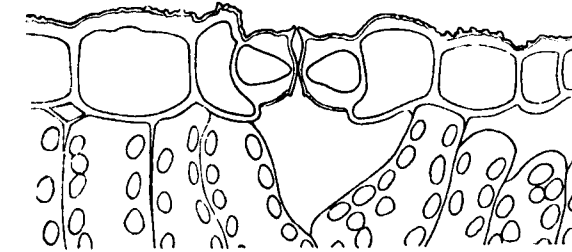


Рис. 139. *Rheum Emodi* в. ст.

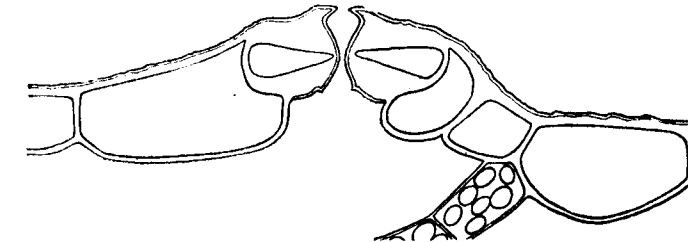


Рис. 140. *Rheum Emodi* н. ст.

Rheum palmatum L. (Грацъ). Тотъ же типъ.

Polygonum sachalinense F. Schmidt. (Юрьевъ). Устьица нормальныя, на нижней сторонѣ.

Amarantaceae.

Bosea Yervamora L. (Палермо). Устьица на нижней поверхности листа правильныя, немного приподняты надъ поверхностью.



Рис. 141. *Bosea Yervamora* L. н. ст.

Caryophyllaceae.

Dianthus silvestris Wulf. var. *saxicola* Jordan (на скалахъ, гора Salève, близъ Женева). Растеніе съ чрезвычайно рѣзко выраженнымъ ксеро-

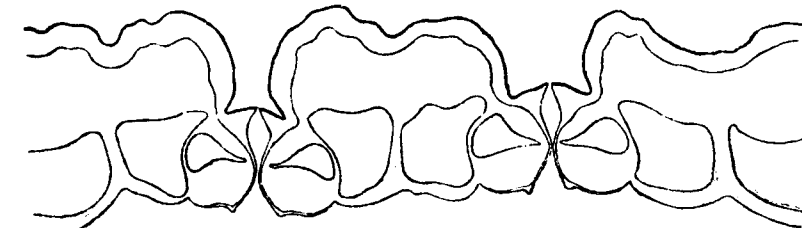


Рис. 142. *Dianthus silvestris* Wulf. var. *saxicola* Jordan. в. ст.

фитнымъ строеніемъ листа. Устьица, какъ на нижней, такъ и на верхней поверхности сидятъ въ глубокихъ ямочкахъ; наружные выступы сильно кутикуляризованы, размѣры двориковъ почти одинаковыя; типъ нормальный¹⁾.

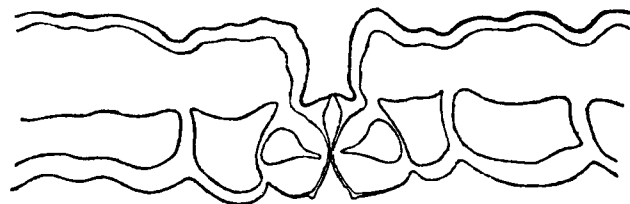


Рис. 143. *Dianthus silvestris* Wulf. var. *saxicola* Jordan. н. ст.

Ranunculaceae.

Aquilegia vulgaris L. (Юрьевъ). Нижняя сторона; устьица нормальныя, немного выше поверхности; кутикулярные выступы почти отсутствуют.

Cimicifuga foetida L. (Юрьевъ). Нижняя сторона; устьица нормальныя приподнятыя надъ поверхностью.

Clematis orientalis L. (Юрьевъ). Нижняя сторона, устьица нормальныя, въ уровень съ поверхностью листа.

Lauraceae.

Laurus canariensis Webb. et Berth. (Палермо). Устьица на нижней сторонѣ листа въ углубленіяхъ образованныхъ валиками кутикулы; типъ нормальный; кутикулярные выступы передняго дворика сильно развиты.

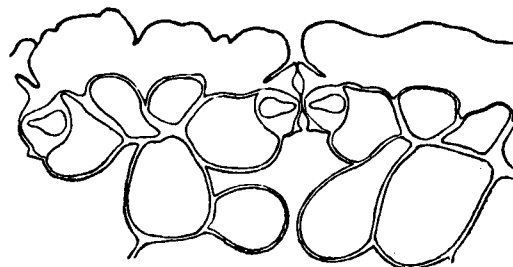


Рис. 144. *Laurus canariensis* н. ст.

Cruciferae.

Hesperis matronalis L. (Юрьевъ).

Cochlearia Armoracia L. (Юрьевъ).

Bunias orientalis L. (Юрьевъ). Устьица нормальныя у всѣхъ перечисленныхъ видовъ; на нижней поверхности листа.

1) Рисунокъ устьицъ этого вида изъ того же мѣстонахожденія данъ проф. R. Chodat. Les dunes lacustres de Sciez et les Garides. — Extrait du Bulletin de la Société botanique suisse. Fasc. XII. 1902. P. 15. Fig. 5.

Resedaceae.

Reseda alba L. (Юрьевъ). Нижняя сторона; нормальныя.

Droseraceae.

Drosera longifolia L. (Лифляндія, окрестности оз. Садьервъ). Устьица на обѣихъ сторонахъ листа нормальныя, немного приподнятыя.

Euphorbiaceae.

Ricinus japonicus Thunb. (Юрьевъ). Устьица нормальныя на обѣихъ сторонахъ листа.

Buxaceae.

Buxus sempervirens L. (Лѣсъ на берегу Женевского озера близъ Coudrée). Устьица на нижней поверхности листа, немного ниже поверхности съ чрезвычайно мощно развитыми наружными кутикулярными выступами,

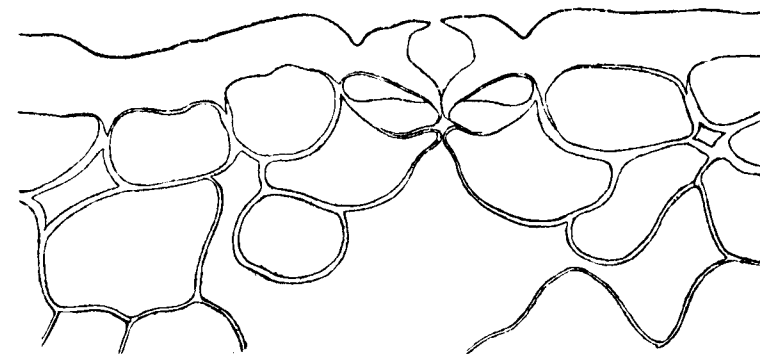


Рис. 145. *Buxus sempervirens* L. н. ст.

ограничивающими сильно развитый передній дворикъ; задній дворикъ равнымъ образомъ, какъ и замыкающіе его выступы, почти отсутствуютъ; соседнія клѣтки сдвинуты книзу и, сталкиваясь, образуютъ вторичное закрытіе входа въ воздушную полость. Типъ своеобразный, близко стоящій къ воронковидному¹⁾.

Empetraceae.

Empetrum nigrum L. (горный лугъ Col de Voza у подножья Мон-блана). Устьица на нижней сторонѣ нормальныя. Замыкающія клѣтки немного приподняты надъ поверхностью; задніе выступы не развиты.

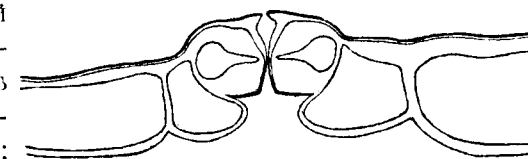


Рис. 146. *Empetrum nigrum* L. н. ст.

1) См. R. Chodat. Les dunes lacustres de Sciez et les Garides. — Extrait du Bulletin de la Société botanique suisse. Fasc. XII. 1902. P. 24—25.

Anacardiaceae.

Устьица названного семейства, а также семейств *Aquifoliaceae*, *Celastraceae* (кроме *Elaeodendron*) и *Sapindaceae* были исследованы по материалу, собранному мною, моим учеником студ. Н. Шотовским.

Были исследованы следующие виды:

- Rhus Cotinus* L. (Юрьевъ).
Rhus oxycantha Schusb. (Женева).
Rhus Wallichii Hook. (Женева).
Rhus aromatica Marsch. (Женева).
Rhus canadensis Mill. (Женева).
Rhus radicans L. (Женева).
Rhus vernicifera DC. (Женева).

Все исследованные виды имеют устьица нормального типа на нижней стороне; верхние кутикулярные выступы небольшие; внутренние отсутствуют; величина двориков почти одинакова за исключением *Rhus Cotinus*, где задний дворик меньше переднего. У последнего вида замечается характерное для ксерофитов замыкание устьица снизу выступами соседних клеток; то же можно было наблюдать и у *Rhus aromatica*. *Rhus radicans* и *Rhus canadensis* имеют клетки в уровень с поверхностью листа; у остальных видов устьица возвышаются над поверхностью.

Aquifoliaceae.

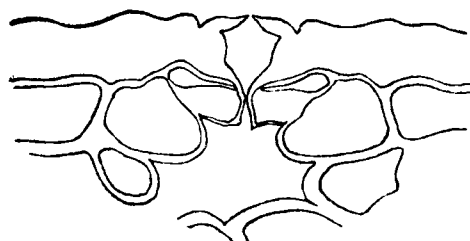


Рис. 147. *Ilex aquifolium* L. н. ст.

Ilex mollis A. Gray. (Женева).

Тот же тип, что у предыдущего вида.

Celastraceae.

Elaeodendron glaucum Pers. (*Cassine glauca* [Pers.] O. Ktze). (Палермо). Нижняя сторона. Рзко выраженный воронкообразный тип.

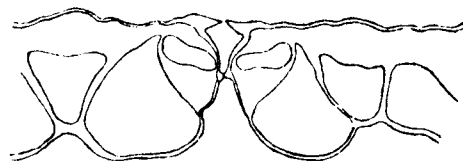


Рис. 148. *Elaeodendron glaucum* Pers. н. ст.

Elaeodendron capense Eckl. et Zey. (*Cassine capensis* L.) (Палермо). Нижняя сторона. Воронкообразный тип устьиц.

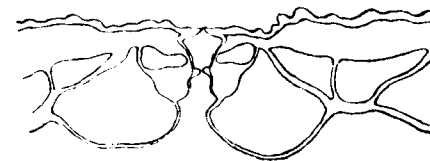


Рис. 149. *Elaeodendron capense* Eckl. et Zey н. ст.

Elaeodendron australe Vent. (Женева). Устьица воронкообразного типа, на нижней стороне листа.

Celastrus orbiculatus Lam. (Женева). Нижняя сторона. Очень рзко выраженный воронкообразный тип.

Celastrus articulatus Thunb. (Юрьевъ). Устьица на нижней стороне воронкообразного типа.

Evonymus europaeus L. (Женева).

Evonymus pulchellus Hort. (Женева).

Evonymus japonicus L. (Юрьевъ, холодная оранжерея).

У всех трех видов устьица на нижней стороне листа почти идентичны — переходного типа с маленьким еле заметным задним двориком и широким передним двориком, закрываемым необыкновенно мощно развитыми кутикулярными выступами.

Evonymus fimbriatus Wall. (Юрьевъ, оранжерея). Устьица на нижней стороне, нового воронкообразного типа, немного приподняты над поверхностью.

Catha edulis Forsk. (Юрьевъ, оранжерея).

Устьица на нижней стороне с почти незаметным задним двориком. Тип переходный, почти воронкообразный.

Icacinaeae.

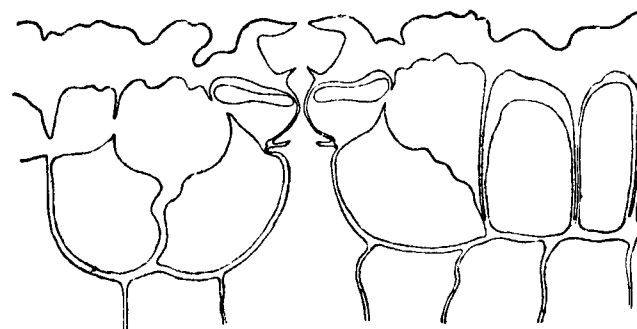


Рис. 150. *Apodytes dimidiata* E. Mey. н. ст.

Apodytes dimidiata E. Mey. (Палермо). Устьица на нижней стороне — весьма своеобразны; передний дворик двумя парами выступов разбит на 2 полости; задний дворик ограничивается двумя тоненькими кутикулярными выступами.

Aceraceae.

Acer platanoides L. (Юрьевъ). Нижняя сторона; устьица нормальные; очень мелкия, с маленькими выступами.

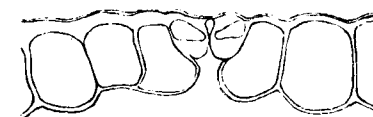


Рис. 151. *Acer platanoides* L. н. ст.

Acer campestre L. (Женева). Тотъ же типъ, что у предыдущаго вида.

Acer Pseudoplatanus L. (Женева). Кѣтки эпидермиса на нижней поверхности сосочкообразной формы, вслѣдствіе чего устьица сидятъ въ углубленіяхъ.

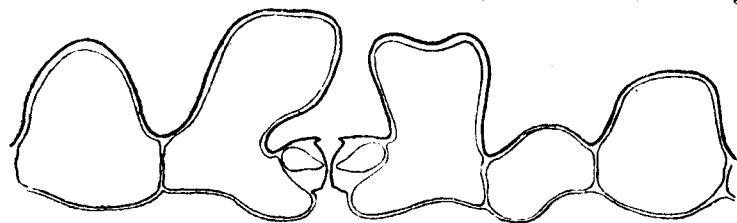


Рис. 152. *Acer Pseudoplatanus* L. н. ст.

Sapindaceae.

Paullinia cupana Kunth. (Юрьевъ, оранжерея). Устьица на нижней сторонѣ, нормальныя.

Balsaminaceae.

Impatiens Roylei Walp. (Юрьевъ). Нижняя сторона, устьица нормальныя; немного выше поверхности листа.

Vitaceae.

Vitis amurensis Rupr. (Юрьевъ). Нижняя сторона; устьица мелкія, нормальныя.

Malvaceae.

Althaea rosea Cav. Устьица на обѣихъ сторонахъ нормальныя; на верхней немного выше поверхности.

Sterculiaceae.

Brachychiton diversifolium R. Br. (Палермо). Устьица на нижней сторонѣ почти въ уровень съ поверхностью, нормальныя.

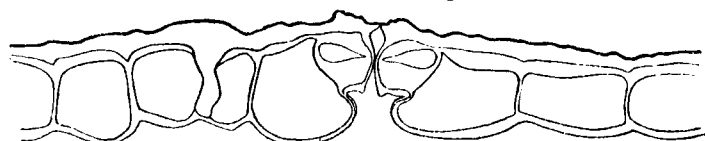


Рис. 153. *Brachychiton diversifolium* Don. н. ст.

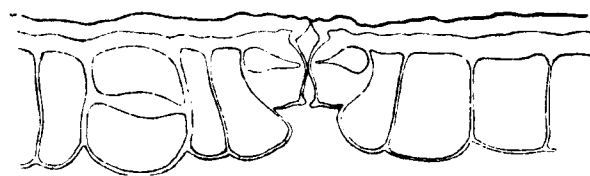


Рис. 154. *Brachychiton acerifolium* F. Müll. н. ст.

Brachychiton acerifolium F. Müll. (Палермо). Устьица на нижней сторонѣ нормальныя, въ уровень съ поверхностью листа.

Lythraceae.

Olinia cymosa Thunb. (Палермо). Наружная стѣнка эпидермиса почти сплошь кутикуляризована. Устьица на нижней сторонѣ, нормального типа; полость замыкающихъ кѣтокъ чрезвычайно маленькая; выступы задняго дворика отсутствуютъ.

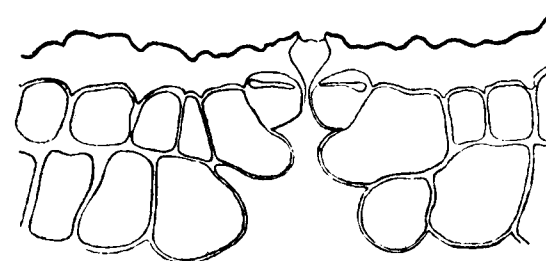


Рис. 155. *Olinia cymosa* Thunb. н. ст.

Myrtaceae.

Eugenia supraaxillaris Spring. (Палермо). Нижняя сторона. Замыкающія кѣтки устьицъ сплошь кутикуляризованы; выступы задняго дворика не замѣтны; типъ нормальный.

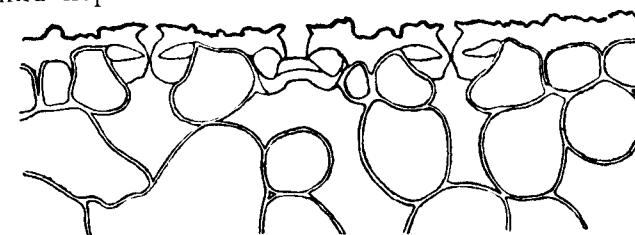


Рис. 156. *Eugenia supraaxillaris* Spring. н. ст.

Metrosideros robusta Cunn. (Палермо). Устьица на нижней сторонѣ. Чрезвычайно мощно развитые кутикулярные выступы возвышаются надъ поверхностью листа, замыкая широкій передній дворикъ; выступы задняго дворика отсутствуютъ; полость замыкающихъ кѣтокъ представлена въ видѣ небольшой щели.

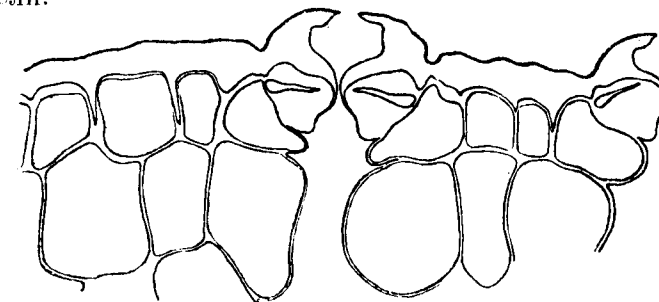


Рис. 157. *Metrosideros robusta* Cunn. н. ст.

Araliaceae.

Meryta Denhamii Seem. (Палермо). Устьица на нижней поверхности листа стоятъ близко къ новому типу. Передній дворикъ широкій, воронко-

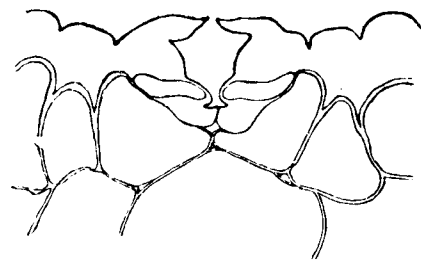


Рис. 158. *Meryta Denhamii*
Seem. н. ст.

образно расширенный, съ сильно развитыми
остроконечными кутикулярными выступами;
задний дворикъ очень малъ, снизу запертъ
мощно развитыми внутренними выступами¹⁾.

Дыхательная полость очень часто
выполнена клетками съ сильно утол-
щенными стѣнками. См. нпр. рис. 159.



Рис. 159. *Meryta Denhamii* Seem. н. ст.

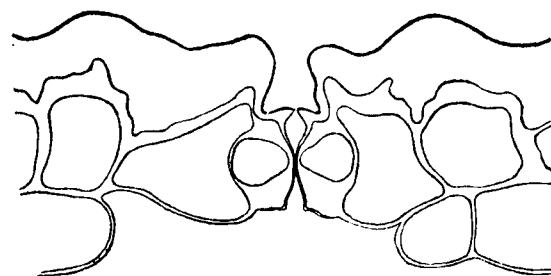


Рис. 160. *Dendropanax nymphaefolium*
Hort. н. ст.

Dendropanax nymphaefolium
Hort. (Палермо). Устьица на ниж-
ней поверхности въ углубленіяхъ
ниже поверхности листа; типъ нор-
мальный.

Heptapleurum divaricatum Seem.
(Палермо). Устьица на днѣ ямочекъ
на нижней поверхности; каналъ, ве-
дущій къ устьицу, образованный ку-
тикулярными выступами, неправиль-
ной формы; устьица нормального типа
съ одинаковой величины выступами
обоихъ двориковъ.

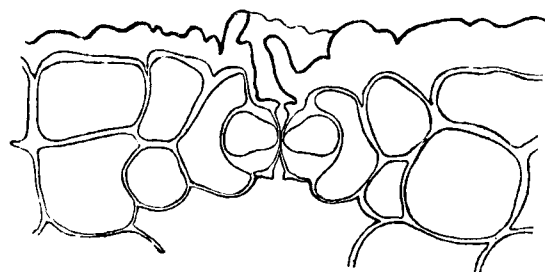


Рис. 161. *Heptapleurum divaricatum* Seem. н. ст.

¹⁾ Подобныя устьица констатированы Шимперомъ у *Rhizophora mucro-
nata* Lam. См. A. F. W. Schimper. Die indo-malayische Strandflora. 1891.
Taf. IV, Fig. 12.

Aralia Thibautii Versch.
(Палермо). Устьица нормального
типа на нижней сторонѣ, не-
много ниже поверхности; наруж-
ные выступы дворика больше,
чѣмъ внутренние.

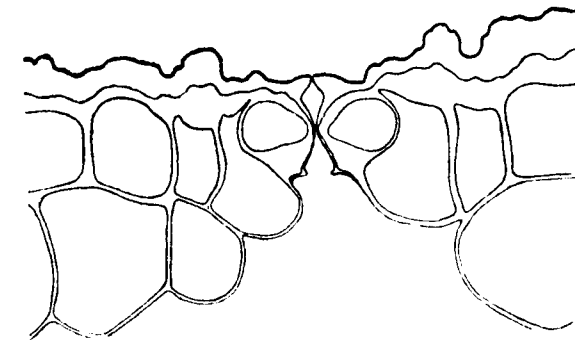


Рис. 162. *Aralia Thibautii* Versch. н. ст.

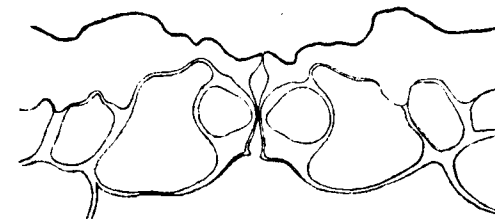


Рис. 163. *Aralia dactylifolia* Hort. н. ст.

Aralia dactylifolia Hort. (Па-
лермо). Тотъ же типъ устьицъ, только
кутикула эпидермиса болѣе мощно
развита.

Cussonia thyrsiflora Thunb. (Палермо). Устьица на нижней сторонѣ
почти въ уровень съ поверхностью листа, типъ нормальный; наружные ку-
тикулярные выступы сильно развиты. Обращаетъ вниманіе закрытіе устьицъ
снизу соседними клетками.

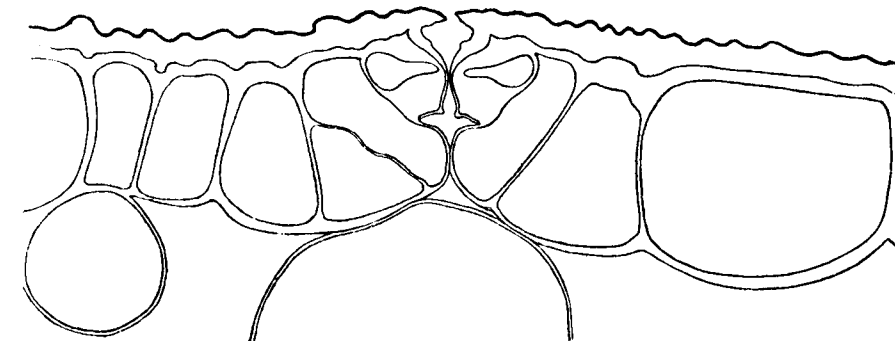


Рис. 164. *Cussonia thyrsiflora* Thunb. н. ст.

Umbelliferae.

Levisticum officinale Koch. (Юрьевъ). Нижняя сторона; устьица нор-
мальная ниже уровня поверхности.

Ferula abyssinica Hochst. (Юрьевъ). Устьица на обѣихъ сторонахъ
маленькія, нормальныя.

Astrantia major L. (Юрьевъ). Устьица на нижней сторонѣ, нормальныя,
немного приподнятыя.

Chaerophyllum temulum L. (Юрьевъ). Нижняя сторона; устьица нормальные.

Heracleum pubescens MB. (Юрьевъ). Устьица на обѣихъ сторонахъ нормальные.

Sapotaceae.

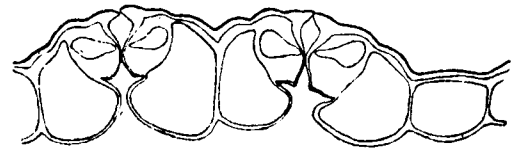


Рис. 165. *Bumelia lycioides* Willd. н. ст.

Bumelia lycioides Willd. (Палермо). Устьица на нижней сторонѣ немного приподняты надъ поверхностью, нормального типа.

Oleaceae.

Phillyrea media L. (Палермо). Устьица на нижней сторонѣ въ уровень съ поверхностью, нормальные; наружная стѣнка эпидермиса сплошь кутикуляризована.

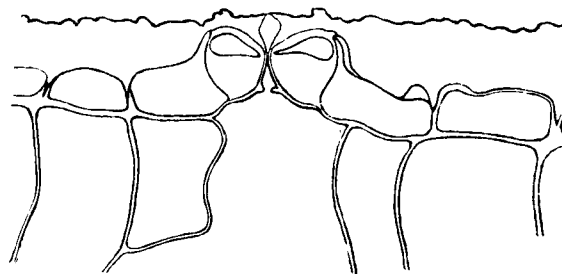


Рис. 166. *Phillyrea media* L. н. ст.

Hydrophyllaceae.

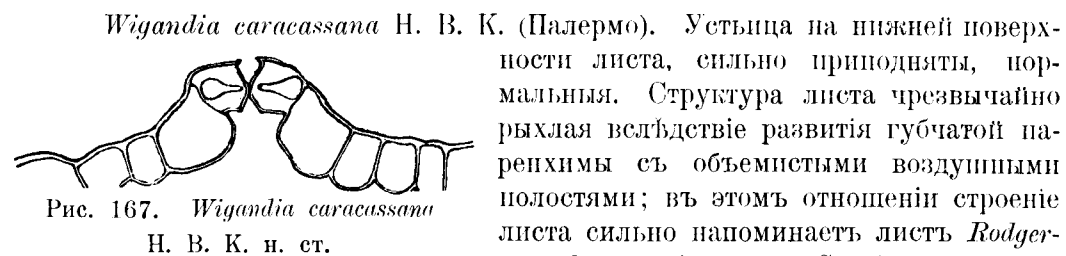


Рис. 167. *Wigandia caracasana* H. B. K. н. ст.

я впервые констатировалъ присутствіе устьицъ новаго типа; несмотря на это сходство, устьичный аппаратъ остается нормальнымъ.

Borraginaceae.

Ehretia tinifolia L. (Палермо). Устьица на нижней сторонѣ, почти въ уровень съ поверхностью; выступы задняго дворика отсутствуют и самъ

задній дворикъ маленькій; сосѣднія клѣтки замыкаютъ входъ въ воздушную полость.

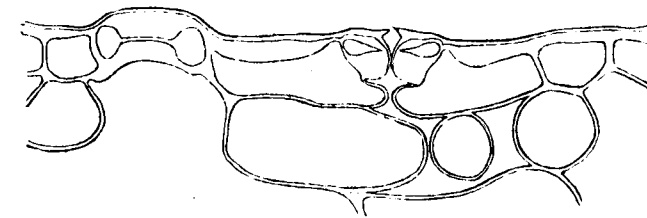


Рис. 168. *Ehretia tinifolia* L. н. ст.

Scrophulariaceae.

Verbascum Thapsus L. (Юрьевъ). Устьица на обѣихъ сторонахъ нормальные, приподняты надъ поверхностью.

Rubiaceae.

Rondeletia Roezlii Hemsl. (Палермо). Устьица на нижней сторонѣ немного приподняты; типъ нормальный; выступы задняго дворика отсутствуют; полости замыкающихъ клѣтокъ въ видѣ щелей; сосѣднія клѣтки замыкаютъ входъ въ полость.

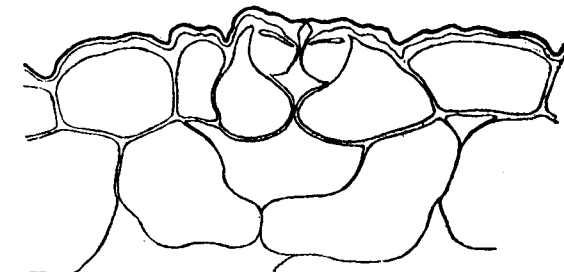


Рис. 169. *Rondeletia Roezlii* Hemsl. н. ст.

Dipsaceae.

Dipsacus laciniatus L. (Юрьевъ). Устьица на обѣихъ сторонахъ листа нормальные, немного приподняты.

Campanulaceae.

Campanula Trachelium L. (Юрьевъ). Устьица на нижней сторонѣ, нормальные.

Изъ этого, такъ сказать, рекогносцировочнаго изслѣдованія надъ устьицами различныхъ семействъ двудольныхъ выяснился прежде всего интересный фактъ нахожденія устьицъ новаго типа въ сем. *Celastraceae*. Сначала я нашелъ этотъ типъ у двухъ видовъ *Elaeodendron*; такъ какъ оба вида принадлежатъ къ 2-мъ различнымъ секціямъ, на которыя раздѣляется этотъ родъ, то уже а priori можно было надѣяться на нахожденіе этого типа устьицъ и у другихъ представителей этого семейства. Оказалось, что тотъ же типъ вполне ясно выраженъ у другихъ представителей этого семейства: у

Celastrus и у одного вида *Evonymus fimbriatus*; другіе виды, какъ *Catha edulis*, *Evonymus europaeus*, *E. pulchellus* и *E. japonicus* имѣютъ устьица переходнаго типа съ едва замѣтнымъ заднимъ дворикомъ.

Это обстоятельство заставляетъ обратить особое вниманіе на цѣлый естественный рядъ *Sapindales (Celastrales)*; быть можетъ, еще въ какомъ-нибудь изъ близкихъ семействъ окажутся устьица новаго типа. Изъ изслѣдованныхъ мною семействъ этого ряда особенно бросаются въ глаза устьица у *Buxaceae*, напоминающія до нѣкоторой степени устьица воронкообразнаго типа. На этотъ своеобразный типъ у *Buxus sempervirens* обратилъ въ свое время особое вниманіе проф. R. Chodat¹⁾, видя въ этомъ типѣ извѣстное приспособленіе къ задержкѣ транспираціи („Cette curieuse structure a pour effet de diminuer l'accès de la vapeur d'eau vers l'exterieur et par conséquent de restreindre la transpiration“).

Кромѣ этого чрезвычайно близко къ воронкообразному типу устьицъ подходятъ устьица въ семействѣ *Proteaceae*: у *Grevillea robusta* въ особенности и *Grevillea Hilliana* — отчасти.

Такимъ образомъ въ изслѣдованномъ мною матеріалѣ только у нѣкоторыхъ видовъ можно было обнаружить стремленіе къ метарфозу устьицъ по типу, описанному для *Saxifragaceae*. Но съ другой стороны изслѣдованіе большого количества представителей вѣчно-зеленыхъ породъ показало цѣлый рядъ весьма интересныхъ, очень рѣзко выраженныхъ извѣстныхъ приспособленій ксерофитнаго характера для задержки испаренія.

Такія приспособленія выражаются въ слѣдующихъ видоизмѣненіяхъ структуры устьицъ:

1) Углубленіе устьицъ ниже поверхности листа. Такое углубленіе иногда бываетъ незначительно; какъ напр. у *Buxus sempervirens* или у изслѣдованныхъ мною видовъ *Aralia (A. Thibautii, A. dactylifolia)*; иногда же оно настолько велико, что устьица сидятъ на днѣ глубокихъ ямочекъ.

Рѣзкими примѣрами такого приспособленія являются устьица у *Laurus canariensis*, *Ficus rubiginosa*, *Grevillea Hilliana*, *Dendropanax nymphaeifolium* и *Heptapleurum divaricatum*. Эта ямочка или т. н. внѣшняя полость устьица можетъ быть образована цѣлымъ рядомъ клѣтокъ эпидермиса, приподнятыхъ надъ поверхностью, и образующихъ съ двухъ сторонъ бугорки, ограничивающіе полость, какъ это мы видимъ у *Ficus*; иногда эта ямочка ограничена только двумя высокими клѣтками эпидермиса, лежащими въ одномъ уровнѣ съ другими, а только замыкающія клѣтки устьица вмѣстѣ съ сосѣдними опускаются ниже поверхности. Прекраснымъ примѣромъ можетъ служить *Grevillea Hilliana*. Иногда всѣ клѣтки эпидермиса на нижней поверхности листа выступаютъ въ видѣ сосочковъ, возвышающихся надъ устьицами, какъ это мы видимъ у *Acer Pseudoplatanus* L. Наконецъ въ большинствѣ случаевъ эти ямочки образуются, благодаря выступамъ, необыкновенно толстыхъ наружныхъ стѣнокъ эпидермиса, одѣтыхъ мощнымъ слоемъ кутикулы. Входъ

1) R. Chodat et C. Bernard. Structure des stomates du *Buxus sempervirens*. — Archives d. Sc. phys. et. nat. Genève t. IX. 1900.

R. Chodat. Les dunes lacustres de Sciez et les Garides. — Bulletin de la Société botanique suisse. XII. 1902. P. 24--26.

въ эту ямочку иногда бываетъ совершенно открытымъ, иногда же выступы кутикулы почти сходятся надъ устьищемъ, закрывая входъ въ устьице, какъ это мы видимъ у *Laurus canariensis*. Кутикулярные выступы, возвышающіеся надъ внѣшнюю полостью, могутъ быть весьма неправильной формы, образуя надъ устьищемъ извилистый каналъ, какъ это мы видимъ у *Heptapleurum divaricatum*.

Подобнаго рода положеніе устьицъ въ глубокихъ ямочкахъ мы можемъ видѣть не только на листьяхъ вѣчно-зеленыхъ деревьевъ, но также и у травянистыхъ представителей ксерофитовъ, какъ напр. у *Dianthus silvestris* Wulf. var. *saxicola* Jordan, растенія собраннаго на скалахъ горы Salève близъ Женевы. Здѣсь устьица одинаково расположены въ ямочкахъ, какъ на верхней, такъ и на нижней поверхности листа. Такимъ образомъ мы видимъ, что этотъ признакъ структуры всецѣло зависитъ отъ вліянія внѣшнихъ факторовъ и встрѣчается у отдѣльныхъ представителей самыхъ разнообразныхъ семействъ и біологическихъ типовъ въ зависимости отъ такъ наз. ксерофитнаго типа строенія листа.

2) Раздѣленіе передняго дворика на 2 части особыми кутикулярными выступами. Такую структуру мы видимъ у устьицъ *Apodytes dimidiata* (сем. *Icacinaceae*). Кромѣ крупныхъ кутикулярныхъ выступовъ, прикрывающихъ свообразно входъ въ устьице, немного ниже выступаютъ другіе болѣе тонкіе заостренные выступы и такимъ образомъ передній дворикъ является раздѣленнымъ на 2 полости, что, конечно, затрудняетъ испареніе. Такую же структуру мы видимъ у устьицъ *Pittosporum viridiflorum* (сем. *Pittosporaceae*), хотя вторые выступы здѣсь меньше, чѣмъ у *Apodytes*.

Подобнаго рода устьица съ выступами, раздѣляющими передній дворикъ на двѣ части, были описаны Н. v. Guttenberg'омъ¹⁾ на филлокладіяхъ и цилиндрическихъ осяхъ *Ruscus aculeatus* L., а также на филлокладіяхъ *Ruscus hypoglossum* L. (выступы маленькіе еле замѣтные), *R. hypophyllum* L., *Danaë racemosa* (L.) Mönch. и *Semele androgyna* (L.) Kunth. Къ этому типу отчасти могутъ быть причислены изслѣдованныя мною, а также и Н. Guttenberg'омъ²⁾ устьица у *Quercus Ilex*, гдѣ весь передній дворикъ выложенъ кутикулярными выступами, на подобіе маленькихъ шпиковъ.

3) Замыканіе задняго дворика посредствомъ широкихъ выступовъ на внутренней сторонѣ замыкающихъ клѣтокъ. Этотъ типъ выступающій весьма рѣзко у *Meryta Denhamii (Araliaceae)* сильно напоминаетъ собою структуру воронкообразныхъ устьицъ; разница только въ томъ, что здѣсь задній дворикъ не исчезаетъ совершенно, а ясно замѣтенъ, но онъ незначительныхъ размѣровъ сравнительно съ широкимъ переднимъ дворикомъ; вмѣсто закрытія устьица нормально по срединной щели, закрытіе это совершается также какъ у воронкообразныхъ устьицъ ниже посредствомъ особыхъ выступовъ, которые здѣсь необыкновенно мощно

1) H. v. Guttenberg. Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das immergrüne Laubblatt der Mediterranflora. — Engler's Botanische Jahrbücher, Bd. 38. 1907. P. 441--442. Fig. 34, 35, 36 u. 37.

2) l. c. P. 418. Fig. 1.

развиты и, прикладываясь другъ къ другу широкой плоскостью, закрываютъ входъ въ воздушную полость.

4) Замыканіе воздушной полости посредствомъ выступовъ сосѣднихъ клѣтокъ, сходящихся подъ устьищемъ. Такого рода приспособленіе, затрудняющее испареніе, весьма распространено у весьма многихъ ксерофитныхъ породъ. Оно ясно выступаетъ у *Buxus sempervirens*, *Rondeletia Roezlii*, *Bumelia lycioides* (отчасти), *Grevillea robusta*, *Cussonia thyrsiflora*, *Meryta Denhamii*, *Ehretia tinifolia*, *Rhus Cotinus*.

Можно отмѣтить еще цѣлый рядъ такихъ типовъ, какіе попадались раньше среди *Saxifragaceae*; а именно: у *Saxifraga altissima*, отчасти также у *Saxifraga Aizoon* и *Sax. rotundifolia*; особенно рѣзко выступаетъ это приспособленіе у *Bergenia cordifolia* и *B. crassifolia*; у послѣдняго вида на верхней поверхности листа сосѣднія клѣтки совершенно отбѣснены внизъ и лежатъ не рядомъ съ замыкающими клѣтками устьищъ, а подъ ними; кромѣ того такое приспособленіе замѣчено у *Hydrangea opuloides*, *Deutzia parviflora*, *Deutzia Sieboldiana*, *D. scabra* и *Jamesia americana*. То же самое можно отмѣтить и для *Pittosporum viridiflorum* (*Pittosporaceae*), *Berzelia lanuginosa* (*Bruniaceae*), *Cunonia capensis* и *Weinmania sylvicola* (*Cunoniaceae*), *Physocarpus opulifolius* (*Rosaceae*).

5) Сильное уменьшеніе внутренней полости замыкающихъ клѣтокъ. На поперечномъ разрѣзѣ устьищъ эта полость является очень маленькой въ сравненіи съ величиной клѣтокъ. Примѣромъ могутъ служить *Quercus Aegilops*, *Q. Ilex*, *Apodytes dimidiata*, *Meryta Denhamii*, *Ehretia tinifolia*, *Bosea Yervamora*, *Phillyrea media*, *Buxus sempervirens*, *Eugenia supraciliaris*, *Brachychiton diversifolium*, *Brachychiton acerifolium*, *Raphiolepis indica*. Но особенно рѣзко бросаются въ глаза въ этомъ отношеніи: *Grevillea robusta*, *Grevillea Hilliana*, *Metrosideros robusta*, *Rondeletia Roezlii* и *Olinia cymosa*, у которыхъ полость замыкающихъ клѣтокъ устьищъ представляется въ видѣ узенькихъ щелей. Вслѣдствіе такой особенности строенія, устьища дѣлаются менѣе способными къ открыванію и замыканію. Послѣднее зависить отъ мѣшковидно расширенныхъ боковыхъ концовъ замыкающихъ клѣтокъ.

Всѣ перечисленные приспособленія, выступающія у отдѣльныхъ представителей самыхъ разнообразныхъ семействъ, вызваны приспособленіемъ къ внѣшнимъ условіямъ и этимъ отличаются отъ описаннаго мною типа, который выступаетъ, повидимому, не такъ рѣдко, какъ я сначала полагалъ, изслѣдуя *Saxifragaceae*, но тамъ, гдѣ онъ появляется, всегда можно найти этотъ типъ въ чистой или переходной формѣ у цѣлага ряда представителей того же семейства, какъ мы это видѣли нпр. у *Celastraceae*.

Часть V.

Устьища у Compositae.

1) Обзоръ устьищъ у нѣкоторыхъ группъ Compositae.

Другія семейства двудольныхъ виѣ ряда *Rosales* я изслѣдовалъ относительно устьищъ только въ незначительной мѣрѣ, выбирая лишь нѣкоторыхъ представителей или съ крупными листьями, или съ листьями по внѣшнему облику похожими на листья тѣхъ растеній, у которыхъ я нашелъ устьища новаго типа. На изслѣдованіи же семейства *Compositae*, въ особенности подсемейства *Senecioneae*, я остановился болѣе подробно по слѣдующимъ соображеніямъ. Изслѣдуя виды рода *Petasites*, я нашелъ у нихъ особая устьища типа водныхъ растеній (*Schwimtblatttypus* по *Haberlandt*¹⁾). Но такъ какъ названные растенія не имѣютъ плавающихъ листьевъ, то, конечно, не можетъ быть здѣсь рѣчи о непосредственномъ приспособленіи. Опираясь на свои изслѣдованія надъ *Saxifragaceae*, я думалъ, что мы, быть можетъ, имѣемъ здѣсь точно также дѣло съ филогенетическимъ признакомъ. Въ виду этого мнѣ казалось весьма интересной задачей изслѣдовать строеніе устьищъ у всѣхъ видовъ близкихъ къ *Petasites*, составляющихъ естественную группу, чтобы убѣдиться, какой типъ устьичнаго аппарата преобладаетъ въ данной группѣ и какимъ модификаціямъ онъ подверженъ.

Особенно подходящимъ матеріаломъ въ этомъ отношеніи показался мнѣ близкій къ *Petasites* родъ *Senecio* съ его многочисленными видами, сильно отличающимися въ біологическомъ отношеніи — отъ гидрофитовъ до типичныхъ ксерофитовъ и суккулентовъ. Между ними наравнѣ съ видами, обладающими гладкими листьями, есть представители сплошь одѣтые волосатымъ покровомъ; притомъ листья бываютъ широкіе, тонкіе, а также сочные и кожистые, а иногда и совсѣмъ отсутствуютъ. Благодаря заграничной командировкѣ зимою и весною 1912 года, я могъ достать необходимый для моихъ цѣлей матеріалъ. Особенно цѣнный матеріалъ я получилъ въ Ботаническомъ Саду въ Палермо въ Сициліи, благодаря любезности директора проф. А. Borzi,

1) G. Haberlandt. Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates. — Flora. 1887.

а также въ Саду „La Mortola“ (Giardino Hanbury) на италянкой Ривьерѣ, благодаря любезности директора А. Bergera.

Кромѣ группы *Senecioneae*, я изслѣдовалъ также для сравненія и нѣкоторыхъ другихъ представителей семейства *Compositae*.

Senecioneae.

Tussilago L.

Tussilago farfara L. (Юрьевъ). Устьица на обѣихъ сторонахъ; на верхней въ небольшомъ количествѣ, на нижней обильно.

Типъ „водный“ особенно рѣзко выраженный на нижней сторонѣ, гдѣ устьица сильно приподняты надъ поверхностью листа.

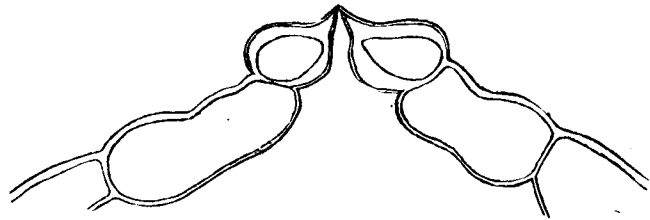


Рис. 170. *Tussilago farfara* L. н. ст.

Petasites Gärtn.

Petasites officinalis Mö n c h. (Грацъ; Штирійскія Альпы; Hochlantsch.). Устьица на нижней сторонѣ сильно приподняты; типъ водный. См. рис. 3.

Petasites niveus Baumg. (Грацъ, Юрьевъ). Устьица того же типа.

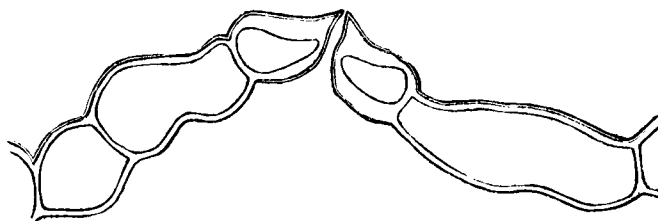


Рис. 171. *Petasites niveus* Baumg. н. ст.

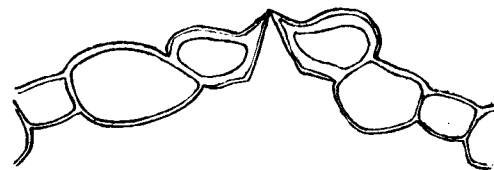


Рис. 172. *Petasites albus* (L.) Gärt n. н. ст.

Petasites albus (L.) Gärt n. (Юрьевъ). Устьица того же типа.

Homogyne Cass.

Homogyne alpina (L.) Cass. (Татры. Закопане, въ еловомъ лѣсу.) Устьица на нижней сторонѣ чуть чуть приподняты надъ поверхностью, воронкообразного типа.

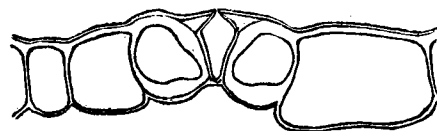


Рис. 173. *Homogyne alpina* Cass. н. ст.

Arnica L.

Arnica montana L. (Горный лугъ Col de Voza, у подошвы Монблана;

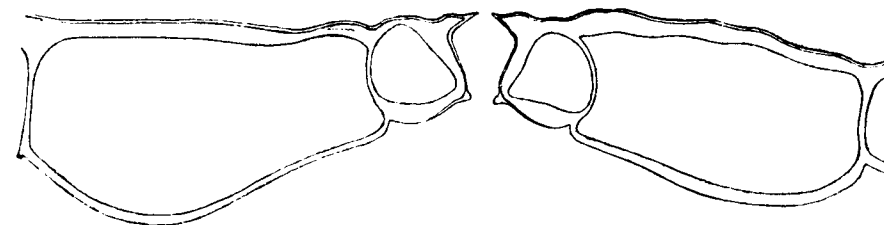


Рис. 174. *Arnica montana* L. в. ст.

листья сравнительно молодые, собранные въ концѣ іюня, когда цвѣты еще не распустились). Устьица, какъ на верхней, такъ и нижней сторонѣ воронкообразного типа, почти въ уровень съ поверхностью листа.

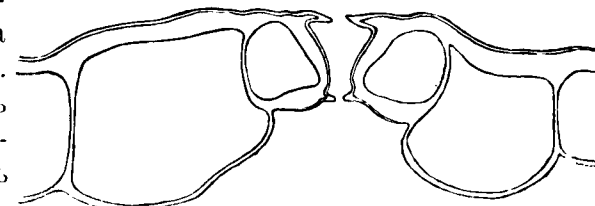


Рис. 175. *Arnica montana* L. н. ст.

Arnica sachalinensis A. Gray. (Юрьевъ.) Устьица на обѣихъ сторонахъ листа воронкообразного типа съ хорошо развитыми внѣшними кутиккулярными выступами, приподнятые надъ поверхностью, на верхней сторонѣ меньше, на нижней сильнѣе.

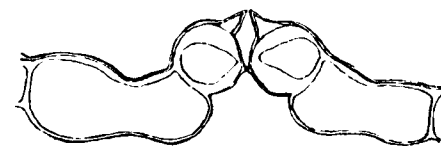


Рис. 176. *Arnica sachalinensis* A. Gray н. ст.

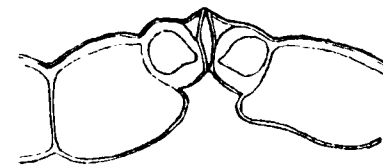


Рис. 177. *Arnica sachalinensis* A. Gray в. ст.

Doronicum L.

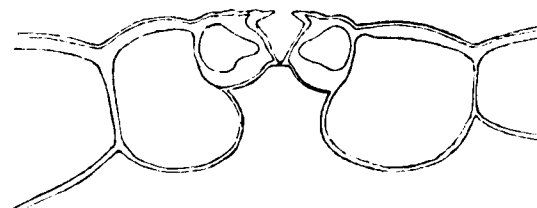


Рис. 178. *Doronicum caucasicum* MB. н. ст.

Doronicum caucasicum MB. (Юрьевъ.) Устьица на нижней сторонѣ незначительно приподняты рѣзко выраженного воронкообразного типа.

Doronicum austriacum Jacq. (Татры; долина Стронжнека). Устьица почти нормальныя съ сильно выдающимися кутиккулярными выступами; передній дворикъ больше задняго.

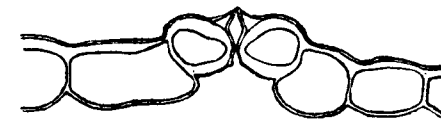
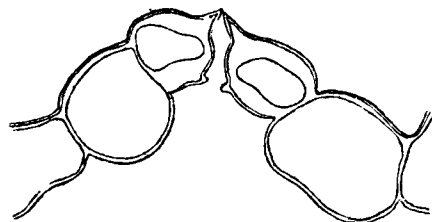
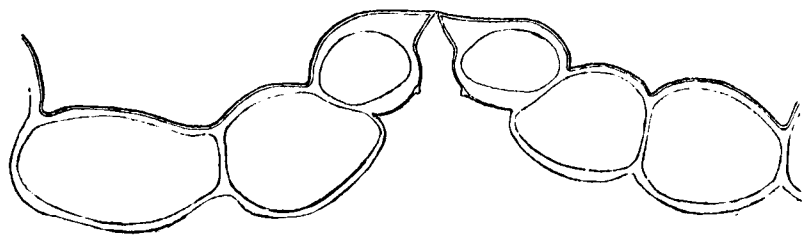


Рис. 179. *Doronicum austriacum* Jacq. н. ст.

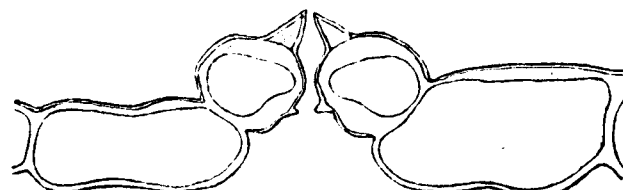
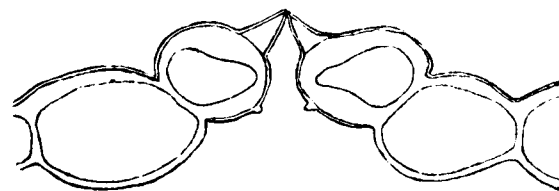
Рис. 180. *Doronicum austriacum* Jacq. н. ст.

Doronicum Pardalianches L. (Лѣсъ близъ Женевы, у подножья горы Salève). Устьица на нижней сторонѣ сильно приподняты съ ясно выраженнымъ воднымъ типомъ.

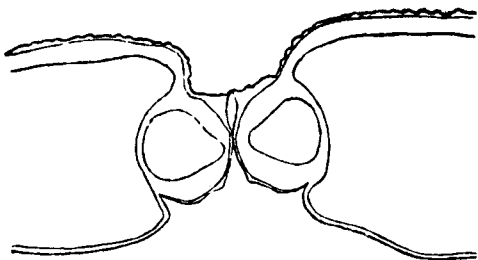
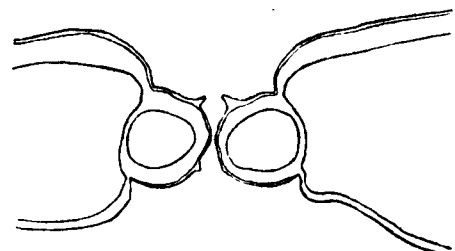
Рис. 181. *Doronicum Pardalianches* L. н. ст.

Ligularia Cass.

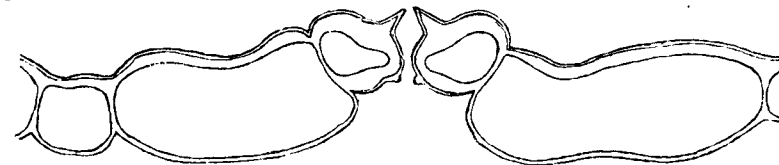
Ligularia clivorum Maxim. (Юрьевъ). Устьица на нижней сторонѣ приподымаются сильно надъ поверхностью листа. Типъ водный съ нѣкоторыми переходами къ нормальному.

Рис. 182. *Ligularia clivorum* Maxim. н. ст.Рис. 183. *Ligularia clivorum* Maxim. н. ст.

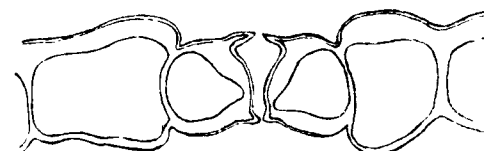
Ligularia macrophylla DC. (Юрьевъ). Устьица на обѣихъ поверхностяхъ листа въ углубленіяхъ, почти нормальныя; кутікулярные выступы очень маленькіе; общее очертаніе напоминаетъ типъ *Muscineae*.

Рис. 184. *Ligularia macrophylla* DC. в. ст.Рис. 185. *Ligularia macrophylla* DC. н. ст.

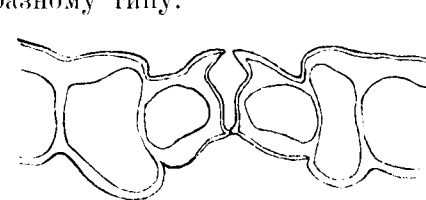
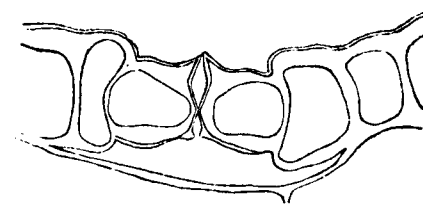
Ligularia speciosa Fisch. et Mey. (Юрьевъ). Устьица на нижней сторонѣ, приподнятыя надъ поверхностью листа, стоятъ близко къ нормальному типу: передній дворикъ больше, чѣмъ задній; вѣнныіе кутікулярные выступы сильно развиты.

Рис. 186. *Ligularia speciosa* Fisch. et Mey. н. ст.

Ligularia japonica (Thunb.) Less. (Палермо). Устьица на нижней сторонѣ воронкообразнаго типа, въ углубленіяхъ.

Рис. 187. *Ligularia japonica* (Thunb.) Less. н. ст.

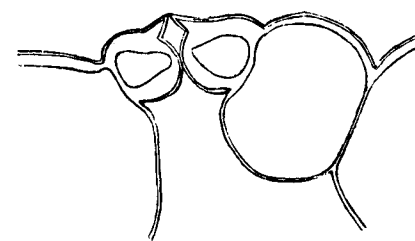
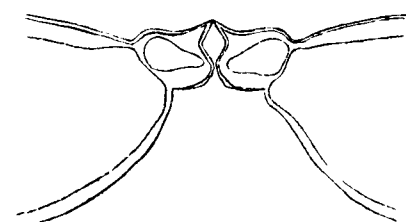
Ligularia Kämpferi (DC.) Sieb. et Zucc. (Палермо). Нижняя сторона. Устьица въ углубленіи, почти нормальныя, представляя переходъ къ воронкообразному типу.

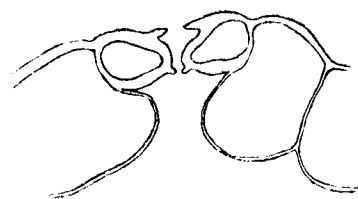
Рис. 188. *Ligularia Kämpferi* (DC.) Sieb. et Zucc. н. ст.Рис. 189. *Ligularia Kämpferi* (DC.) Sieb. et Zucc. н. ст.

Senecio L.

Въ виду рѣзкой разницы въ біологическомъ отношеніи между секціями *Eusenecio* и *Kleinia* я разсматриваю послѣднюю, какъ особый родъ.

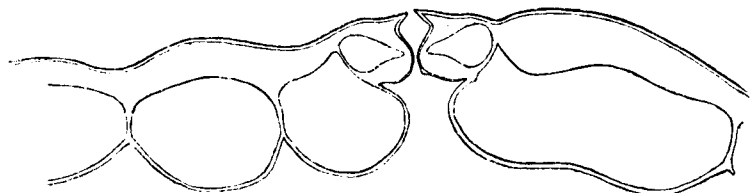
Senecio vulgaris L. (Юрьевъ). Листья плоскіе, голые. Устьица на обѣихъ сторонахъ нормальныя съ крупными наружными кутікулярными выступами; внутренніе выступы отсутствуютъ; на верхней сторонѣ устьица немного углублены, на нижней приподняты.

Рис. 190. *Senecio vulgaris* L. в. ст.Рис. 191. *Senecio vulgaris* L. н. ст.

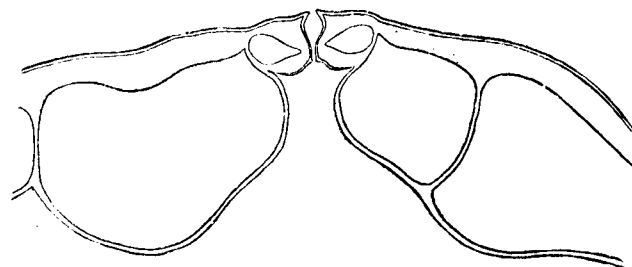
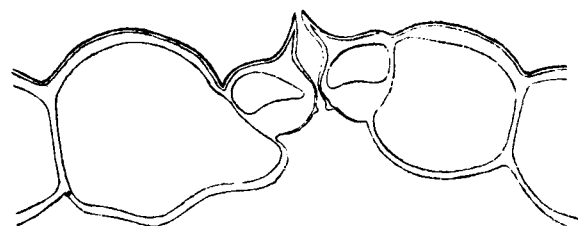
Рис. 192. *Senecio candidus* DC. н. ст.

Senecio candidus DC. (Юрьевъ). Листья сплошь покрыты серебристым войлокомъ изъ волосковъ. Устьица на нижней сторонѣ мелкія, вмѣстѣ съ соединенными клетками приподняты надъ поверхностью листа, почти воронкообразнаго типа.

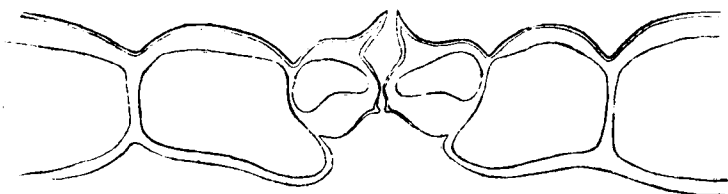
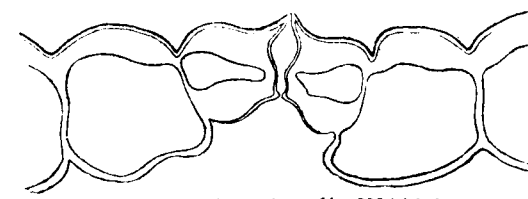
Senecio erraticus Bertol. (Женева). Листья лентовидно-перистораздѣ-

Рис. 193. *Senecio erraticus* Bertol. в. ст.

ченные, гладкіе. Устьица на обѣихъ сторонахъ почти въ уровень съ поверхностью типа переходнаго; передній дворикъ больше задняго.

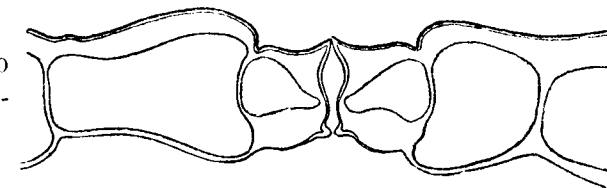
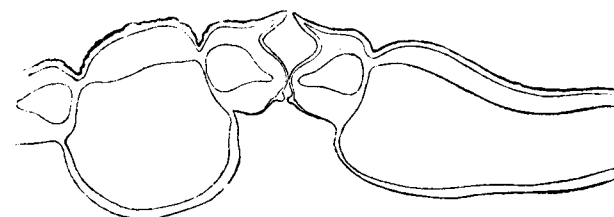
Рис. 194. *Senecio erraticus* Bertol. н. ст.Рис. 195. *Senecio Biebersteinii* н. ст.

Senecio Biebersteinii (Женева). Листья широкіе, кожистые, гладкіе. Устьица на обѣихъ сторонахъ немного углублены, переходнаго типа; задній дворикъ очень маленькій, паружные кутикулярные выступы сильно вытянутые, острые.

Рис. 196. *Senecio Biebersteinii* в. ст.Рис. 197. *Senecio orientalis* Willd. н. ст.

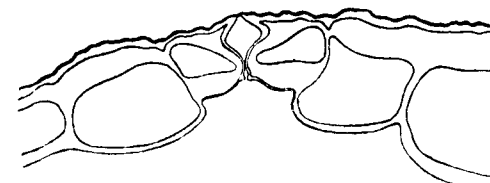
Senecio orientalis Willd. (Женева). Листья широкіе, гладкіе. Устьица на обѣихъ сторонахъ въ незначительныхъ углублені-

яхъ переходнаго типа, съ сильно вытянутыми вышними кутикулярными выступами.

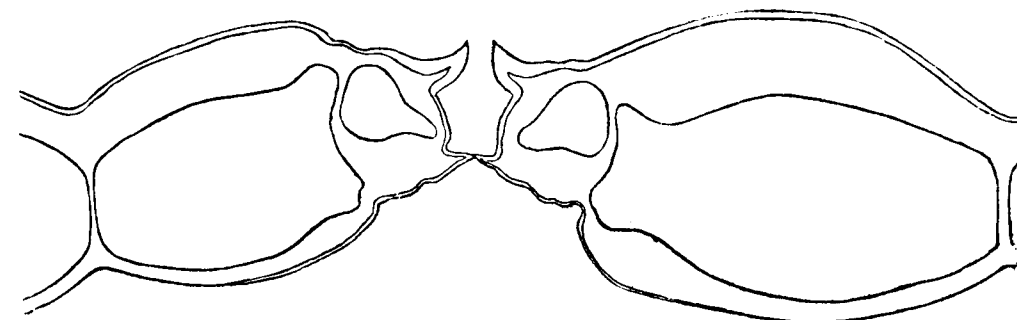
Рис. 198. *Senecio orientalis* Willd. в. ст.Рис. 199. *Senecio adonidifolius* Loisel в. ст.

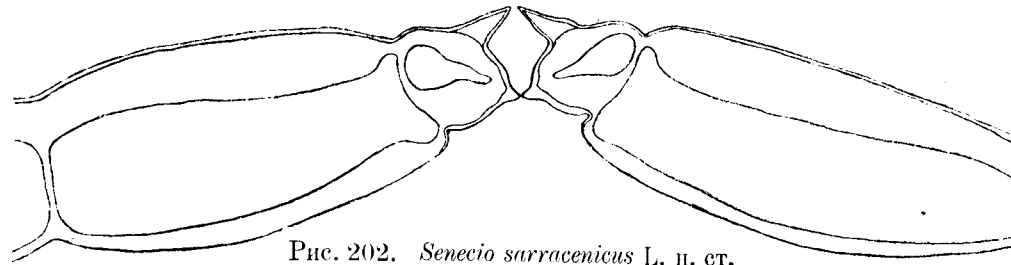
Senecio adonidifolius Loisel. (Женева). Листья узенькіе, линейно перисто-раздѣльные. Устьица на обѣихъ сторонахъ переходнаго типа съ очень маленькимъ заднимъ

дворикомъ и широкимъ переднимъ; на нижней поверхности устьица немного приподняты, на верхней чуть-чуть углублены.

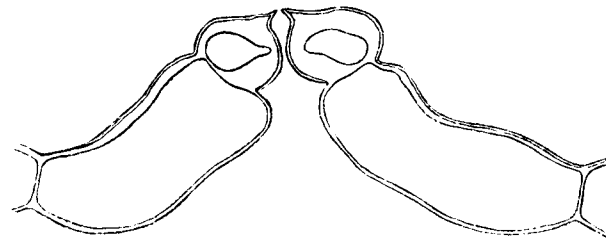
Рис. 200. *Senecio adonidifolius* Loisel н. ст.

Senecio sarracenicus L. (Юрьевъ). Листья широкіе, гладкіе. Устьица очень большія на обѣихъ сторонахъ листа; необыкновенно рѣзко выраженный типъ.

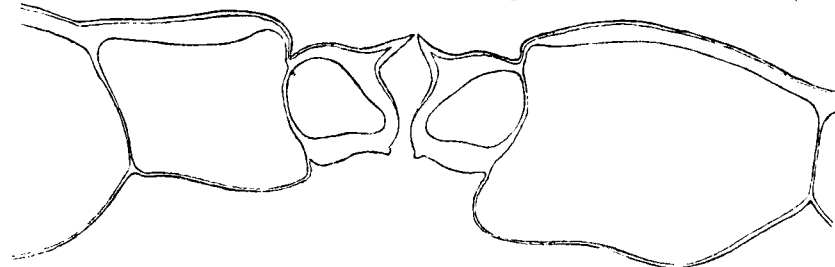
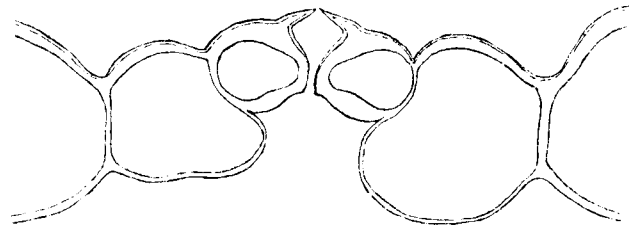
Рис. 201. *Senecio sarracenicus* L. в. ст.

Рис. 202. *Senecio sarracenicus* L. н. ст.

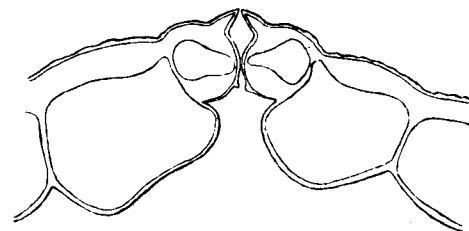
Senecio pandurifolius C. Koch. (Юрьевъ). Молодой листъ. Листья сильно опушенные. Устьица на нижней сторонѣ сильно приподымаются надъ поверхностью листа и приближаются къ водному типу.

Рис. 203. *Senecio pandurifolius* C. Koch. н. ст.

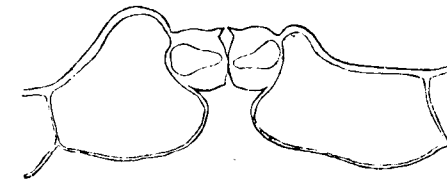
Senecio umbrosus W. K. (Краковъ). Листья широкіе, плоскіе, гладкіе, взяты были сравнительно въ молодомъ возрастѣ въ маѣ мѣсяцѣ. Устьица

Рис. 204. *Senecio umbrosus* W. K. в. ст.Рис. 205. *Senecio umbrosus* W. K. н. ст.

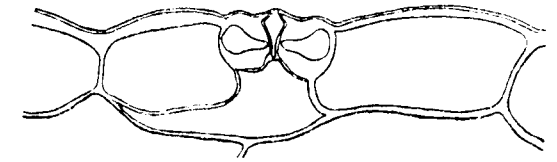
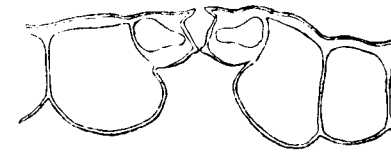
Senecio suaveolens Ell. (Краковъ). Листья плоскіе, слабо опушенные. Устьица сильно выдаются надъ поверхностью, нормальныя; передній дворикъ ниже задняго.

Рис. 206. *Senecio suaveolens* Ell. н. ст.

на обѣихъ сторонахъ листа, крупныя, типа переходнаго къ воронкообразному, наружныя кутикулярныя выступы длинныя заостренныя, внутренніе еле замѣтныя; на верхней сторонѣ устьица немного углублены, на нижней сторонѣ приподняты.

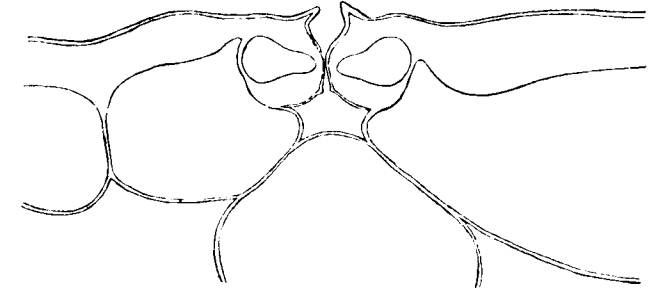
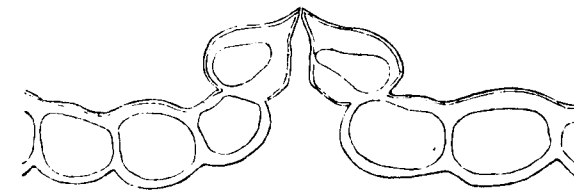
Рис. 207. *Senecio bicolor* Tod. н. ст.

Senecio grandifolius Less. (Палермо). Листья широкіе, тонкіе. Устьица на нижней сторонѣ представляютъ типъ переходный между нормальнымъ и воронкообразнымъ.

Рис. 208. *Senecio grandifolius* Less. н. ст.Рис. 209. *Senecio mikanioides* Otto н. ст.

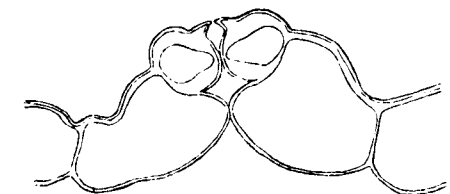
Senecio mikanioides Otto (Палермо). Листья тонкіе, гладкіе. Устьица на нижней сторонѣ воронкообразнаго типа.

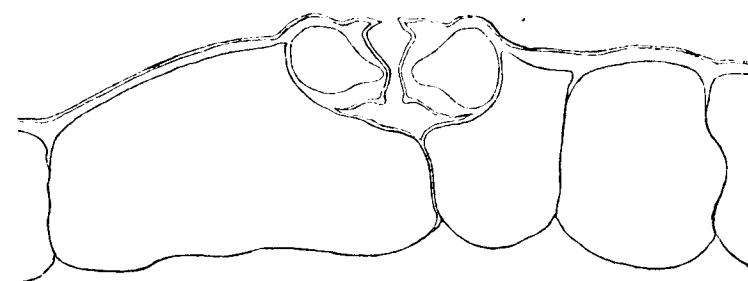
Senecio hadiensis Forsk. (Палермо). Ліана съ листьями гладкими, мясистыми. Устьица на нижней сторонѣ; типъ переходный отъ нормальнаго къ воронкообразному.

Рис. 210. *Senecio hadiensis* Forsk. н. ст.Рис. 211. *Senecio Petasitis* DC. н. ст.

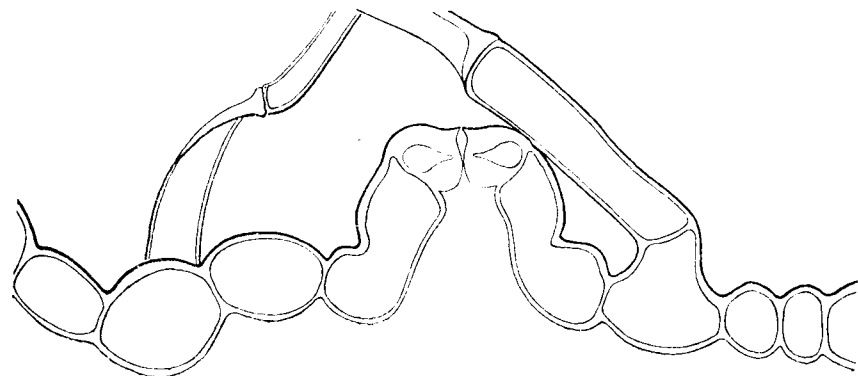
Senecio Petasitis DC. (Палермо). Кустарникъ съ сочными стеблями и широкими сильно опушенными листьями. Устьица на нижней сторонѣ воднаго типа, сильно приподняты надъ поверхностью листа.

Senecio aureus L. (Палермо). Листья плоскіе, снизу покрыты бѣлымъ войлочкомъ. Устьица на нижней сторонѣ нормальныя, приподнятыя; передній дворикъ больше задняго; сосѣднія клѣтки сходятся подъ устьищемъ.

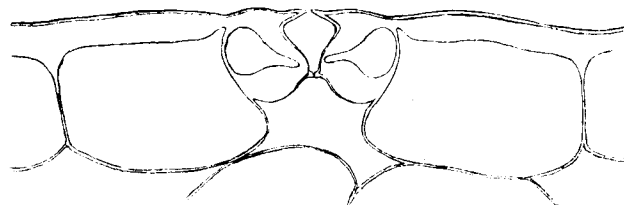
Рис. 212. *Senecio aureus* L. н. ст.

Рис. 213. *Senecio subscandens* Hochst. н. ст.

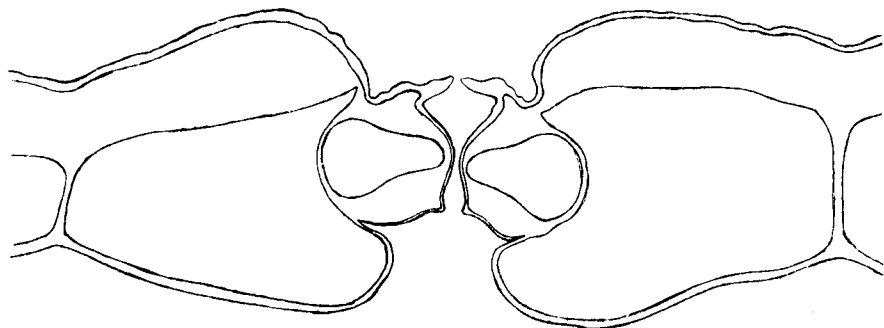
Senecio Heritieri DC. (La Mortola). Кустарникъ съ сердцевидными листь-
ями, снизу покрытыми густымъ войлокомъ. Устьица на нижней сторонѣ, нор-
мальные, сильно возвышаются надъ поверхностью листа.

Рис. 214. *Senecio Heritieri* DC. н. ст.

Senecio acutangulus Hemsl.
(La Mortola). Устьица на ниж-
ней сторонѣ въ уровень съ
поверхностью листа ясно вы-
раженного воронкообразного
типа.

Рис. 215. *Senecio acutangulus* Hemsl. н. ст.

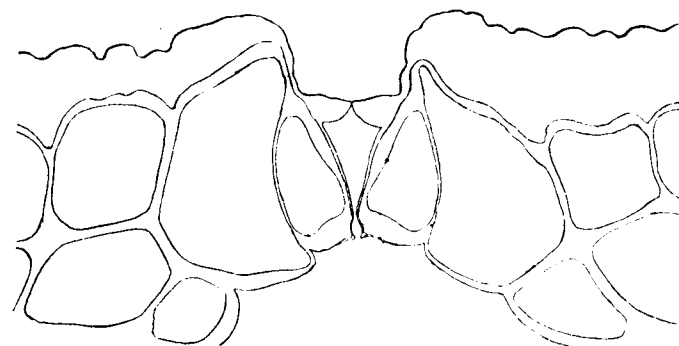
Senecio scaposus DC. (La Mortola). Суккулентное растеніе съ листьями
линейными, мясистыми, покрытыми волосатымъ покровомъ. Устьица въ углуб-

Рис. 216. *Senecio scaposus* DC.

Senecio subscandens
Hochst. (Палермо).
Листья мясистые, глад-
кіе. Устьица на ниж-
ней сторонѣ почти
нормальные. Сосѣднія
клетки сходятся подъ
устьищемъ.

леніяхъ почти нормального типа. Передній дворикъ замкнутый хорошо раз-
витыми кутикулярными выступами больше задняго.

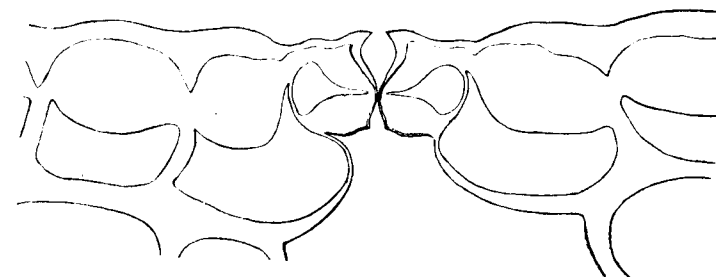
Senecio juncus Harv. a. Sond. (La Mortola). Суккулентное растеніе безъ



листьевъ съ зелеными
мясистыми стебельками.
Устьица на стебляхъ въ
углубленіяхъ типа пере-
ходнаго къ воронкообраз-
ному; передній дворикъ
большой, замкнутый моц-
ными кутикулярными вы-
ступами, задній дворикъ
очень маленькій.

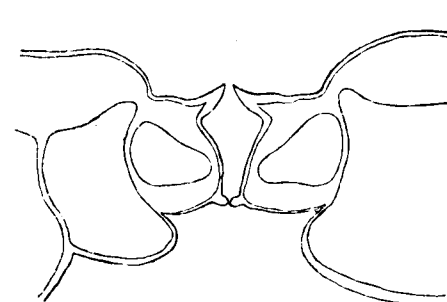
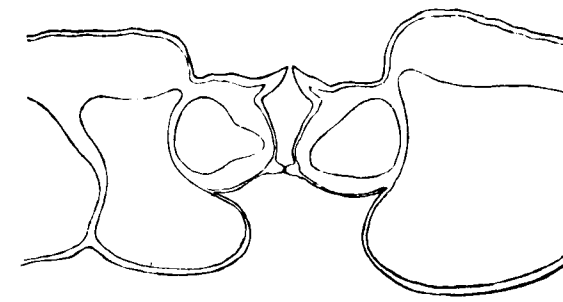
Рис. 217. *Senecio juncus* Harv. a. Sond. стебель.

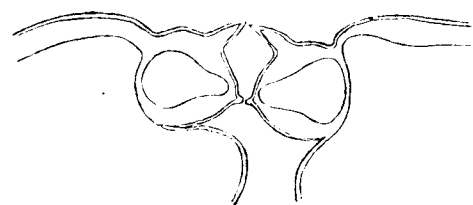
Senecio longifolius L. (La Mortola). Листья длинные, мясистые, валико-
образные, на нижней
сторонѣ выпуклые, на
верхней желобчатые.
Устьица на нижней вы-
пуклой сторонѣ нор-
мальные; передній дво-
рикъ немного больше
задняго.

Рис. 218. *Senecio longifolius* L. н. ст.

Kleinia DC.

Kleinia Antheuphorbium (L.) DC. (Палермо). Высокій кустарникъ съ
зеленымъ мясистымъ цилиндрическимъ стеблемъ, такими же вѣтками и ко-
жистыми листьями. Устьица, какъ на верхней, такъ и на нижней сторонѣ
въ углубленіяхъ съ ясно выраженнымъ воронкообразнымъ типомъ.

Рис. 219. *Kleinia Antheuphorbium* L.
(DC.) в. ст.Рис. 220. *Kleinia Antheuphorbium* L. (DC.)
н. ст.



Kleinia odora (Forsk.) DC. (Палермо).
Большой кустарникъ, похожій на предыдущій видъ, съ цилиндрическими мясистыми вѣтками и кожистыми ланцетовидными листьями. Устьица, какъ на

Рис. 221. *Kleinia odora* (Forsk.) DC. н. ст.

верхней, такъ и на нижней сторонѣ немножко углублены, ясно выраженного воронкообразнаго типа. Сосѣднія клѣтки на верхней сторонѣ подходятъ подъ устьица и замыкаютъ ихъ снизу.

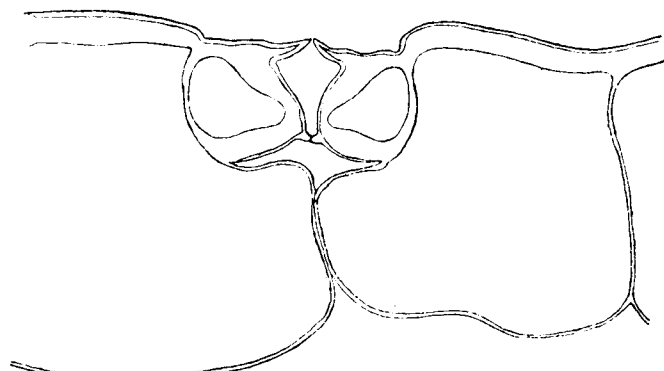


Рис. 222. *Kleinia odora* (Forsk.) DC. в. ст.

Kleinia neriifolia Haw. (*Senecio Kleinia* Less.) (La Mortola). Кустар-

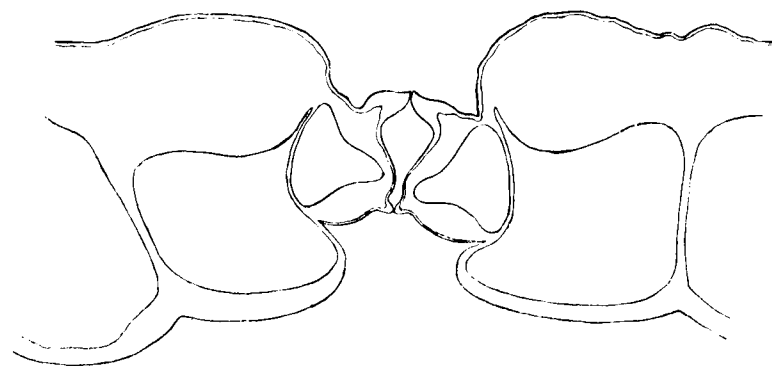


Рис. 223. *Kleinia neriifolia* Haw. н. ст.

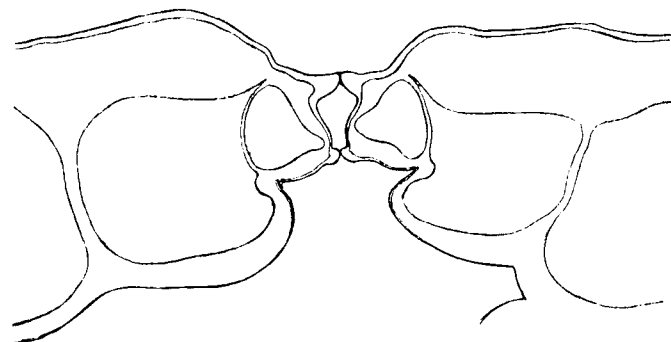


Рис. 224. *Kleinia neriifolia* Haw. в. ст.

никъ того же типа, что предыдущіе, съ листьями плоскими, ланцетовидными, кожистыми. Устьица на обѣихъ сторонахъ въ углубленіяхъ, воронкообразнаго типа.

Kleinia violacea Berger (*Senecio kleiniodes* Oliver et Hiern.) (Палермо). Суккулентный кустарникъ съ мясистыми листьями. Устьица на обѣихъ сторонахъ чуть-чуть ниже поверхности ясно выраженного воронкообразнаго типа.

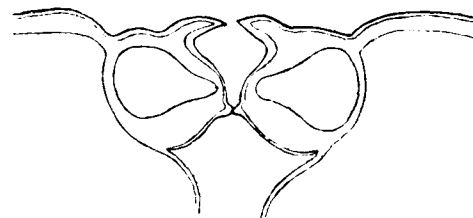


Рис. 225. *Kleinia violacea* Berger в. ст.

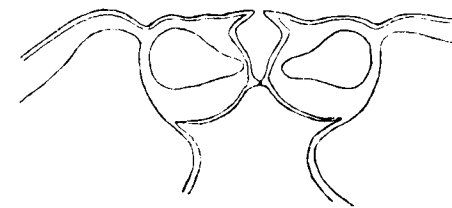


Рис. 226. *Kleinia violacea* Berger н. ст.

Kleinia articulata (L. fil.) Haw. (Палермо). Кустарникъ съ мясистыми листьями. Устьица на нижней сторонѣ маленькіе, нормальнаго типа.

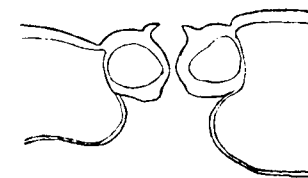


Рис. 227. *Kleinia articulata* (L. fil.) Haw. н. ст.

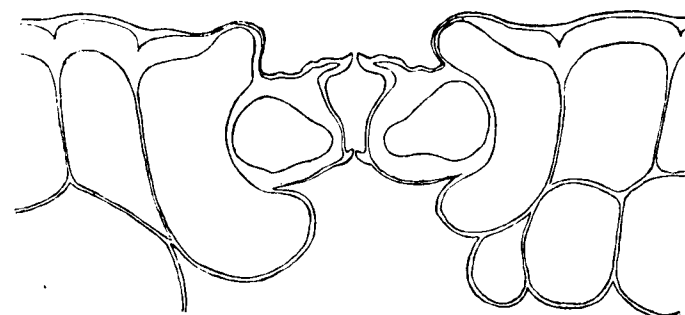


Рис. 228. *Kleinia repens* (L.) Haw.

Kleinia repens (L.) Haw. (*Senecio succulentus* Sch. Bip.) (Палермо). Суккулентный полукустарникъ съ листьями сочными, гладкими, цилиндрическими. Устьица въ углубленіяхъ, ясно выраженного воронкообразнаго типа.

Kleinia Mandraliscae Tineo. (*Senecio ficoides* Fiori e Paoletti) (Палермо). Суккулентный кустарникъ съ мясистыми, гладкими, полуцилиндрическими листьями. Устьица въ ямочкахъ, нормальнаго типа.

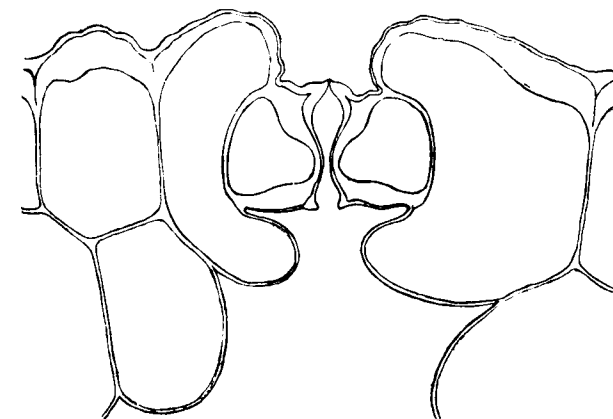


Рис. 229. *Kleinia Mandraliscae* Tineo.

Kleinia ficoides (L.) Haw. (La Mortola). Суккулентный полукустарникъ съ полуцилиндрическими, сочными, гладкими листьями. Устьица нормального типа въ глубокихъ ямочкахъ; выступы кутикулы сходятся надъ устьищемъ и замыкають отверстие, ведущее къ устьищу.

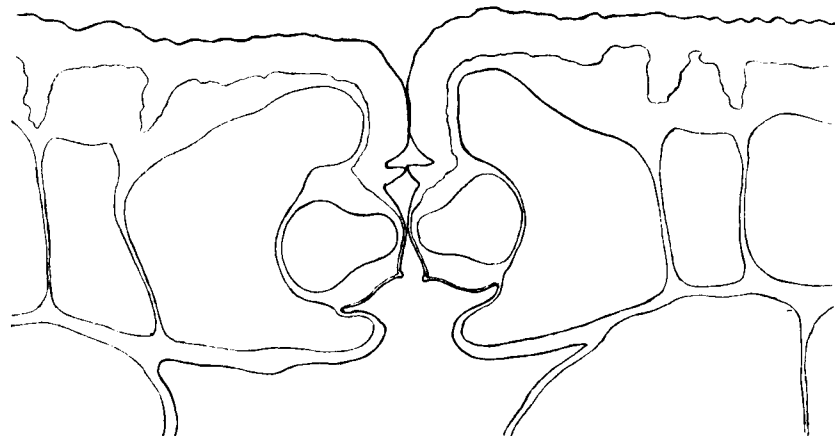


Рис. 230. *Kleinia ficoides* (L.) Haw.

Kleinia tomentosa Haw. (La Mortola). Кустарничекъ съ листьями валикообразными, покрытыми сплошь бѣлымъ войлокомъ. Устьица нормального типа; передній дворикъ немножко больше задняго; сосѣднія клѣтки приподняты надъ поверхностью; замыкающія немного вдавлены.



Рис. 231. *Kleinia tomentosa* Haw.

Kleinia acaulis (L. fil.) DC. (La Mortola). Листья собранные въ розетку, сочные, полуцилиндрические. Устьица на нижней выпуклой сторонѣ нормальныя; передній дворикъ немного больше задняго; кутикула вся въ складкахъ.

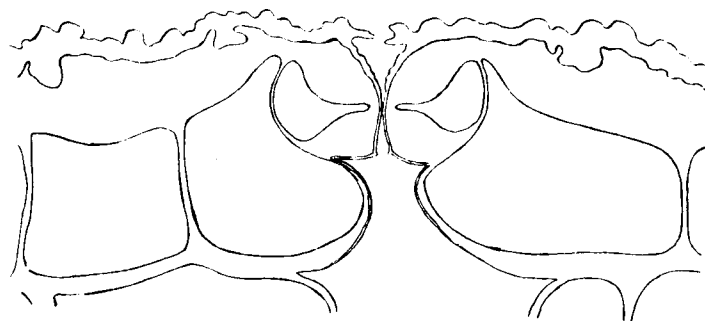
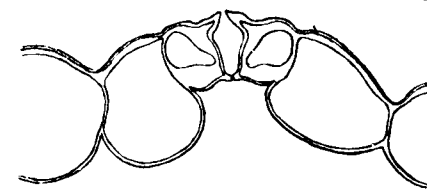


Рис. 232. *Kleinia acaulis* (L. fil.) DC. н. ст.

Eupatorieae.



Eupatorium ianthinum Hemsl. (Палермо). Нижняя сторона. Воронкообразный типъ.

Рис. 233. *Eupatorium ianthinum* Hemsl. н. ст.

Eupatorium album L. (Палермо). Нижняя сторона. Воронкообразный типъ.

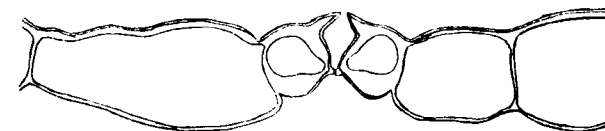
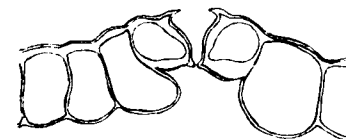


Рис. 234. *Eupatorium album* L. н. ст.



Eupatorium aromaticum L. (Палермо). Нижняя сторона. Воронкообразный типъ.

Рис. 235. *Eupatorium aromaticum* L. н. ст.

Adenostyles albifrons Reichb. (Пихтово-еловый лѣсъ, Faucille на Юрѣ во Франціи, близъ Женевы). Устьица крупныя переходнаго типа; на верхней сторонѣ съ длин-

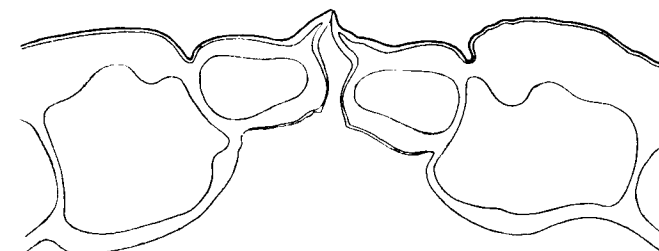


Рис. 236. *Adenostyles albifrons* Reichb. н. ст.

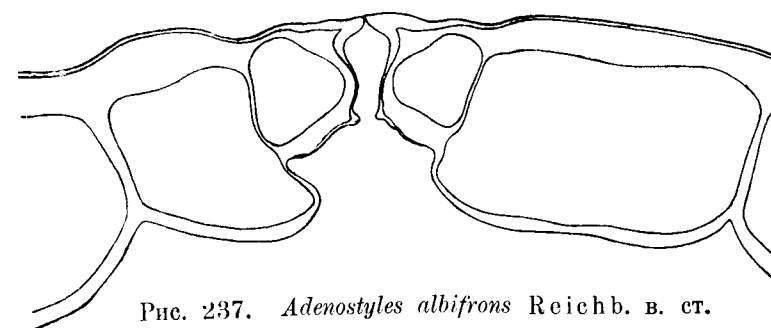


Рис. 237. *Adenostyles albifrons* Reichb. в. ст.

нымъ переднимъ дворикомъ и маленькимъ заднимъ; на нижней сторонѣ съ большими острыми кутикулярными выступами типа близкаго къ водному.

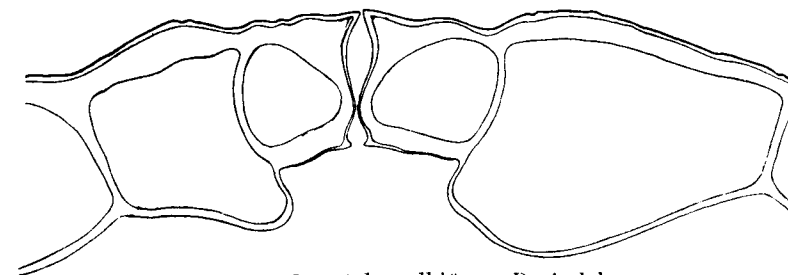
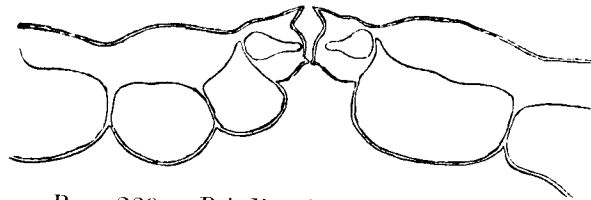


Рис. 238. *Adenostyles albifrons* Reichb. в. ст.

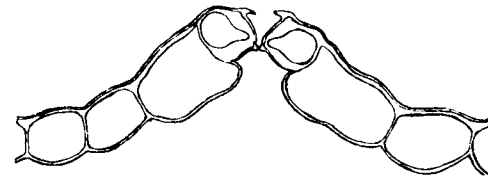
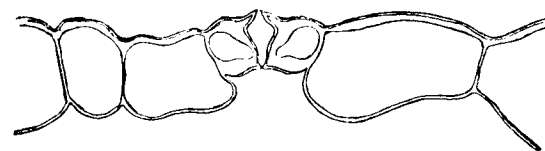
Astereae.

Рис. 239. *Psiadia glutinosa* Jacq. н. ст.

Psiadia glutinosa Jacq. (Палермо). Нижняя сторона. Воронковидный типъ.

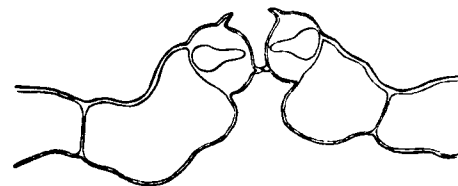
Inuleae.

Inula Helenium L. (Юрьевъ). Устьица на нижней поверхности сильно приподняты; воронкообразный типъ.

Рис. 240. *Inula Helenium* L. н. ст.Рис. 241. *Humea elegans* Sm. н. ст.

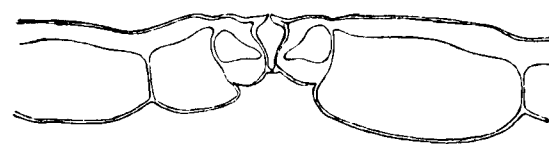
Humea elegans Sm. (Палермо). Нижняя сторона. Воронкообразный типъ.

Tarchonanthus camphoratus L. (Палермо). Нижняя сторона. Воронкообразный типъ; устьица возвышаются надъ поверхностью.

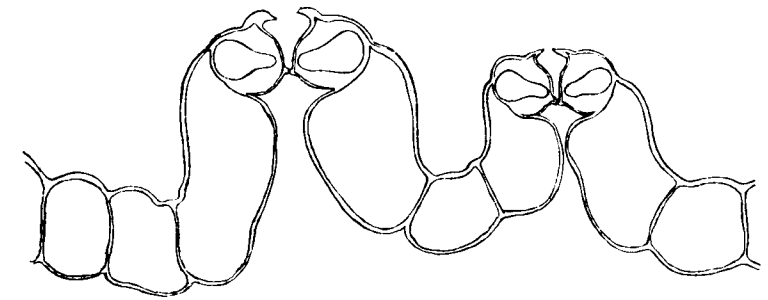
Рис. 242. *Tarchonanthus camphoratus* L. н. ст.Рис. 243. *Telekia speciosa* Baumg. н. ст.

Telekia speciosa Baumg. (Юрьевъ). Нижняя сторона. Воронкообразный типъ. Устьица приподняты.

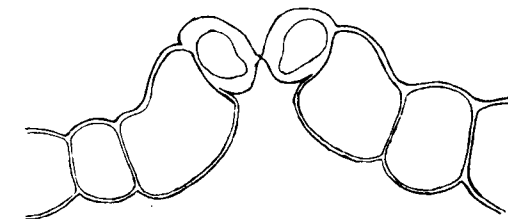
Telekia cordifolia DC. (Палермо). Нижняя сторона. Воронкообразный типъ. Устьица въ уровень съ поверхностью листа.

Рис. 244. *Telekia cordifolia* DC. н. ст.

Helichrysum rupestre DC. (Палермо). Нижняя сторона. Устьица сильно возвышаются. Воронкообразный типъ.

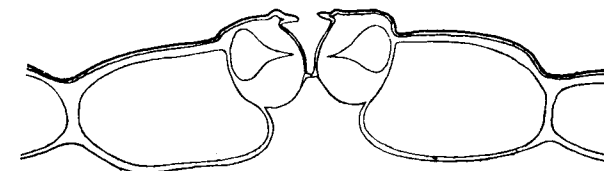
Рис. 245. *Helichrysum rupestre* DC. н. ст.

Helichrysum lanatum DC. (Палермо). Нижняя сторона. Устьица немного приподымаются надъ поверхностью. Воронкообразный типъ.

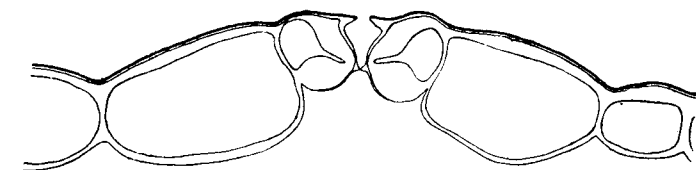
Рис. 246. *Helichrysum lanatum* DC. н. ст.Рис. 247. *Helichrysum orientale* Gärtn. н. ст.

Helichrysum orientale Gärtn. (Палермо). Нижняя сторона. Устьица сильно приподняты, весьма своеобразны, стоятъ близко въ водяному типу; короткіе внѣшніе выступы направлены внутрь.

Pluchea Dioscoridis (L.) DC. (Палермо). Нижняя сторона. Воронковидный типъ.

Рис. 248. *Pluchea Dioscoridis* (L.) DC. н. ст.Рис. 249. *Antennaria dioica* Gärtn. н. ст.

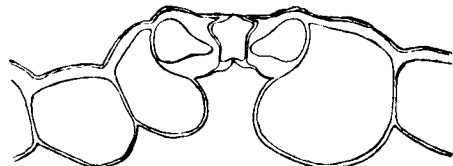
Antennaria dioica Gärtn. (горный лугъ Col de Voza у подножия Монблана). Устьица на обѣихъ сторонахъ немного приподняты, воронкообразнаго типа.

Рис. 250. *Antennaria dioica* Gärtn. в. ст.

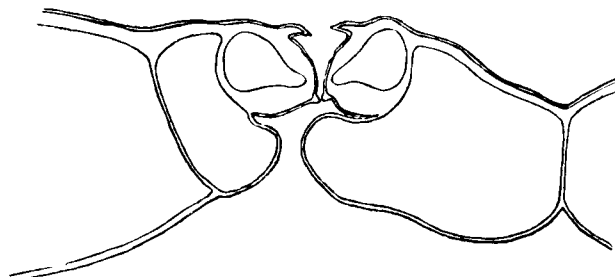
Heliantheae.

Рис. 251. *Helianthus annuus* L. н. ст.

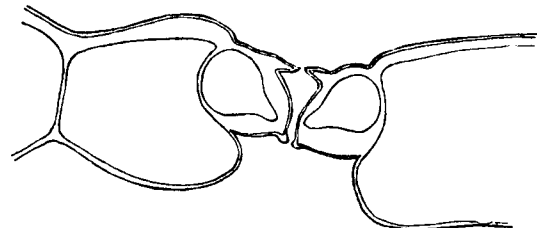
не кутикулярные выступы отсутствуют.

Рис. 252. *Helianthus annuus* L. в. ст.Рис. 253. *Silphium perfoliatum* L. ст. н.

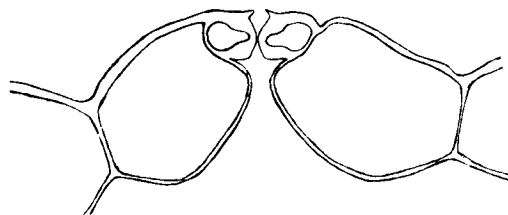
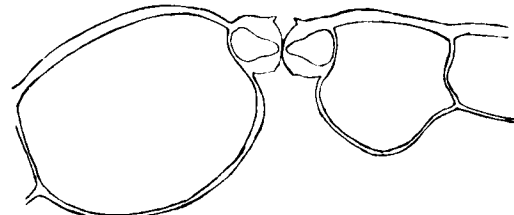
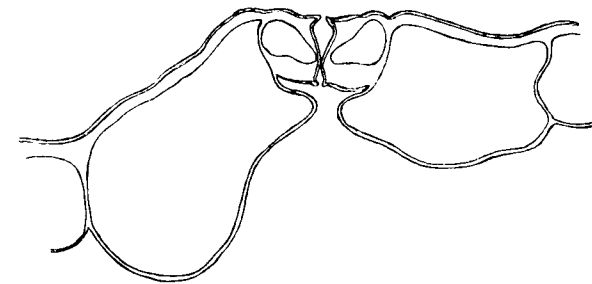
Silphium perfoliatum L. (Юрьевъ). Нижняя сторона. Воронкообразный типъ.

Рис. 254. *Dahlia variabilis* (W.) Desf. н. ст.

Dahlia variabilis (W.) Desf. Юрьевъ). Воронкообразный типъ на обеих сторонах листа.

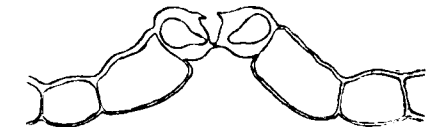
Рис. 255. *Dahlia variabilis* W. (Desf.) в. ст.

Encelia calva A. Gray. (Юрьевъ). Устьица нормальная на обеих сторонах листа.

Рис. 256. *Encelia calva* A. Gray н. ст.Рис. 257. *Encelia calva* A. Gray в. ст.Рис. 258. *Verbesina crocata* Less. н. ст.

Verbesina crocata Less. (Палермо). Нижняя сторона. Устьица почти нормальная; задний дворикъ немного меньше передняго.

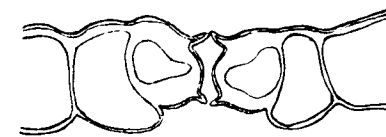
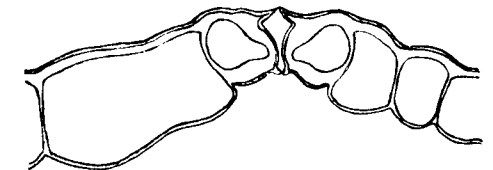
Podachaenium eminens (Lag.) Schultz Bip. (*Ferdinanda eminens* Lag.) (Палермо). Нижняя сторона. Устьица воронковидная, приподнятая надъ поверхностью листа.

Рис. 259. *Podachaenium eminens* (Lag.) Sch. Bip. н. ст.Рис. 260. *Montanoa bipinnatifida* C. Koch. н. ст.

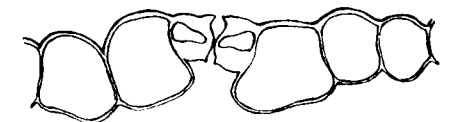
Montanoa bipinnatifida C. Koch. (Палермо). Устьица на нижней сторонѣ въ небольшомъ углубленіи, нормальная.

Cynareae.

Centaurea macrocephala Puschk. (Юрьевъ). Устьица нормальная, на обеих сторонах листа. Передний дворикъ выше и шире, чѣмъ задній¹⁾.

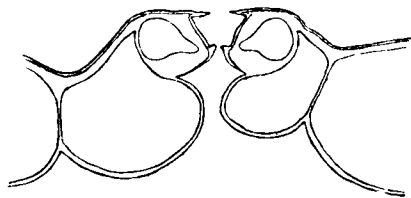
Рис. 261. *Centaurea macrocephala* Puschk. н. ст.Рис. 262. *Centaurea macrocephala* Puschk. в. ст.

Centaurea verbascifolia Vahl. (Палермо). Нижняя сторона. Устьица нормальная.

Рис. 263. *Centaurea verbascifolia* Vahl. н. ст.

1) J. Briquet констатируетъ тотъ же фактъ большаго развитія передняго дворика въ сравненіи съ заднимъ для большинства видовъ *Centaurea* въ своей „Monographie des Centaurées des Alpes Maritimes.“ — Bâle-Genève. 1902. P. 18.

Cichorieae.



Mulgedium cacaliaefolium DC. (Юрьевъ). Нижняя сторона. Воронковидный типъ.

Рис. 264. *Mulgedium cacaliaefolium* DC. н. ст.

Mulgedium alpinum Less. (Горный лугъ близъ Col de Voza на склонахъ Монблана). Устьица на нижней сторонѣ въ уровень съ поверхностью, рѣзко выраженнаго воронкообразнаго типа. Наружные кутикулярные выступы тонкіе, острые.

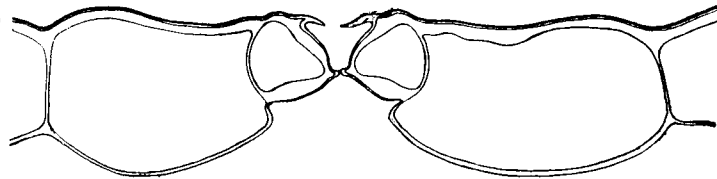


Рис. 265. *Mulgedium alpinum* Less. н. ст.

Sonchus palustris L. (Юрьевъ). Устьица на обѣихъ сторонахъ листа въ углубленіяхъ, нормальныя.

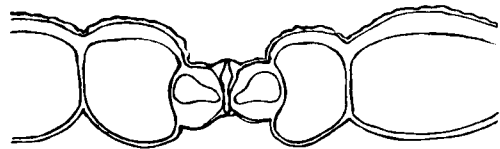


Рис. 266. *Sonchus palustris* L. н. ст.

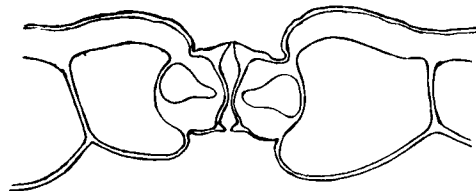


Рис. 267. *Sonchus palustris* L. в. ст.

Выше приведенныя изслѣдованія показали, что воронкообразный типъ устьицъ является довольно широко распространеннымъ въ семействѣ *Compositae*. Хотя я изслѣдовалъ только 74 вида этого семейства, но такъ какъ мною были взяты представители различныхъ естественныхъ подсемействъ и вездѣ можно было констатировать присутствіе устьицъ воронкообразнаго типа или переходнаго, то можно ожидать, что названный типъ окажется весьма распространеннымъ въ названномъ семействѣ. Кромѣ того въ подсемействѣ *Senecioneae*, изслѣдованномъ мною болѣе подробно, можно было установить и присутствіе устьицъ другого типа — а именно: такъ наз. „воднаго“ или ему близкаго.

Такъ, ясно выраженный воронкообразный типъ былъ констатированъ у *Homogyne alpina*, *Arnica montana*, *Arnica sachalinensis*, *Doronicum caucasicum*, *Ligularia japonica*, *Senecio sarracenicus*, *Senecio mikanioides*, *Senecio acutangulus*, *Kleinia Anthephorbium*, *Kleinia odora*, *Kleinia nerifolia*, *Kleinia violacea*, *Kleinia repens*, *Eupatorium ianthinum*, *E. album*, *E. aromaticum*, *Psidium glutinosum*, *Inula Helenium*, *Humea elegans*, *Tarchonanthus camphoratus*, *Telekia speciosa*, *Telekia cordifolia*, *Helichrysum lanatum*, *Helichrysum rupestre*, *Pluchea Dioscoridis*, *Antennaria dioica*, *Silphium perfoliatum*, *Dahlia variabilis*, *Podachnium emiens*, *Mulgedium cacaliaefolium* и *Mulgedium alpinum*. Водный типъ констатированъ у слѣдующихъ видовъ: *Tussilago farfara*, *Petasites officinalis*, *P. niveus*, *P. albus*, *Doronicum Pardalianches*, *Ligularia elvorum* и *Senecio Petasitis*. Кромѣ того констатированъ цѣлый рядъ переходныхъ типовъ между нормальными и воронкообразными съ одной стороны, и нормальными и водными съ другой. Въ этомъ отношеніи не всегда можно констатировать постоянство устьичнаго аппарата въ предѣлахъ одного рода. Такъ, напр., у *Doronicum*: *D. caucasicum* имѣетъ устьица воронкообразнаго типа, *D. Pardalianches* — воднаго типа и *D. austriacum* переходнаго между нормальнымъ и воднымъ типомъ. Еще болѣе разнообразія мы встрѣчаемъ у *Ligularia*: такъ, *L. macrophylla* имѣетъ устьица нормальныя со слабыми выростами, напоминающія „Muscineentypus“, *Lig. speciosa* обладаетъ тоже нормальнаго типа устьицами, но съ сильно развитыми кутикулярными выступами, *L. elvorum* имѣетъ водный типъ, *L. japonica* — воронкообразный типъ, въ то время какъ *L. Kämpferi* обладаетъ переходнымъ типомъ между нормальнымъ и воронкообразнымъ. То же самое еще въ болѣе степеніи мы видимъ и въ родѣ *Senecio* и въ причисляемомъ къ нему родѣ *Kleinia*. Тутъ есть и нормальныя устьица, и очень рѣзко выраженныя воронкообразныя, и воднаго типа, а также переходныя между этими тремя типами. Интересенъ точно также родъ *Helichrysum*: у *Helichrysum rupestre* и *H. lanatum* выступаетъ рѣзко выраженный воронкообразный типъ устьицъ въ то время, какъ *Helichrysum orientale* обладаетъ весьма своеобразными устьицами, близко стоящими къ водному типу устьицъ.

На примѣрѣ устьицъ у *Compositae* мы можемъ видѣть, что описанный мною воронкообразный типъ не стоитъ ни въ какой связи съ положеніемъ замыкающихъ клѣтокъ выше или ниже поверхности листа. Чаще всего мы встрѣчаемъ устьица такого типа приподнятыя надъ поверхностью листа; это не удивительно, такъ какъ вообще устьица на нижней поверхности листьевъ чаще всего немного приподняты надъ поверхностью листа. Крайнимъ представителемъ этого типа можетъ служить *Helichrysum rupestre* DC., гдѣ соед-

нія клітки устьиць сильно удлинені и поставлені почти вертикально такъ, что устьица значительно возвышаются надъ поверхностью.

Съ другой стороны можно указать рядъ устьиць воронкообразнаго типа, лежащихъ въ углубленіяхъ ниже поверхности листа, какъ напр. у *Ligularia japonica*, въ особенности на различныхъ видахъ рода *Kleinia*, какъ *K. Anthephorbium*, *K. odora*, *K. neriifolia*, *K. violacea*, *K. repens*.

Что касается второго типа устьиць, выступающаго у *Compositae*, т. н. воднаго, то онъ, повидимому, связанъ всегда съ довольно сильнымъ приподнятіемъ клітокъ надъ поверхностью листа.

Если сопоставить форму устьиць съ общимъ строеніемъ листьевъ, какъ это я уже отмѣтилъ для *Senecio* и *Kleinia*, гдѣ листья весьма разнообразны, то можно вывести общее заключеніе, что у листьевъ нѣжныхъ, сочныхъ и мясистыхъ мы обыкновенно встрѣчаемъ устьица нормальнаго типа, въ то время, какъ у листьевъ кожистыхъ устьица воронкообразнаго типа.

2. Исторія развитія устьиць у *Compositae*.

Прослѣженная мною исторія развитія воронкообразнаго типа устьиць у *Rodgersia tabularis*, *Brexia madagascariensis* и *Platanus occidentalis* показала, что въ молодомъ возрастѣ листья этихъ растений обладаютъ устьицами нор-

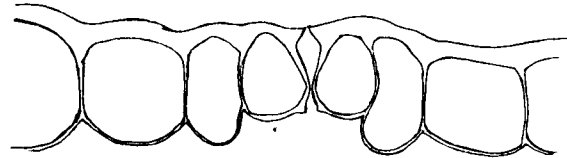


Рис. 268. *Senecio acutangulus*, молодой листъ, н. ст.

мальнаго типа, но затѣмъ идетъ постепенное преобразование устьица въ воронкообразный типъ. На основаніи этого уже можно было а priori сказать, что такого же происхожденія и воронкообразный типъ устьиць у *Compositae*.

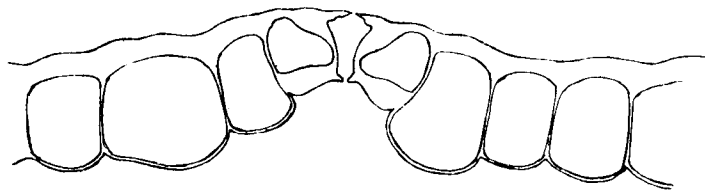


Рис. 269. *Senecio acutangulus*, молодой листъ, н. ст.

Но чтобы окончательно убѣдиться въ этомъ нужно было прослѣдить исторію развитія на какомъ-нибудь листѣ. Матеріаломъ для этого послужили молодые листья *Senecio acutangulus* Hemsl., взятые изъ Сада „La Mortola“ на Ривьерѣ.

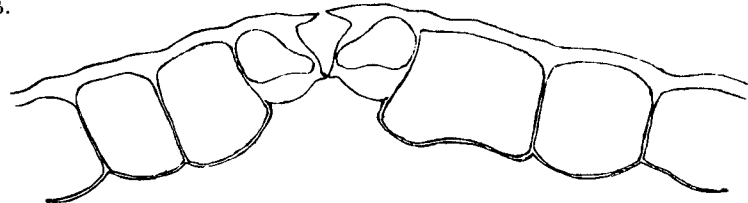


Рис. 270. *Senecio acutangulus*, молодой листъ, н. ст.

Рис. 268 показываетъ на одну изъ первоначальныхъ стадій развитія устьица, гдѣ ясно выражены оба дворика, но задній дворикъ уже гораздо меньше передняго. Вторая стадія на рис. 269 показываетъ, какъ исчезла срединная щель, и какъ устьице изъ нормальнаго превращается въ воронкообразное; наконецъ 3-ья стадія (рис. 270) показываетъ уже вполне ясно выраженный воронкообразный типъ, хотя листъ еще молодой и кутикула развита чрезвычайно слабо. Если мы сравнимъ эти устьица съ вполне разви-

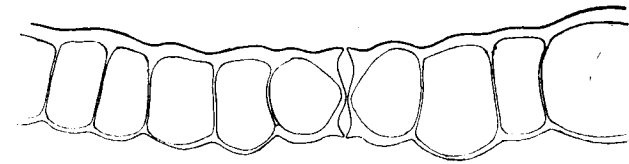


Рис. 271. *Homogyne alpina* Cass., молодой листъ, н. ст.

тымъ устьищемъ на старомъ листѣ (рис. 215), то бросается въ глаза, кромѣ измѣненія формы щели, постепенное измѣненіе величины полости замыкающихъ клітокъ вслѣдствіе постепеннаго утолщенія стѣнокъ и заростанія полости.

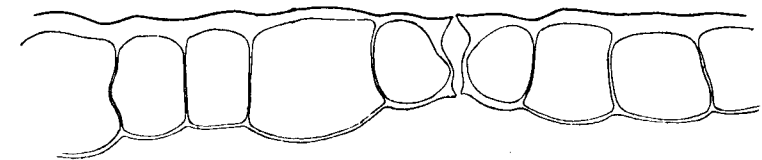


Рис. 272. *Homogyne alpina* Cass., молодой листъ, н. ст.

Такую же приблизительно картину постепеннаго измѣненія молодого устьица можно наблюдать и у *Homogyne alpina* на матеріалѣ, собранномъ мною на горномъ луку Col de Voza въ Савойѣ у подношья Монблана.

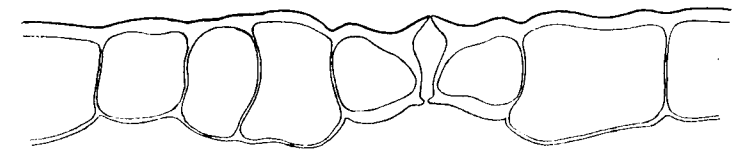


Рис. 273. *Homogyne alpina* Cass., молодой листъ, н. ст.

На рисункѣ 271 мы можемъ наблюдать чрезвычайно ясно выраженный, такъ называемый нормальный типъ устьиць съ одинаковой величины переднимъ и заднимъ двориками и съ одинаково развитыми выступами замыкающими эти дворики; на слѣдующемъ 272 рисункѣ мы уже видимъ значительное увеличеніе переднихъ выступовъ по сравненію съ задними и расширеніе передняго дворика и щели, что ведетъ къ окончательному образованію воронкообразнаго типа, который уже ясно выраженъ на рисункѣ 273, хотя листъ еще очень молодой и не достигъ своей окончательной величины. Точно также и здѣсь интересно наблюдать съ возрастомъ утолщеніе стѣнокъ и постепенное уменьшеніе полости клітокъ замыкающихъ устьица.

Другой типъ, встрѣчающійся у *Compositae*, такъ называемый „Schwimtblattypus“ точно также выводится изъ нормальнаго типа.

Примѣромъ этого могутъ служить устьица у *Tussilago farfara*. Въ моемъ распоряженіи былъ матеріалъ изъ молоденькихъ листьевъ, собранныхъ ранней весною въ Юрьевѣ въ Ботаническомъ Саду, и во вторыхъ молодые листья, собранные лѣтомъ въ концѣ іюня въ окрестностяхъ Женевы (въ Pinchat sur Carouge близъ дороги). Интересно отмѣтить, что устьица на этихъ листьяхъ, несмотря на разницу мѣстополюженій, одного и того же типа — нормального.

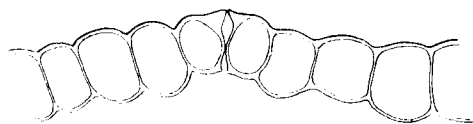


Рис. 274. *Tussilago farfara* L., молодой листъ, н. ст. (Юрьевъ).

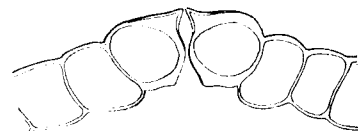


Рис. 275. *Tussilago farfara* L., молодой листъ, н. ст. (Юрьевъ).

Такъ на рисункахъ 274 и 275 мы видимъ двѣ первоначальныя стадіи развитія устьицъ на матеріалѣ собранномъ въ Юрьевѣ — одну болѣе раннюю и другую болѣе позднюю, гдѣ наружные выступы уже сильнѣе

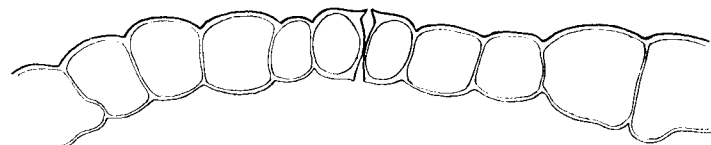


Рис. 276. *Tussilago farfara* L., молодой листъ, н. ст. (Женева).

развились. Совершенно такія же самыя стадіи развитія мы можемъ видѣть и на матеріалѣ, собранномъ близъ Женевы лѣтомъ, на рисункахъ 276 и 277.

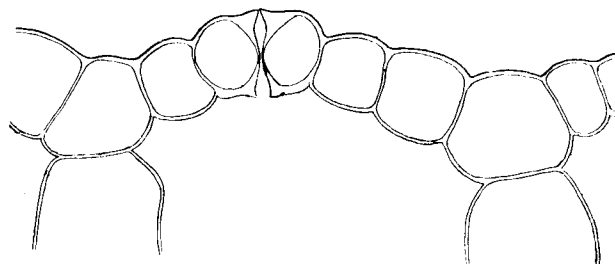


Рис. 277. *Tussilago farfara* L., молодой листъ, н. ст. (Женева).

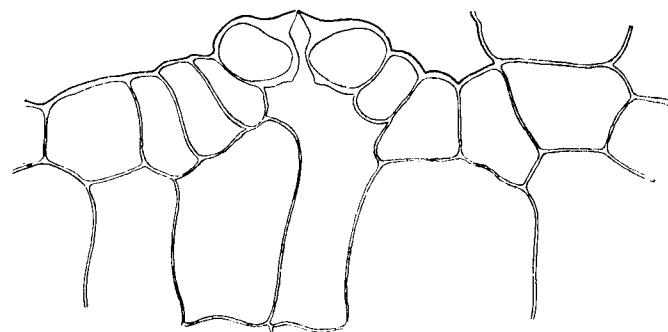


Рис. 278. *Tussilago farfara* L., молодой листъ, н. ст. (Женева).

Слѣдующіе рисунки (278 и 279) позволяютъ намъ прослѣдить, какъ послѣдовательно видоизмѣняется типъ нормального устьица въ типъ водный, какъ это мы видимъ затѣмъ на старыхъ листьяхъ *Tussilago farfara*, выросшихъ въ нормальныхъ условіяхъ.

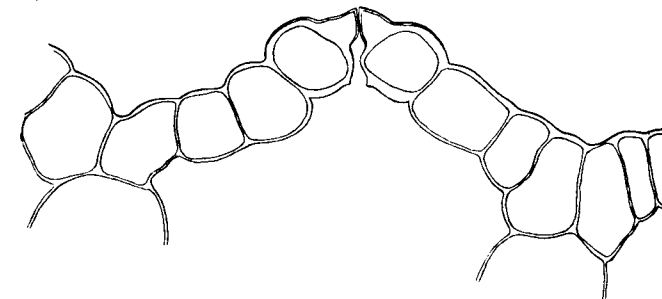


Рис. 279. *Tussilago farfara* L., молодой листъ, н. ст. (Женева).

Вторымъ примѣромъ развитія устьицъ воднаго типа можетъ служить *Senecio Petasitis*, молодые листья котораго я собралъ въ Ботаническомъ Саду въ Палермо.

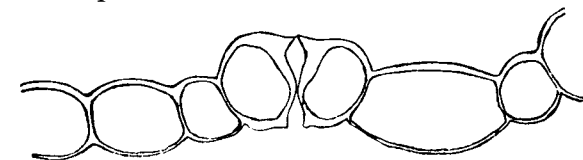


Рис. 280. *Senecio Petasitis* DC., молодой листъ, н. ст.

Листья этого растенія, похожіе на листья *Petasites*, откуда пошло названіе, обладаютъ и устьицами сходными съ устьицами послѣдняго, т. е.

принадлежать къ водному типу. На рисункѣ 280 мы видимъ одну изъ первыхъ стадій, когда устьица еще вполне нормального типа съ мало раз-

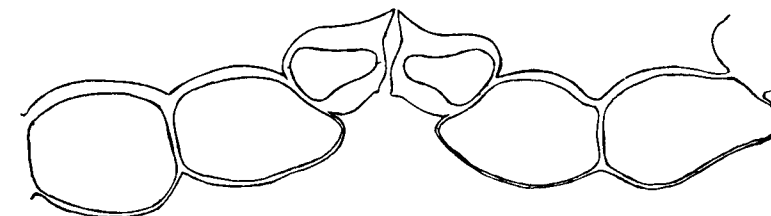


Рис. 281. *Senecio Petasitis* DC., молодой листъ, н. ст.

витыми выступами; на рядѣ слѣдующихъ рисунковъ (281, 282, 283 и 284) мы видимъ, какъ передніе выступы сильно разрастаются, стѣнки замыка-

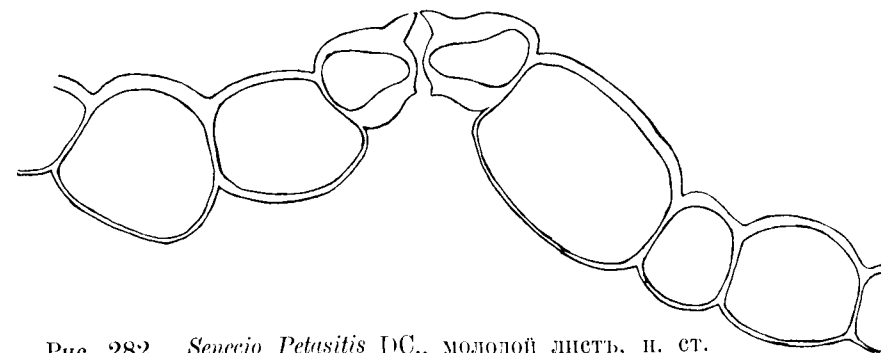


Рис. 282. *Senecio Petasitis* DC., молодой листъ, н. ст.

ющихъ кѣтокъ утолщаются, и устьица сильно приподымаются надъ поверхностью, хотя и въ этихъ стадіяхъ еще ясно видно, какъ передній, такъ

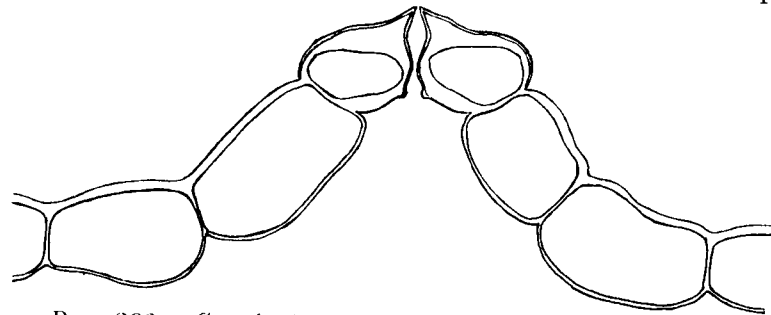


Рис. 283. *Senecio Petasitis* DC., молодой листъ, н. ст.

и задній дворикъ; наконецъ, щель расширяется, дворики пропадаютъ и устьица принимаетъ общій обликъ воднаго типа.

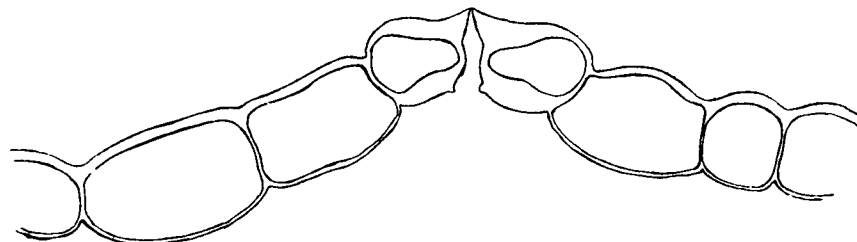


Рис. 284. *Senecio Petasitis* DC., молодой листъ, н. ст.

Слѣдующіе ниже рисунки даютъ понятіе о первоначальныхъ стадіяхъ развитія устьицъ у *Petasites albus* и *Petasites officinalis* на матеріалѣ, собранномъ весной въ Юрьевскомъ Ботаническомъ Саду.

Такимъ образомъ несомнѣнно, что 2 такъ рѣзко отличающіеся типа устьицъ встрѣченныя у сложноцвѣтныхъ, какъ воронкообразный и водный, выступаютъ только на старыхъ листьяхъ; въ молодыхъ же стадіяхъ

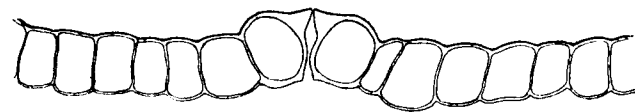


Рис. 285. *Petasites albus* (L.) Gärtn., молодой листъ, н. ст.

развитія всѣ устьица одинаковы, всѣ они принадлежатъ такъ называемому нормальному типу, который можно такимъ образомъ считать самымъ примитивнымъ, первоначальнымъ типомъ для всѣхъ высшихъ растений (*Angiospermae*).

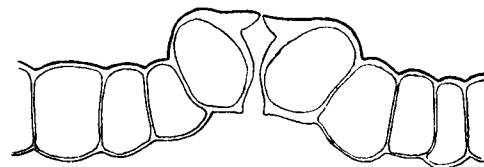


Рис. 286. *Petasites officinalis* Mönch., молодой листъ, н. ст.

Часть VI.

Измѣненіе формы устьицъ на различныхъ органахъ и въ зависимости отъ внѣшнихъ условій.

Подобно тому, какъ для *Saxifragaceae*, я выбралъ нѣсколько представителей *Compositae* съ болѣе характерными устьицами и изслѣдовалъ, какъ устьица на различныхъ органахъ, такъ и съ различныхъ мѣстонахожденій.

I. *Tussilago farfara*.

Листья этого растенія были взяты съ 4-хъ различныхъ мѣстонахожденій:

1) Изъ ближайшихъ окрестностей Женевы (Pinchat sur Carouge), гдѣ *Tussilago farfara* росла на краю дороги у канавки; здѣсь я взялъ въ концѣ іюня, какъ старые нормально развитые листья, такъ и молодые, которые кое-гдѣ попадались. Рядомъ съ такими листьями, выросшими на воздухѣ, я нашелъ здѣсь листья, совершенно погруженные въ воду. Такъ какъ было исключительно дождливое лѣто, то канавка, въ которой росли эти листья, не высыхала и листья, повидимому, развивались все время, погруженные въ воду. Они и получили и обликъ такой, что, не зная ихъ происхожденія, трудно ихъ на первый взглядъ принять за листья *Tussilago*. Въ то время, какъ молодые листья названнаго растенія, выросшіе въ воздухѣ, одѣты съ обѣихъ сторонъ густымъ бѣлымъ войлочкомъ и глубоко зазубрены по краямъ съ сердцевидной выемкой у основанія, листья на томъ же экземплярѣ, (выросшіе изъ того же корневища), но въ водѣ, совершенно гладки, болѣе тонки съ краями цѣльными, яйцевидной или овальной формы безъ выемки у основанія. Одинъ взглядъ на рисунки, сдѣланные съ натуры, (289 и 290) показываетъ, какая громадная разница во внѣшней формѣ этихъ листьевъ.

2) Второе мѣстопахожденіе *Tussilago farfara* была конечная морена ледника Bionassay на склонѣ Монблана, на открытомъ мѣстѣ, въ Савойѣ, на высотѣ выше 2000 метровъ. Здѣсь въ этихъ суровыхъ условіяхъ климата, несмотря на половину іюня, я нашелъ *Tussilago farfara* въ цвѣту, поэтому я изслѣдовалъ цвѣточные стебли, покрывающіе ихъ листочки, а также и

прикорневые листья, которые на многих экземплярах уже были хорошо развиты.

3) Третье местонахождение было на песчаных дюнах близъ Seiez на открытом солнечном мѣстѣ, на берегу Женевского озера въ Савойѣ; отсюда я взялъ старые, вполне хорошо развитые листья.

4) Наконецъ, къ этимъ мѣстонахождениямъ можно прибавить различные стадіи развитія *Tussilago farfara*, собранныя въ Ботаническомъ Саду въ Юрьевѣ.

Относительно строения устьицъ названнаго растенія на молодыхъ листьяхъ, такихъ, какъ изображенный на рисункѣ 290, я говорилъ выше. Устьица на

старыхъ листьяхъ, собранныхъ въ Pinchat, являются типичнаго воднаго типа, особенно на нижней сторонѣ и въ этомъ отношеніи ничѣмъ не отличаются отъ устьицъ того же растенія, выращеннаго въ Ботаническомъ Саду въ Юрьевѣ (ср. рис. 170).

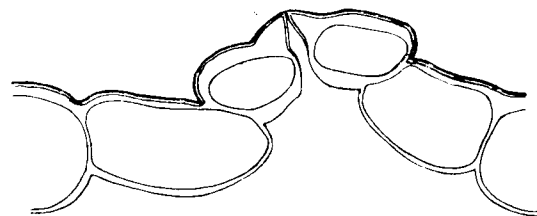


Рис. 287. *Tussilago farfara* L., старый листъ, н. ст.

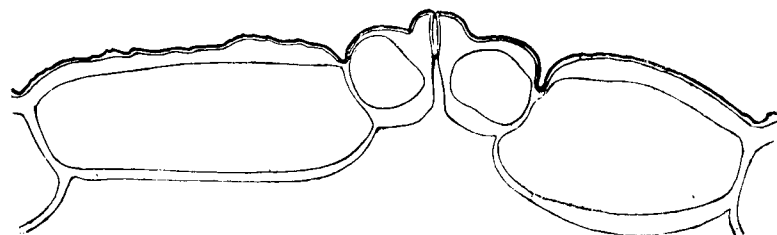


Рис. 288. *Tussilago farfara* L., старый листъ, в. ст.

Большой интересъ представляютъ листья, погруженные въ воду. Собирая ихъ, я принялъ ихъ сначала вслѣдствіе ихъ незначительныхъ размѣровъ за листья молодые, но ближайшее анатомическое изслѣдованіе показало,

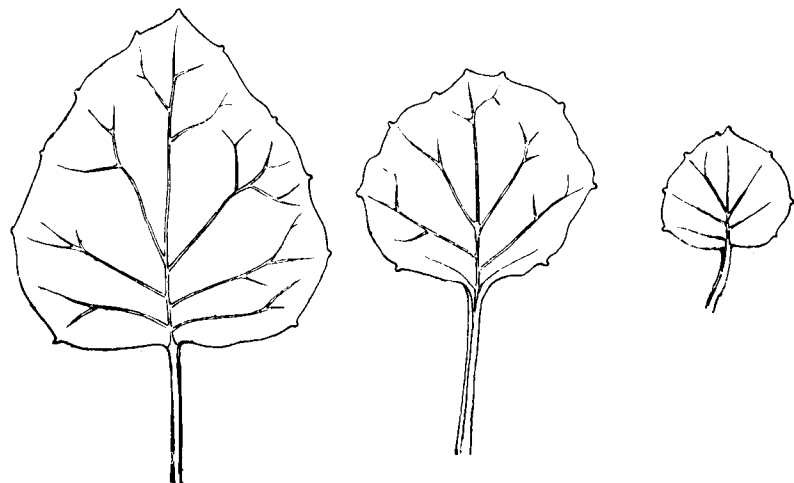


Рис. 289. *Tussilago farfara* L. Листья, выросшіе въ водѣ.

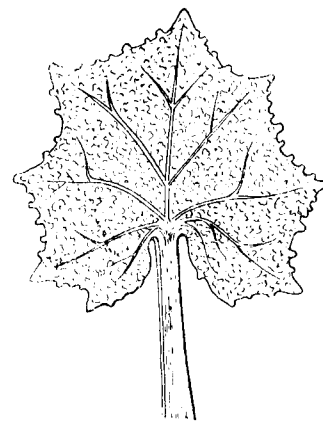


Рис. 290. *Tussilago farfara* L. Молодой листъ, выросшій на воздухѣ.

что клетки здѣсь крупныя, ткани ясно дифференцированы, небольшіе же размѣры являются результатомъ вліянія необычной среды, въ которой развивались эти листья. Если сравнивать со старымъ листомъ, то количество устьицъ, какъ на верхней, такъ и нижней поверхности на 1 $\square$ mm. у листьевъ, погруженныхъ въ въ воду, пемного больше. У листьевъ на воздухѣ на 1 $\square$ mm. на верхней сторонѣ устьицъ около 18-и (maximum) и меньше; на нижней около 70-и; въ водѣ — на верхней сторонѣ около 38-и, на нижней 72 устьица на 1 $\square$ mm. Когда разсматриваемъ строеніе устьицъ у такихъ листьевъ, то бросаются въ глаза чрезвычайно широко развитые вышніе кутикулярные выступы; въ то время, какъ у наземныхъ листьевъ эти выступы сильно заостряются и при-

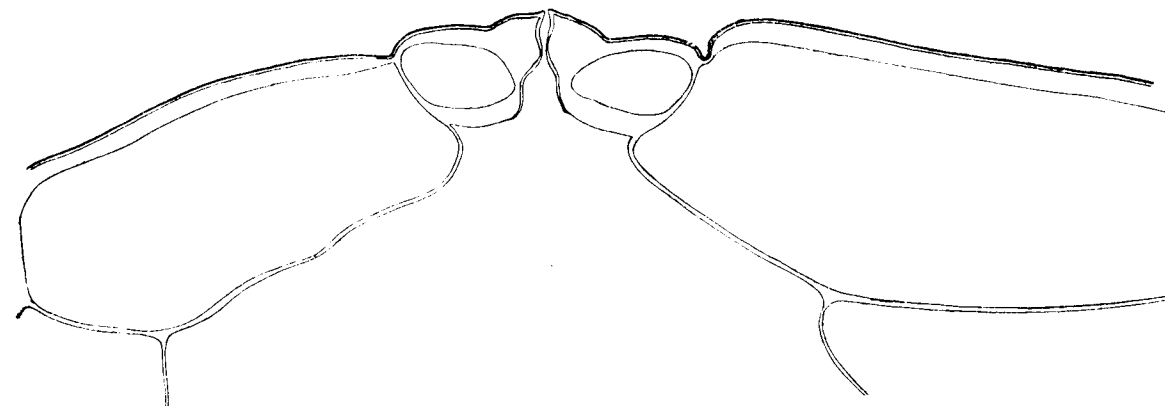


Рис. 291. *Tussilago farfara* L. Молодой листъ въ водѣ, в. ст.

касаются только концомъ, здѣсь они расширены и въ большинствѣ случаевъ прилегаютъ широкой частью, замыкая такимъ образомъ устьице плотно (рис. 291—293). Иногда можно видѣть и срастаніе замыкающихъ клетокъ, явленіе довольно обычное у подводныхъ растеній, которыя такимъ образомъ спасаются отъ унаслѣдованнаго, но не нужнаго имъ аппарата (см. рис. 294).

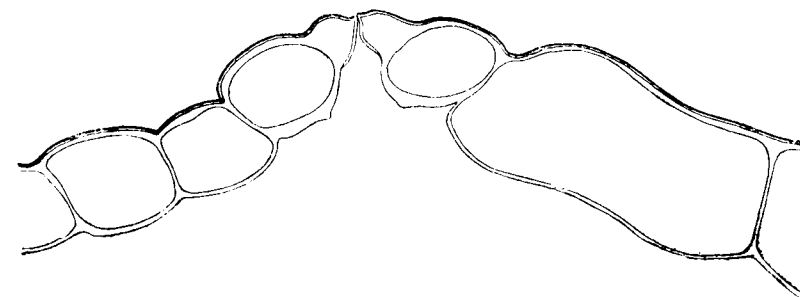


Рис. 292. *Tussilago farfara* L. Молодой листъ въ водѣ, н. ст.

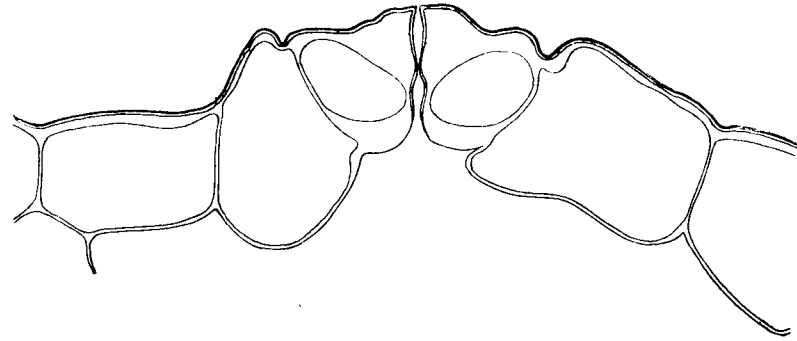


Рис. 293. *Tussilago farfara* L. Молодой листъ въ водѣ, в. ст.

Но общій типъ строенія, такъ называемый водный типъ, здѣсь вполне ясно выраженъ.

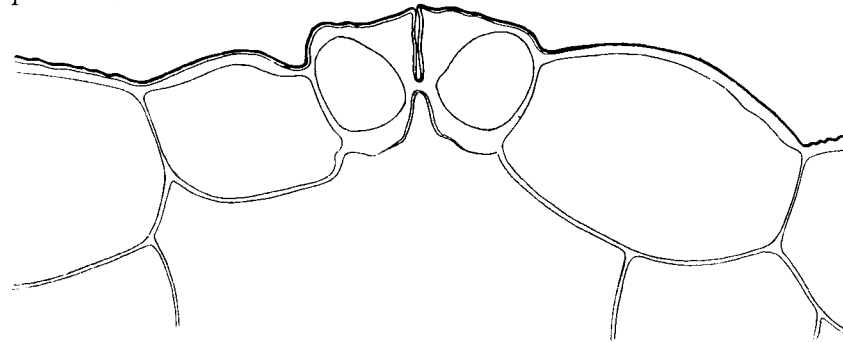


Рис. 294. *Tussilago farfara* L. Молодой листъ въ водѣ, в. ст.

Не такъ уже ясно этотъ типъ выраженъ, приближаясь немного къ нормальному, на листьяхъ *Tussilago*, выросшихъ въ суровыхъ условіяхъ на моренѣ ледника Монблана.

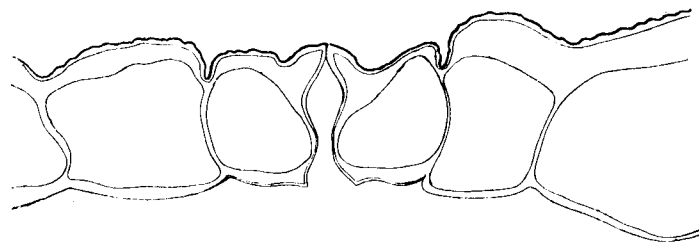


Рис. 295. *Tussilago farfara* L. На моренѣ ледника, в. ст.

Стѣнки эпидермиса отличаются здѣсь большою толщиной, одѣты сильно развитой кутикулой; на верхней сторонѣ листа устьица немного вдавлены; наружные выступы ихъ короче; на нижней

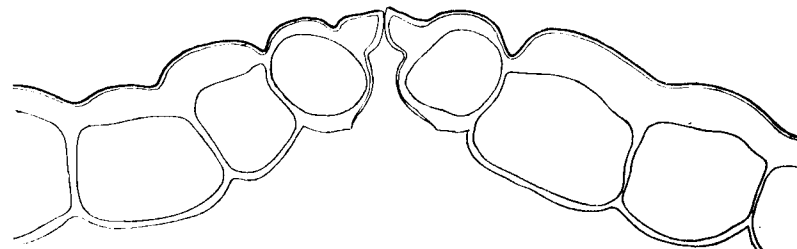


Рис. 296. *Tussilago farfara* L. На моренѣ ледника, н. ст.

сторонѣ устьица сравнительно немного приподняты надъ поверхностью; наружные выступы — короткіе, широкіе, плотно прилегающіе другъ къ другу.

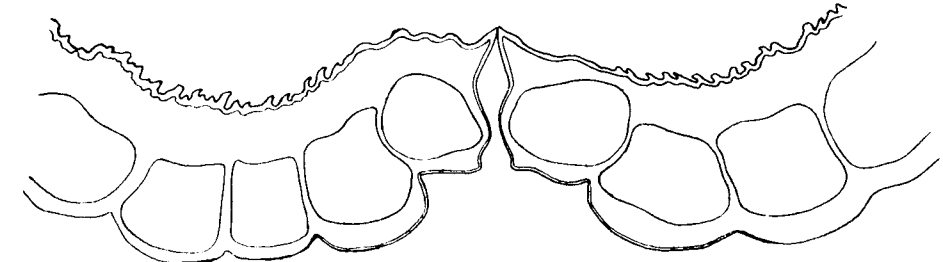


Рис. 297. *Tussilago farfara* L. Цвѣтоносный побѣгъ.

Устьица цвѣтоноснаго стебля (рис. 297 и 298) тоже отличаются здѣсь моцнымъ развитіемъ кутикулы, но дворикъ передній и задній ясно замѣтны; послѣдній немного меньше перваго; стѣнки эпидермиса очень толсты.

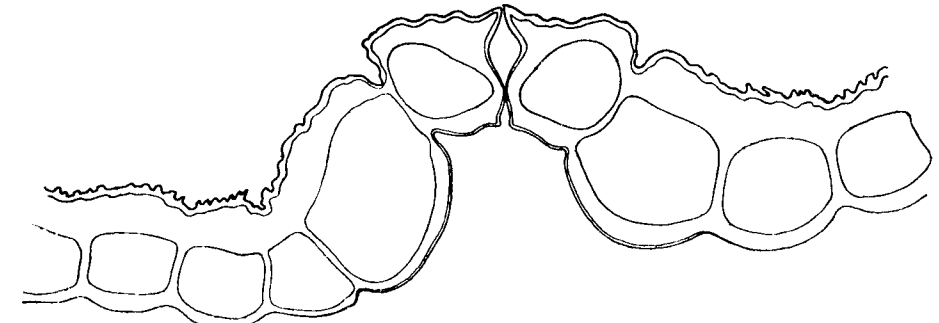


Рис. 298. *Tussilago farfara* L. Цвѣтоносный побѣгъ.

На чешуйчатыхъ листьяхъ, покрывающихъ стебель, бросается въ глаза большая разница въ устьицахъ обѣихъ сторонъ листа: въ то время какъ на

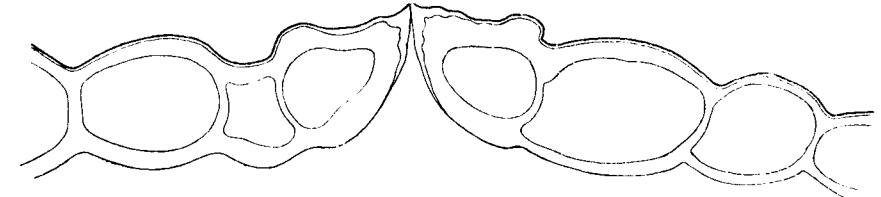


Рис. 299. *Tussilago farfara* L. Влагалищныя листья стебля, в. ст.

нижней, то есть наружной, устьица нормального типа, на внутренней, прилегающей къ стеблю, они построены по типу водныхъ растений.

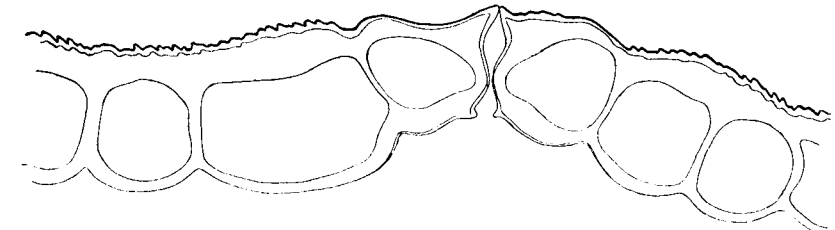


Рис. 300. *Tussilago farfara* L. Влагалищныя листья стебля, н. ст.

Накопецъ, на листьяхъ, выросшихъ на дюнахъ, бросаются въ глаза чрезвычайно сильно приподнятыя устьица воднаго типа на нижней поверхности (рис.

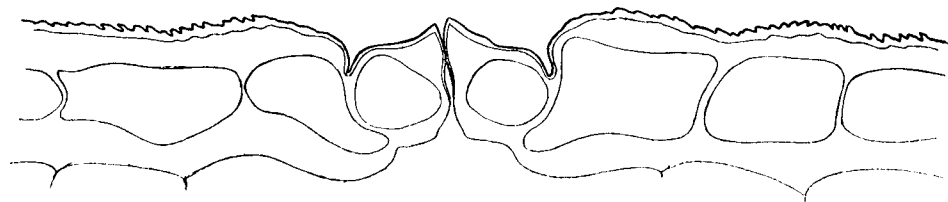


Рис. 301. *Tussilago farfara* L. На песокъ, в. ст.

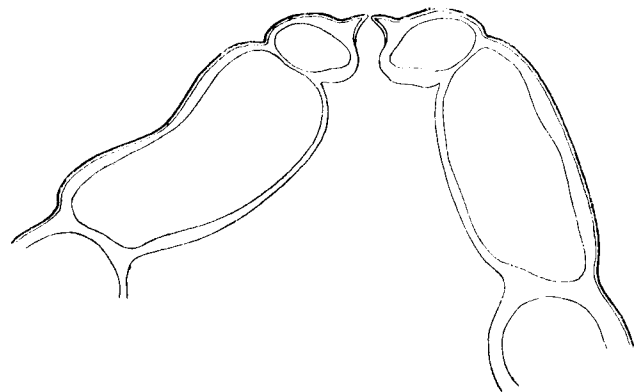


Рис. 302. *Tussilago farfara* L. На песокъ, н. ст.

302) и мощно развитые выступы у устьицъ на верхней сторонѣ; устьица сидятъ въ углубленіяхъ и замыкающія клетки плотно прилегаютъ другъ къ другу своей верхней частью (рис. 301). Разрѣзы черезъ молодые почки *Tussilago*, только выходящія изъ земли, собранныя въ Юрьевѣ ранней весной 1912 г. показали, что здѣсь устьица вполне нормальнаго типа (рис. 303 и 304).

Такимъ образомъ, если на первый взглядъ разсмотрѣнные нами устьица у *Tussilago farfara* поражаютъ разнообразіемъ, то все-таки, всмотрѣвшись ближе, мы видимъ въ нихъ только метаморфозъ одного типа. На молодыхъ

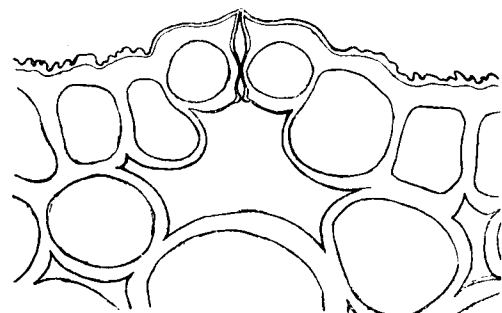


Рис. 303. *Tussilago farfara* L. Покровы пераснувшей почки.

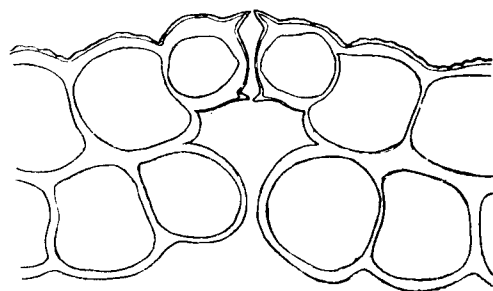


Рис. 304. *Tussilago farfara* L. Покровы пераснувшей почки.

листьяхъ мы имѣемъ типъ нормальный, но все-таки уже въ раннихъ стадіяхъ развитія мы видимъ стремленіе къ метаморфозу въ характерный для *Tussilago* филетическій типъ водныхъ устьицъ.

На цвѣтоносномъ стеблѣ, существующемъ короткое время, этотъ основной типъ еще сохраняется, метаморфозируясь въ деталяхъ соответственно обстановкѣ, но и тутъ мы видимъ начало болѣе сильнаго развитія наружныхъ выступовъ и стремленіе къ исчезновенію дворниковъ. То же самое приблизительно можно сказать объ устьицахъ недолго существующихъ листоч-

ковъ, покрывающихъ цвѣтоносный стебель; здѣсь они на нижней сторонѣ сохраняютъ еще примитивный типъ, между тѣмъ на верхней сторонѣ обращенной къ стеблю типъ устьицъ уже ясно выраженный тотъ, какой мы встрѣчаемъ на обыкновенныхъ листьяхъ. На листьяхъ *Tussilago*, выросшихъ въ крайнихъ, необычныхъ для даннаго типа условіяхъ, какъ въ водѣ, на сухомъ пескѣ или въ горахъ у ледника мы видимъ въ выработкѣ устьичнаго аппарата борьбу двухъ началъ — филетическаго, унаслѣдованнаго отъ предковъ, въ силу котораго устьица развиваются опредѣленнымъ образомъ, и вліянія внѣшнихъ факторовъ, при наличности которыхъ этотъ филетическій типъ можетъ оказаться для организма скорѣе вреднымъ.

Такъ у растенія, выросшаго случайно въ водѣ, мы видимъ стремленіе къ такому метаморфозу заложеннаго уже филетическаго типа, чтобы устьица лучше могли закрываться, поэтому замыкающія клетки плотно прижаты, а иногда и срастаются. Устьица на верхней поверхности листа въ тѣхъ случаяхъ, когда листъ подвергается сильной инсоляціи, какъ напр. на дюнахъ или въ горахъ, вдавлены, между тѣмъ на листьяхъ, собранныхъ въ болѣе затѣненномъ мѣстѣ въ Pinchat, они немного приподняты надъ поверхностью. Устьица нижней поверхности обыкновенно сильно приподняты, но у экземпляровъ, выросшихъ у ледника, это поднятіе слабо выражено. Между тѣмъ чрезвычайно рѣзко выражено приподнятіе надъ поверхностью у экземпляровъ, выросшихъ на пескѣ. Это явленіе можно объяснить необыкновенно мощнымъ развитіемъ волосяного покрова на нижней сторонѣ листа у этихъ экземпляровъ. Растеніе какъ бы стремится усилить газовой обмѣнъ, задержанный волосянымъ покровомъ.

II. *Homogyne alpina*.

Листья этого растенія я впервые изслѣдовалъ по экземплярамъ, собраннымъ въ Татрахъ близъ Законане, въ тѣнистомъ мѣстѣ, въ словомъ лѣсу (высота не выше 800 m.) и убѣдился, что они обладаютъ устьицами типичнаго воронкообразнаго типа. На это растеніе я обратилъ затѣмъ вниманіе и въ Швейцаріи, собравъ тамъ соотвѣтственный матеріалъ. Прежде всего молодые листья показали, что, какъ обыкновенно, этотъ типъ устьицъ развитъ изъ такъ называемаго нормальнаго путемъ постепеннаго метаморфоза дворниковъ (см. стр. 91). Такія переходныя формы можно иногда найти и на вполне развитыхъ, хотя не очень старыхъ листьяхъ, какъ я могъ убѣдиться на экземплярахъ, собранныхъ у границы лѣса на Юрѣ (Faucille, во Франціи, близъ Женевы).

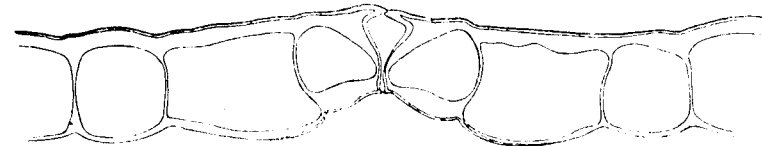


Рис. 305. *Homogyne alpina* Cass. н. ст.

См. рис. 305 и 306. Матеріалъ, собранный тамъ, показалъ, что по строенію устьицъ нѣтъ разницы въ листѣ, собранномъ въ нижней зонѣ лѣса въ Татрахъ и въ болѣе высокой мѣстности на Юрѣ.

Нотогуне альпина, какъ известно, обладаетъ листьями вѣчно-зелеными. Я подвергъ изслѣдованію такой кожистый прошлогодній листъ и устьица

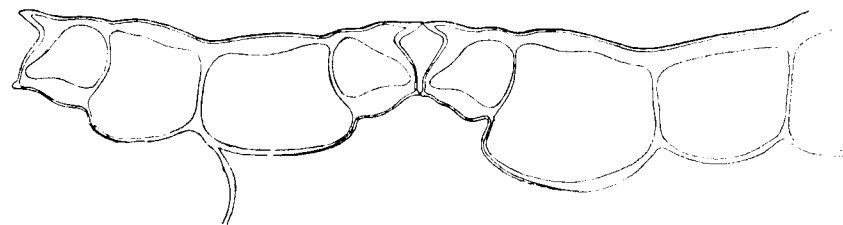


Рис. 306. *Нотогуне альпина* Cass. н. ст.

оказались весьма оригинальными; общій типъ остается воронкообразнымъ, но появляется нѣкоторое осложненіе; кромѣ мощныхъ кутикулярныхъ выступовъ, замыкающихъ устьице снаружи, появляются еще 2 другихъ тонкихъ выступа, раздѣляющие воронкообразную полость на 2 части.

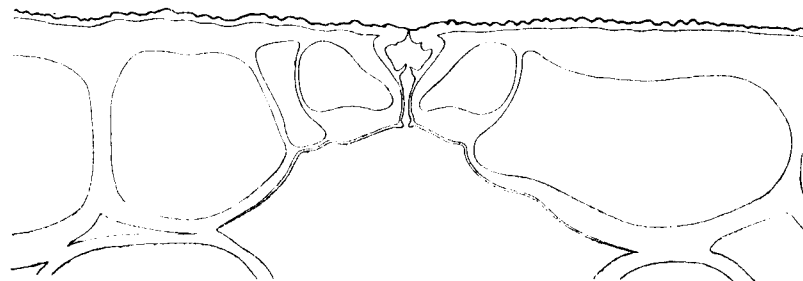


Рис. 307. *Нотогуне альпина* Cass., старый листъ н. ст.

Получается такимъ образомъ та же картина, какую описалъ Guttenberg¹⁾ для разныхъ видовъ *Ruscus*, и какую я констатировалъ для *Pittosporum viridiflorum* (Pittosporaceae) и *Apodytes dimidiata* (Icacinaeae). Но надо замѣтить, что это специфическое приспособленіе можно констатировать далеко не на каждомъ устьицѣ старого листа.

Кромѣ листьевъ, я изслѣдовалъ еще устьица на стебляхъ и на листовыхъ влагалищахъ, обхватывающихъ стебель.

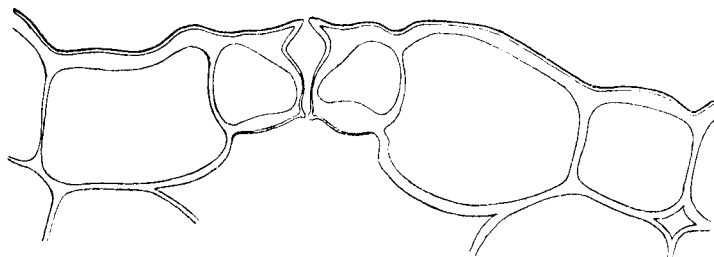


Рис. 308. *Нотогуне альпина* Cass., влагалище листа.

(Матеріалъ былъ собранъ у границы лиственничнаго лѣса, среди взрослыхъ рододендрона, Prairion въ Савойѣ, у подножы Монблана). Устьица, какъ на стеблѣ, такъ и на влагалищахъ оказались болѣе примитивнаго типа въ сравненіи съ листовыми, они ближе къ нормальнымъ, т. е. къ устьицамъ мо-

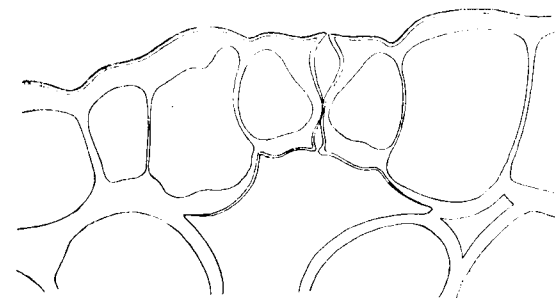


Рис. 309. *Нотогуне альпина* Cass., стебель.

обладаютъ воронкообразнымъ типомъ; у молодыхъ листьевъ типъ нормальный; на цвѣтоносныхъ стебляхъ и влагалищахъ листьевъ — типъ переходный.

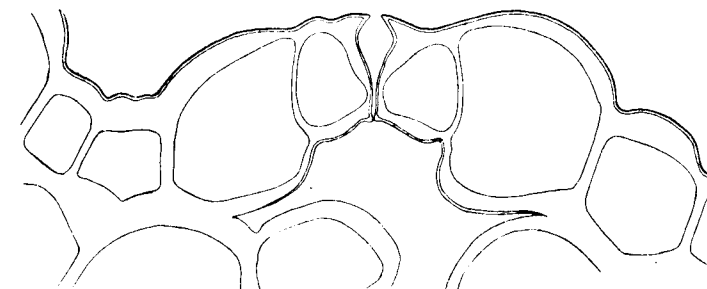


Рис. 310. *Нотогуне альпина* Cass., стебель.

III. Petasites.

У Petasites характернымъ является водный типъ устьицъ, какъ я въ этомъ убѣдился, изслѣдовавъ три представителя этого рода: *Petasites albus*, *P. officinalis* и *P. niveus*. Разница въ мѣстонахожденіи не сказывается существенно на строеніи устьицъ; такъ, напр., я могъ убѣдиться, что то же самое строеніе имѣли устьица экземпляровъ, культивируемыхъ въ Ботаническомъ Саду Граца, какъ въ типичномъ горномъ мѣстонахожденіи въ Штирійскихъ Альпахъ, какъ и въ Ботаническомъ Саду Юрьевского Университета. Устьица *Petasites albus* и *officinalis* на молодыхъ листьяхъ, только что вышедшихъ изъ земли, имѣютъ характеръ нормального типа, но и здѣсь уже рано сказывается склонность къ метаморфозу въ определенномъ направленіи, выражающаяся въ поднятіи устьицъ надъ поверхностью и въ сильномъ развитіи переднихъ выступовъ (рис. 285 и 286).

Случайно мнѣ удалось найти экземпляры *Petasites tomentosus* (Ehrh.) DC. въ необычныхъ условіяхъ существованія. Экскурсируя въ маѣ мѣсяцѣ 1911 года въ окрестностяхъ г. Зегевольда, я нашелъ тамъ *Petasites tomentosus* (Ehrh.) DC., обильно росшій на берегу рѣки Аа и замѣтилъ, что нѣкоторые экземпляры были совершенно затоплены водою, такъ что листья находились подъ водою. Я взялъ такой листъ и рядомъ съ нимъ другой, росшій на прибрежномъ пескѣ, и подвергъ затѣмъ этотъ матеріалъ тщательному изслѣдованію относительно сравнительной формы устьицъ въ двухъ такихъ крайнихъ условіяхъ обитанія. Надо замѣтить, что, такъ какъ это было въ маѣ мѣсяцѣ, листья были еще молодые, не достигшіе своей нормальной

1) H. v. Guttenberg. — Engler's Botanische Jahrbücher. Bd. 38. 1907. P. 441—442.

величины. Устьица въ обоихъ случаяхъ оказались весьма сильно отличающимися отъ обыкновеннаго типа въ родѣ *Petasites*. Листья, выросшіе на

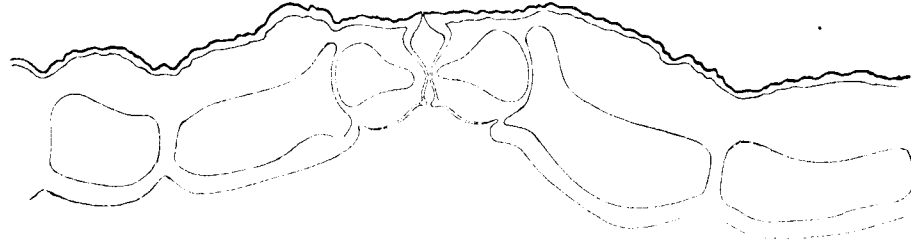


Рис. 311. *Petasites tomentosus* на песокъ, н. ст.

пескѣ, отличались сильной толщиной клетокъ эпидермиса и мощнымъ развитиемъ кутикулы въ сравненіи съ листьями, погруженными въ воду. У первыхъ

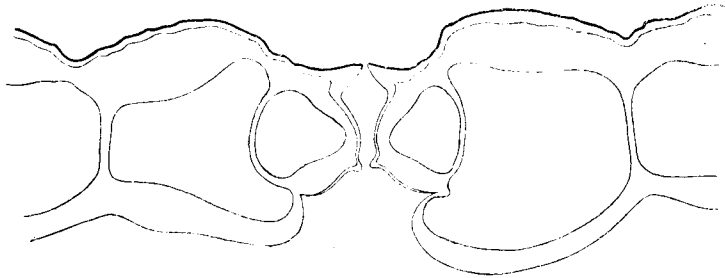


Рис. 312. *Petasites tomentosus* на песокъ, в. ст.

на верхней сторонѣ устьица сидятъ въ углубленіи и очень близки къ воронкообразному типу (рис. 312); на нижней сторонѣ устьица лишь слегка приподняты съ ясно выраженнымъ переднимъ и заднимъ дворикомъ; но задній дворикъ вдвое меньше передняго (рис. 311). У листьевъ, погруженныхъ въ воду, кромѣ

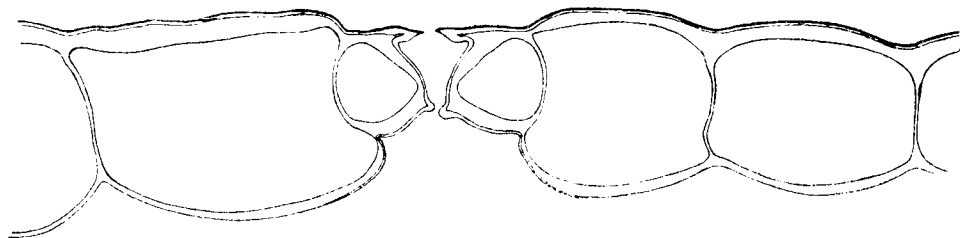


Рис. 313. *Petasites tomentosus* въ водѣ, в. ст.

разницы въ толщинѣ стѣнокъ и развитіи кутикулы, устьица отличаются тѣмъ, что они на обоихъ сторонахъ листа немного углублены, притомъ на верх-

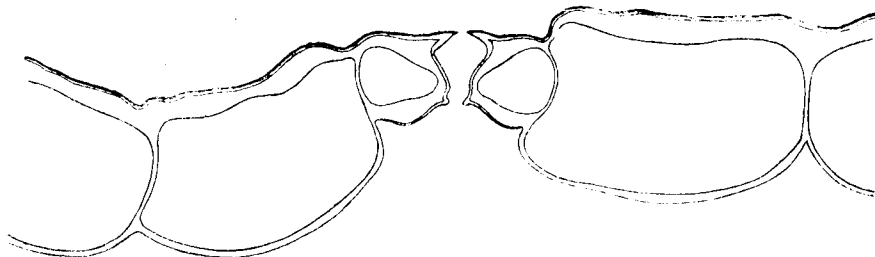


Рис. 314. *Petasites tomentosus* въ водѣ, н. ст.

ней поверхности листа они представляютъ необыкновенно ясно выраженный воронкообразный типъ съ тонкими острыми выступами, замыкающими входъ въ устьице, на нижней же сторонѣ типъ тоже весьма близкій къ воронкообразному.

Такимъ образомъ у насъ фактъ на лицо, что растеніе съ устьицами близкими къ воронкообразному типу, развиваясь въ такихъ условіяхъ, что оно погружено въ воду, образуетъ устьица ясно выраженаго воронкообразнаго типа. Устьица для растенія, погруженнаго въ воду, являются аппаратомъ вреднымъ, но такъ какъ онъ у многихъ водныхъ растений унаследованъ отъ предковъ, которые, вѣроятно, развивались въ иныхъ условіяхъ, то этотъ аппаратъ все-таки развивается, но, какъ показалъ О. Potrch, не функционируетъ, такъ какъ зарастаетъ, благодаря самымъ разнообразнымъ способамъ сращенія замыкающихъ клетокъ и закупорки щели.

У растенія, случайно попавшаго въ водную среду, трудно ожидать большихъ измѣненій въ строеніи, но все-таки можно предполагать, что растеніе будетъ реагировать такимъ образомъ, что будетъ стремиться закрыть устьица. Погруженіе въ воду клетокъ съ нормально построенными устьицами ведетъ къ постоянному увеличенію ихъ тургора, а слѣдовательно и къ постоянному открытію устьицы. Но если передній дворикъ значительно расширенъ и несетъ большіе кутикулярные выступы, то такое устьице въ состояніи открытомъ будетъ имѣть щель, расширяющуюся подъ названными выступами и постоянно суживающуюся книзу. Если теперь представить себѣ, что нижніе выступы, закрывающіе ранѣе задній дворикъ, немного разрастутся, то они могутъ сойтись, и такимъ образомъ щель будетъ замкнута снизу; тогда и получится воронкообразный типъ устьица, когда послѣднее, повидимому, уже не реагируетъ на измѣненіе тургора замыкающихъ клетокъ и, вѣроятно, постоянно является закрытымъ, растеніе же, благодаря этому приспособленію, является защищеннымъ отъ инъекцій межклеточныхъ ходовъ водою. Но такое измѣненіе возможно только тогда, если и безъ того у даннаго растенія заложена организационная способность къ измѣненію устьицы въ данномъ направленіи и съ другой стороны необходимо для этого, чтобы растеніе болѣе продолжительное время находилось въ новой средѣ. Въ данномъ случаѣ, судя по сильному измѣненію толщины стѣнокъ кожицы, можно думать, что листъ подъ водою развивался долго.

Но можно привести другой примѣръ, гдѣ устьице, повидимому, не въ состояніи за короткій періодъ жизни растенія настолько измѣниться,

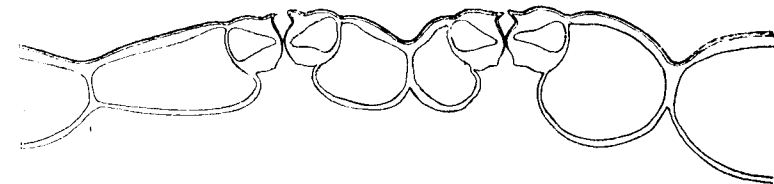


Рис. 315. *Polygonum Persicaria*, на песокъ, н. ст.

чтобы приспособиться къ новой необычной средѣ. Такъ, во время одной экскурсіи на берегу Женевского озера я замѣтилъ экземпляры *Polygonum Persicaria* L., совершенно погруженные въ воду; я собралъ нѣсколько такихъ

листьевъ и положилъ въ спиртъ, а также листья экземпляровъ, недалеко растущихъ на прибрежномъ пескѣ. Тщательное изслѣдованіе не показало какихъ-нибудь существенныхъ отличій.

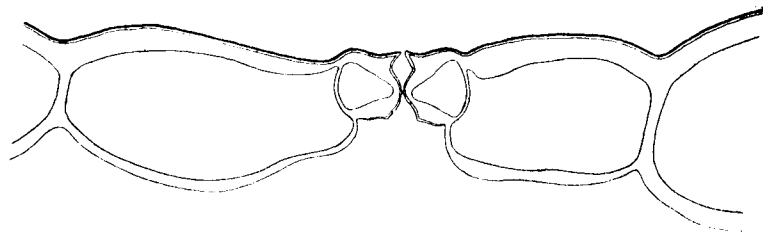


Рис. 316. *Polygonum Persicaria*, на пескѣ, в. ст.

Устьица здѣсь одинаковы, какъ на верхней, такъ и на нижней сторонѣ листа и притомъ нормального типа. Экземпляры, выросшіе на пескѣ, какъ видно на приложенныхъ

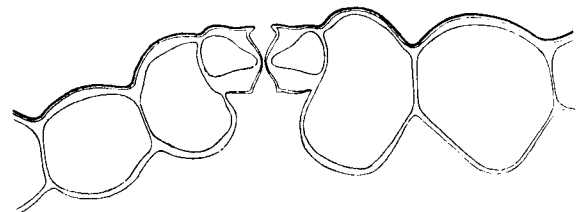


Рис. 317. *Polygonum Persicaria*, въ водѣ, н. ст.

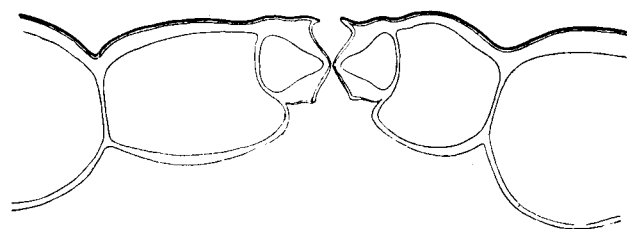


Рис. 318. *Polygonum Persicaria*, въ водѣ, в. ст.

рисункахъ 315 и 316, имѣютъ болѣе толстыя стѣнки эпидермиса, особенно наружныя и сильнѣе развитую кутикулу, чѣмъ экземпляры, выросшіе въ водѣ (р. 317 и 318). Величина замыкающихъ клетокъ устьицъ у экземпляровъ на

сушѣ меньше, чѣмъ у экземпляровъ, выросшихъ въ водѣ; но общій типъ нормального строенія устьица съ одинаково развитыми двориками остался безъ измѣненія. Конечно, здѣсь остается неизвѣстнымъ, какъ долго находились экземпляры *Polygonum* въ водѣ. По всей вѣроятности, растенія сначала проросли на прибрежномъ пескѣ, а затѣмъ, вслѣдствіе поднятія воды въ озерѣ въ дождливое лѣто, очутились въ водѣ. Въ этомъ существенная разница между этими экземплярами и собранными мною листьями *Tussilago farfara*, гдѣ съ полной увѣренностью можно было разсуждать, судя по условіямъ обитанія, что листья съ самаго начала своего возникновенія развивались въ водѣ.

Многія водныя растенія, какъ показали изслѣдованія О. Porsch'a, несмотря на то, что живутъ въ водѣ въ цѣломъ рядѣ поколѣній, все-таки не могутъ избавиться отъ устьицъ, которыя развиваются, какъ аппаратъ унаслѣдованный, хотя и ненужный; но аппаратъ этотъ сильно видоизмѣняется въ томъ отношеніи, что растеніе стремится закупорить щели. Краткое пребываніе въ новой средѣ, какъ показываетъ наблюденіе надъ *Polygonum*, не можетъ, повидимому, существеннымъ образомъ измѣнить типа устьица, если у даннаго вида нѣтъ особенной тенденціи къ видоизмѣненію формы устьицъ.

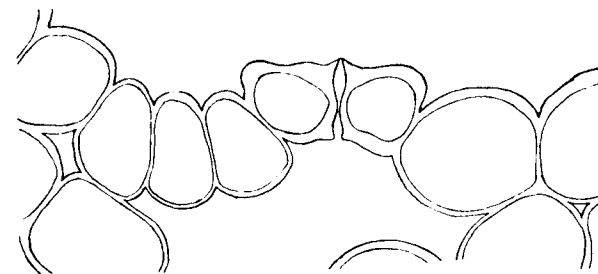


Рис. 319. *Petasites albus*, листовое влагалище.

и 320); у *P. niveus* они на обѣихъ сторонахъ, но на верхней уже приближаются къ водному типу (рис. 321 и 322). Тотъ же нормальный или примитивный типъ подмѣченъ

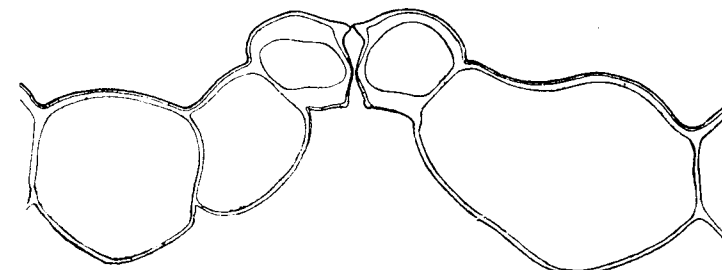


Рис. 320. *Petasites officinalis*, листовое влагалище.

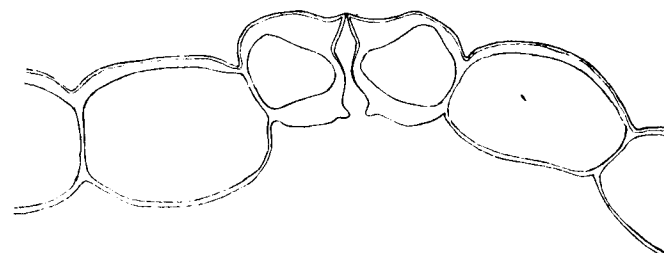


Рис. 321. *Petasites niveus*, в. ст. молодого листа.

мною и на устьицахъ цвѣтоноснаго стебля, напр. у *Petasites albus* (рис. 323).

Кромѣ перечисленныхъ выше примѣровъ, гдѣ изслѣдовались устьица съ различныхъ частей растенія, можно привести еще нѣсколько указаній

присутствія устьицъ новаго типа и на стебляхъ различныхъ сложноцвѣтныхъ. Такъ въ систематическомъ обзорѣ указаны были устьица переходнаго

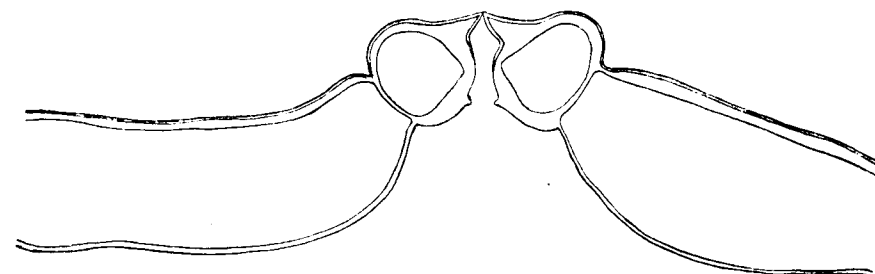
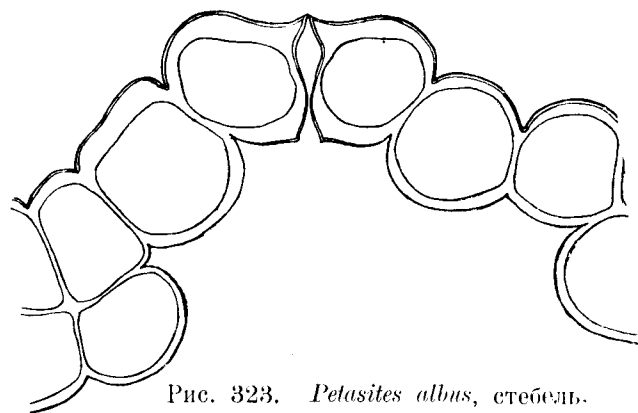


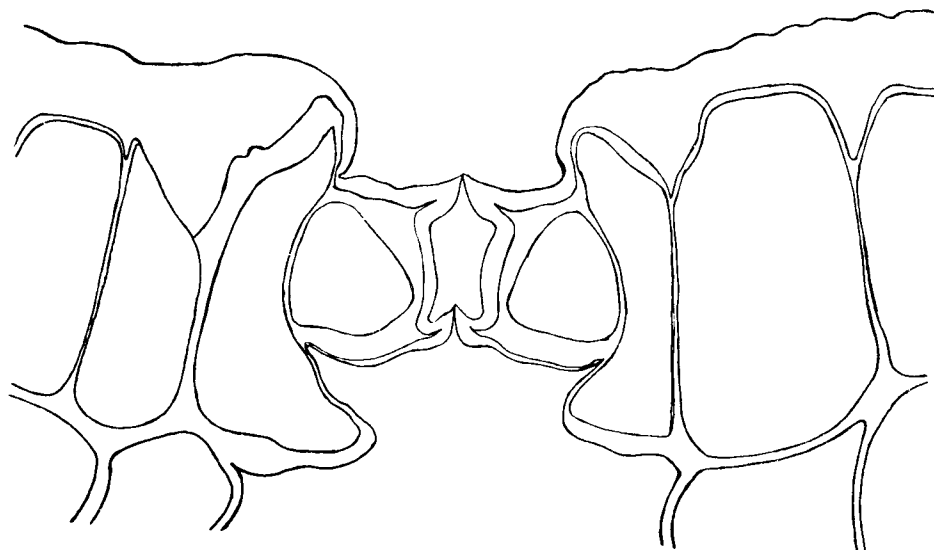
Рис. 322. *Petasites niveus*, н. ст. молодого листа.

типа съ чрезвычайно малымъ заднимъ дворикомъ у стеблей *Senecio juncus*, растенія, совершенно лишеннаго листьевъ, съ зелеными стеблями въ видѣ прутьевъ. (Рис. 217, стр. 79.)

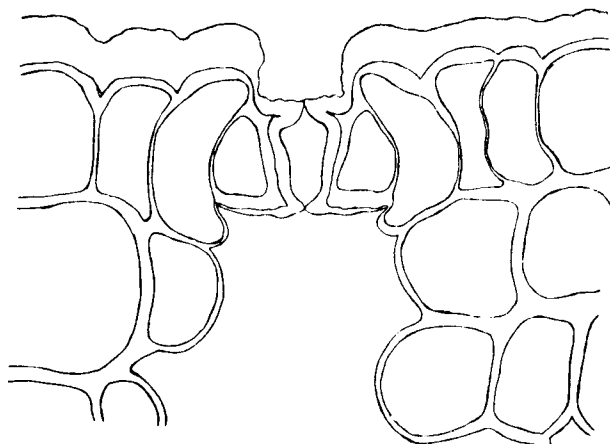
Рис. 323. *Petasites albus*, стебель.

Иногда новый типъ устьицъ въ стеблѣ еще болѣе рѣзко подчеркнуть, чѣмъ въ листьяхъ. Типичнымъ примѣромъ являются зеленые, сочные, цилиндрическіе стебли *Kleinia antheuphorbium* и *Kleinia odora*. Здѣсь устьица гораздо крупнѣе устьицъ на листьяхъ, одѣты необыкновенно мощнымъ слоемъ кутикулы и глубоко

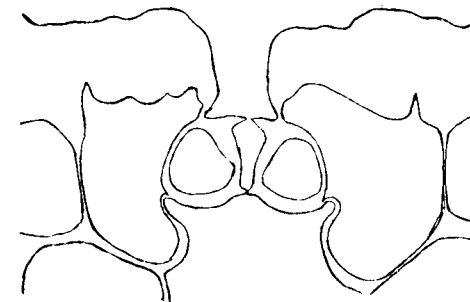
погружены въ ямочки; но воронкообразный типъ строенія и здѣсь заложенъ такъ же, какъ и въ листьяхъ.

Рис. 324. *Kleinia antheuphorbium* (L.) DC., стебель. Объект. 9, ок. 4.

На стеблѣ *Kleinia odora* устьица настолько велики, что, желая нарисовать ихъ вмѣстѣ съ прилегающими клѣтками, нельзя было пользоваться объективомъ 9, съ которымъ я рисовалъ все устьица, такъ какъ рисунокъ уже не вмѣщался въ поле зрѣнія и пришлось нарисовать его при меньшемъ увеличеніи (объект. 7.)

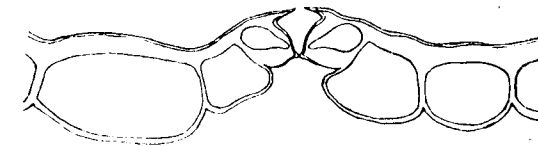
Рис. 325. *Kleinia odora* (Forsk.) DC., стебель. Объект. 7, ок. 4.

У *Kleinia articulata* (L. fil.) Haw. устьица на листьяхъ нормальны, между тѣмъ на стеблѣ воронкообразнаго типа.

Рис. 326. *Kleinia articulata*, стебель.

Опытъ съ нѣкоторыми *Saxifragaceae*.

Чтобы рѣшить вопросъ, можетъ ли измѣненіе среды повліять на измѣненіе типа устьицъ, я рѣшилъ прибѣгнуть къ опыту. Для этого были взяты весной 1912 года 3 представителя *Saxifragaceae* съ устьицами воронкообразнаго типа, а именно *Boykinia rotundifolia*, *Heuchera americana* и *Francoa appendiculata*; ихъ корневища, раньше чѣмъ образовались листья, были выкопаны изъ гряды, посажены въ горшки и поставлены въ орхидную оранжерею¹⁾. Такимъ образомъ у меня были растенія, растущія въ Саду на грядкѣ на солнечномъ мѣстѣ, гдѣ онѣ развивались въ обыкновенныхъ климатическихъ условіяхъ Юрѣва, подвергаясь большимъ колебаніямъ температуры и влажности за время вегетаціоннаго періода, а въ особенности за время дня и ночи, а съ другой стороны тѣ же самые виды, растущіе въ очень влажномъ воздухѣ, при температурѣ значительно высшей, и притомъ болѣе

Рис. 327. *Heuchera americana* L. въ оранжереѣ, н. ст.Рис. 328. *Heuchera americana* L. въ саду, н. ст.

равномѣрной. Въ концѣ августа были взяты листья тѣхъ и другихъ экземпляровъ и затѣмъ они подверглись изслѣдованію.

Рис. 329. *Boykinia rotundifolia* Parry въ оранжереѣ, н. ст.

Въ анатомическомъ строеніи листьевъ при детальномъ изслѣдованіи можно было констатировать рядъ отличій, а именно: листья, культивируемые на открытомъ воздухѣ,

¹⁾ Во время моего отсутствія это было сдѣлано Я. Я. Мушинскимъ, которому приношу здѣсь мою искреннюю благодарность.

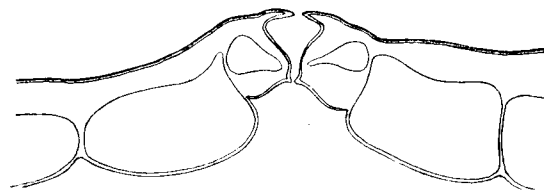


Рис. 330. *Boykinia rotundifolia* Parry в саду, н. ст.

изъ 2-хъ слоевъ; устьица почти всегда на нижней сторонѣ; количество ихъ на 1 кв. мм. обыкновенно меньше, чѣмъ у соответственныхъ экземпляровъ, выращенныхъ въ оранжереѣ; между тѣмъ листья изъ оранжереи тоньше и нѣжнѣе, съ болѣе слабо развитой кутикулой; очер-

обыкновенно толще (прибл. въ $1\frac{1}{2}$ раза), имѣютъ болѣе толстыя стѣнки эпидермиса и сильнѣе развитую кутикулу, очертанія клѣтокъ верхняго эпидермиса почти прямолнейныя или слабо извилистыя, палисадная ткань сильно развита, клѣтки болѣе вытянутыя, состоящія

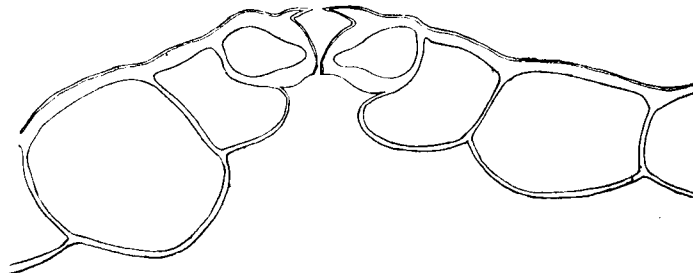


Рис. 331. *Francoa appendiculata* Cav. въ оранжереѣ н. ст.

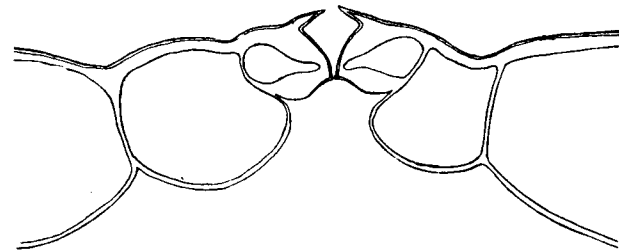


Рис. 332. *Francoa appendiculata* Cav. в саду, н. ст.

танія клѣтокъ эпидермиса въ плоскостномъ разрѣзѣ необыкновенно сильно извилистыя не только на нижней, но и на верхней сторонѣ листа; количество устьицъ чаще всего больше, и притомъ они болѣе приподняты надъ поверхностью листа, палисадная ткань развита слабо и состоитъ только изъ одного слоя клѣтокъ.

Эту разницу въ анатомическомъ строеніи можно сопоставить въ слѣдующей таблицѣ:

		Толщина листа.	Палисадная ткань.	Форма клѣтокъ эпидермиса.		Количество устьицъ на 1 мм.	
				Верхняя стор.	Нижняя	Верхняя стор.	Нижняя
<i>Heuchera americana</i>	Въ саду	0,345 mm.	2-слойная	прямолин.	извилист.	нѣтъ	170
	Въ оранжереѣ	0,230 mm.	однослойная	извилистыя	сильно извилист.	47	207
<i>Boykinia rotundifolia</i>	Въ саду	0,253 mm.	двуслойная	слегка извилистыя	извилист.	очень рѣдки, (1 уст. на нѣсколько мм.)	188
	Въ оранжереѣ	0,173 mm.	однослойная	сильно извилистыя	сильно извилист.	очень рѣдко	113
<i>Francoa appendiculata</i>	Въ саду	0,391 mm.	двуслойная	прямолин.	извилист.	нѣтъ	100
	Въ оранжереѣ	0,322 mm.	однослойная	извилистыя	сильно извилист.	нѣтъ	170

Относительно количества устьицъ надо замѣтить, что въ оранжереѣ количество ихъ сильно увеличилось у *Heuchera* и *Francoa*; такъ у первой на открытомъ воздухѣ есть устьица только на нижней сторонѣ, между тѣмъ въ оранжереѣ появляются еще въ довольно значительномъ количествѣ и на верхней сторонѣ (47), точно также и количество устьицъ на нижней увеличивается: 207 вмѣсто 170 на 1 мм.; у *Francoa* на воздухѣ количество устьицъ 100 на 1 мм., въ оранжереѣ гораздо больше — 170. Однако интересное исключеніе въ этомъ отношеніи представляетъ *Boykinia rotundifolia*, у которой количество устьицъ въ оранжереѣ не только увеличилось, но даже уменьшилось; зато здѣсь можно видѣть необыкновенно большую разницу въ толщинѣ наружныхъ стѣнокъ эпидермиса; въ саду стѣнки толстыя, въ оранжереѣ тоненькія. Повидимому, не всегда измѣненіе строенія во влажной средѣ идетъ по общей схемѣ, такъ какъ физиологическія потребности растений различны, а съ другой стороны одна и та же потребность, нпр., усиленіе транспираціи достигается различными средствами; такъ, нпр., уменьшеніе толщины листа, толщины стѣнокъ и кутикулы, увеличеніе межклеточныхъ ходовъ можетъ уже настолько повысить транспирацію, что растенію не понадобится уже прибѣгать къ увеличенію количества устьицъ, а даже наоборотъ, количество ихъ можетъ быть и меньше, какъ это видимъ у *Boykinia rotundifolia*.

Если теперь обратимся къ самому типу строенія устьицъ, то мы видимъ, что, несмотря на рядъ измѣненій въ анатомическомъ строеніи количественнаго характера, общій типъ устьицъ у всѣхъ трехъ изслѣдованныхъ видовъ остается одинъ и тотъ же, какъ это мы видимъ на приложенныхъ рисункахъ.

У *Boykinia* и *Francoa* можно иногда подмѣтить какъ будто присутствіе маленькаго, чуть-чуть замѣтнаго задняго дворника. Найдя сначала эту особенность у растений, выращенныхъ въ оранжереѣ, я думалъ, нѣтъ ли тутъ уже метаморфоза въ данномъ направленіи, но изслѣдовавъ ближе и листья, выращенные на открытомъ воздухѣ, я могъ убѣдиться, что такія маленькія отклоненія отъ, такъ сказать, идеальнаго воронкообразнаго типа устьицъ мы встрѣчаемъ также и у послѣднихъ. Этотъ опытъ показываетъ намъ, что пребываніе растений въ теченіе одного вегетаціоннаго періода въ атмосферѣ болѣе влажной и теплой не могло измѣнить кореннымъ образомъ основного типа устьицъ, унаслѣдованнаго отъ предковъ даннаго вида.

Часть VII.

Общие выводы.

Въ общемъ итогъ мною изслѣдовано строеніе устьицъ у 395 видовъ растений, являющихся представителями 45-и различныхъ семействъ и 156-и родовъ. Матеріаль, имѣющійся въ моемъ распоряженіи, позволяетъ разобратъ критически въ данномъ явленіи и сдѣлать нѣкоторые выводы болѣе общаго характера.

Въ самомъ началѣ моихъ изслѣдованій, я прежде всего задавалъ себѣ вопросъ, не является ли описанная форма устьицъ явленіемъ своего рода патологическаго характера, вызваннымъ дѣйствіемъ какихъ-нибудь внѣшнихъ факторовъ на листь. Поэтому, я не ограничивался изслѣдованіемъ одного листа, случайно взятаго, а старался рассмотреть большее количество листьевъ и притомъ въ нѣкоторыхъ случаяхъ и съ различныхъ экземпляровъ одного и того же вида. Во всѣхъ случаяхъ типъ оставался постояннымъ. Съ другой стороны, такъ какъ циклъ моихъ изслѣдованій происходилъ въ теченіи нѣсколькихъ лѣтъ, то я съ нѣкоторыхъ болѣе интересныхъ объектовъ, какъ, нпр., *Rodgersia tabularis* и др. собиралъ каждый годъ свѣжій матеріаль и затѣмъ проверялъ свои прежнія изслѣдованія. Въ результатъ оказалось, что устьичный аппаратъ, какъ и можно было ожидать, остается постояннымъ для каждаго вида. Такимъ образомъ отпадаетъ возможность возраженія, что мы имѣемъ здѣсь дѣло съ патологическимъ измѣненіемъ, вызваннымъ измѣненіемъ климатическихъ факторовъ, большей сухостью или влажностью, нагрѣваніемъ и т. п. или же воздѣйствіемъ такихъ факторовъ, какъ насѣкомыя или паразиты, такъ какъ листья для изслѣдованій брались свѣжіе, неповрежденные, хорошо развитые. Я еще разъ долженъ отмѣтить здѣсь то обстоятельство, что весь матеріаль для изслѣдованій я собиралъ лично, и этимъ устраняется до извѣстной степени элементъ случайности, который можетъ иногда вкратъ, когда работаешь надъ анатомическимъ изслѣдованіемъ матеріала, собраннаго другими.

Климатическія особенности мѣстонахожденій существенно не вліяютъ на основной типъ устьицъ, какъ я могъ убѣдиться на примѣрахъ многихъ представителей *Saxifragaceae*, взятыхъ изъ различныхъ Ботаническихъ Садовъ

Европы. Климатическія условія Граца, Кью, Берлина или Кракова довольно сильно отличаются отъ условій Юрвева, а между тѣмъ типъ устьицъ остается безъ измѣненія, какъ я убѣдился на представителяхъ *Philadelphus*, *Ribes*, *Heuchera*, *Boykinia* etc. Кромѣ того непосредственно произведенный опытъ съ выращиваніемъ растений въ оранжереѣ еще лучше подтвердилъ то же самое.

Интересно, что въ предѣлахъ одного и того же рода, обладающаго воронкообразными устьицами, встрѣчаются часто виды весьма различнаго географическаго происхожденія. Такъ среди 27-и изслѣдованныхъ мною видовъ р. *Ribes* есть представители самыхъ разнообразныхъ географическихъ областей. Если сопоставимъ ареалы всѣхъ изслѣдованныхъ видовъ въ томъ порядкѣ, какъ они приведены въ списокъ, то получается весьма пестрая картина: 1) Китай, Манчжурія и Монголія, 2) сѣв. Америка и вост. Азія, 3) вост. Сибирь, 4) Евразія, 5) зап. Сибирь, 6) Юннань, 7) сѣв. Америка, 8) Калифорнія, 9) сѣв. Америка, 10) сѣв. Америка, 11) Скалистые горы, 11) Скалистые горы, 13) Калифорнія, 14) Евразія, 15) сѣв. Америка, 16) сѣвер. Америка и вост. Азія, 17) Калифорнія, 18) Калифорнія, 19) Европа, 20) Чили, 21) Чили, 22) Китай, 23) Китай, 24) Ливанъ, 25) Европа — горы, 26) Горы южн. Китая, 27) Китай (Сычуань). Между тѣмъ типъ устьицъ у всѣхъ видовъ одинъ и тотъ же — воронковидный.

Точно также въ семействѣ *Celastraceae* я нашелъ одинъ и тотъ же типъ воронковидныхъ устьицъ у трехъ изслѣдованныхъ представителей рода *Elacodendron* (*Cassine*); между тѣмъ одинъ видъ (*Elacodendron capense*) является представителемъ Капской флоры, другой (*El. glaucum*) родомъ изъ Японіи, третій (*E. australe*) обитаетъ въ Австраліи. Такимъ образомъ, благодаря только генетическому родству, эти три представителя различныхъ и отдаленныхъ флоръ сохранили одинъ и тотъ же типъ строенія устьицъ.

Правда, всѣ они принадлежатъ къ одному біологическому типу, обладая кожистыми вѣчно-зелеными листьями. Но съ другой стороны можно сейчасъ же указать на родъ *Ribes*, гдѣ тотъ же типъ устьицъ выступаетъ, какъ у листьевъ, опадающихъ на зиму, такъ и у вѣчно-зеленыхъ представителей этого рода.

Дальше мы видѣли, что тотъ же типъ устьицъ встрѣчается, какъ у травянистыхъ растений, такъ и у деревьевъ и кустарниковъ. Внѣшняя форма листьевъ тоже, повидимому, не играетъ существенной роли, такъ какъ такіе же устьица мы встрѣчали, какъ у крупныхъ, такъ и у мелкихъ листьевъ. Такимъ образомъ описанный мною воронкообразный типъ устьицъ слѣдуетъ причислить къ филетическимъ типамъ. Покаместъ онъ констатированъ мною только въ семействахъ *Saxifragaceae*, *Cunoniaceae*, *Platanaceae*, отчасти у *Rosaceae* (*Crataegus*), *Celastraceae* и у *Compositae*. Такимъ образомъ онъ не является настолько рѣзко обособленнымъ типомъ, какъ устьичный аппаратъ *Gymnospermae* или *Gramineae*, такъ какъ не является типомъ единственнымъ безъ исключеній для цѣлыхъ крупныхъ систематическихъ группъ; но всетаки это показываетъ, что и устьица высшихъ растений, кромѣ разнообразныхъ измѣненій, вызванныхъ біологическими особенностями, могутъ представлять еще рядъ измѣненій болѣе глубокихъ, свойственныхъ внутренней организаціи цѣлыхъ систематическихъ группъ. Такимъ образомъ предположеніе O. Porsch'a (см. стр. 7), что при болѣе внимательномъ изслѣдованіи можно ожидать по-

явления известных филетических типов устьиц у покрытосемянных, вполне оправдалось на основании моих исследований.

Указав на значение устьиц как филетического признака, Porsch в своей работе впервые обратил внимание на отношение устьиц к биогенетическому закону. Он подчеркнул тот факт замечательного единообразия устьичного аппарата у всех ссмядолей, что представляет своего рода приспособление к приблизительно одинаковым внешним условиям прорастания всех растений в связи со слабой дифференцировкой органа и ограниченным количеством строительного материала. В противоположность ссмядолям на первичных листьях, Porsch мог уже констатировать в строении устьиц известное закрепление того типа, который уже у вполне развитых органов выступает вполне ясно, как приспособление к определенным внешним условиям. Автор избрал ряд примитивов с резко выраженными типами устьиц и проследил их изменение, как на первичных листьях, так и на старых вполне развитых, а также на стеблевых побегох, филлодиях и филлокладиях.

Материалом для этого послужили *Cytisus scoparius* (L.) Lk., *Spartium junceum* L., *Genista radiata* (L.) Scop., *Acacia heterophylla* Willd., *Oxalis bulbifolia* A. St. Hil., *Oxalis rusciformis* Mik., *Opuntia lasiocantha* Pfeiff., *Zea Mays* L. и *Hakea suaveolens* R. Br.

На всех этих примитивах Porsch мог констатировать, что уже у первичных листьев, которые развиваются приблизительно в тех же условиях, что и ссмядоли, выступают известные изменения в типе устьиц, которые можно объяснить себе как унаследованные признаки, являющиеся первыми этапами в истории развития устьиц у данного вида. „So stellt also der Wandel im Bau des Spaltöffnungsapparates vom Keimblatt bis zum Hauptassimilationsorgan der Gegenwart in vielen Fällen eine in bestimmter Richtung aufsteigende Stufenleiter von Entwicklungsstadien desselben dar, welche ohne weiteres auch als dessen phylogenetische Entwicklungsetappen für die betreffende Art, aber auch nur für diese, aufgefasst werden können, deren verbindende Zwischenglieder fehlen.“¹⁾

То, что Porsch мог только в слабой степени доказать для отдельных видов, мы удалось значительно расширить, благодаря открытию устьиц, характерных для более крупных групп покрытосемянных, и исследованию их истории развития. Я не ограничился только исследованием устьиц на первичных листьях и других ассимилирующих органах, как это делал Porsch, но обратил внимание на постепенные стадии развития устьиц на молодых листьях. В особенности исследование истории развития устьиц у *Rodgersia tabularis* (рис. 87—93), *Brexia madagascarensis* (рис. 94—97), *Platanus occidentalis* (p. 129—132), *Senecio acutangulus* (p. 268—270) и *Homogyne alpina* (p. 271—273) показало, что основной биогенетический закон может быть широко применен к устьицам некоторых семейств, так как в различных стадиях развития одного устьица можно было констатировать типы, какие мы встречаем у различных представителей данного се-

1) O. Porsch, l. c. p. 135.

мейства, так что, действительно, онтогенез является здесь известным повторением филогенеза.

То же самое можно сказать относительно водного типа устьиц, как можно было убедиться, проследив историю его развития у *Tussilago Farfara*, *Senecio Petasitis* и различных видов рода *Petasites*. Эти исследования показали, что устьица как воронкообразного типа, так и водного, в первоначальных стадиях своего развития вполне похожи на так называемые „нормальные“ устьица, которые следует таким образом считать первоначальным, примитивным типом, заложенным в основу строения всех покрытосемянных. Поэтому неудивительно, что он является постоянным на всех ссмядолях, несмотря на всякие изменения, могущие произойти с устьищем на старых вполне развитых листьях. „In allen Fällen“, говорит Porsch¹⁾ „handelt es sich im grossen und ganzen immer wieder um den gewöhnlichen Normaltypus, um Schliesszellen mit Vorhof, Zentralspalte und Hinterhof bei normalen Verlauf der Kutinisierung und der allbekannten Querschnittsform, welche in den Elementarlehrbüchern immer als Paradigma des Spaltöffnungsapparates fungiert“.

Принимая таким образом „нормальный“ тип устьиц за примитивный, становится ясным, почему в некоторых семействах, несмотря на широкое распространение воронкообразного типа, мы все-таки встречаем часто растения с нормальными устьицами. Дело в том, что дифференцировка листьев не у всех растений находится на одной и той же стадии развития и в некоторых случаях по отношению к устьицам остановилась на стадии ссмядолей. Интересно констатировать факт, что сочные мясистые листья, отчасти напоминающие по своему облику примитивные листья ссмядолей, всегда имеют нормальный тип устьиц. Так, нпр., у *Crassulaceae*, несмотря на их близкое родство с *Saxifragaceae*, мы находим только нормальные листья. Среди *Saxifragaceae*, где воронкообразный тип устьиц широко распространен, род *Saxifraga* с мясистыми листьями представляет известное исключение; но среди секции *Boraphila* мы уже видим известное стремление к образованию устьиц воронкообразного типа; но вместе с тем все представители этой секции имеют уже листья более широкие и крупные, отличающиеся от листьев большинства видов рода *Saxifraga*.

Согласно этому правилу мы видим, что такие мало дифференцированные листья, как, нпр. у *Zahlbrucknera paradoxa*, виды *Parnassia* или *Chrysosplenium* — обладают нормальными устьицами. То же самое, приблизительно, можно сказать о листьях видов *Senecio*: у листьев с мясистыми листьями выступает нормальный тип устьичного аппарата; у более или менее кожистых листьев мы встречаем воронкообразный тип.

Что воронкообразный тип устьиц, действительно, является филетическим типом, характерным для всей организации некоторых растений, это вытекает из того факта, что у тех растений, где он встречается на листьях, он выступает также на различных органах. Так, нпр., у *Rodgersia tabularis* только ссмядоли, да очень молодые листья имеют так называемые нормальные устьица, но уже на первых листочках молодого

1) l. c. p. 93.

растения, миниатюрными по сравнению съ огромными листьями старого растения, выступает воронкообразный типъ; тотъ же типъ мы видимъ и на черешкѣ, и на стеблѣ, и на листовыхъ влагалищахъ, и на малыхъ стеблевыхъ листьяхъ, а равнымъ образомъ на крупныхъ щитовидныхъ прикорневыхъ листьяхъ. Устьица стебля и черешка рѣзко отличаются отъ устьицъ листьевъ по своей крупной величинѣ, по толщинѣ стѣнокъ и т. д., но *типъ строенія* остается одинъ и тотъ же. Точно также одинъ и тотъ же типъ легъ въ основу строенія устьицъ на листѣ и на стеблѣ у *Boykinia rotundifolia* и *Francoa appendiculata*. Устьица на чашелистикахъ и лепесткахъ жасмина (*Philadelphus coronarius*) мало отличаются отъ устьицъ на листьяхъ того же растения.

Среди *Senecioneae* у *Kleinia odora* и *Kleinia Antheuphorbium* воронкообразный типъ устьицъ на стеблѣ еще болѣе рѣзко выраженъ, чѣмъ на листьяхъ. Въ другихъ случаяхъ у *Homogyne alpina* устьица на стеблѣ напоминаютъ устьица на болѣе молодыхъ листьяхъ, развивающихся одновременно со стеблемъ. Между тѣмъ, если бы считать этотъ типъ биологическимъ приспособленіемъ, то можно бы ожидать появленія различныхъ устьицъ на различныхъ органахъ растения.

На различіе строенія устьицъ на различныхъ органахъ одного и того же растения не разъ обращали вниманіе. Такъ D'Arboumont¹⁾ въ 1877 указываетъ на различія въ этомъ отношеніи у *Cissus quadrifolia*. M. Westermaier²⁾ отмѣтилъ не одинаковое углубленіе устьицъ на стеблѣ и на листѣ у *Cypripedium Calceolus* и *Majanthemum bifolium* и старается объяснить это механическимъ напряженіемъ поверхностной ткани. „Wir stehen hier also“ говоритъ онъ „vor dem eigentümlichen Fall, dass das flache Blatt, das doch der Verdunstung eine so grosse Oberfläche darbietet, hinsichtlich der Einsenkung der Stomata hinter dem Stengel zurücksteht. Käme dieser Einsenkung immer und überall nur Bedeutung als Schutzmittel gegen zu grosse Transpiration zu, so wäre ein solches Verhalten unverständlich. Fasst man aber für diese Fälle die obige Erwägung ins Auge, dass die Schliesszellen (dem Liliaceen-Typus angehörend) den Spannungen in der äussersten Organoberfläche entrückt werden sollen, so klärt sich das Verhältniss“.

Подобное соотношеніе устьицъ на стеблѣ и листѣ я наблюдалъ у *Kleinia odora* и *Kleinia Antheuphorbium*, гдѣ устьица на стеблѣ гораздо болѣе углублены, чѣмъ на листьяхъ. Для объясненія этого явленія, по моему, не нужно прибѣгать къ особой гипотезѣ, какъ это дѣлаетъ Westermaier, такъ какъ и съ точки зрѣнія защиты отъ транспираціи явленіе это объясняется просто. Вѣдь органомъ предназначеннымъ для транспираціи являются листья, задача же стебля передача воды и питательныхъ веществъ, поэтому естественно, что на одномъ и томъ же растеніи устьица на стеблѣ должны быть больше защищены отъ транспираціи, чѣмъ на листѣ. Теоретически совершенно возможенъ и такой случай, что на устьицахъ стебля мы могли

1) D'Arboumont. „Observations sur le stomates et les lenticelles du *Cissus quadrifolia*.“

2) M. Westermaier. Ueber Spaltöffnungen und ihre Nebenapparate. — Botanische Untersuchungen S. Schwendener zum 10. Februar 1899 dargebracht. Berlin. 1899. P. 63—80.

бы замѣтить приспособленія къ защитѣ отъ транспираціи, на листѣ же приспособленія къ ея усиленію.

На разницу въ строеніи устьицъ на листьяхъ и стебляхъ обратилъ также вниманіе P. D. Buck¹⁾, который описываетъ также устьица на корневищахъ *Convallaria majalis* и *Polygonatum multiflorum*. Довольно много примѣровъ въ этомъ отношеніи приводитъ O. Rorsch въ своемъ сравнительномъ изслѣдованіи различныхъ органовъ растения для доказательства дѣйствія биогенетическаго закона. На разницу эту указываетъ и Haberlandt въ своемъ учебникѣ.

Въ повѣйшее время H. C. Dommel²⁾ обратилъ вниманіе на устьица разныхъ видовъ р. *Euphorbia*, сравнивая тропическіе виды (кактусообразные) съ нашими. Разница здѣсь главнымъ образомъ въ поверхностномъ расположеніи устьицъ. Въ то время какъ листья нашихъ молочаевъ имѣютъ устьица типа мареновыхъ (*Rubiaceae*), стебли паравнѣ со стеблями тропическихкихъ видовъ принадлежать по устьицамъ къ типу лютиковыхъ (*Ranunculaceae*).

На стебляхъ нашихъ молочаевъ можно видѣть переходные типы отъ одного къ другому. Начиная съ тропическихкихъ черезъ стебли нашихъ молочаевъ, кончая ихъ листьями наблюдается постепенное уменьшеніе величины устьичнаго аппарата.

Констатированіе двухъ различныхъ типовъ устьицъ на стебляхъ и на листьяхъ нашихъ молочаевъ, еще разъ показываетъ, насколько установленные Vesque'омъ типы (*Rubiaceae* и *Ranunculaceae*) не имѣютъ значенія, какъ филетическій признакъ.

Когда мои изслѣдованія надъ устьицами были уже почти закончены, вышла интересная работа F. Warncke³⁾, касающаяся того же вопроса измѣненія устьичнаго аппарата на различныхъ органахъ одного и того же растения. Въ виду того, что въ кругъ изслѣдованій автора вошли нѣкоторые объекты, съ которыми и я имѣлъ дѣло, я долженъ остановиться болѣе подробно на этой работѣ, тѣмъ болѣе что не могу вполне согласиться съ нѣкоторыми выводами автора.

Цѣль работы — изслѣдовать болѣе детально устьичный аппаратъ на корневищахъ и листовыхъ влагалищахъ въ сравненіи съ устьицами листьевъ и стеблей тѣхъ же растений. Болѣе подробно изслѣдованы въ этомъ отношеніи слѣдующіе виды: *Oxalis tetraphylla*, *Tussilago farfara*, *Petasites niveus*, *P. officinalis*, *P. albus*, *Circaea lutetiana*, *Lysimachia vulgaris*, *Polygonatum officinale*, *Arum maculatum*, *Convallaria majalis*, *Polygonum Bistorta*, *Archangelica officinalis*, *Thapsia villosa*, *Festuca arundinacea*, *Psamma baltica*, *Psamma arenaria*, *Calamagrostis Epigeios*, *Zea Mays*, *Pinus montana*. Авторъ кромѣ того изслѣдовалъ еще устьичный аппаратъ 12-и видовъ, но описанія уже не приводитъ.

Общіе выводы, полученные авторомъ, сводятся къ слѣдующему. Устьица корневищъ имѣютъ стремленіе лежать въ одномъ уровнѣ съ эпидермисомъ

1) P. D. Buck. Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Durchlüftungssystems. 1902.

2) H. C. Dommel. Ueber die Spaltöffnungen der Gattung *Euphorbia*. — Berichte d. deutsch. Botan. Gesellsch. 1910, H. 3. P. 72—77.

3) Friedrich Warncke. Neue Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungen. — Jahrbücher f. wissensch. Botan. Bd. L. Leipzig, 1912. P. 21—66.

или возвышаться надъ поверхностью; никогда они не бываютъ погружены, даже если такой формы устьица встрѣчаются на стеблѣ или на листьяхъ того же растенія. Между тѣмъ устьица внутренней стороны листового влагалища никогда не возвышаются надъ поверхностью, но и рѣдко бываютъ погружены. Замыкающія клѣтки устьицъ внутренней стороны влагалищъ отличаются отъ устьицъ наружной поверхности болѣе нѣжными стѣнками, а у злаковъ отличаются и общимъ строеніемъ, такъ какъ принадлежатъ къ типу лилейныхъ, въ то время какъ на наружной поверхности выступаетъ свойственный злакамъ типъ. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ устьица внутренней стороны немного больше устьицъ на наружной сторонѣ.

Устьица корневища немного больше, чѣмъ устьица стебля, мало отличаясь толщиной стѣнокъ, но имѣютъ стремленіе сильнѣе развивать внутренніе выступы, чѣмъ на стеблѣ. Къ этому сводятся первичныя отличія описываемыхъ устьицъ. Къ вторичнымъ отличіямъ авторъ причисляетъ попытки растенія избавиться отъ устьицъ; поэтому во многихъ случаяхъ на корневищахъ и внутреннихъ влагалищахъ листьевъ мы устьицъ не встрѣчаемъ, или устьица закрываются посредствомъ скопленія въ нихъ смолистыхъ и восковыхъ веществъ, редукціи дыхательной полости, заростанія ея сосѣдними клѣтками, которыя иногда способны дѣлиться и давать слои пробки.

Дальше авторъ указываетъ, что устьица стебля и черешка почти всегда одинаковы, отъ устьицъ же листа первые отличаются болѣе крупными размѣрами и болѣе сильнымъ развитіемъ стѣнокъ замыкающихъ клѣтокъ; по формѣ они часто бываютъ похожи, но иногда сильно отличаются.

Форма устьицъ внѣшней части листового влагалища ближе всего стоитъ къ устьицамъ стебля.

Разсматривая затѣмъ экономическое значеніе разницы въ строеніи устьицъ и ихъ причины, Wagnske указываетъ, что какъ внутренняя сторона влагалища, такъ и корневища находятся постоянно въ относительно влажномъ воздухѣ, гдѣ, по крайней мѣрѣ, нѣтъ значительныхъ колебаній влажности, этимъ поэтому можно объяснить, что устьица этихъ органовъ держатся приблизительно поверхности. Съ другой стороны устьица эти не выдаются и въ силу механическихъ соображеній: на внутренней поверхности влагалищъ вслѣдствіе тѣсноты пространства и давленія стебля, на корневищахъ же вслѣдствіе давленія окружающихъ частицъ почвы.

Дальше авторъ отмѣчаетъ существованіе въ устьицахъ злаковъ на влагалищахъ извѣстной корреляціи между погруженіемъ устьица и величиною клѣтокъ эпидермиса. Тамъ, гдѣ величина клѣтокъ кожицы немного превосходитъ замыкающія клѣтки, устьица лежатъ почти въ уровень съ поверхностью, тамъ, гдѣ эпидермисъ сильно разрастается, замыкающія клѣтки, оставаясь малыхъ размѣровъ, являются глубоко погруженными.

Изъ факта, что клѣтки эпидермиса на внутренней сторонѣ влагалища у *Zea Mays*, гдѣ находится типъ устьицъ такой, какъ у лилейныхъ, въ три раза ниже соотвѣтственныхъ клѣтокъ на наружной поверхности, гдѣ устьица типа злаковъ, авторъ выводитъ заключеніе, что послѣдній слѣдуетъ считать формой приспособленія къ опредѣленному строенію эпидермиса, а именно къ узкимъ клѣткамъ.

„Die soeben an ein und derselben Pflanzen festgestellten Beziehungen

zwischen der Form der Epidermiszellen und dem Typus der Spaltöffnungen legen uns den Gedanken nahe, dass der Gramineentypus nicht nur ein für gewisse Pflanzengruppen, Gramineen und Cyperaceen, charakteristisches Organisationsmerkmal darstellt, sondern auch als Anpassungsform an bestimmte Bauverhältnisse der Epidermis aufzufassen ist“.

На основаніи своихъ изслѣдованій Wagnske выступаетъ противъ стремленія O. Porsch'a объяснять строеніе устьицъ на основаніи біогенетическаго закона. Возраженія его сводятся къ слѣдующему.

1) Porsch держался невѣрнаго метода, сравнивая устьица на различныхъ органахъ растеній, между тѣмъ въ различномъ строеніи этихъ органовъ достаточно основаній для того, чтобы ихъ устьица были построены различно.

2) Porsch нашелъ на влагалищахъ проростка *Zea Mays* типъ устьицъ близкій къ лилейнымъ и вслѣдствіе этого считалъ послѣдній типъ болѣе примитивнымъ въ сравненіи съ типомъ злаковъ. Между тѣмъ Wagnske доказалъ, что этотъ типъ выступаетъ у многихъ злаковъ на внутренней сторонѣ листовыхъ влагалищъ. Скорѣе, думаетъ онъ, можно принять, что типъ злаковъ является болѣе старымъ и подъ вліяніемъ особыхъ условій внутри влагалищъ или на влагалищахъ проростковъ измѣнился въ типъ лилейныхъ, который, впрочемъ, въ чистой формѣ рѣдко выступаетъ.

3) Wagnske нашелъ, что у *Acacia longifolia* и *A. verticillata* на черешкахъ проростковъ типъ устьицъ такой же, какъ на филлодіяхъ, между тѣмъ какъ Porsch считалъ его сходнымъ съ листочками и думалъ, что типъ устьицъ у филлодіевъ образовался въ позднѣйшее время какъ приспособленіе къ болѣе сухой.

4) Наконецъ, по мнѣнію автора, работа H. C. Dörmela, гдѣ два типа устьицъ выступаютъ на стеблѣ и на листьяхъ *Euphorbia*, независимо отъ климата и мѣстообитанія, является вѣскимъ доказательствомъ противъ взглядовъ Porsch'a.

Мои изслѣдованія доказали несостоятельность подобнаго рода возраженій противъ филогенетическаго направленія въ изслѣдованіи устьицъ вообще, и въ частности противъ взглядовъ Porsch'a. Мною были установлены факты, что извѣстный филогенетическій типъ устьицъ проявляется вполне ясно на различныхъ органахъ растеній, какъ это мы видѣли у ряда представителей семейства *Saxifragaceae* въ особенности у *Rodgersia tabularis*, а также у *Kleinia (odora)* и *Antheuphorbium*) etc. Вполнѣ вѣрно замѣчаніе Wagnske что „въ различномъ строеніи этихъ органовъ достаточно основаній для того, чтобы ихъ устьица были построены различно.“ Но всѣ эти различія, какія устанавливаетъ Wagnske, въ большинствѣ случаевъ чисто количественнаго характера, т. е. устьица могутъ быть болѣе или меньше, мѣняется величина выступовъ, величина полостей въ замыкающихъ клѣткахъ и въ особенности положеніе послѣднихъ по отношенію къ поверхности. Все это извѣстныя измѣненія и различія, связанныя съ дѣйствіемъ внѣшнихъ факторовъ, и не имѣющія никакого отношенія къ филогенетическимъ типамъ. Во всѣхъ же случаяхъ, гдѣ мы, дѣйствительно, имѣемъ дѣло съ филогенетическимъ типомъ устьицъ, легко открыть присутствіе его не только на листьяхъ, но и на различныхъ другихъ органахъ того же растенія; такимъ образомъ методъ сравненія устьицъ на отдѣльныхъ органахъ приводитъ къ опредѣленнымъ резуль-

татамъ, вполне подтверждающихъ филетическое значеніе устьичнаго аппарата, вопреки мнѣнію Wagnske.

Весьма интереснымъ фактомъ является констатированіе Wagnske присутствія на внутренней поверхности влагалищъ злаковъ устьицъ, приближающихся къ типу лилейныхъ. То же самое раньше констатировалъ и Porsch на влагалищныхъ проросткахъ *Zea Mays*. Съ точки зрѣнія моихъ изслѣдованій, гдѣ было доказано, что всѣ молодые устьица въ своемъ строеніи представляютъ такъ называемый нормальный типъ, этотъ фактъ вполне понятенъ и нисколько не можетъ быть возраженіемъ противъ филетическаго значенія типа устьицъ у злаковъ. Типъ этотъ, выступающій у *Gramineae* и *Cyperaceae*, всецѣло связанъ съ внутренней организаціей этихъ растений и появленіе его нельзя объяснять только однимъ факторомъ, какъ это дѣлаетъ Wagnske, считая его формой приспособленія къ извѣстному строенію эпидермиса, а именно къ узкимъ клѣткамъ. Самъ Wagnske констатируетъ присутствіе этого рѣзко выраженнаго типа на различныхъ органахъ злаковъ — на пластинкѣ листа, на стеблѣ и на внѣшней поверхности влагалищъ; только на внутренней поверхности влагалищъ онъ представляетъ нѣкоторое отклоненіе въ сторону типа лилейныхъ. Такъ какъ послѣдній типъ или такъ называемый нормальный встрѣчается на молодыхъ проросткахъ, то ясно, что мы имѣемъ здѣсь дѣло съ возвращеніемъ къ болѣе молодому первичному типу строенія.

Какъ всякій филетическій типъ, такъ и типъ злаковъ представляетъ своего рода приспособленіе къ внѣшнимъ факторамъ, но приспособленіе, выработанное предками данныхъ группъ и глубоко связанное съ общей организаціей растений. Поэтому, какъ показалъ Porsch, типъ этотъ можетъ иногда и приближаться къ типу *Liliiflorae* тамъ, гдѣ и внутренняя организація группы подходитъ ближе къ послѣднему типу, какъ это мы видимъ у *Scirpoideae*, которыя по строенію цвѣтѣвъ, развитію обоихъ половъ въ одномъ цвѣткѣ и развитію цвѣтныхъ покрововъ гораздо ближе стоятъ къ предкамъ *Liliiflorae*, чѣмъ группа *Caricoideae*; поэтому и у *Scirpoideae* устьица, хотя и принадлежатъ къ типу злаковъ, но стоятъ ближе къ *Liliiflorae*. Весьма интересно было изслѣдованіе, произведенное Porsch'омъ надъ устьицами у *Juncaceae*, семейства въ анатомическомъ отношеніи стоящаго весьма близко къ *Gramineae* и *Liliaceae*, представляющаго примитивный типъ среди *Liliiflorae*. Среди этого семейства Porsch могъ констатировать устьица, приближающіяся къ типу *Gramineae*, и притомъ maximum такой близости можно было замѣтить у *Juncus glaucus*, растенія въ анатомическомъ отношеніи представляющаго наиболѣе рѣзко выраженное въ данномъ семействѣ стремленіе къ ксерофитному строенію.

Этотъ фактъ стоитъ въ полномъ соотвѣтствіи съ общимъ взглядомъ на типъ *Gramineae*, который въ нынѣшнемъ своемъ развитіи представляетъ конечную стадію постепеннаго филогенетическаго преобразованія типа лилейныхъ въ смыслѣ ксерофитнаго приспособленія. Этотъ взглядъ находитъ себѣ подтвержденіе и въ онтогенезѣ устьицъ, какъ показалъ Porsch. Нахожденіе же такого примитивнаго переходнаго типа устьицъ и на нѣкоторыхъ органахъ взрослыхъ растений, какъ показалъ Wagnske для внутреннихъ по-

верхностей влагалищъ, нисколько не можетъ противорѣчить взгляду на устьица у *Gramineae*, какъ на извѣстный филетическій признакъ.

Точно также констатированіе Wagnske на черешкахъ проростковъ акацій устьицъ такого же типа, какъ у филлодіевъ, вноситъ только существенную поправку въ одно изъ наблюденій Porsch'a, но не можетъ поколебать его общей точки зрѣнія. Что касается наконецъ работы Н. С. Домега, то я уже указалъ, что нахожденіе у *Euphorbia* такихъ „типовъ“ устьицъ, какъ типъ „мареновыхъ“ и „лютиковыхъ“ не можетъ быть возраженіемъ противъ взглядовъ Porsch'a, такъ какъ типы, установленные Vesque'омъ, не имѣютъ никакого значенія съ филогенетической точки зрѣнія.

Въ тѣхъ случаяхъ, гдѣ Wagnske имѣлъ дѣло съ рѣзко выраженнымъ филетическимъ типомъ устьицъ, какъ, нпр., у *Pinus montana*, тамъ, изслѣдуя хвои въ свободнолежащей части и во влагалищахъ, прилегающихъ другъ къ другу, онъ могъ констатировать только измѣненіе въ величинѣ и формѣ внѣшней воздушной полости, но типъ устьицъ голосѣмянныхъ въ обоихъ случаяхъ выступилъ во всей своей полнотѣ. Точно также такія же мелкія внѣшнія отличія были констатированы и у большинства изслѣдованныхъ объектовъ у устьицъ на различныхъ органахъ.

Кромѣ злаковъ, нѣкоторыя болѣе крупныя отличія онъ могъ констатировать и въ устьицахъ *Tussilago farfara* и разныхъ видовъ *Petasites* (*niveus*, *officinalis* и *albus*), гдѣ кромѣ нормальнаго типа можно было констатировать и водный типъ, а отчасти и воронкообразный.

Фактическая сторона изслѣдованій Wagnske совпадаетъ съ моими изслѣдованіями. Судя однако по описанію устьицъ у *Petasites niveus* (у Wagnske безъ автора), можно констатировать, что онъ имѣлъ дѣло съ *Petasites tomentosus* DC., такъ какъ описаніе вполне подходитъ подъ ту картину, какую я замѣтилъ у *Petasites tomentosus* (присутствіе устьицъ на 2-хъ сторонахъ и форма близкая къ нормальному типу); между тѣмъ у *Petasites niveus* устьица, повидимому, только на нижней сторонѣ листа и воднаго типа.

Интересно, что Wagnske для *Petasites niveus* = *tomentosus* констатируетъ присутствіе на корневищѣ чрезвычайно ясно выраженнаго воронкообразнаго типа, на черешкѣ же листа типъ переходный съ очень слабо выраженнымъ заднимъ дворикомъ.

Такое различіе формы устьицъ у различныхъ органовъ можетъ намъ дать ключъ къ пониманію значенія даннаго типа. Стремленіе къ этому типу заложено и въ листьяхъ даннаго вида, гдѣ задній дворикъ уже сильно уменьшенъ; на черешкахъ онъ еще замѣтенъ, а на корневищѣ онъ совершенно исчезаетъ и воронкообразный типъ устьицъ выступаетъ съ полною ясностью.

Такъ какъ на корневищахъ, какъ доказалъ Wagnske, замѣтно стремленіе къ закупоркѣ устьицъ, то и выступающій на нихъ воронкообразный типъ устьицъ вѣроятно нормальнаго, повидимому, имѣетъ цѣлью болѣе плотное закрытіе устьицъ, чѣмъ то, которое достигается при помощи нормальнаго типа. Тотъ же самый выводъ можно сдѣлать на основаніи моего наблюденія надъ устьицами у *Petasites tomentosus* на пескѣ и въ водѣ; въ первомъ случаѣ мы видимъ типъ устьицъ близкихъ къ воронкообразному, во второмъ настоящій воронкообразный; разъ послѣдній типъ появляется въ средѣ, гдѣ мы должны

ожидать приспособлений къ болѣе плотному закрытію устьицъ, то можно вывести заключеніе, что этотъ типъ устьицъ является приспособленіемъ, такъ сказать ксерофитнаго характера. Къ этому можно прибавить тотъ фактъ, что на стеблѣ нѣкоторыхъ видовъ *Kleinia* этотъ типъ гораздо лучше выраженъ, чѣмъ на листьяхъ. Исслѣдованія листьевъ показали, что воронкообразный типъ устьицъ никогда не встрѣчается у листьевъ нѣжныхъ, и сочныхъ, а чаще всего выступаетъ у листьевъ болѣе или менѣе кожистыхъ, причемъ этимъ типомъ обладаютъ и многіе вѣчно-зеленые листья. Наконецъ, интересенъ фактъ, что на молодыхъ листьяхъ этотъ типъ является не сразу, а путемъ постепеннаго метаморфоза такъ называемаго нормальнаго типа, проявляясь во всей ясности только на старыхъ листьяхъ. Все это говоритъ въ пользу предположенія, что открытый мною типъ устьицъ, являясь филетическимъ признакомъ для нѣкоторыхъ семействъ, представляетъ въ то же время извѣстное приспособленіе ксерофитнаго характера. Это еще не значитъ, что онъ долженъ непременно выступать у всѣхъ ксерофитовъ, такъ какъ онъ связанъ съ внутренней организаціей нѣкоторыхъ семействъ. Подобно тому, какъ типъ устьицъ злаковъ, являясь характернымъ филетическимъ признакомъ для *Gramineae* и *Cyperaceae*, находится въ тѣсной связи съ ихъ ксерофитной структурой, точно также и воронкообразный типъ устьицъ, будучи заложеннымъ въ организацію нѣкоторыхъ семействъ, выступаетъ наружу только на органахъ ксерофитнаго характера, являясь такимъ образомъ нѣкотораго рода приспособленіемъ отдаленныхъ предковъ растений, обладающихъ этимъ типомъ устьицъ.

Въ виду того, что на всѣхъ сѣмядоляхъ и молодыхъ листьяхъ выступаетъ только такъ называемый нормальный типъ устьицъ, всякія отступленія отъ воронкообразнаго типа въ нѣкоторыхъ семействахъ можно легко объяснить, какъ остановку на болѣе примитивномъ типѣ, заложенномъ въ основу строенія, повидимому, всѣхъ *Angiospermae*.

Нормальный типъ устьицъ, какъ доказалъ Швенденер¹⁾, является аппаратомъ способнымъ закрываться или открываться въ зависимости отъ тургора замыкающихъ клѣтокъ. Вслѣдствіе этого правильное его дѣйствіе всецѣло зависитъ отъ условій снабженія замыкающихъ клѣтокъ водою, такъ что устьица являются аппаратомъ, приспособленнымъ къ постоянному и равномерному притоку влаги. Понятно поэтому, что этотъ типъ неизмѣнно появляется на первыхъ листочкахъ, какъ на органахъ, развивающихся при условіи приблизительно равномерной влажности. Когда эти условія подвергаются рѣзкимъ измѣненіямъ, то и типъ устьицъ соотвѣтственнымъ образомъ измѣняется.

Мы можемъ различить здѣсь измѣненія двоякаго рода: 1) признаки приспособляемости, какъ нпр. погруженіе или повышеніе замыкающихъ клѣтокъ и связанныя съ ними особенности а 2) организаціонные признаки, какими обладаетъ нпр. типъ устьицъ злаковъ, голосѣмянныхъ или описанный мною воронкообразный типъ устьицъ. Рѣзкой разницы между этими измѣненіями, конечно, провести нельзя.

1) S. Schwendener. Ueber Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. — Monatsberichte der Königl. Akademie der Wissensch. Berlin. 1881.

Такъ нпр. раздѣленіе передняго дворика на 2 полости, благодаря появленію особыхъ выступовъ, является приспособленіемъ нѣкоторыхъ вѣчно-зеленыхъ листьевъ къ пониженію транспираціи. Такой типъ былъ констатированъ мною у представителей различныхъ семействъ, какъ *Pittosporum viridiflorum* (*Pittosporaceae*), *Apodytes dimidiata* (*Teacineae*) и *Homogyne alpina* (*Compositae*).

Похожій типъ былъ констатированъ и раньше Guttenberg¹⁾ для филлокладіевъ *Ruscus aculeatus* L. Исслѣдованіе имъ близкихъ формъ показало, что тотъ же типъ въ рѣзко выраженной или въ редуцированной формѣ можно констатировать и на филлокладіяхъ *Ruscus hypoglossum* L., *R. hypophyllum* L., *Danäe racemosa* (L.) Mönch. и *Semele androgyna* (L.) Kunth., а также и на осевыхъ органахъ этихъ растений. Такимъ образомъ для даннаго цикла формъ описанный типъ устьицъ уже будетъ организаціоннымъ, филетическимъ признакомъ, являющимся приспособленіемъ общимъ всѣмъ предкамъ данныхъ видовъ, въ то же время это, несомнѣнно, приспособленіе ксерофитнаго характера.

Основнымъ моментомъ въ образованіи воронкообразнаго типа устьицъ является сильное разрастаніе переднихъ выступовъ, вслѣдствіе чего является расширеніе передняго дворика и постепенное углубленіе щели устьица, какъ это можно было наблюдать на разныхъ типахъ переходныхъ отъ нормальнаго къ воронкообразному. Въ послѣднемъ типѣ закрытіе устьицъ совершается, благодаря выступамъ задняго дворика и такимъ образомъ устьице не находится уже въ такой тѣсной зависимости отъ измѣненія тургора и притока влаги, что весьма важно для органовъ, обладающихъ болѣе ксерофитной организаціей.

Весьма интересно было констатировать у *Senecioneae* присутствіе, наравнѣ въ воронкообразномъ типомъ, воднаго типа устьицъ, который въ биологическомъ отношеніи является противоположностью изслѣдованному мною типу, представляя, повидимому, приспособленіе гидрофильнаго характера. Haberlandt²⁾ отмѣтилъ впервые его присутствіе у листьевъ растений, плавающихъ на поверхности воды, какъ *Lemna minor*, *Trianca bogotensis*, *Hydrocharis morsus ranae*, *Limnocharis nymphaeoides*, *Nymphaea alba*, *N. thermalis*, *Victoria regia*, *Euryale ferox*, *Trapa natans* etc. Впослѣдствіи³⁾ имъ было указано болѣе широкое распространеніе этого типа въ особенности у папоротниковъ, обитателей влажныхъ тропическихъ лѣсовъ, а также и у другихъ семействъ, какъ *Commelyneae*, *Acanthaceae*, *Gesneraceae* и др. изъ такихъ же мѣстонахожденій. У нѣкоторыхъ плавающихъ листьевъ какъ *Potamogeton natans*, *Limnanthemum nymphaeoides* и *Alisma natans*, несмотря на довольно сильное развитіе вѣшнихъ кутикулярныхъ выступовъ, закрытіе устьицъ

1) H. R. von Guttenberg. Anatomisch-physiologische Untersuchungen über immergrünes Laubblatt der Mediterranflora. — Engler's Botanische Jahrbücher. Bd. 38. 1907. P. 441—442.

2) Haberlandt. Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates. — Flora. 1887. № 7. P. 1—14.

3) Haberlandt. Physiologische Pflanzenanatomie. VI. Auflage. — Leipzig. 1909. P. 425.

происходить посредством выпуклости брюшной стороны, хотя въ этомъ отношеніи *Potamogeton natans* представляетъ весьма интересное исключеніе, такъ какъ закрытіе устьицъ иногда происходитъ, благодаря сближенію внутреннихъ кутикулярныхъ выступовъ¹⁾. Это обстоятельство сближаетъ эти устьица съ воронкообразнымъ типомъ.

Два названныхъ типа являются самыми крайними измѣненіями, какимъ можетъ подвергаться форма щели въ поперечномъ разрѣзѣ. Въ измѣненіи нормальнаго типа устьицъ, вмѣсто закрытія при помощи выпячивания брюшной стѣнки замыкающихъ клѣтокъ, можетъ выступать закрытіе посредствомъ кутикулярныхъ выступовъ: если это наружные кутикулярные выступы, а подъ ними начинается сразу воздушная полость, тогда мы имѣемъ водный типъ устьицъ, въ другомъ случаѣ, когда замыканіе производится главнымъ образомъ при помощи внутреннихъ выступовъ, тогда мы имѣемъ воронкообразный типъ. Гдѣ появляется послѣдній типъ, тамъ онъ, повидимому, глубоко связанъ съ организаціей растений, являясь такимъ образомъ филетическимъ признакомъ для нѣкоторыхъ крупныхъ группъ цвѣтковыхъ растений. Между тѣмъ водный типъ является скорѣе биологическимъ типомъ, вызваннымъ внѣшними условіями, поэтому онъ можетъ появляться въ разныхъ семействахъ; но въ предѣлахъ мелкихъ систематическихъ группъ, какъ нпр. для отдѣльнаго вида или рода, онъ является до нѣкоторой степени филетическимъ признакомъ, оставаясь неизмѣннымъ и при наличности различныхъ условій произрастанія даннаго вида.

Такимъ образомъ съ морфологической точки зрѣнія оба типа являются весьма близкими и они иногда могутъ выступать рядомъ, нпр. у разныхъ видовъ *Petasites*, *Ligularia*, *Senecio* etc., но филетическое ихъ значеніе различно. Воронкообразный типъ, какъ менѣе зависящій отъ внѣшнихъ условій, является, повидимому, типомъ болѣе старымъ, болѣе глубоко связаннымъ со всей организаціей растения; поэтому онъ и выступаетъ часто у цѣлага ряда крупныхъ систематическихъ группъ, связанныхъ между собою общимъ происхожденіемъ.

Подробное изслѣдованіе устьицъ извѣстныхъ группъ растений можетъ представить большой интересъ не только съ общей биологической и морфологической точки зрѣнія, но можетъ имѣть значеніе и для генетической систематики. Большая заслуга въ этомъ отношеніи принадлежитъ О. Porsch'у, что онъ впервые выдвинулъ этотъ вопросъ и освѣтилъ его съ различныхъ сторонъ, собравъ извѣстныя до него въ литературѣ данныя и дополнивъ ихъ новыми фактами. Важнымъ фактомъ въ этомъ отношеніи является констатированіе имъ, что *Casuarinaceae* обладаютъ устьичнымъ аппаратомъ того же типа, что и *Gymnospermae*, являясь такимъ образомъ единственнымъ исключеніемъ въ этомъ отношеніи среди покрытосѣмянныхъ²⁾. Правда, новѣйшія изслѣдованія надъ *Casuarinaceae*, въ особенности изслѣдованія Frgye'a (1903)³⁾ показали, что онѣ стоятъ не такъ ужъ близко къ *Gymnospermae*, какъ пред-

1) Haberlandt. Flora l. c. P. 7. Taf. II, Fig. 3.

2) O. Porsch. Der Spaltöffnungsapparat von *Casuarina* und seine phyletische Bedeutung. — Oesterr. Botan. Zeitschr. 1904. см. также книги O. Porsch. Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. — Jena. 1905.

3) J. P. Lotsy. Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. III. 1911. P. 931—941.

полагалъ въ свое время Treub, такъ какъ зародышевой мѣшокъ развивается у нихъ по общему типу *Angiospermae*, антиподы, которыхъ Treub не замѣтилъ, оказались на лицѣ и эндоспермъ развивается послѣ оплодотворенія. Тѣмъ не менѣе фактъ болѣе мощнаго развитія спорообразующей ткани и присутствіе устьицъ особаго типа ясно указываютъ, что эти растения, несмотря на свою несомнѣнную принадлежность къ *Angiospermae*, являются вѣткой, ближе всего связанной съ общимъ пнемъ *Gymnospermae*. Продолжая дальнѣе работу Porsch'a, я могъ доказать, что устьичный аппаратъ у покрытосѣмянныхъ обладаетъ гораздо большимъ разнообразіемъ, чѣмъ предполагалось до сихъ поръ. Весьма интересно нахожденіе новаго типа устьицъ у *Saxifragaceae* въ связи съ новѣйшими работами Hallier¹⁾, касающимися филогенетической системы покрытосѣмянныхъ. Послѣдній раздѣляетъ весь рядъ *Angiospermae* на двѣ крупныя группы: *Proterogenae* и *Saxifragenae*. Первая выводятся отъ ископаемыхъ *Magnoliaceae*, а включаютъ въ себя изъ двудольныхъ *Polycarpicae*, отъ которыхъ Hallier выводитъ почти всѣ однодольныя. Этотъ взглядъ о происхожденіи однодольныхъ (за исключеніемъ *Spadiciflorae*) отъ *Polycarpicae* раздѣляетъ Wettstein²⁾ и Lotsy³⁾. Съ другой стороны *Saxifragenae* должны обнимать всѣ остальные семейства двудольныхъ. Если такимъ образомъ принять существованіе двухъ крупныхъ вѣтвей въ генеалогическомъ деревѣ покрытосѣмянныхъ, то на основаніи нахожденія такого характернаго признака, какъ особое строеніе устьицъ у *Saxifragaceae*, можно предполагать, что признакъ этотъ будетъ появляться и у многихъ другихъ семействъ всей группы формъ, происходящихъ отъ названнаго семейства, въ то время, какъ у другой группы — *Proterogenae* гораздо меньше оснований встрѣтить эту особенность строения. И дѣйствительно, ни въ литературѣ, ни въ моихъ изслѣдованіяхъ, правда, незначительнаго числа формъ этой группы новый типъ устьицъ не замѣченъ. Не желая покамѣстъ расширять до безконечности своихъ изслѣдованій, я нарочно оставилъ въ сторонѣ и не касался однодольныхъ, имѣя въ виду, что ихъ устьичный аппаратъ, а именно лилейныхъ (*Amaryllis formosissima*), послужилъ исходнымъ пунктомъ для классическихъ изслѣдованій Schwendener'a⁴⁾ надъ строеніемъ и механикой закрыванія и открыванія устьицъ, и этотъ типъ — примитивный, какъ пока-

1) H. Hallier. Ueber Verwandtschaftsverhältnisse der Tubifloren und Ebenalen, den polyphyletischen Ursprung der Sympetalen und Apetalen und die Anordnung der Angiospermen überhaupt. Vorstudien zum Entwurf eines Stammbaums der Blütenpflanzen. — Abhandl. a. d. Gebiete d. Naturw. v. Naturw. Verein in Hamburg. Bd. XII. 2 Hälfte. 1901. P. 1—112.

H. Hallier. Über *Juliania*, eine *Terebinthaceen*-Gattung mit Cupula, und die wahren Stammeltern der Kätzchenblütler. Neue Beiträge zur Stammesgeschichte nebst einer Übersicht über das natürliche System der *Dicotyledonen*. — Dresden C. Heinrich. 1908. 210 pp. 8°. Авторефератъ Bot. Centralbl. Bd. 110. 1909. P. 184—189.

См. также J. P. Lotsy. Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. III. 1911. 927—951.

2) R. v. Wettstein. Handbuch der systematischen Botanik. II Aufl. Leipzig. 1911.

3) J. P. Lotsy. Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. III. 1911.

4) S. Schwendener. Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. — Monatsbericht der kön. Akademie d. Wiss. zu Berlin. 1881. P. 833—867.

зали мои изслѣдованія, былъ принятъ какъ общій „нормальный“ типъ для всѣхъ покрытосѣмянныхъ. Съ другой стороны O. Porsch (l. c.), интересуясь генезисомъ устьицъ у *Gramineae*, посвятилъ много мѣста въ своей книгѣ изслѣдованію устьицъ у однодольныхъ — не только *Gramineae* и *Cyperaceae*, но и исходнаго типа — *Liliiflorae*. Все это заставляетъ предполагать, что, вѣроятно, всѣ *Proterogenae*, за исключеніемъ такихъ рѣзко обособленныхъ біологическихъ типовъ, какъ злаки, обладаютъ такъ наз. „нормальнымъ“ типомъ устьицъ. Единственнымъ исключеніемъ, съ точки зрѣнія системы Wettstein'a и Hallier является констатированіе мною воронкообразнаго типа устьицъ у *Platanaceae*, какъ я на это указывалъ выше¹⁾. Но надо замѣтить, что оба названные автора считаютъ это семейство вмѣстѣ съ родственными *Hamamelidaceae* какъ бы переходнымъ къ другой группѣ. Wettstein ставитъ его на границѣ между *Monochlamydeae* и *Dialypetales*; Hallier, зачисляя его въ *Proterogenae*, соединяетъ его стрѣлкой съ *Saxifragaceae*. Добытый мною фактъ особаго строенія устьицъ у *Platanaceae* заставляетъ причислить это семейство къ несомнѣннымъ *Saxifragenae*.

Въ послѣдней группѣ съ точки зрѣнія системы Hallier можно было ожидать появленія устьицъ описаннаго мною типа, что, дѣйствительно, оказалось на самомъ дѣлѣ, хотя, конечно, далеко не у всѣхъ, а только у нѣкоторыхъ представителей. Съ точки зрѣнія названной системы вполне понятно неожиданное для меня на первый взглядъ нахожденіе устьицъ новаго типа у *Celastraceae*; послѣднія, по мнѣнію Hallier, выводятся непосредственно отъ *Saxifragaceae* и находятся въ близкомъ родствѣ съ этимъ семействомъ.

Система Hallier нѣсколько разъ измѣнялась авторомъ, что не удивительно при той запутанности генезиса высшихъ представителей растительнаго царства, какая господствуетъ въ типѣ *Angiospermae*, генеалогическое дерево которыхъ не возвышается въ видѣ стройнаго пня съ правильно расположенными боковыми отпрысками, но скорѣе заканчивается ширмообразною кроною съ массою перепутанныхъ вѣтокъ, лежащихъ приблизительно на одномъ уровнѣ, отличающихся большимъ разнообразіемъ, но въ то же время чрезвычайно близкихъ. Ботаническая систематика въ лицѣ важнѣйшихъ своихъ представителей, какъ Engler, Warming и Wettstein, авторовъ руководствъ и учебниковъ, преслѣдуетъ двѣ цѣли: 1) чисто научную — дать болѣе или менѣе вѣрную картину генезиса растительныхъ формъ и 2) практическую, считающуюся съ удобствами классификаціи. Вслѣдствіе этого системы эти носятъ, понятно, извѣстный статическій характеръ и должны избѣгать всякихъ гипотезъ. Но если отрѣшиться отъ практической цѣли и заняться только вопросомъ о генезисѣ растительныхъ формъ, какъ это дѣлаетъ Hallier, то тутъ мы вступаемъ уже въ область динамической систематики, науки, такъ сказать, *in statu nascendi*, гдѣ открывается широкое поле для различныхъ гипотезъ, гдѣ чуть ли не каждое новое морфологическое изслѣдованіе можетъ заставить измѣнить взгляды на сродство формъ и ввести новые перестановки въ системѣ.

Въ послѣдней своей работѣ Hallier разбиваетъ свои *Saxifragenae* на

1) См. стр. 49.

двѣ группы: *Theigenae* и *Saxifragenae sensu str.* Первая, имѣя начало въ *Magnoliaceae* выводится отъ *Ternstroemiaceae*, отъ которыхъ въ свою очередь происходятъ *Saxifragaceae* и всѣ тѣ порядки двудольныхъ, которые выводились имъ раньше отъ *Ternstroemiaceae*. Вторая, меньшая вѣтвь ограничивается до *Rosales*, *Trebinthinae*, *Celastrales*, *Rhamnales*, *Umbelliflorae*, *Halorhagales*, *Caprifoliaceae*, *Valerianaceae* и *Dipsacae*. Такимъ образомъ *Saxifragaceae* опять стоятъ на поворотной точкѣ вѣтвленія двухъ отпрысковъ, и каждый изъ нихъ поэтому представляетъ большую и меньшую долю сродства съ этимъ семействомъ.

Неудивительно поэтому, что и устьица новаго типа появляются, какъ у *Saxifragenae sensu str.* (*Celastraceae*), такъ и у *Theigenae* (*Saxifragaceae*, *Cunoniaceae*, *Compositae*). Фактъ широкаго распространенія устьицъ воронкообразнаго типа у сложноцвѣтныхъ заставляетъ признать болѣе близкое родство этого семейства съ *Saxifragaceae*, несмотря на большую разницу въ строеніи цвѣтка. Оказывается, что къ такому же выводу на основаніи совершенно иныхъ данныхъ приходитъ и Hallier, говоря „*doch ziehe ich gegenwärtig auch die Ableitung der letzten Ordnung (Campanulinen) von hydrangeen-artigen Saxifragaceen in's Bereich der Möglichkeit.*“¹⁾

Такимъ образомъ изслѣдованіе устьичнаго аппарата можетъ иногда дать ключъ къ выясненію филогенеза различныхъ растительныхъ группъ. Къ сожалѣнію, я могъ до сихъ поръ изслѣдовать сравнительно незначительное количество видовъ. Матеріалъ, бывшій въ моемъ распоряженіи, принадлежить къ числу объектовъ, которые сравнительно не трудно добыть, которые уже изслѣдовались съ анатомической стороны и другими, но на устьица мало обращалось вниманія подѣ влияніемъ предвзятой идеи, что приблизительно всѣ устьица покрытосѣмянныхъ представляютъ одинъ типъ, измѣняющійся только въ незначительныхъ предѣлахъ подѣ влияніемъ внѣшнихъ условій. Желательно было бы изслѣдовать устьичный аппаратъ и у другихъ болѣе рѣдкихъ и менѣе изслѣдованныхъ въ анатомическомъ отношеніи растений, въ особенности у представителей тропической флоры, гдѣ, я думаю, можно найти въ этой области еще много интереснаго, какъ въ смыслѣ приспособленія аппарата къ внѣшнимъ условіямъ, такъ и съ филогенетической точки зрѣнія.

Юрьевъ, Ботаническій Садъ.

Настоящая работа въ полномъ своемъ объемѣ могла быть выполнена, только благодаря моимъ нѣсколькимъ поѣздкамъ за-границу съ цѣлью получить необходимый для изслѣдованій матеріалъ. Поэтому считаю своимъ приятнымъ долгомъ выразить глубокую благодарность Физико-Математическому Факультету, а также Совѣту Императорскаго Юрьевскаго Университета за рядъ заграничныхъ командировокъ въ 1909, 1910, 1911 и 1912 году, въ особенности же за присужденіе стипендіи имени Геймбюргера, позволившей мнѣ пробыть за границей болѣе продолжительное время и закончить настоящее изслѣдованіе, неисполнимое въ Юрьевѣ за отсутствіемъ соотвѣтственнаго матеріала.

1) Botan. Centralbl. Bd. 110. 1909. P. 186.

R é s u m é.

Der Verfasser fand bei *Rodgersia tabularis* (Hemsl.) Kom., einer mand-schurischen Art, einen neuen Spaltöffnungstypus: Auf einem Querschnitt durch die Schliesszellen fallen vor allem zwei längliche, an den Enden schmaler werdende Vorsprünge auf, die den Eingang in den Vorhof verschliessen; diese Vorsprünge erinnern an Querschnitte durch Spaltöffnungsapparate vom Schwimmblatttypus. Der Unterschied besteht darin, dass beim letzteren Typus hier ein Hohlraum folgt, während bei *Rodgersia* ein grosser trichterförmiger Vorhof entsteht; die Spaltöffnung wird durch zwei hintere Kutikularleisten geschlossen (Fig. 1).

Dieser neue s. g. trichterförmige Spaltöffnungstypus wurde innerhalb der Familie der *Saxifragaceen* bei vielen Vertretern konstatiert, nämlich bei: *Rodgersia*, *Astilbe*, *Boykinia*, *Peltiphyllum*, *Tiarella*, *Heuchera*, *Tolmiea*, *Tellima*, *Mittella*, bei vielen *Philadelphus*- und *Deutzia*-Arten, bei *Hydrangea quercifolia*, bei *Brexia* und sämtlichen (27) untersuchten *Ribes*-Arten. Innerhalb der Gattung *Saxifraga* weist nur die Sektion *Boraphila* die Neigung zu trichterförmigen Spaltöffnungen auf.

Der trichterförmige Typus ist nur für alte Blätter charakteristisch, da Blätter in jungem Stadium nur normale Spaltöffnungen besitzen. Die Entstehung des neuen Spaltöffnungstypus kann man sich auf zweierlei Weise erklären: 1) Man kann sich vorstellen, dass die Hinterhofleisten immer kleiner wurden und endlich ganz verschwunden sind. Es blieb also nur der stark verbreitete von mächtigen Kutikularleisten überdeckte Vorhof übrig, sowie die von zwei Leisten begrenzte Zentralspalte. 2) Man kann sich vorstellen, dass die herabrückende Zentralspalte immer breiter wurde und schliesslich ganz verloren ging, so dass sich der Vorhof mit dem Hinterhof zu einem einzigen trichterförmigen Hohlraum vereinigte (Fig. 98). Der Verfasser meint, dass man es mit einem phyletischen Merkmale zu tun hat, d. h. mit einem Anpassungsmerkmale der entfernten Vorfahren der *Saxifragaceen*. Da bei der Entwicklung der Spaltöffnungen (z. B. bei *Rodgersia* u. *Brexia*) verschiedene Stadien auftreten, die verschiedenen Typen in der Familie der *Saxifragaceen* ähneln, so kann man wohl behaupten, dass die Tendenz, die Spaltöffnungen in einer Richtung zu verändern, den *Saxifragaceen* innewohnt.

In dieser Beziehung kann man Ontogenie der Spaltöffnungen bei der

Saxifragaceen nach dem biogenetischen Grundgesetze als kurze Recapitulation der Phylogenie betrachten.

Der trichterförmige Typus wurde später bei folgenden Familien konstatiert: *Cunoniaceae* (*Cunonia capensis*, *Weinmania sylvicola*), *Platanaceae* (*Platanus occidentalis* et *orientalis*), *Rosaceae* (*Crataegus pinnatifida*), *Celastraceae* und bei zahlreichen Vertretern der *Compositen*. Bei *Senecioneen* sind 3 Typen: der Schwimmblatttypus, der normale und der trichterförmige (mit diversen Übergängen). Den sogenannten normalen Typus der Spaltöffnungen, der für alle junge Blätter und Keimblätter charakteristisch ist, muss man als den einfachsten und primitivsten unter allen Dikotylen betrachten. Daher haben alle an Keimblätter erinnernden fleischigen Blätter immer den Normaltypus der Spaltöffnungen.

Dieser primitive oder normale Typus kann bei weiterer Differenzierung des Blattes zwei Hauptmetamorphosen ergeben: 1) den Schwimmblatttypus (Vorhofleisten stark, Verschluss des Apparates vorwiegend durch Schliessung der Eizodialöffnung bewirkt), 2) den trichterförmigen Typus (Verschluss vorwiegend durch die starken Hinterhofleisten erzeugt). Der erste ist hygrophil und mehr von den äusseren Faktoren bedingt, der zweite ist xerophil und mehr mit der inneren Organisation der Pflanze als phyletisches Merkmal verbunden. Der trichterförmige Typus der Spaltöffnungen verändert sich wenig an verschiedenen Pflanzenorganen, wie auch an Blättern von verschiedenen Standorten und unter dem Einfluss der äusseren Faktoren, wie verschiedene Beobachtungen und Kulturversuche zeigten.

Die Differenzen im Bau der Spaltöffnungen an verschiedenen Pflanzenorganen, welche Warncke gefunden hat, sind mehr quantitativ; der phyletische Typus aber bleibt immer konstant.

Die Anwesenheit der trichterförmigen Spaltöffnungen bei den *Platanaceen* zeigt, dass dieselben mit den *Saxifragaceen* nahverwandte sind und spricht gegen die Stellung dieser Familie in System von Wettstein und Hallier.

Das Vorkommen des neuen Spaltöffnungstypus bei *Celastraceae* und *Compositen* steht im Einklang mit dem System von Hallier, welcher die genannten Familien von den *Saxifragaceen* ableitet: bei allen *Saxifragaceen* ist der neue Typus möglich; bei den *Proterogenen* ist der normale Typus als der primitivste mehr charakteristisch.

Von verschiedenen Anpassungsmerkmalen des Spaltöffnungsapparates, welche der Verfasser bei den immergrünen Blättern beschreibt, ist zu erwähnen — die Teilung des Vorhofs durch dünne Kutikularleisten in zwei Räume bei *Pittosporum viridiflorum* (*Pittosporaceae*), *Apodytes dimidiata* (*Ericaceae*) u. *Homogyne alpina* (*Compositae*). Die Spaltöffnungen sind bei diesen Pflanzen denen von H. v. Gutenberg bei *Ruscus* beschriebenen ähnlich.

Ein Teil der Arbeit wurde früher als vorläufige Mitteilung im „Bulletin de l'Académie de Sciences de Cracovie“ publiziert: 1) Ein neuer Typus der Spaltöffnungen bei den *Saxifragaceen*. 1912. P. 52—72. Mit 4 Tafeln u. 2) Anatomische Studien über die Spaltöffnungen bei den Dikotylen. 1912. P. 585—605. Mit 5 Tafeln.

Figurenerklärung.

An sämtlichen Figuren der Spaltöffnungen des Blattes v. st. = Oberseite, n. st. = Unterseite.

Fig. 85—97, 103—105, 113, 129—132, 268—286 — junge Blätter. Fig. 98. -- Schema der Entstehung des trichterförmigen Spaltöffnungsapparates. Fig. 100 — Keimlinge. Fig. 101, 102 — Keimblätter. Fig. 106, 108, 109, 217, 297, 298, 309, 310, 323, 326 — Stengel. Fig. 110 — Kronblatt. Fig. 111, 112 — Kelchblatt. Fig. 107 — Blattstiel. Fig. 99, 299, 300, 308, 318, 319 — 322 — Blattscheiden. Fig. 289 — Blätter im Wasser gewachsen. Fig. 290 — Blatt in der Luft gewachsen. Fig. 291—294 — Blätter im Wasser getaucht. Fig. 295, 296 — am Gletscher. Fig. 301, 302 — auf Sand. Fig. 303, 304 — Knospenschuppen. Fig. 311, 312, 315, 316 — auf Sand. Fig. 313, 314, 317, 318 — im Wasser getaucht. Fig. 327, 329, 331 — im warmen Treibhause. Fig. 328, 330 u 332 — im Garten.

Index nominum plantarum.

Жирным шрифтом обозначены страницы, гдѣ есть рисунки.
Fett gedruckte Seiten bedeuten Figuren.

Acacia heterophylla . . . 114	B. diversifolium . . . 60 , 68	C. portulacae 41
A. longifolia 119	Brexia madagascariensis 27 , 30, 34 , 35, 114	C. tetragona 41
A. verticillata 119	Bruniaceae 43	Crataegus arkansana 45, 50
Aceraceae 59—60	Bryophyllum calycinum . 41	C. Arnoldiana 45, 50
Acer campestre . . . 49, 60	Bumelia lycioides . . 63 , 68	C. brevispina 45
A. platanoides . . . 49, 59	Bunias orientalis 56	C. coccinea 44
A. Pseudoplatanus 49, 60 , 66	Buxaceae 57	C. Heldreichii 45
Adenostyles albifrons . 83	Buxus sempervirens 57 , 66, 68	C. Korolkowi 45
Agrimonia parviflora . . 46	Calamagrostis Epigeios. 117	C. macracantha . . . 45, 50
Alisma natans 123	Campanulaceae . . . 65—68	C. monogyna 45 , 50
Althaea rosea 60	Campanula Trachelium . 65	C. nitida 45
Amygdalus nana 46	Caragana arborescens . . 48	C. pinnatifida 44 , 45, 49, 50, 51
Anacardiaceae 58	C. ferox 48	C. pontica 45
Antennaria dioica . . 85 , 89	Carpenteria californica 22 , 32	C. stipulosa 45
Anthyllis Vulneraria . . 48	Caryophyllaceae . . 55—56	C. submollis 45
Apodytes dimidiata . 59 , 67, 102, 123	Cassine capensis . . 59 , 113	C. subvillosa 45
Aquifoliaceae 58	C. glauca 58 , 113	C. viridis 45
Aquilegia vulgaris . . . 56	Catha edulis 59, 66	Cruciferae 56
Arallaceae 61—63	Celastraceae 58—59	Cunonaceae 42
Aralia dactylifolia . . 63 , 66	Celastrus articulatus . . 59	Cunonia capensis 42
A. Thibautii 62 , 66	C. orbiculatus 59	Cussonia thyrsoiflora . 63 , 68
Archangelica officinalis. 117	Centaurea macrocephala. 87	Cypripedium Calceolus . 116
Arnica montana . . . 71 , 89	C. verbascifolia 87	Cytisus scoparius . . . 114
A. sachalinensis . . . 71 , 89	Chaerophyllum temulum . 63	Dahlia variabilis . . . 86 , 89
Arum maculatum . . . 117	Chrysosplenium alternifolium 21	Danaë racemosa . . . 67, 123
Aruncus silvestris . . . 44	C. oppositifolium 21	Decumaria barbara . 27 , 36
Astilbe chinensis 13	Cimicifuga foetida 56	Dendropanax nymphaefolium 62 , 66
A. Davidi 13	Circaea lutetiana . . . 117	Deutzia corymbosa . . 25 , 35
A. grandis 12 , 36	Cissus quadrifolia . . . 116	D. crenata 25
A. japonica 12 , 36	Clematis orientalis 56	D. gracilis 24 , 35
A. rivularis 12 , 32, 36	Cochlearia Armoracia 10, 56	D. parviflora 24 , 35
A. Thunbergii 12	Coluria geoides 46	D. scabra 25
Astrantia major 63	Compositae 69—88	D. setchuenensis 24
Balsaminaceae 60	Convallaria majalis . . 117	D. Sieboldiana 24
Bergenia cordifolia 14 , 30, 36	Coronilla varia 48	Dianthus silvestris 55 , 56 , 67
B. crassifolia . . . 14 , 30, 36	Corylopsis spicata 42	Dipsaceae 65
B. ligulata 15 , 30	Cotoneaster rotundifolia 45, 51	Dipsacus laciniatus . . . 65
Berzelia lanuginosa . . . 43	Cotyledon orbiculata . . . 41	Distylium racemosum . . 42
Borraginaceae 64	C. pubescens 41	Doronicum austriacum 71 , 72
Bosea Yervamora 55 , 68	C. Schneideckeri 41	D. caucasicum 71 , 89
Boykinia major 15	Crassulaceae 41—42	D. Pardalianches . . . 72 , 89
B. rotundifolia . . 15 , 37, 38 , 109 , 110 , 111, 116	Crassula falcata 41	Droseraceae 57
Brachychiton acerifolium 60 , 68	C. lactea 41	Drosera longifolia . . . 57
	C. marginalis 41	Dryas octopetala 46

Ehretia tinifolia . 64, **65**, 68
 Elaeodendron australe . 59,
 113
 E. capense **59**, 113
 E. glaucum **58**, 113
Empetraceae 57
 Empetrum nigrum **57**
 Encelia calva **86**
 Eriobotrya japonica . 45, 51
 Escallonia floribunda . . 28
 E. illinita 28
 E. revoluta 28
 E. rubra 27
 E. virgata 27
 E. viscosa **27**
 Eugenia supraaxillaris **61**, 68
 Eupatorium album . . **83**, 89
 E. aromaticum **83**, 89
 E. ianthinum **83**, 89
Euphorbiaceae 57
 Euryale ferox 123
 Evonymus europaeus 59, 66
 E. fimbriatus 59, 66
 E. japonicus 59, 66
 E. pulchellus 59, 66
Fagaceae 52—53
 Fendlera rupicola **24**
 Ferdinanda eminens . . . **87**
 Ferula abyssinica 63
 Festuca arundinacea . . 117
 Ficus rubiginosa . . . **53**, 66
 Fragaria mexicana 46
 Francoa appendiculata **22**,
 37, 38, **39**, 109, **110**, 116
 F. sonchifolia **22**
 Galega officinalis 48
 Genista radiata 114
 Geum japonicum 46
 G. strictum 46
 Glycine hispida 48
 Grevillea Hilliana **54**, 66, 68
 G. robusta **53**, **54**, 66, 68
 Hakea suaveolens 114
Hamamelidaceae . . 42—43
 Hamamelis japonica . . 43
 Helianthus annuus **86**
 Helichrysum lanatum **85**, 89
 H. orientale **85**, 89
 H. rupestre **85**, 89
 Heptapleurum divaricatum
 62, 66
 Heracleum pubescens 10, 63
 Hesperis matronalis . . . 56
 Heuchera americana **19**, **109**,
 110
 H. hispida 20

H. micrantha 20
 H. pilosissima 20
 H. pubescens 20
 H. sanguinea **20**
 H. villosa **20**
 Hydrocharis morsus ranae
 123
 Homogyne alpina **70**, 89, **91**,
101, **102**, **103**, 114, 116, 123
 Humea elegans **84**, 89
 Humulus Lupulus 53
 Hydrangea altissima . . 25
 H. arborescens **26**
 H. Bretschneideri 25
 H. heteromala **26**, 35
 H. Hortensia **25**
 H. paniculata **26**, 35
 H. quercifolia **26**, 31, 35
 H. opuloides 25
 H. petiolaris 25
 H. radiata 25
 H. vestita 25
Hydrophyllaceae 64
Icacinaceae 59
 Ilex aquifolium **58**
 I. mollis 58
 Impatiens Roylei 60
 Inula Helenium **84**, 89
 Itea ilicifolia 27
 I. virginica **27**
 Jamesia americana **23**
 Juncus glaucus 120
 Kalanchoë crenata 41
 K. marmorata 41
 Kleinia acaulis **82**
 K. Anthephorbium **79**, 89,
 90, **108**, 116, 119
 K. articulata **81**, **109**
 K. ficoides **82**
 K. Mandraliscae **81**
 K. nerifolia **80**, 89, 90
 K. odora **80**, 89, 90, **108**,
 116, 119
 K. repens **81**, 89, 90
 K. tomentosa 82
 K. violacea **81**, 89, 90
 Lathyrus Nissolia 48
Lauraceae 56
 Laurus canariensis . **56**, 67
Leguminosae 47—51
 Lemna minor 123
 Levisticum officinale . . 63
 Ligularia clivorum . **72**, 89
 L. japonica **73**, 89, 90
 L. Kämpferi **73**, 89
 L. macrophylla **72**, 89

L. speciosa **73**
 Limnanthemum nymphaeoi-
 des 123
 Limnocharis nymphaeoides
 123
 Liquidambar orientalis . 42
 Lotus corniculatus . . . 48
 Lupinus luteus 47
 Lysimachia vulgaris . . 117
Lythraceae 61
 Majanthemum bifolium 116
Malvaceae 60
 Melilotus officinalis . . 47
 Meryta Denhamii 61, **62**, 67,
 68
 Mespilus germanica . 45, 50
 Metrosideros robusta **61**, 68
 Mitella diphylla **21**
 M. nuda 21
 M. pentandra **21**
 Montanoa bipinnatifida . **87**
Moraceae 53
 Mulgedium alpinum . **88**, 89
 M. caliacifolium . . . **88**, 89
Myrtaceae 61
 Nymphaea alba 123
 N. thermalis 123
Oleaceae 64
 Olinia cymosa **61**, 68
 Opuntia lasiacantha . . 114
 Oxalis bupleurifolia . . 114
 O. rusciformis 114
 O. tetraphylla 117
 Parnassia asarifolia . . 22
 P. caroliniana 22
 P. palustris **22**
 Parrotia Jacquemontiana 42
 Paullinia cupana 60
 Peltiphyllum peltatum **18**, 36
 Petasites albus **70**, 89, **94**,
 103, **107**, **108**, 121
 P. niveus **70**, 89, 103, **107**, 121
 P. officinalis **10**, 70, 89, **94**,
 103, **107**, 121
 P. tomentosus 103, **104**, 121
 Phaseolus multifloru . . 48
 Philadelphus corona ius **23**,
 35, **39**, **40**, 116
 P. floribundus 23
 P. Gordonianus 23
 P. latifolius 23
 P. Levisii 23
 P. mexicanus 23
 P. microphyllus **23**, 31, 35
 P. Satsumi 23
 P. tomentosus 23

Phillyrea media **64**, 68
 Physocarpus opulifolia . . 43
 Pinus montana . . 117, 121
 Pirus communis 44
 P. Malus 44
 Pisum sativum 48
Pittosporaceae 42
 Pittosporum eugenioides . 42
 P. tenuifolium 42
 P. viridiflorum **42**, 67, 102,
 123
Platanaceae 43
 Platanus occidentalis **43**, 49,
 50, 114
 P. orientalis **43**
 Pluchea Dioscoridis . **85**, 89
 Podachaenium eminens **87**,
 89
Polygonaceae 55
 Polygonatum multiflorum 117
 P. officinale 117
 Polygonum Bistorta . . 117
 P. Persicaria **105**, **106**
 P. sachalinense 10, 55
 Potamogeton natans 123, 124
 Potentilla atrosanguinea 46
Proteaceae 53—54
 Prunus chamaecerasus . 46
 P. Laurocerasus 47, 51
 P. Padus 46
 Psamma arenaria 117
 P. baltica 117
 Psiadia glutinosa . . . **84**, 89
 Quercus Aegilops . . . **52**, 68
 Q. Ilex **53**, 67, 68
Ranunculaceae 56
 Raphiolepis indica **44**
Resedaceae 57
 Reseda alba 57
 Rheum Emodi 10, **55**
 R. palmatum 10, 55
 Rhus aromatica 58
 R. canadensis 58
 R. Cotinus 58, 68
 R. oxyacantha 58
 R. radicans 58
 R. Wallichii 58
 R. vernicifera 58
 Ribes alpinum **30**
 R. amictum **29**
 R. aureum 28
 R. cereum 28
 R. floridum 29
 R. Gayanum 29, 31
 R. Giraldii 29
 R. glaciale 30

R. glutinosum 28
 R. Grossularia **29**
 R. Henryi 30, 31
 R. himalayense 28
 R. inebrians 28
 R. integrifolium **29**, 31
 R. lacustre 29
 R. laurifolium **29**, 31
 R. manshuricum 28
 R. Menziesii 29
 R. nigrum **29**
 R. orientale 29
 R. petraeum 28
 R. prostratum 28
 R. rubrum 28
 R. sanguineum **28**
 R. triste 28
 R. viburnifolium **28**, 31
 R. Warszewiczii 28
 Ricinus japonicus 57
 Rochea coccinea 41
 Rodgersia aesculifolia . . **13**
 R. pinnata **13**
 R. podophylla **13**
 R. tabularis **9**, **10**, 13, 30,
32, **33**, **37**, **38**, 112, 114,
 115, 119
 Rondeletia Raezlii . . . **65**, 68
Rosaceae 43—47
 Rosa canina 46
Rublaceae 65
 Rubus crataegifolius . . 46
 R. grandifolius 46
 R. idaeus 46
 Ruscus aculeatus 67, 123
 R. hypoglossum 67, 123
 R. hypophyllum 67, 123
 Sanguisorba alpina . . . 46
 S. officinalis 46
Sapindaceae 60
Sapotaceae 63
Saxifragaceae . . . 9—40, 109
 Saxifraga aizoides 17
 S. Aizoon 18
 S. altissima **18**
 S. carpathica 15
 S. cernua 15
 S. Cotyledon 18
 S. crustata 18
 S. Cymbalaria 15
 S. cymosa 15
 S. elatior 18
 S. Forbesii **16**, 30
 S. Geum 18
 S. gibraltaria 16
 S. Hirculus 17

S. hieraciifolia **17**, 30
 S. Hostii 18
 S. hypnoides 16
 S. irrigua 15
 S. laevis 18
 S. lasiophylla 15
 S. micranthifolia **16**, 30
 S. muscoides 16
 S. nivalis **17**, 30
 S. oppositifolia 18
 S. pedemontana 15
 S. pennsylvanica **16**, 30
 S. Rocheliana 18
 S. rotundifolia **15**
 S. sarmentosa 17
 S. scardica 18
 S. stellaris **17**, 30
 S. Tazetta 18
 S. trifurcata 16
 S. umbrosa 18
 S. Willkommiana 16
 S. exarata 16
 Schizophragma hydrangeoi-
 des 26
 S. integrifolia **26**
Scrophulariaceae . . . 65
 Sedum Aizoon 41
 S. album 41
 S. Kamtschaticum 41
 S. Maximowiczii 41
 S. maximum 41
 S. Selskianum 41
 S. spectabile 41
 Semele adrogyna 67, 123
 Sempervivum affine . . . 41
 S. globiferum 41
 Senecio acutangulus **78**, 89,
 90, 114
 S. adonidifolius **75**
 S. aureus **77**
 S. bicolor **77**
 S. Biebersteinii **74**
 S. candidus **74**
 S. erraticus **74**
 S. grandifolius **77**
 S. hadiensis **77**
 S. Heritieri **78**
 S. junceus **79**
 S. Kleinia **80**
 S. longifolius **79**
 S. micantoides **77**, 89
 S. orientalis **75**
 S. pandurifolius **76**
 S. Petasitis **77**, 89, **93**, **94**, 115
 S. scaposus **78**
 S. suaveolens **76**

S. subscandens	78	Telekia cordifolia . . . 84, 89	Umbelliferae	63
S. sarracenicus . 75, 76, 89		T. speciosa 84, 89	Umbilicus spinosus . . . 41	
S. umbrosus.	76	Tellima grandiflora . . . 20	Verbascum Thapsus . . . 65	
S. vulgaris	73	T. parviflora 20	Verbesina crocata . . . 87	
Silphium perfoliatum 86, 89		Templetonia retusa . . . 47	Vicia fulgens 48	
Sonchus palustris 88		Tiarella cordifolia . . . 19	Victoria regia 123	
Sorbaria sorbifolia. . . . 44		T. polyphylla 19	Vitaceae	60
Spartium junceum. . . 114		T. unifoliata 19	Vitis amurensis 60	
Spiraea amurensis. . . . 43		Thapsia villosa 117	Waldsteinia geoides . . . 46	
S. cana	43	Tolmiea Menziesii . . . 20	Weinmania sylvicola . . 42	
S. chinensis	44	Trapa natans 123	Wigandia caracassana . 64	
S. crenata	43	Trianea bogotensis . . 123	Zahlbrucknera paradoxa 19, 115	
S. digitata	43	Trichocladus crinitus . . 43	Zea Mays 114, 117, 119, 120	
S. japonica	43	Trifolium alpinum . . . 47		
Sterculiaceae	60	Tussilago farfara 70, 89, 92, 93, 95, 96, 97, 98, 99, 100, 115, 121		
Sycopsis sinensis 42		Ulmaria Filipendula . . 46		
Tanakaea radicans . 14, 30		U. palustris 46		
Tarchonanthus camphoratus 84, 89				

Оглавление. Inhalt.

	Стр.
Часть I. Исторія вопроса. Die Geschichte der Frage.	3
Часть II. Устьица у Saxifragaceae. Spaltöffnungen bei den Saxifragaceen . .	9
1) Характеръ устьицъ и методика. Allg. Charakter der Spaltöffnungen und Methodik	9
2) Обзоръ устьицъ въ семействѣ Saxifragaceae. Übersicht der Spaltöffnungen bei den Saxifragaceen	12
3) Исторія развитія устьицъ новаго типа. Die Entstehung der Spaltöffnungen des neuen Typus	32
4) Устьица на различныхъ органахъ растений. Spaltöffnungen an verschiedenen Pflanzenorganen	36
Часть III. Обзоръ устьицъ ряда Rosales. Übersicht der Spaltöffnungen bei Rosales	41
Часть IV. Устьица у другихъ двудольныхъ. Spaltöffnungen bei anderen Dikotylen	52
Часть V. Устьица у Compositae. Spaltöffnungen bei den Compositen	69
1) Обзоръ устьицъ у нѣкоторыхъ группъ Compositae. Übersicht der Spaltöffnungen bei einigen Gruppen der Compositen	69
2) Исторія развитія устьицъ у Compositae. Die Entstehung der Spaltöffnungen bei Compositae	90
Часть VI. Измѣненіе формы устьицъ на различныхъ органахъ и въ зависимости отъ внѣшнихъ условій. Formwechsel der Spaltöffnungen an verschiedenen Pflanzenorganen, von verschiedenen äusseren Faktoren verursacht	95
I. Tussilago Farfara	95
II. Homogyne alpina	101
III. Petasites.	103
Опытъ съ нѣкоторыми Saxifragaceae. Versuch mit einigen Saxifragaceen	109
Часть VII. Общие выводы. Allgemeine Resultate	112
Résumé (deutsch).	128
Index nominum.	131